

INFORMATION TO USERS

This manuscript has been reproduced from the microfilm master. UMI films the text directly from the original or copy submitted. Thus, some thesis and dissertation copies are in typewriter face, while others may be from any type of computer printer.

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted. Broken or indistinct print, colored or poor quality illustrations and photographs, print bleedthrough, substandard margins, and improper alignment can adversely affect reproduction.

In the unlikely event that the author did not send UMI a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if unauthorized copyright material had to be removed, a note will indicate the deletion.

Oversize materials (e.g., maps, drawings, charts) are reproduced by sectioning the original, beginning at the upper left-hand corner and continuing from left to right in equal sections with small overlaps.

Photographs included in the original manuscript have been reproduced xerographically in this copy. Higher quality 6" x 9" black and white photographic prints are available for any photographs or illustrations appearing in this copy for an additional charge. Contact UMI directly to order.

**Bell & Howell Information and Learning
300 North Zeeb Road, Ann Arbor, MI 48106-1346 USA**

UMI[®]
800-521-0600

CHANTAL PINEAU

**FACTEURS LIMITANT LA CROISSANCE DES PLANTES GRAMINOÏDES ET DES
MOUSSES DANS LES POLYGONES DE TOURBE UTILISÉS PAR LA GRANDE OIE
DES NEIGES**

**Mémoire
présenté
à la Faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de maître ès sciences (M. Sc.)**

**Département de Phytologie et Centre d'Études Nordiques
FACULTÉ DES SCIENCES DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION
UNIVERSITÉ LAVAL**

JUIN 1999

© Chantal Pineau, 1999



National Library
of Canada

Acquisitions and
Bibliographic Services

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque nationale
du Canada

Acquisitions et
services bibliographiques

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-44938-6

RÉSUMÉ

Les plantes graminoides des polygones de tourbe sont une ressource alimentaire pour la Grande Oie des neiges. Les facteurs limitants la croissance de ces végétaux et les interactions entre les mousses-plantes graminoides-oies se doivent d'être bien comprises afin d'assurer la pérennité du système. Une expérience de fertilisation et de température ont été réalisées pendant l'été 1995 à l'Île Bylot, T.N.O. Nos résultats suggèrent que même si l'azote est l'élément majeur limitant la croissance des plantes graminoides, la concentration d'azote requise pour obtenir une réponse des plantes graminoides est beaucoup plus élevée que celle ajoutée par la population actuelle d'oies à travers leurs fèces. Lorsque l'apport en azote est faible, le tapis de mousse semble agir comme une barrière naturelle absorbant tous les éléments nutritifs au détriment des plantes graminoides. À court terme, une augmentation de la température n'a pas favorisé la croissance des végétaux.



Chantal Pineau

SUMMARY

Snow geese graze on graminoids in polygon fens. Factors limiting the growth of these plants and moss-graminoid-geese interactions must be better understood to assure the system sustainability. A fertilization experiment and a temperature experiment were conducted during summer 95 on Bylot Island, N.W.T. Although nitrogen was the major nutrient limiting the growth of graminoid plants in polygon fens, the level of nitrogen required to obtain a response from graminoid plants was much higher than the one added by goose faeces at current population level. We suggest that when the nitrogen input is low, the moss carpet acts like a natural barrier absorbing all nutrients and preventing their absorption by graminoids. In the short term, an increase of temperature had no effect on vegetation growth.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Z. Rochefort'. The signature is stylized with a large initial 'Z' and a long, sweeping underline.A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Chantal Pincou'. The signature is written in a cursive style with a large initial 'C'.

AVANT-PROPOS

L'accomplissement de ce projet ne fut possible que grâce au support et à l'amitié de plusieurs personnes:

Tout d'abord j'aimerais remercier le Dr Line Rochefort, ma directrice, pour m'avoir fait confiance en me donnant la charge de ce projet. Par son côté positif, elle a toujours su être capable de me redonner l'énergie indispensable à la poursuite de ma recherche. J'aimerais aussi remercier le Dr. Gilles Gauthier, mon codirecteur, pour sa grande disponibilité et ses commentaires judicieux.

Je voudrais aussi remercier mon assistante de terrain, Monique Poulin. Sa perspicacité et son énergie ont apporté un plus à ma recherche. Un gros merci à l'équipe de l'Île Bylot 1995, Joël Bety, Kathy Jones, Stéphane Menu et Catherine Poussart pour avoir participé à la prise de données et au travail ardu que fut le tri des plantes, sans oublier l'atmosphère chaleureuse qui a régné durant l'été 95. Enfin, merci à Julien Beaulieu et Nathalie Piedboeuf pour avoir installé les enclos de plexiglas et les sacs à décomposition à l'été 1994.

Merci à toute l'équipe de Line Rochefort: Suzanne Campeau, François Quinty, Stéphanie Boudreau, Jean-Luc Bugnon, Sylvie Larose, Chantale Ferland et Elizabeth Robert pour leur patience à répondre à mes questions et pour les bons moments passés ensemble. Un merci tout spécial à Nathalie Poirier pour son aide avec les mousses et Marie Fortier pour son aide avec le tri des racines.

À mes parents, Julie et Lucien, et mes deux soeurs, Sophie et Isabelle, je voudrais leur dire combien je me trouve chanceuse d'avoir une si «belle» famille, et de leur dire merci pour leur support et leurs encouragements.

Enfin mon dernier remerciement va à mon compagnon de vie, Tad, qui par son amour et sa confiance, a su me laisser partir durant un an et huit mois...

My last thank you goes to my companion of life, Tad. Because of his Love and his trust he was able to let me go for a year and eight months...

Tel qu'indiqué par un des réviseurs, il aurait été préférable de faire un test de Dunnet (comparaison avec le témoin) pour les tests statistiques de l'expérience de fertilisation du chapitre II. Ce commentaire sera pris en compte lors de future publication.

Cette étude a été possible grâce aux subventions données par Canard Illimité, le Programme de Formation Scientifique dans le Nord du Ministère des Affaires Indiennes et du Nord, l'Étude du Plateau Continental Polaire et le fond FCAR.

TABLE DES MATIÈRES

	<u>Page</u>
RÉSUMÉ.....	II
SUMMARY.....	III
AVANT-PROPOS.....	IV
LISTE DES TABLEAUX.....	VIII
LISTE DES FIGURES.....	IX
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. Introduction.....	2
2. Éléments nutritifs limitant la production primaire de la toundra arctique.....	3
2.1. L'azote.....	4
2.2. Le phosphore.....	6
3. Les sources d'éléments nutritifs et les facteurs affectant leur disponibilité en milieu arctique.....	7
3.1. Sources d'éléments nutritifs.....	8
3.2. Études de cas.....	11
3.3. Autres facteurs mineurs affectant la disponibilité des éléments nutritifs: pergélisol et immobilisation microbienne.....	11
4. Nutrition minérale chez les mousses.....	12
5. Influence des mousses sur le cyclage des éléments nutritifs.....	13
6. Autres facteurs limitants: eau et température.....	15
6.1 Eau.....	15
6.2 Température.....	16
7. Objectifs de l'étude.....	17
7.1 Hypothèses.....	18
CHAPITRE II NUTRIENTS LIMITING THE GROWTH OF GRAMINOID PLANTS AND MOSSES IN POLYGON FENS GRAZED BY GREATER SNOW GEESE IN THE HIGH ARCTIC.....	19
Abstract.....	20
Résumé.....	21
Introduction.....	22

Study Area.....	23
Methods	24
1) Fertilization experiment.....	24
Experimental design.....	24
Vascular plant sampling.....	27
Moss sampling	28
Sample analyses	28
Statistical analyses.....	29
2) Decomposition experiment.....	29
Results.....	30
Effect of enclosure.....	30
Graminoid plants	31
Mosses	32
Decomposition experiment	32
Discussion	42
Effect of enclosure.....	42
Nutrients in polygon fens	42
Graminoid roots location vs peat decomposition rate	47
Moss-graminoid-geese interaction	48
CHAPITRE III EFFECT OF TEMPERATURE ENHANCEMENT ON TUNDRA	
VEGETATION IN THE HIGH ARCTIC	50
Abstract	51
Résumé.....	52
Introduction	53
Methods	53
Experimental design	53
Vascular plant and moss sampling	55
Statistical analyses	56
Results and Discussion	56
CHAPITRE IV CONCLUSION GÉNÉRALE.....	62
Références bibliographiques	66

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Comparison between the amount of nutrients (N, P) applied and nutrients coming from faeces deposited from the actual goose population in preferred habitats.....	26
Table 2.2	Mean total nitrogen and total phosphorus concentration (%) (SE) of the decomposition bags after one year of incubation at various depth, (n=15).....	40
Table 2.3	Decomposition rates $DR = (X_0 - X / X_0)100$, where X_0 = initial biomass and X = biomass after one year, according to origin of material and incubation depth. (n=15 or 14*).....	40
Table 2.4	One-way ANOVA and CONTRAST multiple range a priori test (see methods) to test the effect of incubation depth (between 0 and 5 cm, between 5 and 10 cm or between 20 and 25 cm) and origin of material (surface level, root level or permafrost level) on decomposition values, DR, total nitrogen concentration, %N, and total phosphorus concentration, %P, at the end of summer 1995. F values and mean squares. n=15.....	41
Table 2.5	Results of fertilization experiments on vascular plants in wet meadows tundra in the Arctic.....	43

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE II

- Figure 2.1 Effect of early-season fertilization on cumulatif leaf elongation of individual tiller at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,25}=4.06$, $P<0.01$); *Dupontia* ($F_{6,34}=6.05$, $P<0.001$). Treatments are as follow: 1 g m² N (1g N), 10 g m² N (10g N), 0.6 g m² P (0.6g P), 3 g m² (3g P), 10 g m² N + 0.6 g m² P (10g N + 0.6g P), 40 faeces m² (40 faeces), control with enclosure (Control). Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$. † *Eriophorum* not always present..... 33
- Figure 2.2 Effect of early-season fertilization on number of leaves per stem produced at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,25}=2.67$, $P<0.05$); *Dupontia* ($F_{6,34}=3.43$, $P<0.01$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P <0.05$; ** $P <0.01$. † *Eriophorum* not always present..... 34
- Figure 2.3 Effect of early-season fertilization on number of stems at the end of the summer (17 august 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,32}=2.13$, $P=0.08$); *Dupontia* ($F_{6,32}=1.99$, $P=0.10$); All graminoids ($F_{6,32}=3.65$, $P<0.01$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P <0.05$; *** $P <0.001$. † treatments 10g N and 10g N + 0.6g P from one block have been grazed one day before sampling and were not used in the analysis..... 35

- Figure 2.4 Effect of early-season fertilization on aboveground biomass at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,32}=2.71$, $P<0.05$); *Dupontia* ($F_{6,32}=1.81$, $P=0.1$); All graminoids, transformed data ($\log(x+1)$), ($F_{6,32}=3.61$, $P<0.01$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. † treatments 10g N and 10g N + 0.6g P from one block have been grazed one day before sampling and were not used in the analysis... 36
- Figure 2.5 Effect of early-season fertilization on nitrogen (N) and phosphorus (P) content in the aboveground graminoids at the end of the summer (17 August 1995). Treatments as in Figure 2.1. No statistics could be performed as plant material had to be pooled together across blocks to supply enough material for the chemical analyses..... 37
- Figure 2.6 Effect of early-season fertilization on moss production at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: ($F_{6,26}=1.88$, $P=0.1$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$. † grubbing was observed in one site at the beginning of the growing season..... 38
- Figure 2.7 Figure 2.7. Effect of early-season fertilization on nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration in mosses (non-decomposed green and brown together) at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: %N ($F_{6,24}=17.13$, $P<0.001$); %P, rank transformed data ($F_{6,24}=7.17$, $P<0.001$). Treatments as in Figure 2.1. Statistics done with the 7 treatments. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$. † grubbing was observed in one site at the beginning of the growing season..... 39

CHAPITRE III

Figure 3.1	Schematic views of open-top hexagon chamber used to increase temperature in this study.....	53
Figure 3.2	Temperature duration curves for experimental and control sites showing the % time that temperature was greater than the level shown, from 21 June to 14 August 1995.....	58
Figure 3.3	Effect of temperature enhancement on cumulative leaf elongation and number of leaves per plant at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=9† or 10). t Tests: Cumulative leaf elongation, <i>Eriophorum</i> (t=0.34, P=0.7); <i>Dupontia</i> (t=-0.75, P=0.5); Number of leaves per plant, <i>Eriophorum</i> (t=0.89, P=0.4); <i>Dupontia</i> (t=0.00, P=1.0). † <i>Eriophorum</i> not always present.....	59
Figure 3.4	Effect of temperature enhancement on stem density and aboveground biomass at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n= 10). t Tests: Number of stems, <i>Eriophorum</i> (t=0.53, P=0.6), <i>Dupontia</i> (t=1.01, P=0.3), All graminoids (t=0.87, P=0.4); Aboveground biomass, <i>Eriophorum</i> (t=0.62, P=0.5), <i>Dupontia</i> (t= 1.30, P=0.2), All graminoids (t= 1.23, P=0.2).....	60
Figure 3.5	Effect of temperature enhancement on moss production at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n= 8†). t Test: (t=-1.68, P=0.1). † grubbing was observed in two sites at the beginning of the growing season.....	61

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Introduction

Les milieux humides dominés par les plantes graminoides et les mousses brunes (*Amblystegiaceae*) constituent les écosystèmes les plus productifs du Haut-Arctique. Malgré tout, ils sont considérés comme des milieux à faible productivité annuelle comparés aux habitats tempérés (Muc. 1977). Des conditions environnementales difficiles, en particulier une saison de croissance courte et froide, une intensité lumineuse faible, des précipitations peu abondantes et une disponibilité restreinte en éléments minéraux sont à l'origine de cette faible productivité (Savile, 1972). L'impact des herbivores est aussi un aspect important à considérer dans des écosystèmes fragiles comme ceux des terres humides arctiques car plusieurs subissent justement une augmentation considérable des populations d'oies depuis une vingtaine d'années (Reed, 1990; Gauthier et al., 1996).

Les travaux de Cargill et Jefferies (1984) démontrent l'effet positif d'un broutement modéré par les oies sur la croissance des plantes dû à l'effet fertilisant des fèces qui accélèrent le recyclage des éléments nutritifs. L'importance des fèces pour stimuler la croissance des plantes est un phénomène répandu et général des systèmes plantes/herbivores (McNaughton, 1979). Les éléments nutritifs ainsi retournés au sol se présentent sous des formes qui peuvent être utilisées immédiatement par les plantes, court-circuitant l'étape limitante de la décomposition microbienne à partir de la litière, un processus lent dans les milieux arctiques (Chapin III et al., 1980a; Ruess et al., 1989).

Dans notre site d'étude, c'est-à-dire les polygones de tourbe de l'île Bylot, des expériences suggèrent que les fèces n'ont pas cet effet fertilisant sur les graminoides (Gauthier et al., 1995; Beaulieu et al., 1996). Contrairement aux plantes des marais salés sub-arctiques qui croissent sur un sol minéral, les polygones de tourbe sont caractérisés par la présence d'un tapis continu de mousses brunes. Ces mousses ont un pouvoir d'échange direct avec l'environnement (Clymo, 1973). Il est possible que les éléments nutritifs des fèces soient absorbés uniquement par les mousses et que les plantes graminoides broutées par les oies n'en profitent que par la décomposition lente et constante des mousses au niveau racinaire. Même si l'interaction plantes graminoides et mousses est largement acceptée, celle-ci n'est pas encore très bien comprise (Longton, 1988;

Shaver and Chapin III, 1995) et a été négligée dans les études de cyclage des éléments nutritifs (Longton, 1984).

Plusieurs aspects du cyclage des éléments nutritifs en milieu arctique reste à élucider, en particulier le rôle des fèces et des mousses.

2. Éléments nutritifs limitant la production primaire de la toundra arctique

La faible disponibilité en éléments nutritifs dans les sols arctiques est l'un des facteurs importants qui restreint la production primaire de la végétation de la toundra (Haag, 1974; Chapin III et al., 1975; Ulrich and Gersper, 1978; Shaver and Chapin III, 1980; Chapin III and Shaver, 1985a). Une grande partie des éléments nutritifs (94-99 % de l'azote et 95-99.5 % du phosphore) se retrouvent dans la couche de matière organique dont le taux de décomposition est très lent dans l'arctique (Shaver et al., 1992). Il ressort de différentes expériences de fertilisation faites dans la toundra arctique que l'azote est le principal élément nutritif limitant la croissance des plantes vasculaires suivi par le phosphore (Haag, 1974; Chapin III et al., 1975) (voir Tableau 5, chapitre II). Par contre, Shaver et Chapin III (1995) concluent, à partir du rapport N:P des tissus des plantes vasculaires, que la production de la toundra humide est plus souvent limitée par le phosphore que l'azote (3 sites vs 1 site), tout en mentionnant cependant l'impossibilité de dire par quel élément nutritif un écosystème arctique est typiquement limité. Nadelhoffer et al. (1991) concluent aussi, sur la base du rapport N:P de minéralisation de la matière organique, qu'il y a une très faible disponibilité de phosphore dans le sol comparé à l'azote dans la toundra humide du Brooks Range en Alaska.

Pour ce qui est des mousses, aucune tendance ne semble se dégager des différentes études parcourues. À l'intérieur d'une même expérience, les mousses ont répondu de façon positive et négative à l'application de fertilisant NPK dans la toundra au nord de la Suède (Jonasson, 1992) et dans une forêt d'épinettes à Fairbanks en Alaska (Skre and Oechel, 1979). Dans une étude faite par Loonen (comm. pers.) au Spitsbergen, l'application d'azote a eu un effet positif sur la croissance des mousses, tout comme dans la toundra à tussock à Toolik Lake en Alaska (Chapin III et al., 1995). Encore à Toolik Lake mais dans une étude

différente, l'application de fertilisant NPK a eu un effet négatif sur la croissance des mousses (Chapin III and Shaver, 1985a). Cette dernière réponse des mousses est expliquée par l'augmentation de la croissance et de l'ombrage des plantes vasculaires et par les concentrations de fertilisants utilisés qui étaient très élevées. Russell (1990) croit pour sa part que la croissance des mousses de la toundra arctique est rarement limitée par les éléments nutritifs.

2.1. L'azote

L'azote constitue le quatrième élément en importance au niveau de la composition des plantes (1,5 % du poids sec) après le carbone, l'hydrogène et l'oxygène (Barbour et al., 1987; Paul and Clark, 1989). Il est un élément constituant des protéines, des acides nucléiques et de la plupart des enzymes. L'azote s'accumule dans les jeunes tissus végétaux, les graines et les organes de réserve des plantes (Barbour et al., 1987). Le cycle de l'azote est celui qui a été le plus étudié pour divers écosystèmes (Paul and Clark, 1989). C'est un cycle gazeux dont le réservoir est l'atmosphère (Barbour et al., 1987). On retrouve l'azote sous forme inorganique et organique dans le sol.

Parmi les formes inorganiques absorbées par les plantes, il y a les ions NH_4^+ et NO_3^- que l'on retrouve en solution dans le sol. L'azote NH_4^+ provient de la minéralisation de l'azote organique (dégradation des protéines, des sucres aminés et des acides nucléiques de la matière organique du sol). L'azote NO_3^- provient d'un processus appelé nitrification où il y a conversion de NH_4^+ en NO_3^- (Paul and Clark, 1989). Les sols humides arctiques sont dominés par la forme NH_4^+ (Flint and Gersper, 1974; Gersper et al., 1978; Van Cleve and Alexander, 1981). Trois raisons semblent expliquer la prédominance de l'azote sous cette forme: a) les températures froides inhibent la nitrification plus que l'ammonification, b) les conditions faibles en oxygène des milieux humides inhibent fortement la nitrification et favorisent plutôt la dénitrification, et c) le NO_3^- est facilement lessivé tandis que le NH_4^+ est adsorbé aux particules du sol (capacité d'échange cationique) (Koch et al., 1991). Les ions NH_4^+ sont liés au complexe d'échange ionique et sont en équilibre avec les cations de la solution du sol (Flint and Gersper, 1974; Gersper et al., 1978).

Malgré l'importance du NH_4^+ dans les sols arctiques, des études ont démontré que plusieurs plantes de ces milieux (*Dryas integrifolia*, *Oxyria digyna*, *Eriophorum scheuchzeri* et *E. vaginatum*) possédaient l'habilité d'assimiler le NO_3^- et de croître avec succès à partir du NO_3^- comme source d'azote (Koch et al., 1991; Atkin and Cummins, 1994). Koch et al. (1991) expliquent cette capacité d'utilisation des nitrates par la conservation des traits d'absorption du NO_3^- . D'autre part, le NO_3^- est peut-être plus important que l'on ne croit comme source d'azote pour les plantes dans la toundra arctique (Koch et al., 1991; Nadelhoffer et al., 1991). Dans plusieurs écosystèmes, plantes et bactéries absorbent le NO_3^- tellement rapidement que sa concentration dans le sol n'est pas le reflet de ce qui est disponible pour les plantes. Même dans les sites acides, le NO_3^- est abondant durant une courte période suivant la fonte des neiges (Koch et al., 1991). Enfin, le NO_3^- peut être une source importante d'azote lorsque les racines libèrent assez d'oxygène à leur surface pour soutenir la nitrification (Koch et al., 1991). Nadelhoffer et al. (1991) mentionne pour leur part que les sols des six écosystèmes arctiques étudiés avaient le potentiel de supporter la nitrification même à des températures juste au-dessus de zéro. Dans le cas de la toundra humide à *Carex*, il y a potentiel de nitrification si des perturbations locales ou à grande échelle diminuent le contenu en eau du sol (Nadelhoffer et al., 1991). Enfin, les nitrates produits dans un écosystème peuvent être transportés au bas d'une pente à d'autres écosystèmes où il n'y a pas de nitrification (Nadelhoffer et al., 1991; Shaver et al., 1991).

Une autre forme d'azote utilisée par les plantes provient de la fixation de N_2 gazeux dans l'atmosphère par divers groupes de procaryotes vivants dans le sol en symbiose ou à l'état libre. Les cyanobactéries sont les organismes fixateurs d'azote qui dominent plusieurs environnements arctiques, en particulier la toundra humide (Stutz, 1977; Alexander et al., 1978; Chapin et al., 1991). À Truelove Lowland, Devon Island (75°N, 84°O), l'espèce dominante est *Nostoc commune*. On la retrouve sous forme de petites sphères associées aux mousses ou à la surface du sol, et aussi sous forme de couche laminaire dans les plans d'eau peu profonds de la toundra humide ou aux bords des lacs. Le taux de fixation d'azote annuel y est de 0,3 g $\text{N}\cdot\text{m}^{-2}$, lequel est semblable à d'autres estimations faites dans les écosystèmes arctiques. Ce taux est faible comparé à celui des écosystèmes forestiers tempérés ou tropicaux mais semblable aux taux des prairies tempérées et des forêts boréales (Chapin et al., 1991). Des expériences faites avec le traceur ^{15}N par Alexander et al.

(1978) démontre que l'azote fixé par les bactéries vivant sur la mousse était transféré à la mousse et aux plantes vasculaires.

L'azote inorganique est habituellement considéré comme la seule forme d'azote absorbée par les plantes. Cependant, des études sur l'absorption des éléments nutritifs ont démontré que certaines espèces de plantes étaient capables d'assimiler l'azote organique. Dans la toundra arctique, de fortes concentrations d'acides aminés dans le sol ainsi que le potentiel élevé d'absorption d'acides aminés par la majorité des espèces étudiées, indiqueraient que l'azote organique est une importante source directe d'azote pour les plantes de la toundra arctique (Kielland, 1994). Selon Kielland (1994) cette capacité des plantes arctiques d'absorber les acides aminées suggère que la représentation habituelle des cycles terrestres de l'azote est incomplète.

2.2. Le phosphore

Le phosphore constitue le huitième élément en importance au niveau de la composition des plantes (0,2 % du poids sec). Il est impliqué dans la structure de plusieurs molécules vitales tels que les acides nucléiques et les phospholipides. De plus, l'énergie utilisée dans les cellules est libérée par l'hydrolyse des liens phosphates. Le cycle du phosphore est un cycle sédimentaire c'est-à-dire qui ne possède pas de phase gazeuse importante. Son réservoir principal est la croûte terrestre (Barbour et al., 1987). On retrouve le phosphore sous forme inorganique et organique dans le sol.

Dans la toundra humide de Barrow en Alaska, le phosphore inorganique dissout dans la solution du sol provient de la décomposition de la matière organique, du lessivage des éléments nutritifs des fèces et de la litière, et des précipitations. La décomposition de la matière organique est la principale source de phosphore (Chapin III et al., 1978). Le phosphore inorganique présent dans la solution du sol semble très faible. Cependant, des expériences de fractionnement chimique démontrent qu'en condition anaérobie et réductrice caractéristique de la toundra humide, une grande partie est extractible comparée aux analyses en laboratoire faites en conditions aérobies (Gersper et al., 1978). La majorité du phosphore

disponible est lié au fer ou à l'aluminium et est relativement immobile dans le sol. En effet, la plupart des phosphates sont insolubles ou très peu solubles. C'est la flore microbienne et les racines des plantes qui contribuent au renouvellement en phosphore inorganique de la solution du sol par l'effet solubilisant de leur production de CO₂ et d'acides organiques. De plus, il y a transformation du phosphore organique en phosphore inorganique par les phosphatases produites par les racines des plantes, et principalement par la minéralisation microbienne (Paul and Clark, 1989). Selon Kielland et Chapin III (1994), le phosphore extractible du sol est un indice raisonnable du phosphore disponible dans le sol.

Les deux tiers du phosphore présent dans les 10 premiers centimètres du sol de la toundra humide de Barrow en Alaska est sous forme organique. Comme pour l'azote, une très faible partie du phosphore organique dissout est facilement hydrolysable. Le rapport de phosphore organique dissout versus phosphore organique total est de 0,0008:1 comparé à 0,002:1 pour l'azote, ce qui est minime (Gersper et al., 1978).

3. Les sources d'éléments nutritifs et les facteurs affectant leur disponibilité en milieu arctique

La limitation de la production primaire végétale dans l'Arctique n'est pas le résultat de la présence d'une faible quantité d'éléments nutritifs dans le système mais plutôt d'un taux de recyclage lent. En effet, les communautés végétales de l'Arctique ont généralement des quantités d'éléments nutritifs accumulés dans l'écosystème (végétation et sol jusqu'à une profondeur de 20 cm) comparable ou même plus élevées que dans les milieux tempérés (Chapin III et al., 1980b). La disponibilité en éléments nutritifs en milieu arctique est généralement faible à cause des précipitations peu abondantes, des températures froides qui empêchent l'érosion de la roche mère et qui diminuent l'activité microbienne du sol (Chapin III and Shaver, 1985b).

3.1. Sources d'éléments nutritifs

Dans la plupart des écosystèmes, la minéralisation de la matière organique est la voie dominante de contribution des éléments inorganiques à la solution du sol (Shaver et al., 1991). La minéralisation de la matière organique (décomposition) est la transformation des éléments de la forme organique à une forme inorganique par des processus biologiques qui impliquent la contribution de la flore microbienne du sol. Les processus de décomposition sont sensibles aux faibles températures et aux faibles concentrations en oxygène, d'où l'accumulation de matière organique comme on retrouve en milieux humides arctiques (Van Cleve and Alexander, 1981). L'azote et le phosphore contenus dans des molécules organiques complexes tendent à s'accumuler dans la zone anaérobie des milieux humides arctiques pour deux raisons: (1) l'absence de champignons en milieux acides qui normalement sont capables de décomposer des substrats complexes et (2) l'incapacité des bactéries d'attaquer ces substrats à faible température et à faible concentration en oxygène (Chapin III et al., 1980b). Cependant, dans la toundra humide et la lande du Brooks Range en Alaska, la minéralisation correspondait à 190 à 250 % de la demande des plantes en azote. Il semble donc qu'il y aurait des surplus d'azote dans le système venant de la minéralisation. Ils ont aussi trouvé que les taux de minéralisation les plus élevés se trouvaient dans les sites les moins productifs (toundra humide à cypéracés et lande du sommet de colline). Ils ont ainsi conclu que le manque de corrélation entre le taux de minéralisation et la demande des plantes suggèrait une grande variation dans l'importance relative de la minéralisation comme source d'azote pour les plantes (Shaver et al., 1991).

Les dépôts atmosphériques et les précipitations sont d'autres voies qui sont souvent importantes, surtout lorsqu'une couche de sol organique isole les plantes des éléments fournis par l'érosion de la roche mère sous-jacente (Shaver et al., 1991). L'Arctique reçoit peu de précipitation, soit de 50-250 mm par an dont la moitié tombe durant la saison de croissance (Chapin III and Shaver, 1985b). Le climat arctique et les patrons de circulation atmosphérique globaux limitent l'apport d'éléments nutritifs provenant de l'atmosphère. La présence de glace sur la mer minimise l'apport venant des embruns. De plus, l'éloignement des centres agricoles et urbains rend les retombées d'éléments nutritifs provenant de ces sources négligeables (Chapin III et al., 1980b; Dowding et al., 1981). Malgré cela, les

dépositions atmosphériques et les précipitations représentent probablement une autre voie importante dans l'accumulation à long terme et le maintien des réserves d'éléments nutritifs dans les écosystèmes arctiques (Dowding et al., 1981; Shaver et al., 1991). Dans la toundra humide du Brooks Range en Alaska, les précipitations contribuent de 2 à 9 % du besoin annuel en azote et de 5 à 10 % du besoin annuel en phosphore. De plus, des quantités mesurables d'azote inorganique ont été mesurées dans la neige accumulée dans la toundra humide (Shaver et al., 1991). Dans la toundra côtière en Alaska, les concentrations de phosphore et d'azote inorganiques sont plus élevées dans la pluie que la neige. L'été, l'ammonium constitue 75 % de la concentration totale en azote contenu dans les précipitations et l'azote organique moins de 20 %. De plus, les précipitations sont la source externe principale de phosphore au niveau du sol (Gersper et al., 1978).

Selon Dowding et al. (1981), c'est lors de la fonte des neiges que l'on retrouve la plus grande source de phosphore sous forme soluble et échangeable. Leurs concentrations diminuent progressivement à mesure que la saison de croissance avance. Les fortes concentrations du début de saison sont expliquées par différents facteurs: 1) le gel des cellules microbiennes provoque la lyse de leur contenu qui fournit une concentration importante d'éléments nutritifs dans la solution du sol lors de la fonte, 2) la décomposition se produit de façon active sous 0°C, d'où une libération hâtive des éléments nutritifs au printemps et plus tard à l'automne lorsque les plantes ont cessé d'absorber les éléments nutritifs du sol et 3) l'eau de fonte lessive les éléments nutritifs provenant des fèces et de l'urine ainsi que de la litière.

Une autre source d'éléments nutritifs provenant de l'atmosphère est l'azote atmosphérique (N_2) qui est fixé par les microorganismes du sol. La teneur en eau du sol et la température sont les deux principaux facteurs contrôlant la fixation de l'azote (Alexander et al., 1978; Van Cleve and Alexander, 1981; Chapin et al., 1991). Le taux de fixation d'azote est plus élevé dans les endroits humides (Gersper et al., 1978; Chapin et al., 1991). Au niveau de la température, il existe une température optimale où la fixation d'azote est plus élevée. C'est pourquoi les taux de fixation d'azote varient durant la journée. Dans le Haut-Arctique, la température est un facteur limitant la fixation d'azote, considérant que la température optimale est d'environ 21°C pour le fonctionnement normal des bactéries et que la

température estivale moyenne à la surface du sol est d'environ 7°C (mesuré à Truelove Lowland; (Chapin et al., 1991)). Un autre facteur semble aussi être important dans le contrôle de l'apport d'azote par la fixation biologique. On a constaté que les stades avancés de développement d'un écosystème sont souvent accompagnés d'une diminution de l'azote fixé comparés aux stades plus jeunes. Ceci s'explique par l'accumulation d'azote dans la matière organique et par la diminution de la disponibilité du phosphore qui est aussi reconnu comme un facteur limitant la fixation d'azote (Chapin et al., 1991; Shaver et al., 1991).

Une autre source externe d'éléments nutritifs que l'on retrouve parfois dans la toundra arctique sont les mycorhizes. Les mycorhizes sont l'association symbiotique entre un champignon inférieur et les racines d'une plante. Elles peuvent augmenter l'apport en azote et en phosphore de la plante-hôte par une meilleure exploitation du sol (Miller and Laursen, 1978; Berendse and Jonasson, 1992). Cependant dans la toundra arctique, les habitats semi-aquatiques comme les polygones concaves ou la toundra humide possèdent peu d'espèces avec mycorhizes, car plusieurs champignons ne peuvent survivre dans des conditions extrêmes d'humidité (Miller and Laursen, 1978). Un résultat intéressant est celui obtenu par Kielland et Chapin III (1994). Ils ont montré que le potentiel d'absorption du phosphore le plus élevé parmi dix plantes vasculaires représentatives de quatre communautés de la toundra arctique près de Toolik Lake, Alaska, se retrouve chez *Carex aquatilis*, une graminéoïde non-mycorhizienne croissant dans la toundra humide. De plus, Miller et Laursen (1978) mentionnent que les plantes d'habitats humides comme *Dupontia fisheri* possèdent un système racinaire avec une grande surface ainsi que plusieurs fines racines ce qui compense en partie pour l'absence de mycorhizes.

Enfin, une dernière source d'éléments nutritifs s'ajoutant aux sources externes mentionnés dans les paragraphes précédents est le recyclage interne des éléments nutritifs dans la plante. À cause de la faible disponibilité en éléments nutritifs dans l'Arctique, la croissance des plantes dépend grandement sur leur recyclage interne (Shaver et al., 1991; Kielland and Chapin III, 1992). Il peut représenter de 50 à 90 % de l'apport en azote et en phosphore alloué à la production primaire (Jonasson and Chapin III, 1985; Shaver et al., 1991; Berendse and Jonasson, 1992). La plupart des éléments recyclés proviennent des feuilles sénescentes, des tiges ou autres tissus avant qu'ils meurent. Ils sont alloués à la croissance des nouveaux tissus ou emmagasinés dans les organes pérennants pour l'hiver selon le moment

où cela se produit durant la saison de croissance (Shaver et al., 1991). La recirculation des éléments nutritifs ainsi que l'utilisation des réserves permettent aux plantes arctiques de subsister à l'aide d'éléments nutritifs déjà acquis et ainsi être moins dépendantes de la disponibilité en éléments nutritifs du sol (Berendse and Jonasson, 1992). Brown (1982) mentionne aussi la possibilité du transfert des molécules organiques des parties mortes ou sénescentes des mousses vers les autres parties comme source d'azote importante pour leur croissance.

3.2. Études de cas

Voici trois exemples où les sources majeures d'éléments nutritifs diffèrent selon les endroits: (1) À Barrow en Alaska, la toundra côtière dépend largement des sources atmosphériques (Chapin III et al., 1980b). La source principale d'azote à ce site vient de la fixation de l'azote atmosphérique par les algues bleues suivi par l'azote inorganique contenu dans les précipitations. La source principale de phosphore inorganique provient des précipitations (Gersper et al., 1978). (2) À Truelove Lowland sur l'île de Devon (Haut-Arctique) la fixation de l'azote est considérée aussi comme la source majeure d'azote dans l'écosystème (Stutz, 1977). (3) Dans une autre étude faite en Alaska dans la chaîne de montagne Brooks, les sources majeures d'éléments nutritifs proviennent du recyclage de l'azote et du phosphore à l'intérieur de la plante suivi de la minéralisation de la matière organique, du moins pour l'azote (Shaver et al., 1991).

3.3. Autres facteurs mineurs affectant la disponibilité des éléments nutritifs: pergélisol et immobilisation microbienne

Dans la section 3.1 il est fait mention des différentes sources d'éléments nutritifs ainsi que des facteurs spécifiques à chaque source affectant la disponibilité des éléments nutritifs. Deux autres facteurs s'ajoutent à ceux-ci, le pergélisol et l'immobilisation microbienne.

Le pergélisol joue un rôle important dans la disponibilité des éléments nutritifs. Un effet positif de sa présence est qu'il empêche le lessivage des éléments nutritifs en

profondeur (Chapin III et al., 1980b; Van Cleve and Alexander, 1981). Durant l'hiver le sol est complètement gelé. Le dégel se produit immédiatement après la fonte des neiges et atteint le maximum de profondeur (20-80 cm) à la fin août. À l'automne, le sol demeure partiellement dégelé et l'activité biologique continue même après que la neige et les températures sous zéro arrêtent la croissance de la partie aérienne des plantes (Chapin III and Shaver, 1985b). Ce qui est disponible aux plantes est donc relié à la profondeur de dégel du sol au cours de la saison de croissance.

Un autre facteur pouvant affecter la disponibilité des éléments nutritifs est un processus que l'on appelle immobilisation et qui se définit comme la transformation microbienne des formes inorganiques aux formes organiques. En contrepartie à la minéralisation, la flore microbienne utilise aussi une partie des éléments nutritifs essentiels aux plantes (Gersper et al., 1978). En d'autres mots il y a compétition entre les plantes et la flore microbienne au niveau des éléments nutritifs du sol. Lorsque la demande microbienne au niveau des éléments nutritifs est élevée, celle-ci limite sévèrement la disponibilité de l'azote et du phosphore pour les plantes (Nadelhoffer et al., 1991).

4. Nutrition minérale chez les mousses

Les mousses ne possèdent pas de système racinaire élaboré (Brown, 1984). L'absorption des minéraux se fait à travers toute la surface du gamétophyte qui possède un grand rapport surface/volume et une faible résistance à l'absorption des ions de la solution environnante dû à une cuticule non-développée (Brown, 1982). Les mousses reçoivent la majeure partie de leurs éléments nutritifs (cations et anions) des sources aériennes (précipitations, eau de lessivage le long des plantes vasculaires) et des mouvements capillaires venant de leur milieu environnant (eau de fonte, eau du sol) (Chapin III et al., 1980b; Proctor, 1981; Brown, 1984; Weber and Van Cleve, 1984; Brown and Bates, 1990; Longton, 1992). Malgré l'emphase mise sur l'importance de l'apport des sources aériennes, Brown et Bates (1990) nous disent de ne pas négliger les autres sources potentielles d'éléments nutritifs comme le substrat.

Chez les mousses, l'absorption des éléments nutritifs peut se faire à deux endroits: soit à l'extérieur de la membrane plasmique où ils sont liés à des sites d'échange chargés ou solubles entre les cellules (site extracellulaire), soit dans les régions circonscrites par la membrane plasmique (site intracellulaire) (Brown, 1982; Brown, 1984; Brown and Bates, 1990). L'absorption au niveau des sites extracellulaires se fait par des processus physico-chimiques passifs, notamment des échanges ioniques. Ils impliquent principalement le remplacement d'un cation lié à un anion immobile à l'extérieur de la membrane par un autre cation. Les tissus muscinaux morts sont aussi capables de faire ces échanges cationiques. Les échanges anioniques sont beaucoup plus rares (Brown, 1982; Brown, 1984; Brown and Bates, 1990). À noter que les ions solubles retenus passivement ne sont pas retenus exclusivement par les échanges ioniques mais aussi par la formation complexe de chélates (chélation). L'absorption aux sites intracellulaires est le résultat de processus biologiques qui contrôlent le passage sélectif des ions à travers la membrane lipoprotéique (Brown, 1982; Brown, 1984).

Peu importe les ions solubles présentés aux cellules muscinales, il y aura d'abord équilibre avec les sites de liaisons à l'extérieur de la cellule (Brown, 1982). L'équilibre d'échange cationique se fait rapidement en solution concentrée. Cependant des expériences faites avec des concentrations similaires à celles retrouvées en nature démontrent que l'équilibre se fait en terme de jours plutôt que d'heures (Brown and Bates, 1990). Une fois l'équilibre établi, les ions restants sont disponibles pour l'absorption dans la cellule (Brown, 1982).

Plusieurs facteurs tels que la concentration de la solution, la fréquence de mouillage et de séchage, et l'activité physiologique des mousses influencent l'incorporation des éléments nutritifs (Brown, 1982). La concentration des éléments aux sites d'échanges reflète les conditions récentes de l'environnement. Les concentrations intracellulaires reflètent plutôt les demandes en éléments nutritifs des cellules muscinales (Brown and Bates, 1990).

5. Influence des mousses sur le cyclage des éléments nutritifs

Dans les écosystèmes où elles abondent, tout le monde s'entend sur l'importance des mousses dans le cyclage des éléments nutritifs. Néanmoins, l'information sur

les effets filtrants et nutritionnels des mousses est limité (Longton, 1984; Brown and Bates, 1990; Kielland and Chapin III, 1992; Sveinbjörnsson and Oechel, 1992; Shaver and Chapin III, 1995). Les mousses ont l'habilité de capter les éléments nutritifs contenus dans les précipitations, l'eau de lessivage le long des plantes, l'eau de fonte et du sol (Longton, 1984; Kielland and Chapin III, 1992). Certains de ces éléments nutritifs seraient incorporés dans les nouvelles pousses (Longton, 1984). Brown et Bates (1990) suggèrent qu'une fois une certaine biomasse et un contenu en éléments nutritifs atteints, les mousses peuvent devenir relativement indépendantes des sources externes et comptent sur la translocation des éléments nutritifs des tissus senescents. Enfin, il y aurait rétention des éléments nutritifs dans les espaces capillaires de la colonie, dont une partie peut s'évaporer ou s'écouler lentement dans le substrat sous-jacent (Longton, 1992).

Des expériences faites avec le traceur ^{15}N permet d'avoir une meilleure idée du sort de l'azote dans les systèmes mousses-plantes vasculaires. Une étude faite dans une forêt d'épinettes noires en Alaska conclue que l'azote, immobilisé rapidement et retenu dans les couches de mousses (vertes, brunes), est cédé très lentement aux couches inférieures où se concentrent les racines des plantes vasculaires (Weber and Van Cleve, 1984). Dans la toundra à tussock au nord de l'Alaska, les plantes vasculaires ont démontré une augmentation de la concentration en ^{15}N avec le temps tandis que la partie verte des mousses a absorbé le ^{15}N immédiatement après l'application. La partie brune des mousses a montré un forte absorption initiale suivi d'une diminution constante avec le temps. Cette diminution démontre selon les auteurs que l'azote associé à la mousse brune était faiblement adsorbé (Marion et al., 1982).

Dans une expérience au champ (Brown and Bates, 1990) des segments apicaux de 2 cm de *Pseudoscleropodium purum* n'ont pas retenu de façon permanente le phosphore appliqué. Au début, il y a eu un gain substantiel du phosphore intracellulaire suivi d'une perte presque complète. Aucune évidence d'augmentation de croissance, de consommation de luxe (augmentation de la concentration d'un élément par rapport aux concentrations initiales) ou d'accumulation d'éléments nutritifs au cours de l'année n'ont été détectées. Il semble selon eux qu'un transfert rapide d'éléments aux autres parties du cycle nutritif s'est produit. Ils concluent en disant que l'efficacité des bryophytes à piéger et libérer les éléments nutritifs restent une question ouverte.

Les éléments nutritifs capturés par les mousses sont rendus disponibles aux autres organismes (ex. plantes vasculaires et bactéries) par leur décomposition, par lessivage, ou suivant le dégel ou la réhydratation (Longton, 1992). Selon Weber et Van Cleve (1984), les taux de décomposition et le retour des éléments nutritifs des mousses aux plantes vasculaires diminuent en allant vers le nord à cause des températures plus froides qui diminuent le taux de minéralisation.

Malmer et al. (1994) ont étudié l'interaction entre les sphaignes et les plantes vasculaires dans des tourbières à sphaignes. Les sphaignes prennent leurs éléments nutritifs à partir des dépositions atmosphériques et les plantes vasculaires à partir de la minéralisation de la matière organique. Selon eux, un fort taux de minéralisation serait bénéfique aux plantes vasculaires. Les plantes créeraient alors de l'ombrage et de la litière qui auraient un effet négatif sur la croissance des mousses. Cependant, le faible taux de décomposition de la sphaigne garde le système en équilibre du fait qu'il réduit l'approvisionnement en éléments nutritifs aux plantes vasculaires.

Pour avoir une meilleure compréhension du cyclage et de la limitation des éléments nutritifs en milieu arctique, des études sur les effets filtrants et nutritionnels des mousses sont nécessaires (Brown and Bates, 1990; Berendse and Jonasson, 1992; Shaver and Chapin III, 1995). Brown et Bates (1990) signalent que des expériences de fertilisation combinées avec des études d'emplacement cellulaire, augmenteraient notre compréhension des processus impliqués dans le passage des éléments nutritifs à travers les bryophytes. Des expériences utilisant des isotopes (ex. ^{15}N) semblent aussi adéquates pour ce genre d'étude.

6. Autres facteurs limitants: eau et température

6.1 Eau

La composition en espèces et la productivité des communautés de plantes arctiques sont reliées de près à la teneur en eau du sol. Les précipitations annuelles du Haut Arctique Canadien dépassent rarement 250 mm et une grande partie est sous-

forme de neige. La toundra compose moins de deux pour cent de la superficie sans glace du Haut Arctique Canadien. L'autre 98 % est composé du désert arctique et du semi-désert. La toundra de l'est du Haut Arctique Canadien est souvent du type toundra humide à Carex (Nosko and Courtin, 1995).

Henry et al. (1986) ont étudié l'effet de l'eau sur les graminoides de la toundra humide d'Alexandra Fiord. Pendant trois étés consécutifs, ils ont appliqué 13 litres d'eau à chaque 10 jours. Une augmentation de la quantité d'eau disponible n'a eu aucun effet sur la biomasse des graminoides de la toundra humide.

Pakarinen et Vitt (1974) observent que l'eau joue un rôle déterminant dans la croissance des mousses. Steere (1978) mentionne lui aussi la disponibilité de l'eau comme étant le facteur limitant le plus la croissance des bryophytes. Les bryophytes possèdent une faible résistance et les feuilles ont peu de contrôle face à la perte d'eau (Proctor, 1981). Cependant, Oechel et Sveinbjornsson (1978) ont rapporté que la biomasse des bryophytes de la toundra côtière de Point Barrow était rarement limitée par la disponibilité de l'eau et que l'adaptation des formes de croissance aux conditions locales d'humidité permettait une photosynthèse optimum en tout temps quand la lumière ou la température n'était pas limitante.

À l'Île Bylot, l'eau pourrait être un facteur limitant certains étés. La production primaire des polygones de tourbe fut très faible en 1994. La croissance des plantes vasculaires arrêta complètement après le début de juillet. Une des hypothèses avancées sont les conditions très sèches qui ont prévalu jusqu'à la fin juillet (Piedboeuf, 1996).

6.2 Température

L'Arctique est généralement considéré comme un système limité par la température. Cependant, les plantes arctiques maintiennent un fort taux d'activité physiologiques à de faibles températures et leur température optimale pour plusieurs processus physiologiques est plus basse que les espèces des régions tempérées (Chapin III et al., 1980b; Kielland and Chapin III, 1992). Les températures froides de l'Arctique ont relativement peu d'effets directs sur l'absorption des éléments nutritifs comparé aux effets indirects comme une courte saison de croissance, une faible profondeur

de dégel et une faible disponibilité d'éléments nutritifs réduite (Kielland and Chapin III, 1992).

Une augmentation de la température de l'air aurait pour effet une augmentation de la température du sol, de la profondeur de dégel et de la disponibilité des éléments nutritifs (Chapin III et al., 1995). La disponibilité restreinte des éléments nutritifs en milieu arctique est une conséquence indirecte de la faible température du sol qui inhibe le renouvellement des éléments nutritifs par les processus microbiens (Widden, 1977; Flanagan and Bunnell, 1980). Une élévation de la température du sol aurait donc pour effet une augmentation du taux de minéralisation et par conséquent une plus grande disponibilité des éléments nutritifs (Nadelhoffer et al., 1991; Berendse and Jonasson, 1992; Kielland and Chapin III, 1992; Shaver et al., 1992; Chapin III et al., 1995). Ce changement favoriserait les espèces ayant un fort potentiel d'absorption des éléments nutritifs et amènerait ainsi un changement dans la composition des espèces (Berendse and Jonasson, 1992; Kielland and Chapin III, 1992; Chapin III et al., 1995). Une augmentation de la température du sol nécessite une augmentation de la température de l'air sur une longue période pour que les processus de minéralisation soient influencés (Shaver et al., 1992).

Les bryophytes arctiques maintiennent un haut taux de photosynthèse sous un large éventail de températures, soit de 0 °C à 20 °C (Oechel and Sveinbjörnsson, 1978). Selon Longton (1970), il y aurait quand même une corrélation entre le taux de croissance de *Polytrichum alpestre* et la température. Cependant, il mentionne que des études plus approfondies sont nécessaires. Chapin III et Shaver (1985a) ont obtenu une diminution de croissance chez *Aulacomnium turgidum* dans la toundra humide sous une serre. Ils expliquent que l'augmentation de croissance et l'ombrage des plantes vasculaires peuvent partiellement expliquer cette diminution.

7. Objectifs de l'étude

Pour bien comprendre un écosystème, il faut connaître les différentes relations qui y existent. À l'Île Bylot dans le Haut-Arctique, les oies utilisent les polygones de tourbe comme site d'alimentation durant l'élevage des jeunes. Ces polygones de tourbe sont composés de plantes vasculaires poussant à travers un tapis de mousse. Cette étude tentera de mieux comprendre les interactions entre les oies-

plantes graminoides-mousses. Ceci se fera: (1) En identifiant les facteurs limitant la croissance des plantes broutées par les oies, (2) en identifiant les facteurs limitant la croissance des mousses, (3) en examinant l'effet d'une application de fèces d'oies sur la croissance des plantes et (4) en examinant l'effet de la profondeur du sol sur le taux de décomposition de la matière organique.

Au début de cette étude, les facteurs limitants qui suivent étaient à l'étude: l'eau, la température et les éléments nutritifs azote et phosphore. À cause des conditions très humides de l'été 95, l'effet de l'eau sur la végétation arctique n'a pu être étudié (voir chapitre 2, study area). Pour ce qui est du facteur température, ce genre d'expérience doit se faire à long terme. Nous présentons ici que les données de la première année d'une expérience à long terme. Par conséquent l'emphase de ce projet a été mis sur les éléments nutritifs, azote et phosphore.

7.1 Hypothèses

- 1) L'azote ou le phosphore sont des facteurs qui limitent la croissance des plantes graminoides et des mousses.
- 2) Les mousses sont les premières à bénéficier des éléments nutritifs des fèces d'oies au détriment des plantes vasculaires.
- 3) La masse racinaire des graminoides se trouve là où le taux de décomposition est le plus élevé, soit à la base de la strate muscinale vivante.
- 4) La température a un effet limitant sur la croissance des plantes graminoides et des mousses.

Cette étude tentera donc d'identifier les facteurs limitant la croissance des plantes vasculaires et des mousses afin de mieux comprendre l'effet de la présence des oies sur les plantes graminoides et les mousses de cet écosystème.

CHAPITRE II

NUTRIENTS LIMITING THE GROWTH OF GRAMINOID PLANTS AND MOSSES IN POLYGON FENS GRAZED BY GREATER SNOW GEESE IN THE HIGH ARCTIC

Abstract

The south plain of Bylot Island, NWT, is the most important nesting site of the greater snow goose population (*Chen caerulescens atlantica*). Over the last twenty years snow goose population has increased rapidly, raising concerns about the future of the ecosystem as a breeding ground. This study looks at the factors limiting the growth of plants grazed by snow geese (*Dupontia fisheri* and *Eriophorum scheuchzeri*) and mosses in polygon fens. It also tries to understand the response of mosses and graminoids to a sudden pulse of nutrients coming from the deposition of goose faeces.

Aboveground biomass of graminoids responded to fertilization only when high level of nitrogen (10 g m^{-2}) was applied alone or with phosphorus. No response from the belowground biomass was observed. Mosses also had a positive response to fertilization by incorporating both nitrogen and phosphorus at low and high levels in their tissues. Nevertheless these nutrients uptake did not translate into increased moss growth. Faeces application did not influence graminoids and moss growth response. The decomposition rate was greatest between 0 cm and 5 cm, the level just above the rooting zone

Although nitrogen was the major nutrient limiting the growth of graminoid plants in polygon fens, the concentration of nitrogen required to obtain a response from graminoid plants was much higher than the one added by goose faeces at current population level. We suggest that when the nitrogen input is low, the moss carpet acts like a natural barrier soaking up all nutrients and preventing their absorption by graminoids.

Résumé

La plaine sud de l'Île Bylot, situé dans le Haut-Arctique, est le plus important site de nidification de la Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Depuis les vingt dernières années, sa population a considérablement augmenté, provoquant une inquiétude pour l'avenir de cet écosystème. Les objectifs de cette étude sont premièrement de trouver quels sont les facteurs limitant la croissance des plantes broutées par les oies (*Dupontia fisheri* and *Eriophorum scheuchzeri*) et des mousses dans les polygones de tourbe. Deuxièmement, d'essayer de comprendre la réponse des mousses et des plantes graminoides à une fertilisation provenant des éléments nutritifs contenus dans les fèces d'oies.

Une réponse positive de la biomasse aérienne des plantes graminoides a été obtenue suite à l'application d'une forte concentration en azote (10 g m^{-2}) seule ou en combinaison avec le phosphore. Cependant aucune réponse de la biomasse souterraine n'a été observée. Les mousses ont elles aussi répondu de façon positive à la fertilisation par l'incorporation des éléments nutritifs à faible ou forte concentration dans leurs tissus. Cependant cette incorporation des éléments nutritifs ne s'est pas traduit par une augmentation de leur production. L'application de fèces n'a eu aucun effet sur la croissance des mousses et des plantes graminoides. Enfin, le taux de décomposition le plus élevé se trouve à la surface (entre 0 et 5 cm), juste au-dessus de la zone racinaire.

Même si l'azote est l'élément nutritif majeur limitant la croissance des plantes graminoides dans les polygones de tourbe, la concentration d'azote requise pour obtenir une réponse des plantes graminoides est beaucoup plus élevée que celle ajoutée naturellement par les fèces d'oies de la population actuelle. Nous suggérons que lorsque l'apport en azote est faible, le tapis de mousse agit comme une barrière naturelle imbibant tous les éléments nutritifs et ainsi empêchant leur absorption par les graminoides.

Introduction

Arctic ecosystems are characterized by short and cold growing seasons, restricted availability of nutrients, low radiation and low precipitation (Savile, 1972). Occasionally, the tundra also faces the stress of intense grazing (Mattheis et al., 1976; Freedman et al., 1994). According to McNaughton (1983) there are three responses from plants to grazing: 1) plant growth declines consistently as the intensity of grazing increases, 2) plants are able to compensate for grazing up to some level, then growth declines with increasing grazing, and 3) plant growth is increased by moderate levels of grazing, then declines and goes negative at higher level of grazing. The last response was observed in the subarctic salt marsh at La Pérouse Bay, Manitoba. Grazing by lesser snow geese (*Chen caerulescens caerulescens*) was shown to be damaging at high densities (Hik and Jefferies, 1990). On the other hand moderate grazing by lesser snow geese had a positive effect on primary production principally due to the fertilizing effect of goose faeces (Cargill and Jefferies, 1984; Hik and Jefferies, 1990). The nutrients, which are returned to the soil as faeces or urine, are in forms that can be readily used by plants, thereby bypassing the rate-limiting step of the release of nutrients from litter (Ruess et al., 1989). This could be important in arctic ecosystems where nutrient availability is often a limiting factor

Primary production in response to grazing by greater snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) has been determined in polygon fens and pond margins on Bylot Island in the Canadian High Arctic. Although grazed plants were able to grow new foliage, goose grazing did not enhance primary production (Gauthier et al., 1995; Beaulieu et al., 1996). In contrast with the studies of La Pérouse Bay where most plants grazed by geese grow on mineral soil in salt marshes, plants found in polygon fens and pond margins grow on organic soil formed mostly by brown mosses (Amblystegiaceae). Mosses are often major components of the tundra ecosystem (Clarke et al., 1971; Vitt and Pakarinen, 1977; Russell, 1988). Even though an interaction between graminoid plants and mosses in nutrient cycling is widely accepted, their relationship is not well understood (Longton, 1988; Shaver and Chapin III, 1995) and has often been disregarded in studies of nutrient cycling in the Arctic (Longton, 1984). Mosses have direct exchanges with their environment because of their one-cell thick leaves and their high exchange capacity (Clymo,

1973; Longton, 1992). The absence of a positive response to goose grazing in the wetlands of Bylot Island may be due to the moss carpet which could absorb most nutrients leached from goose faeces (Gauthier et al., 1995; Beaulieu et al., 1996). Hence mosses could benefit from this nutrient pulse and increase their annual growth to the detriment of vascular plants. Eventually, nutrients would be slowly released through decomposition below the living moss carpet and gradually transferred to the roots of the vascular plants at a steady rate but much later. Therefore, one could expect to find the vascular plant roots in the zone where decomposition activity is greatest in the peat column.

The objectives of the present study are to examine the role of nutrients in limiting the growth of plants grazed by snow geese and mosses in polygon fens on Bylot Island and to test the hypothesis that mosses benefit more than graminoid plants from a sudden pulse of nutrients coming from the deposition of goose faeces. To do so, a fertilization experiment has been conducted to examine the effect of nitrogen and phosphorus addition on the growth of vascular plants and mosses. An increase of one of the growth parameters measured following a nutrient addition was assumed to indicate a deficiency in that specific nutrient in polygon fens. In addition to the fertilization experiment, decomposition bags were used to examine decomposition rate of organic matter at various soil depth to verify if roots of graminoids are located where the decomposition rate is highest.

Study Area

This research took place during the summer of 1995 in a 50 km² glacial valley located on the southwest plain of Bylot Island, N.W.T. (73°N-80°O). The study area is characterized by a mosaic of wetland habitats composed of tundra polygons (Tarnocai and Zoltai, 1988), small lakes and aggregations of ponds surrounded by upland tundra (mesic habitat). Three different kinds of polygons, typically ranging from 10m to 20m across, are present: high-centered polygon (mostly dry), low-centered polygon and flat meadow polygon. The basin of the low-centered and flat polygons is characterized by a pond or fen depending on its depth. These wetland habitats, which are heavily used by snow geese (Hugues et al., 1994), are dominated by the following vascular plants: *Carex aquatilis* var. *stans*, *Dupontia*

fisheri and *Eriophorum scheuchzeri* (*Eriophorum angustifolium* is also present in high-centered polygon). They are also characterized by a carpet of mosses composed mainly of *Drepanocladus revolvens*. In dryer areas such as the middle portion of high-centered polygons, the surrounding ridges of low-centered polygon and the upland tundra, the arctic willow (*Salix arctica*) dominates with a very sparse graminoid cover (Gauthier et al., 1996). Polygon fens used for these experiments were composed, on average, of 63% (53-77%) of *Dupontia fisheri*, 29% (7-43%) of *Eriophorum scheuchzeri* and 8% (0- 16%) of *Carex aquatilis*. Also, the active layer varies between 10 and 30 cm.

The field season of 1995 was wetter than normal. The spring of 1995 was characterized by the heaviest snow pack recorded at our study site in 8 years. On 1st June, average snow depth around camp was 52 cm which represents 112% of the average snowfall from November to May (Zoltai et al., 1983). Despite mild temperature in June, snow-melt was delayed and resulted in massive spring run off with extensive flooding of wetland areas in late June. The summer was also wet with 51 mm of rainfall in June and July, 177% of the normal value for these 2 months (Zoltai et al., 1983).

Methods

1) Fertilization experiment

EXPERIMENTAL DESIGN

The effects of different nitrogen and phosphorus levels were tested using a completely randomized block design with 5 blocks and 8 treatments. Each block was situated in polygon fens located within 2 km of each other. Each treatment was applied in Plexiglass enclosures 60 cm in diameter and 30 cm high of which at least 20 cm was buried into the ground to the permafrost in order to prevent leaching or external input of nutrients through seepage. These enclosures were installed at the end of August 1994 in order to achieve maximum depth in the ground. Fertilizing treatments were as follows: 1 g m⁻²N; 10 g m⁻²N; 0.6 g m⁻²P; 3 g m⁻²P; 10 g m⁻²N

with $0.6 \text{ g m}^{-2} \text{ P}$ and 40 faeces m^{-2} . The levels of nitrogen represented respectively twice and twenty times the amount estimated to be released from faeces deposited by the actual population of geese on Bylot Island in preferred habitats (Table 2.1). The levels of phosphorus represented respectively twenty and one hundred times this amount, and the faeces density used in the experiment was twice this amount (Table 2.1). Estimation of goose faeces density in the natural environment is from Gauthier et al. (1995) and estimation of nutrients released from faeces are based on chemical analyses of faeces that had been done in 1993. Total N was 2.5%, total P was 0.15%. average dried weight of a faeces was 1g. Nitrogen (N) fertilizer (34-0-0) was applied as ammonium nitrate (NH_4NO_3) and phosphorus (P) fertilizer (0-40-0) as superphosphate (P_2O_5). All fertilizers were dissolved in water. Goose faeces were collected fresh in the field (i.e. <1h after being voided) after observing geese defecating at a distance with a scope. Faeces were put in polyethylene bags and were brought back to the laboratory, weighed and systematically put in each experimental unit. To be consistent with the amount of faeces applied in each treatment, we approximated 531g of faeces as being 40 faeces. Treatments were applied only once, shortly after snow-melt in 1995. Because of variable snow-melt conditions at the different sites, applications were made on 22-23 June at 3 blocks and on 5-6 July at the 2 others. Each polygon (block) was protected from goose grazing with a chicken wire fence 45 cm high. Two controls, one with Plexiglas enclosure and one without, were also set-up to verify the effect of Plexiglas enclosure on plant growth.

Originally, we also planned to examine the role of water availability as a limiting factor by increasing water supply in some treatments. However, because of the very wet conditions of the summer 1995 these treatments could not be carried out. Consequently, the treatments addition of water and addition of water with faeces never received water and hence became additional control with Plexiglass and 40 faeces/ m^2 treatments, respectively. The statistical tests were done on the mean value of the measures taken on the two experimental units of the same treatment in each block.

Table 2.1. Comparison between the amount of nutrients (N, P) applied and nutrients coming from faeces deposited from the actual goose population in preferred habitats

Treatments	Number of times the amount estimated to be released from faeces deposited by the actual population of geese on Bylot Island in preferred habitats
1 g m ⁻² N	2X
10 g m ⁻² N	20X
0.6 g m ⁻² P	20X
3 g m ⁻² P	100X
10 g m ⁻² N and 0.6 g m ⁻² P	20X
40 faeces m ⁻²	2X

VASCULAR PLANT SAMPLING

To evaluate the response of plants to the fertilization treatments and to the effect of Plexiglas enclosure, the following measurements were obtained. Leaf elongation of individual tillers (*Dupontia* and *Eriophorum*) were marked with modified paper clips of different colors was measured every 7 days. Both green length and total length of leaves were measured. Cumulative leaf elongation (all leaves pooled) of individual tiller at the end of the growing season calculated for both the green and total length yielded very similar results. We chose to present only cumulative green leaf elongation because it was easier to measure accurately as dead leaf tips are sometimes lost due to senescence and weathering (McKendrick et al., 1978). Number of leaves per plant was counted from leaf elongation data for *Dupontia fisheri* and *Eriophorum scheuchzeri*. Number of tiller per square meter was counted for each species during sorting of the aboveground biomass at the end of the summer 1995. biomass (above and belowground) was sampled on 17 August 1995 by taking a 54 cm² piece of turf (10 cm deep) with a tin can (8.3 cm diameter). Aboveground biomass sampled at the end of the growing season is a good approximation of net aboveground primary production (NAPP) in this ecosystem. For example, during the summers 1990-91-93, the average aboveground biomass of graminoids in ungrazed areas was 33 g m⁻² at the end of the summer, compared with a cumulative NAPP of 34 g m⁻² (Gauthier et al., 1995). The aboveground biomass was sorted by species (*Dupontia*, *Eriophorum* and *Carex* spp.) retaining only the live biomass. The aboveground parts included the green leaves and the green and white parts of the stem above the last leafing node. The sorting and drying were done within four days following the sampling. Soil cores were frozen and carried back to the lab for belowground sorting. Belowground parts included roots and rhizomes. Because sorting out fine roots from organic matter is a time consuming process, only a few treatments were sorted (10 g m⁻²N, 3 g m⁻²P, 10 g m⁻²N and 0.6 g m⁻²P, control with enclosure).

MOSS SAMPLING

Moss production was estimated by this formula (Vitt and Pakarinen, 1977):

$$\text{Annual production} = \frac{\text{moss dry biomass (g)} \times \text{mean annual increment (m)}}{\text{sample surface (m}^2\text{)} \times \text{mean moss height (m)}} \text{ g m}^{-2}$$

Annual increment was measured with cranked wires (Clymo, 1970). This method could be used because the shoots grow upright in these dense arctic moss carpets (up to 318 000 stems per square meter; Line Rochefort, pers. obs.). Eighteen cranked wires were systematically put in each experimental unit. The other parameters needed to calculate moss production (dry biomass per core at the end of the summer, area of core (54 cm²) and moss height) were measured on the core taken for the vascular biomass sampling. Live moss is composed of two parts, an upper green portion and a lower brown one (down to the beginning of the root network). The green portion height and the total height (green and brown) were measured three times around the core, in different places each time. Only the green moss part has been used to estimate annual production.

SAMPLE ANALYSES

In the field, vascular plants and moss were dried at 45 °C until constant mass and stored in polyethylene bags. The material was brought back to the laboratory, re-dried and weighed to ± 0.001 g. The belowground biomass was dried at 65 °C during 24 hours and weighed to ± 0.001 g. All biomass data are reported as dry mass.

Total nitrogen and total phosphorus concentration have been analyzed for aboveground graminoids and mosses (non-decomposed green and brown together). All graminoids plants from the same treatments had to be pooled together across blocks in order to have enough material to do the analyses. Therefore, no statistical analysis could be performed. For the moss, enough material was available for the chemical analyses to avoid pooling, allowing statistical analysis. Total nitrogen concentration was analyzed with an autoanalyser (TRAACS) after sulfuric acid

digestion. Total phosphorus was measured with a spectrophotometer (ICP) from ashes (incineration 450°C) and addition of HCl (25%). These chemical analyses were performed at the Laboratoire de Chimie (MAPAQ), Rock Forest, Québec.

STATISTICAL ANALYSES

One-way ANOVAs for a randomized block design were performed using the general linear models procedure of SAS (1996). To test which type of nutrient was limiting the growth of graminoids and mosses, each fertilization treatment was compared with the control (with Plexiglas enclosure) using a-priori CONTRAST. Among the parameters tested, the total above-ground biomass of graminoids had to be log transformed and moss phosphorus content had to be rank transformed to achieve homogeneity of group variance. A paired t-test was used to compare both controls. Levels of significance were set to $P < 0.05$.

2) Decomposition experiment

A completely randomized block design including five blocks and five treatments with three bags per treatment was used to examine the effect of soil depth on decomposition rate of organic matter and nutrient contents. This second experiment was conducted in the same polygon site as the fertilization experiment but outside the treatments. Decomposition bags (5 x 5 cm) were made of 1 mm nylon mesh. The incubation material was obtained from different levels in the peat column, level 0 being the top of the moss: surface with mean centered at 1.8 cm (range: 0-5 cm), root level with mean centered at 5.5 cm (range: 2-10 cm) and permafrost level with mean centered at 17.3 cm (range: 11-22 cm). A known biomass (range: 1.9-2.2 g) of plant material (vascular plants and mosses as naturally occurring) was put in these bags after being dried. The bags were installed at different depths at the end of summer 94 to simulate decomposition through the column of peaty soil. We arbitrarily established 0 to 5 cm depth as the surface level, 5 to 10 cm depth as the root level and 20 to 25 cm depth as the permafrost level. Treatments were as follows (plant material origin/incubation depth): surface material/0 to 5 cm; surface material/5 to 10 cm; surface material/20 to 25 cm; root level material/5 to 10 cm; permafrost level material/20 to 25 cm.

Three decomposition bags per treatment were removed at the end of the summer to measure residual biomass and nutrient concentrations. All bags were cleaned from roots and rinsed with water to remove mineral particules deposited by wind and run-off, air-dried for 48 h, oven-dried at 45°C for 24h, and stored in polyethylene bags in the field. The material was brought back to the laboratory, re-dried and weighed to ± 0.001 g. Total N and total P concentration of the final material of decomposition bags were determined using the same chemical analyses methods as described before. Decomposition rates (DR) (Rocheffort et al., 1990) are expressed as percent of mass lost: $DR = \frac{X_0 - X}{X_0} \cdot 100$, where X_0 is the dry mass of the initial plant material and X of the plant material at the end of the summer.

One-way ANOVAs for a block design using the general linear models procedure of SAS (1996) was first performed to verify if there were any significant differences in the decomposition values, and nitrogen and phosphorus concentrations between treatments. To evaluate the effect of depth on each of these variables, three a-priori CONTRASTS tests were applied using treatments with surface material as decomposition material, incubated at the three different levels (0-5cm, 5-10 cm and 20-25 cm). Also, to verify the effect of origin of material on decomposition rate, an a-priori CONTRAST test was applied using treatments with the same incubation depth (5-10 cm) but different plant materials (surface and root level). All variance were homogeneous.

Results

EFFECT OF ENCLOSURE

Among the parameters measured, only one was significantly different. Moss production was higher in the control with an enclosure (50 ± 7 g m⁻² vs 26 ± 3 g m⁻²) (P = 0.04). The results for the stem density (*Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, all graminoid plants combined), the cumulative leaf elongation (*Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*), the number of leaves per tiller (*Dupontia*

fisheri, *Eriophorum scheuchzeri*) and the aboveground biomass (*Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, all graminoid plants combined) were non significant.

GRAMINOID PLANTS

Nitrogen fertilization influenced aboveground plant production at high level. For *Eriophorum scheuchzeri* and *Dupontia fisheri*, addition of high concentration of nitrogen, alone or with phosphorus, had a positive effect on cumulative leaf elongation (Fig. 2.1). Also, the number of leaves per plant was greater when nitrogen and phosphorus were added together (Fig. 2.2). For *E. scheuchzeri*, stem density was greater when high concentration of nitrogen was used alone and with faeces added (Fig. 2.3). Because this is the only time where faeces application resulted in a significant effect ($P= 0.049$), we think that this may have been due to sampling error. For *D. fisheri*, stem density was higher when high concentration of nitrogen and phosphorus were added together (Fig. 2.3). For all graminoids (*Eriophorum*, *Dupontia* and *Carex* combined), the stem density was higher when high concentration of nitrogen was used alone or with phosphorus (Fig. 2.3).

These positive effects on plant growth translated into a higher aboveground biomass in plots fertilized with higher concentration of nitrogen, alone or with phosphorus, for *E. scheuchzeri* and all graminoids (Fig. 2.4). Equally, high concentration of nitrogen with phosphorus had a positive effect on *D. fisheri* (Fig. 2.4). Aboveground biomass of all graminoids ranged from 30 g m^{-2} for the control to 80 g m^{-2} for the high nitrogen-phosphorus combination treatment, a 167% increase in biomass. In contrast, addition of nutrients did not significantly affect the belowground biomass ($322 \pm 25 \text{ g m}^{-2}$ for the control vs $333 \pm 75 \text{ g m}^{-2}$ for the high nitrogen-phosphorus combination treatment) which represents 92% (control) of the total biomass of graminoid plants in polygon fens of Bylot Island. Neither phosphorus nor addition of goose faeces affected any of the variables measured with one exception noted above.

Total nitrogen and phosphorus concentration in graminoid plants tended to be higher in plots where either of these elements were added at high level (Fig. 2.5). The nitrogen concentration range from 1.98% for the control to 3.58% and 3.78%

for the high level of nitrogen treatments (alone and combined with phosphorus respectively). The phosphorus concentration for the control was 0.31% compared to 0.43% for the high level of phosphorus treatment.

MOSSES

Moss production was higher only when nitrogen and phosphorus were added together with a value of $103 \pm 33 \text{ g m}^{-2}$ compared with $50 \pm 7 \text{ g m}^{-2}$ for the control (Fig. 2.6). Variance among treatments, however, was considerable. Moss elongation did not show any response after fertilization.

Nitrogen and phosphorus concentration in mosses were higher in all treatments where nitrogen or phosphorus was added respectively at both low and high levels (Fig. 2.7). The nitrogen concentration ranged from $0.86 \pm 0.05\%$ for the control to 1.36% for the high dose of nitrogen treatments (alone ($\pm 0.06\%$) or combined with phosphorus ($\pm 0.09\%$)). The phosphorus concentration was $0.11 \pm 0.01\%$ for the control compared to $0.31 \pm 0.06\%$ for the high level of phosphorus treatment. Nutrient concentration in mosses were lower than in vascular plants by 54% on average.

DECOMPOSITION EXPERIMENT

After one year the lowest nitrogen concentration was found in the surface material incubated at root level and at permafrost level (0.73 vs 0.63 and 0.62) (Tables 2.2 and 2.4). No effect of the origin of material or the incubation depth was observed on the phosphorus concentration (Tables 2.2 and 2.4).

A higher rate of decomposition was observed at the surface level (decomposition bags located between 0 cm and 5 cm) with a percentage mass loss of surface material significantly higher than at the lower levels (13.1% vs 5.5% and 2.7%) (Tables 2.3 and 2.4).

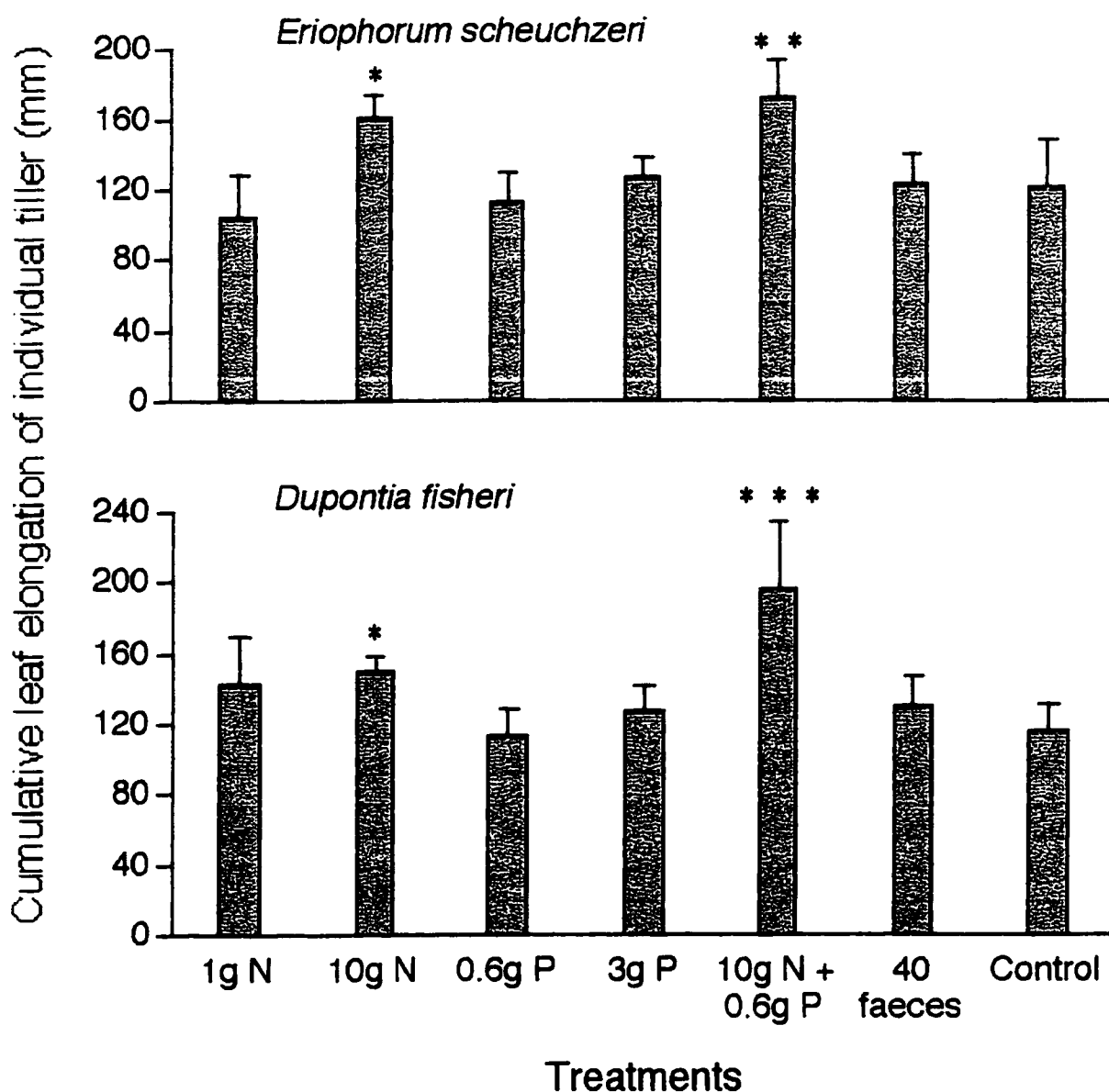


Figure 2.1. Effect of early-season fertilization on cumulative leaf elongation of individual tiller at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE ($n=4$ † or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,25}=4.06$, $P<0.01$); *Dupontia* ($F_{6,34}=6.05$, $P<0.001$). Treatments are as follow: 1 g m^{-2} N (1g N), 10 g m^{-2} N (10g N), 0.6 g m^{-2} P (0.6g P), 3 g m^{-2} (3g P), 10 g m^{-2} N + 0.6 g m^{-2} P (10g N + 0.6g P), 40 faeces m^{-2} (40 faeces), control with enclosure (Control). Contrast tests: treatments significantly differ from the control. * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$. † *Eriophorum* not always present.

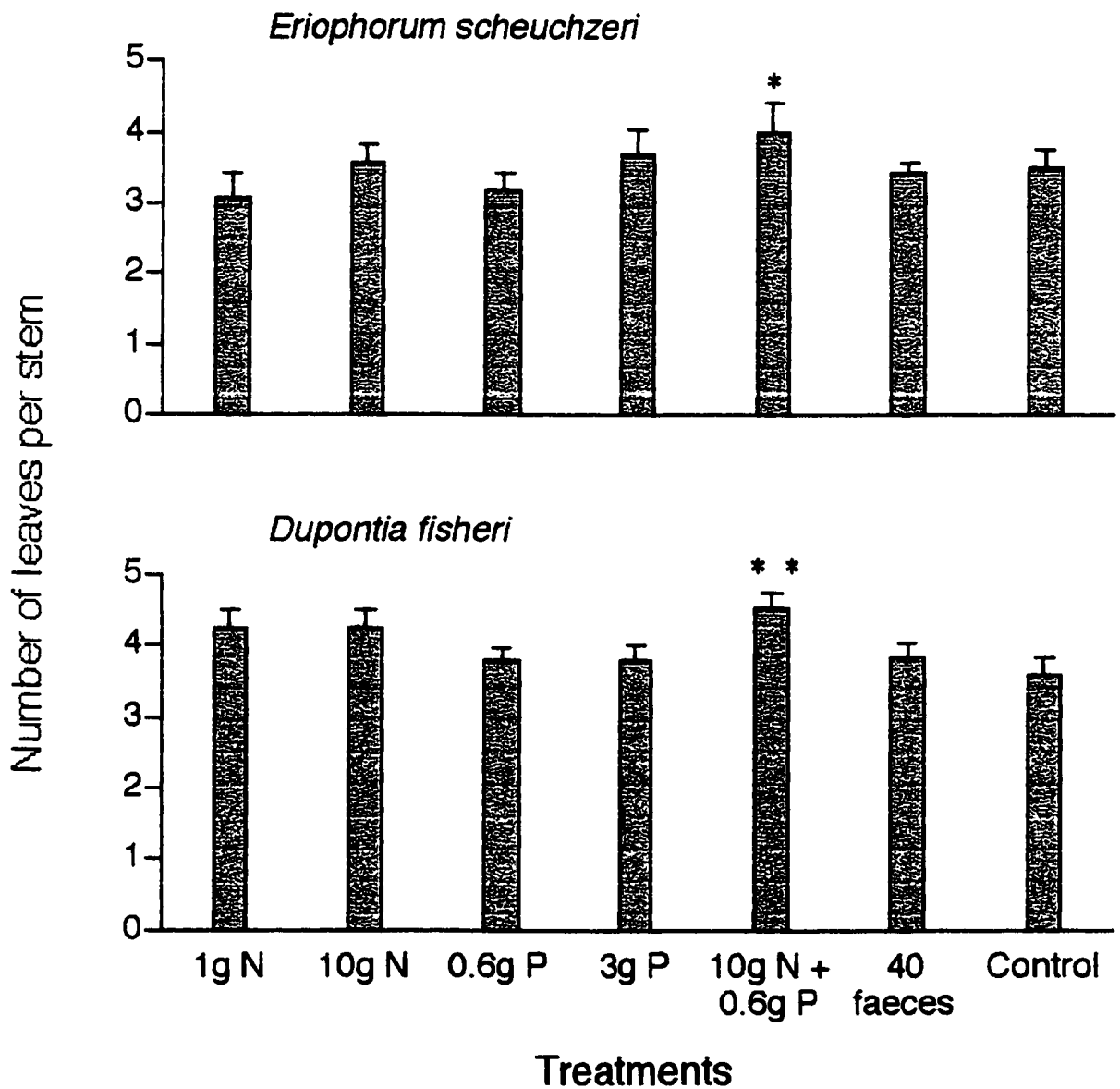


Figure 2.2. Effect of early-season fertilization on number of leaves per stem produced at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE ($n=4$ † or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,25}=2.67$, $P<0.05$); *Dupontia* ($F_{6,34}=3.43$, $P<0.01$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. † *Eriophorum* not always present.

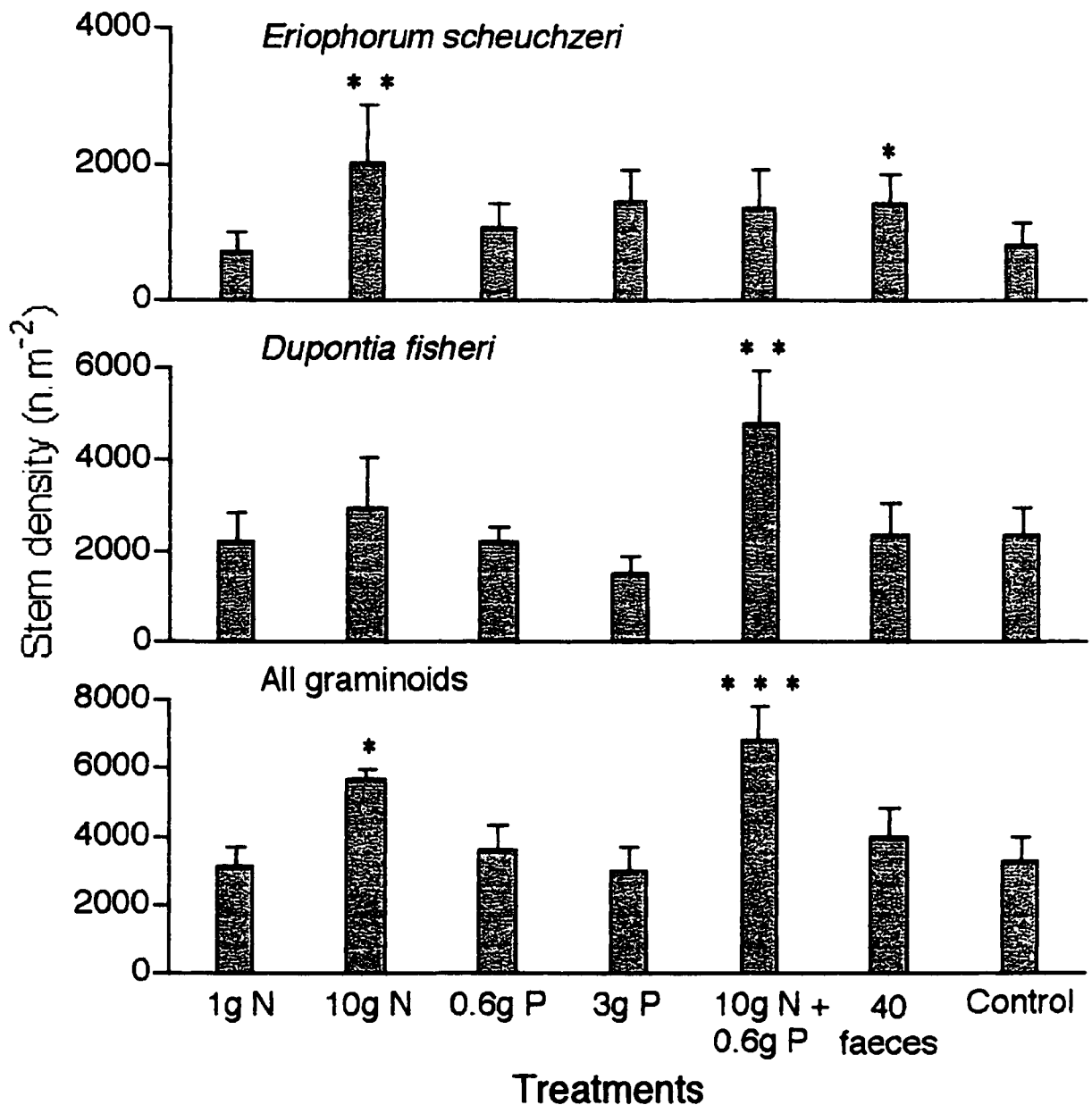


Figure 2.3. Effect of early-season fertilization on number of stems at the end of the summer (17 august 1995). Mean \pm SE (n=4[†] or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,32}=2.13$, $P=0.08$); *Dupontia* ($F_{6,32}=1.99$, $P=0.10$); All graminoids ($F_{6,32}=3.65$, $P<0.01$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P<0.05$; *** $P<0.001$. [†] treatments 10g N and 10g N + 0.6g P from one block have been grazed one day before sampling and were not used in the analysis.

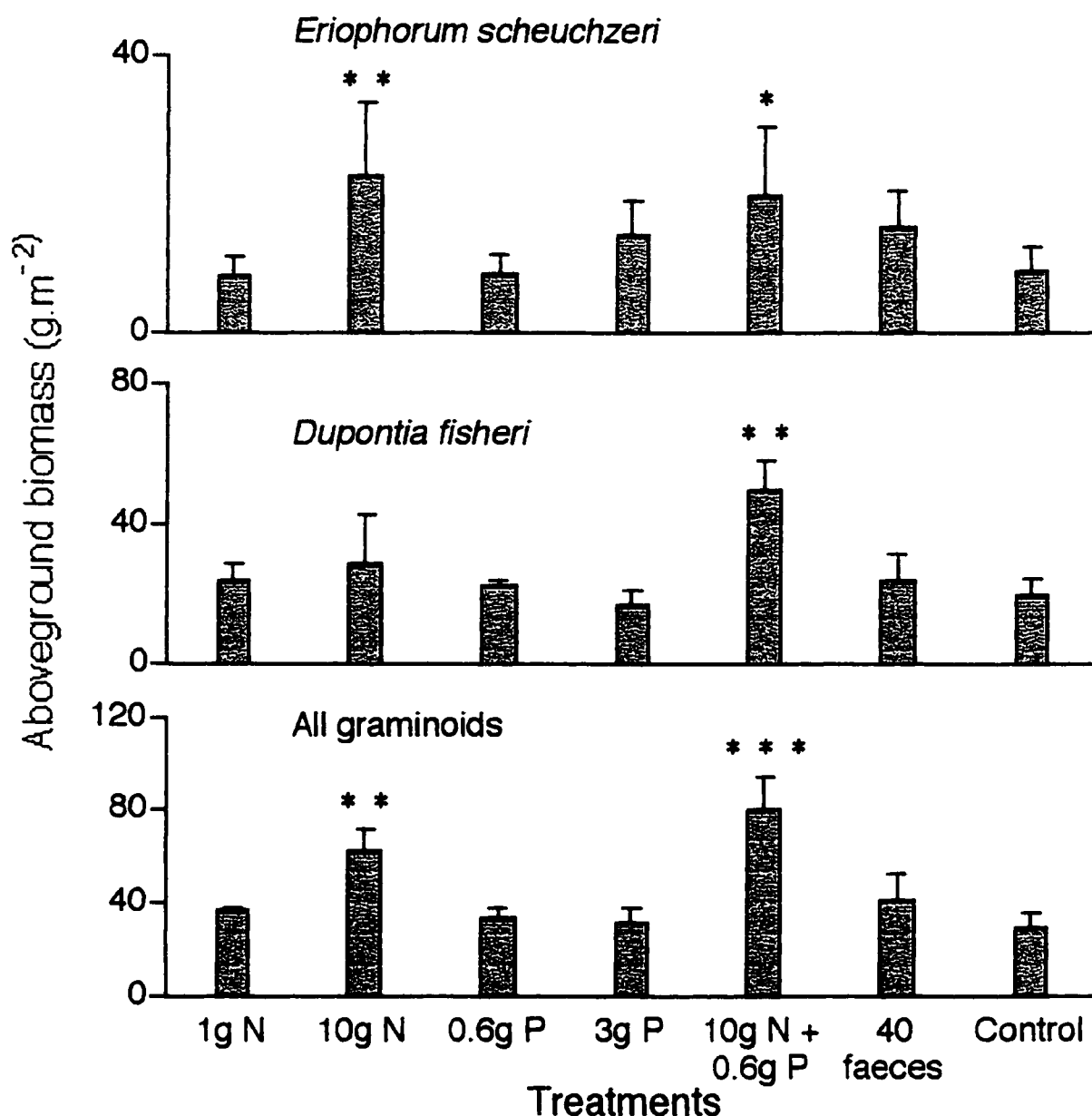


Figure 2.4. Effect of early-season fertilization on aboveground biomass at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE ($n=4+$ or 5). One-way ANOVA: *Eriophorum* ($F_{6,32}=2.71$, $P<0.05$); *Dupontia* ($F_{6,32}=1.81$, $P=0.1$); All graminoids, transformed data ($\log(x+1)$), ($F_{6,32}=3.61$, $P<0.01$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. † treatments 10g N and 10g N + 0.6g P from one block have been grazed one day before sampling and were not used in the analysis.

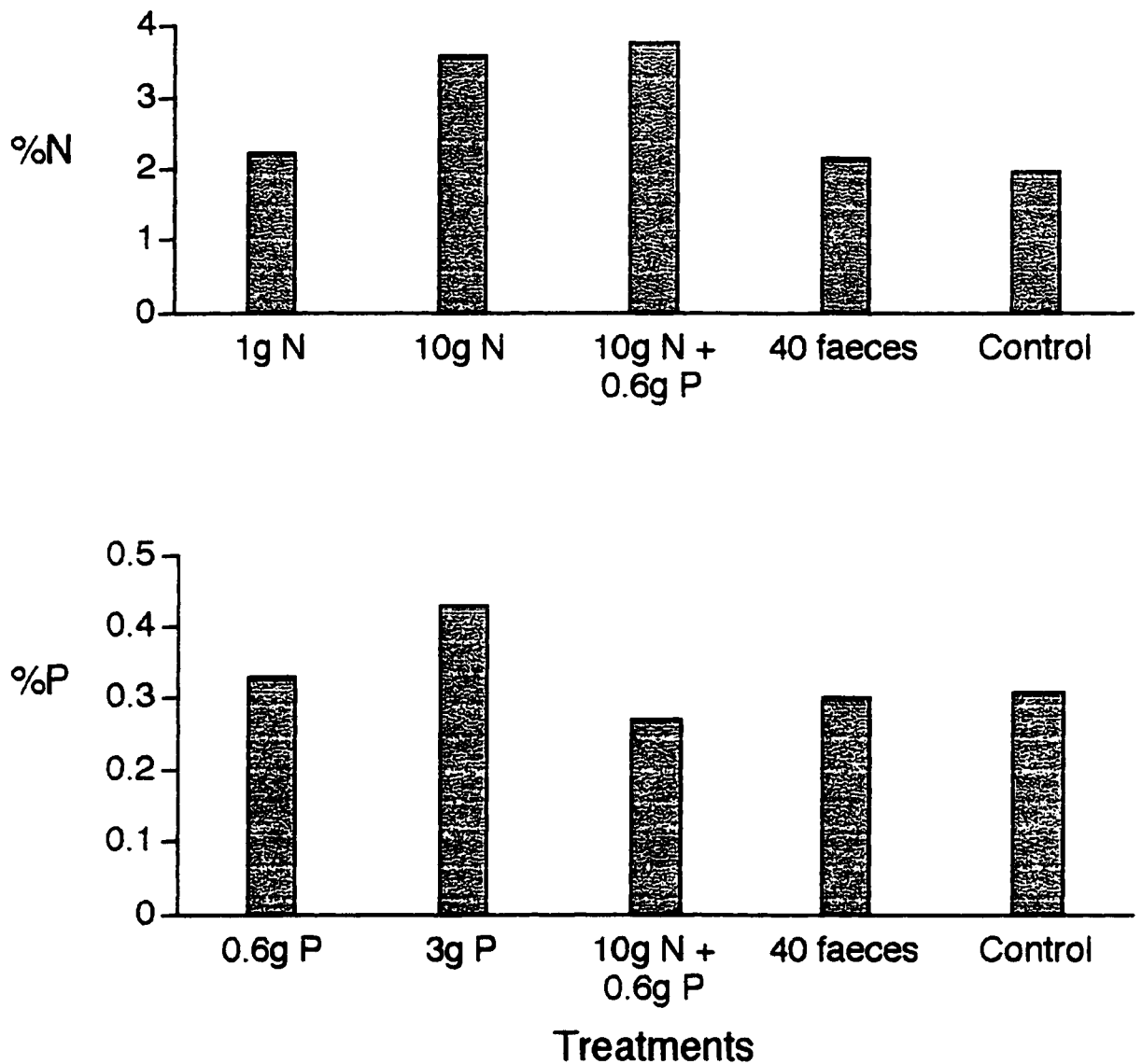


Figure 2.5. Effect of early-season fertilization on nitrogen (N) and phosphorus (P) content in the aboveground graminoids at the end of the summer (17 August 1995). Treatments as in Figure 2.1. No statistics could be performed as plant material had to be pooled together across blocks to supply enough material for the chemical analyses.

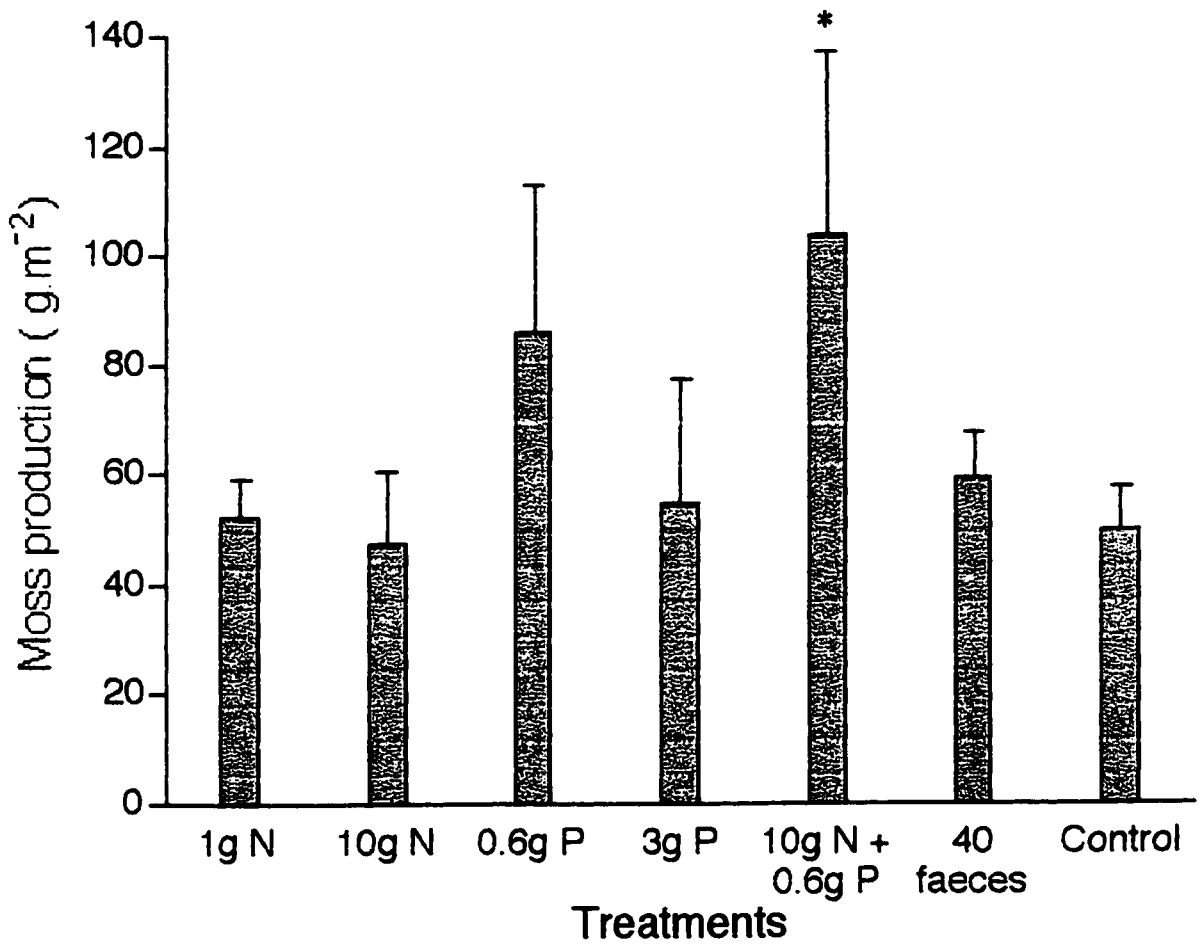


Figure 2.6. Effect of early-season fertilization on moss production at the end of the summer (17 august 1995). Mean \pm SE (n=4† or 5). One-way ANOVA: ($F_{6,26}=1.88$, $P=0.1$). Treatments as in Figure 2.1. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$. † grubbing was observed in one site at the beginning of the growing season.

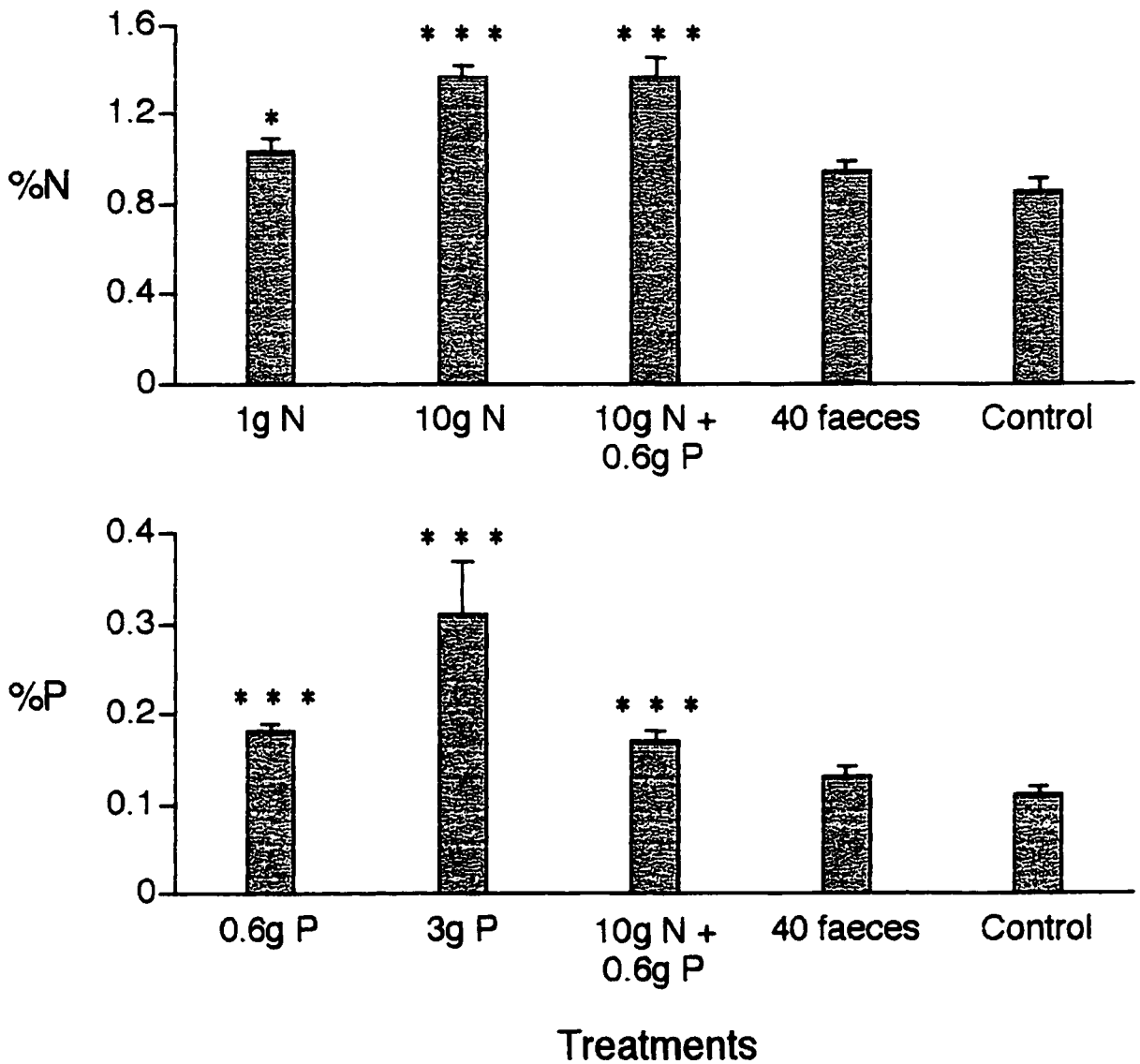


Figure 2.7. Effect of early-season fertilization on nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration in mosses (non-decomposed green and brown together) at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=4[†] or 5). One-way ANOVA: %N ($F_{6,24}=17.13$, $P<0.001$); %P, rank transformed data ($F_{6,24}=7.17$, $P<0.001$). Treatments as in Figure 2.1. Statistics done with the 7 treatments. Contrast tests: treatments significantly differ from the control, * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$. [†] grubbing was observed in one site at the beginning of the growing season.

Table 2.2. Mean total nitrogen and total phosphorus concentration (%) (SE) of the decomposition bags after one year of incubation at various depth, (n=15).

ORIGIN OF MATERIAL	INCUBATION DEPTH		
	Between 0 and 5 cm	Between 5 and 10 cm	Between 20 and 25 cm
Nitrogen			
Surface	0.73 (0.06)	0.63 (0.05)	0.62 (0.04)
Root	-	0.68 (0.04)	-
Permafrost	-	-	0.85 (0.04)
Phosphorus			
Surface	0.072 (0.006)	0.068 (0.006)	0.078 (0.005)
Root	-	0.078 (0.004)	-
Permafrost	-	-	0.076 (0.010)

Table 2.3. Decomposition rates $DR = (X_0 - X / X_0)100$, where X_0 = initial biomass and X = biomass after one year, according to origin of material and incubation depth. (n=15 or 14*)

ORIGIN OF MATERIAL	INCUBATION DEPTH	DR (SE)
Surface	Between 0 and 5 cm	13.1 (2.1)
Surface	Between 5 and 10 cm	5.5 (1.9)
Surface	Between 20 and 25 cm	2.7 (0.9)
Root level	Between 5 and 10 cm	8.8 (1.3)
Permafrost level	Between 20 and 25 cm	2.8 (1.0)*

Table 2.4. One-way ANOVA and CONTRAST multiple range a priori test (see methods) to test the effect of incubation depth (between 0 and 5 cm, between 5 and 10 cm or between 20 and 25 cm) and origin of material (surface level, root level or permafrost level) on decomposition values, DR, total nitrogen concentration, %N, and total phosphorus concentration, %P, at the end of summer 1995. F values and mean squares. n=15.

SOURCE OF VARIATION	DF	DR		%N		%P	
		F VALUE	MEAN SQUARE	F VALUE	MEAN SQUARE	F VALUE	MEAN SQUARE
ANOVA							
Blocks	4	5.63 **	63.56	9.20 ***	0.04	1.92	<0.01
Treatments	4	5.78 **	65.21	9.87 ***	0.04	0.53	<0.01
Error	16						
CONTRAST							
Surf./0 cm. x surf./5 cm	1	8.49 **	95.75	5.69 *	0.02	0.22	<0.01
Surf./0 cm. x surf./20 cm	1	15.68 ***	176.85	6.39 *	0.03	0.50	<0.01
Surf./5 cm x surf./20 cm	1	1.09	12.34	0.02	<0.01	1.40	<0.01
Surf./5 cm x root /5 cm	1	1.67	18.85	1.91	0.01	1.40	<0.01

* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001

Discussion

Our fertilization experiment showed that nitrogen is the most important nutrient limiting the growth of graminoid plants in wet meadows of Bylot Island. Moss also showed a positive response to fertilization but it was more complex.. Even though moss did absorb both nitrogen and phosphorus at the two levels of fertilization (high and low), moss production was little affected by treatments. Our results also suggest that a very high nutrient input is required to obtain a response of vascular plants, a level much higher than the level of nutrients added to this ecosystem by the current goose population via faeces.

EFFECT OF ENCLOSURE

The enclosure used in this experiment had a slight effect on moss production. One explanation for the higher moss production in the control with Plexiglass enclosure is the accumulation of water in the enclosure after rainfall because water could not seep out. Pakarinen and Vitt (1974) mentioned a close relationship between moss growth and moisture regime with wet habitats having a higher annual production than mesic ones. Even though we observed differences between the two controls, our results should not be affected because all treatments were in Plexiglass enclosures and conditions were thus uniform.

NUTRIENTS IN POLYGON FENS

Over the last twenty-five years, several fertilizer experiments were conducted in arctic wet meadows (Table 2.5). Because there is usually a positive response of graminoid plants after application of fertilizers, it shows that nitrogen and/or phosphorus limit the productivity of vascular plants in tundra wet meadows. Polygon fens of Bylot Island are no exception to this rule with nitrogen being the most limiting nutrient. Shaver and Chapin III (1995) suggested that phosphorus was often the most limiting nutrient in arctic wet meadows of Alaska.

Table 2.5. Results of fertilization experiments on vascular plants in wet meadows tundra in the Arctic

Authors and study sites	Parameter measured after t growing season	Treatments*			Graminoid plants	
		N	P	NP		
Chapin et al. 1975 ^{1ab} Barrow, Ak	%N (t=1)	•	•	•	ns	<i>DuPontia fisheri</i> , <i>Eriophorum angustifolium</i> , <i>Carex aquatilis</i>
	%P (t=1)	•	•	•	+	
	aboveground biomass (t=1) ^{1a}	•	•	•	>	
	aboveground biomass (t=1) ^{1b}	•	•	•	=	
Haag, 1974 ² Tuktoyaktuk, NWT	NAPP ⁵ (t=1)	+	-	+	•	<i>Carex rariflora</i> , <i>Carex chordorrhiza</i> , <i>Eriophorum scheuchzeri</i>
	shoot density (t=2)	ns	•	•	ns	<i>Carex membranacea</i> , <i>E. angustifolium</i>
Henry et al. 1986 ^{3ab} Alexandra fjord, Ellesmere Is., NWT	shoot density (t=3) ^{3a}	ns	•	•	ns	<i>C. membranacea</i> , <i>E. angustifolium</i>
	shoot density (t=3) ^{3b}	ns	•	•	+	<i>C. membranacea</i>
	NAPP ⁵ (t=3) ^{3a}	ns	•	•	ns	<i>E. angustifolium</i>
	NAPP ⁵ (t=3) ^{3b}	ns	•	•	ns	<i>C. membranacea</i> , <i>E. angustifolium</i>
Kjelland, 1994 ⁴ Toolik Lake, Ak	%P (t=2)	•	ns	•	•	<i>C. aquatilis</i> , <i>E. angustifolium</i>

* •, no data; ns, no significant effect; +, significant positive effect; -, significant negative effect; >, no statistic but an obvious positive trend shown; =, no statistic and no trend shown

1.a) 1.3 g m⁻² of N, 6.3 g m⁻² of P, 6.0 g m⁻² of K; b) 3.2 g m⁻² of N, 2.0 g m⁻² of P, 3.7 g m⁻² of K

2. 10 g m⁻² of N, 10 g m⁻² of P or 20 g m⁻² of N, 20 g m⁻² of P (same results)

3.a) 5 g m⁻² of N, 5 g m⁻² of P, 5 g m⁻² of K; b) 25 g m⁻² of N, 25 g m⁻² of P, 25 g m⁻² of K

4. 10 g m⁻² of P

5. Net Aboveground Primary Production

Table 2.5. Results of fertilization experiments on vascular plants in wet meadows tundra in the Arctic (suite)

Authors and study sites	Parameter measured after t growing season	Treatments*			Graminoid plants
		N	P	NP NPK	
Shaver and Chapin 1995 ⁶ Atigun River, Ak	leaf mass/tiller (t=2,3,4)	+	ns	ns	<i>E. angustifolium</i> , <i>C. aquatilis</i>
	%N (t=2)	+	ns	ns	<i>E. angustifolium</i> , <i>C. aquatilis</i>
	%P (t=2)	ns	+	ns	<i>E. angustifolium</i> <i>C. aquatilis</i>
Shaver and Chapin 1995 ⁶ Franklin Bluffs, Ak	leaf mass/tiller (t=3)	+	+	+	<i>E. angustifolium</i>
	leaf mass/tiller (t=4)	+	ns	ns	<i>C. aquatilis</i>
	leaf mass/tiller (t=2,3)	ns	+	ns	<i>C. aquatilis</i>
	leaf mass/tiller (t=4)	ns	+	ns	<i>C. aquatilis</i>
	%N (t=2)	+	ns	ns	<i>C. aquatilis</i>
%P (t=2)	ns	+	+	<i>C. aquatilis</i>	
Shaver and Chapin 1995 ⁶ Slope Mountain, Ak	leaf mass/tiller (t=1)	•	•	ns	<i>E. angustifolium</i>
	leaf mass/tiller (t=2,3,4)	•	•	+	
	%N (=3,4)	•	•	ns	
	%P (t=3)	•	•	ns	
	%P (t=4)	•	•	ns	
Shaver and Chapin 1995 ⁶ Pump 2, Ak	leaf mass/tiller (t=1)	•	•	ns	<i>E. angustifolium</i>
	leaf mass/tiller (t=2,3)	•	•	+	
	leaf mass/tiller (t=4)	•	•	ns	
	%N (t=2,3,4)	•	•	ns	
	%P (t=2,4)	•	•	+	
%P (t=3)	•	•	+		

* •, no data; ns, no significant effect; +, significant positive effect
6. 25 g m⁻² of N, 25 g m⁻² of P, 31.6 g m⁻² of K

Table 2.5. Results of fertilization experiments on vascular plants in wet meadows tundra in the Arctic (suite)

Authors and study sites	Parameter measured after t growing season	Treatments*						Graminoid plants
		N	P	NP	NP	NPK		
This study ⁷ Bylot Island, NWT	belowground biomass (t=1)	ns	ns	ns	ns	•		<i>E. scheuchzeri</i> , <i>DuPontia fisheri</i> , <i>C. aquatilis</i>
	cumulative leaf elongation (t=1)	+	ns	+	•			<i>E. scheuchzeri</i> , <i>D. fisheri</i>
	number of leaves/stem (t=1)	ns	ns	+	•			<i>E. scheuchzeri</i> , <i>D. fisheri</i>
	stem density (t=1)	+	ns	ns	•			<i>E. scheuchzeri</i>
		ns	ns	+	•			<i>D. fisheri</i>
		+	ns	+	•			<i>D. fisheri</i> , <i>E. scheuchzeri</i> , <i>C. aquatilis</i>
	aboveground biomass (t=1)	+	ns	+	•			<i>E. scheuchzeri</i>
		ns	ns	+	•			<i>D. fisheri</i>
		+	ns	+	•			<i>D. fisheri</i> , <i>E. scheuchzeri</i> , <i>C. aquatilis</i>

• •, no data; ns, no significant effect; +, significant positive effect

7. 10 g m⁻² of N, 0.6 g m⁻² of P (1 g m⁻² of N and 3 g m⁻² of P were also used alone but no significant effects on any of the variables measured were observed)

We did not find evidence that phosphorus limited vascular plant growth on Bylot Island although this nutrient was apparently absorbed when high concentration of phosphorus was applied. It appears that P fertilization in polygon fens of Bylot Island stimulated uptake more than it influenced growth, as found also by Kielland (1994).

We detected no effect of fertilizers on belowground biomass, a result similar to the one of McKendrick et al. (1978) for *Dupontia* rhizome mass from a moist site in Alaska. Removing all the fine roots from organic soil is a difficult task (Chapin III et al., 1995). Because of the large amount of belowground biomass in arctic ecosystems, McKendrick et al. (1978) concluded that, it would take a considerable amount of samples to be able to detect a small variation of belowground biomass between treatments. Another explanation would be that because aboveground biomass is a small proportion of total biomass, it would take a long time for small effect on aboveground biomass to eventually show up in belowground biomass (dilution effect).

We estimated moss production in polygon fens of Bylot Island at 26 g m^{-2} (control without enclosure) compare to 27 g m^{-2} (1972) in arctic wet meadows of Barrow, AK. (Rastorfer, 1978) and 69 g m^{-2} (1971) in Truelove Lowland (Devon Island) (Pakarinen and Vitt, 1973). Moss production tended to be higher in treatments fertilized with low level of phosphorus but variance within treatment was quite large. For future assessment it will be necessary to increase sampling effort to reduce variance or to developed a different method of measuring moss production, such as using a ^{14}C marker, as recently developed by Swedish scientists (Wallén et al., 1988).

The relative importance of short-term and long-term response of vegetation must also be taken into consideration when analysing the effects of different factors (Chapin III et al., 1995). According to Chapin III (1980c), nutrients absorbed in one year have their most pronounced effect upon growth and reproduction in subsequent years. Therefore, sampling during only one year following the treatment as we did may not be sufficient to detect long term responses.

GRAMINOID ROOTS LOCATION VS PEAT DECOMPOSITION RATE

The greatest decomposition rate of surface material recorded at the surface zone (i.e. between 0 and 5 cm), did not confirm our hypothesis that roots of graminoids are located where the decomposition rate is the highest. We explain this higher decomposition rate by the fact that surface material, rich in nitrogen, was incubated in a aerobic zone where microorganisms are plentiful. Most of the weight loss comes from respiration and leaching in the earlier stages of decomposition (Heal and French, 1974). However, inorganic nutrients released by decomposition processes near the surface may have leached down to the rooting zone.

Nitrogen concentration was also highest in surface material incubated at the surface level. Nitrogen content of the soil is a complex and dynamic process resulting from the balance between the outflow via plant uptake and the inflow via plants and litter leaching, and litter decomposition (Flint and Gersper, 1974). Higher nitrogen concentration at surface level could be partly explained by addition of nitrogen from plants and litter leaching. If our plots would not have been protected from grazing, we could have added nutrients leaching from goose faeces. If nutrient leaching from decomposition at the surface level to the rooting zone occur, we would have expected a higher nitrogen concentration at root level. However, because plants act as a biological buffer by removing soil nutrients (Dowding et al., 1981), this may explain the lower value that we obtained at the root level.

In contrast to nitrogen no difference in phosphorus concentration was observed between the different levels. Phosphorus input mostly comes from the decomposition of organic matter in tundra ecosystem (Chapin III et al., 1978). However, because only 0.5% of the soil organic phosphorus pool turns over each year, phosphorus coming from decomposition processes are small (Chapin III et al., 1978). Also, phosphorus ions are considered to be relatively immobile in the soil compare to inorganic nitrogen who move in the soil by diffusion (Chapin III et al., 1978; Gersper et al., 1978; Paul and Clark, 1989). All these factors may explain why we did not obtain any difference.

It is possible that vascular plants of polygon fens obtain most of their nutrients from the decomposition of mosses. A question raised by our study is how long does

it take for the nutrients sequestered in the moss compartement to be released anew by decomposition and thus become available to vascular plants.

MOSS-GRAMINOID-GOOSE INTERACTION

The role of faeces in stimulating plant growth is not unique to the subarctic salt-marshes studied by Cargill et Jefferies (1984) but is a well-known phenomenon in plant-herbivore systems (McNaughton, 1979). According to Bazely et Jefferies (1985), 60% of the nitrogen from goose faeces is available to plants within 48 hours which can be a major source of nutrient in nutrient-limited arctic ecosystems.

In contrast to those studies, our results confirmed those of Beaulieu (1996) in showing that faeces did not affect the aboveground biomass of graminoids in the wet meadows of Bylot Island. A high concentration of nitrogen (10 g m^{-2}) was necessary to obtain response of graminoid plants, a level that is much higher than the one added via the faeces of the current goose population. At low concentration (1 g m^{-2}), the moss carpet seemed to act like a natural barrier, soaking up most nutrients added and preventing absorption by the roots of graminoid plants. At high concentrations, the absorption capacity of moss was probably exceeded, allowing the nutrient surplus to seep through to the roots of graminoid plants. This is consistent with other studies in moss-dominated habitats (Table 2.5) where no effect on plant growth was found when nitrogen concentrations used were less than 5 g m^{-2} (eg. Chapin III et al. 1975, Henry et al. 1986 and this study). The filtering action from the surface moss layer was already suggested by Shaver and Chapin III (1995) and Beaulieu (1996) as a major factor controlling the responses of vascular plants of the tundra to fertilization. ^{15}N experiments in tussock tundra in northern Alaska showed immediate moss uptake following application and a steady decrease in absorption over time, while vascular plants showed a steady uptake of ^{15}N throughout the two months of the experiment mostly from nitrogen weakly adsorbed by the brown moss compartment (Marion et al., 1982). In a natural grazed system such as Bylot Island, faeces density and time both play a role in the response of vegetation. Because of the low level of fertilization coming from goose faeces in our system, it may take more than one year for the nutrients to become available to the vascular plants (Beaulieu, 1995) and/or the level of fertilization from goose faeces may be too low to have any detectable effect on the vegetation.

Unlike the low-level fertilization treatment, the addition of faeces had no effect on N and P concentration of mosses even though the amount of nutrients released from both of these treatments was expected to be the same. Two factors could explain this discrepancy. First, faeces application is not as uniform as with a nutrient solution. Nutrients from faeces leach into the immediate surroundings, in this case moss. Hence, there could be considerable spatial variation within the treatment. Secondly, nitrogen and phosphorus concentrations were calculated from total concentrations measured in the faeces. Therefore, it is possible that only a fraction of the total N and P present in faeces was readily available to the mosses.

The processes that explain the release of nutrients after deposition of faeces still need to be better understood. Further experiments need to be done to know how much nitrogen and phosphorus is actually available from goose faeces to the mosses and graminoids of fen polygons of Bylot Island. ^{15}N experiments could also tell us more about the fate of nitrogen in these ecosystems. Knowing that would allow us to determine if productivity of wetlands ecosystems on Bylot will eventually increase in response to the expanding goose population due to this rebound fertilization effect of faeces.

CHAPITRE III

EFFECT OF TEMPERATURE ENHANCEMENT ON TUNDRA VEGETATION IN THE HIGH ARCTIC

Abstract

Global warming raises concerns about the future of the most important nesting site of the greater snow goose population (*Chen caerulescens atantica*), Bylot Island, NWT. Open-top chambers were used to determine how an augmentation of temperature would affect growth of graminoid plants and mosses in the geese breeding ground. The open-top chambers enhanced the average daily mean temperature by 0.8 °C. After one growing season no significant effect on graminoid plants and mosses growth was observed. These are preliminary results from a five year experiment.

Résumé

Le réchauffement de la planète soulève des inquiétudes sur l'avenir du plus important site de nidification de la Grande Oie des Neiges (*Chen caerulescens atlantica*), l'Île Bylot situé dans le Haut-Arctique. Des OTC (open-top chambers) ont été utilisés afin de déterminer si une augmentation de température affectera la croissance des plantes graminoides et des mousses dans l'habitat d'élevage des oies. L'augmentation de température dans les OTC fut en moyenne de 0,8 °C. Après une année d'expérience aucune réponse des plantes graminoides et des mousses n'a été observée. Cette expérience s'étend sur une période de 5 ans et par conséquent ses résultats ne sont que préliminaires.

Introduction

A 3 to 8 °C rise of the earth air temperature is expected in the next fifty years due to global warming, a consequence of increase in atmospheric concentrations of green-house gases such as carbon dioxide (Maxwell, 1992). This increase should be most pronounced in the Arctic, and will most likely affect nutrient cycles by speeding up microbial activity in the ground. This in turn should affect primary productivity and species composition of arctic plant communities (Berendse and Jonasson, 1992; Jefferies et al., 1992; Kielland and Chapin III, 1992; Shaver and Chapin III, 1995). The habitats of arctic herbivores such as snow geese (*Chen caerulescens atlantica* L.) should therefore experience some changes in the future (Gauthier et al., 1996). The objectives of this study was to determine to what extent plant production in wet meadows of Bylot Island (73°N, 80°O), the brood-rearing habitat of snow geese, was limited by temperature, and how an augmentation of temperature could affect growth of graminoid plants and mosses. To this effect, an experimental design for long-term monitoring was put into place.

The study area was the same than for the fertilization experiments (see Chapter II). However, because this is a long-term experiment planned for a 5-year period, only the results from the first year (1995) is reported here.

Methods

EXPERIMENTAL DESIGN

A completely randomized block design with 10 blocks and 2 treatments (control and increase in temperature) was set up after snow melt. Because snowmelt phenology varied across sites, treatments were set up on 18-20 of June or on 5-6 of July 1995. Each block was situated in a polygon fen, all within 2 km of each other. An open-top temperature enhancement device (hexagon chamber, ITEX design) was used to enhance the temperature (Marion, 1993). This open-top chamber was a 26 cm tall, 60 cm diameter top hexagon chamber made of Sun-Lite HP (0.102 cm thick) fiberglass (Fig. 3.1).

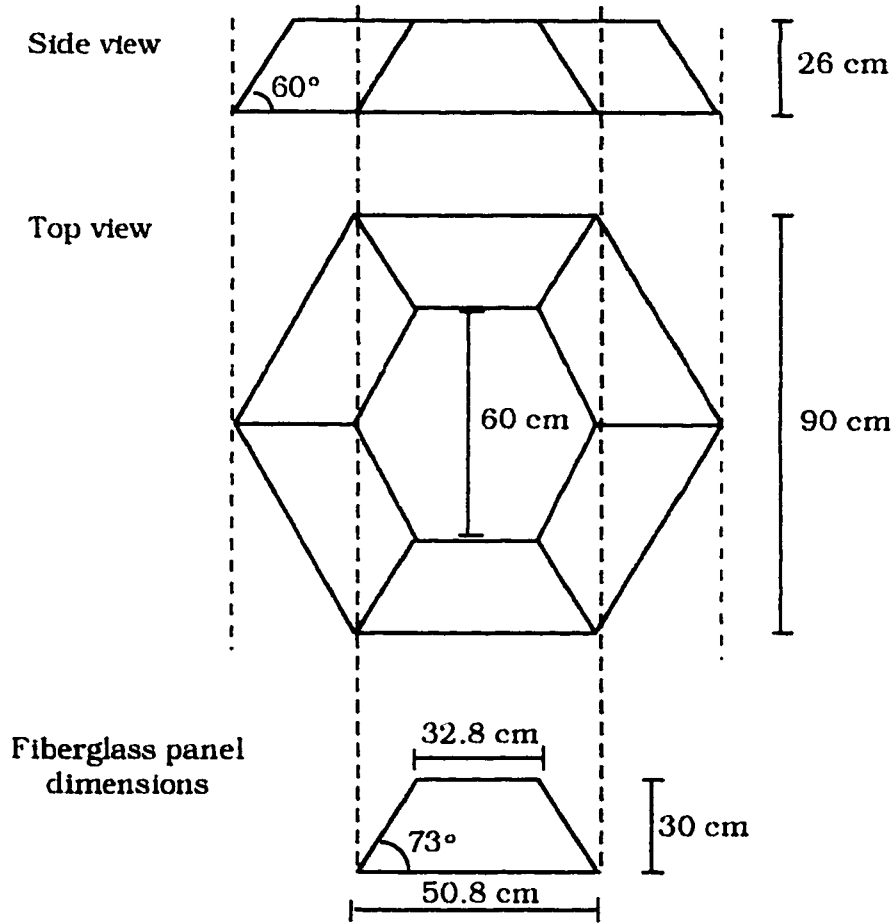


Figure 3.1. Schematic views of open-top hexagon chamber used to increase temperature in this study

Three thermistors (Campbell model 107 and 107B) were buried horizontally 1 cm deep in the moss in two hexagons, one control and one control with Plexiglass used in the fertilization experiment (see Chapter II). One thermistor was placed in the center and the others near the edges of the hexagon at the north and south end. The thermistors were controlled and monitored by a Campbell CR10 datalogger, which recorded daily mean, maximum, and minimum temperatures based on measurements taken every minute.

To illustrate the temperature difference between the open-top chamber, the control and the plexiglass enclosure, we used temperature duration curves. On the Y-axis is the temperature and on the X-axis is the percentage of time Y-axis value is exceeded. To calculate this last value we first ranked the temperature values in a decreasing order and this rank number associate with each temperature value was divided by the number of observations, 55 days in this case.

VASCULAR PLANT AND MOSS SAMPLING

The same variables as in the fertilization experiment (see Chapter II) were measured except that no belowground biomass was collected and nutrient concentration of plant tissues was not analysed. Leaf elongation was measured every 7 days. Cumulative leaf elongation (all leaves pooled) at the end of the growing season was calculated from the green length. Number of leaves per plant and stem density present at the end of the summer 1995 were also measured. Number of leaves per plant was counted for *Dupontia fisheri* and *Eriophorum scheuchzeri* from leaf elongation data. Stem density was calculated by species during sorting of aboveground biomass. Finally, aboveground biomass was sampled on 17 August 1995 by taking a 54 cm² piece of turf (10 cm deep) with a tin can (8.3 cm diameter). The aboveground biomass was sorted by species (*Dupontia*, *Eriophorum* and *Carex* spp.) retaining only the live biomass. The aboveground parts included the green leaves and the green and white parts of the stem above the last leafing node. The sorting and drying were done within four days following the sampling.

Moss production was estimated by this formula (Vitt and Pakarinen, 1977):

$$\text{Annual production} = \frac{\text{moss dry biomass (g)} \times \text{mean annual increment (m)}}{\text{sample surface (m}^2\text{)} \times \text{mean moss height (m)}} \text{ g m}^{-2}$$

(For more details see Chapter II)

STATISTICAL ANALYSES

A paired t-test was used to compare both controls. Levels of significance were set to $P < 0.05$.

Results and Discussion

Our open-top chambers enhanced the average daily maximum, mean and minimum temperature by 0.84°C (-0.17 to 1.90 °C), 0.80 °C (-0.21 to 1.80 °C) and 0.75 °C (-0.25 to 1.70 °C) respectively, compare to the control over a 55-day period (21 June to 14 August 1995) (Fig. 3.2). Marion et al. (1993) believed that temperature increases of 1-2°C were sufficient to alter plant growth in the Arctic. Even though our mean temperature increase was only 0.8 °C, there was an 18-day period (10 to 27 July 1995) during which 14 out of 18 days where the daily mean temperature increase was greater than 1 °C compared to the control. The daily mean temperature increase for that period was 1.3 °C (0.8 to 1.8 °C). No difference in temperature was observed between the control and the control with Plexiglass (Fig. 3.2).

The mean daily difference between control and hexagon was different when calculated for each of the two hexagon chambers (0.6 vs 1.0 °C). The hexagon with the lowest increase was located in a wetter polygon fen (pers. obs.). The high thermal capacity of water has a great moderating effect on environmental temperature changes and may explain this difference. Other studies have also reported differences between plants growing in wet or dry habitat. At Alexandra Fiord, leaf lengths of *Salix arctica* was greater in warm chambers than in control in dry habitat, but no differences was observed in wet habitat (Marion et al., 1993).

After one growing season, the temperature enhancement treatment had no significant effect on graminoid plant growth (Figs. 3.3 and 3.4). According to Marion et al. (1993), plants often require two growing seasons to respond to a temperature elevation.

Moss production as well was not affected by a temperature elevation after one growing season (Fig. 3.5). Similar results were reported for a wet meadow at Toolik Lake, Alaska, with no effect on total mass/shoot in *Aulacomnium turgidum* with a 5°C temperature elevation after two growing seasons (Chapin III and Shaver, 1985a).

These are preliminary results coming from only the first year of the experiment. Future observations (until the summer 1999) should give us a better idea on the long-term effect of an elevation of temperature on plant and moss growth in this ecosystem.

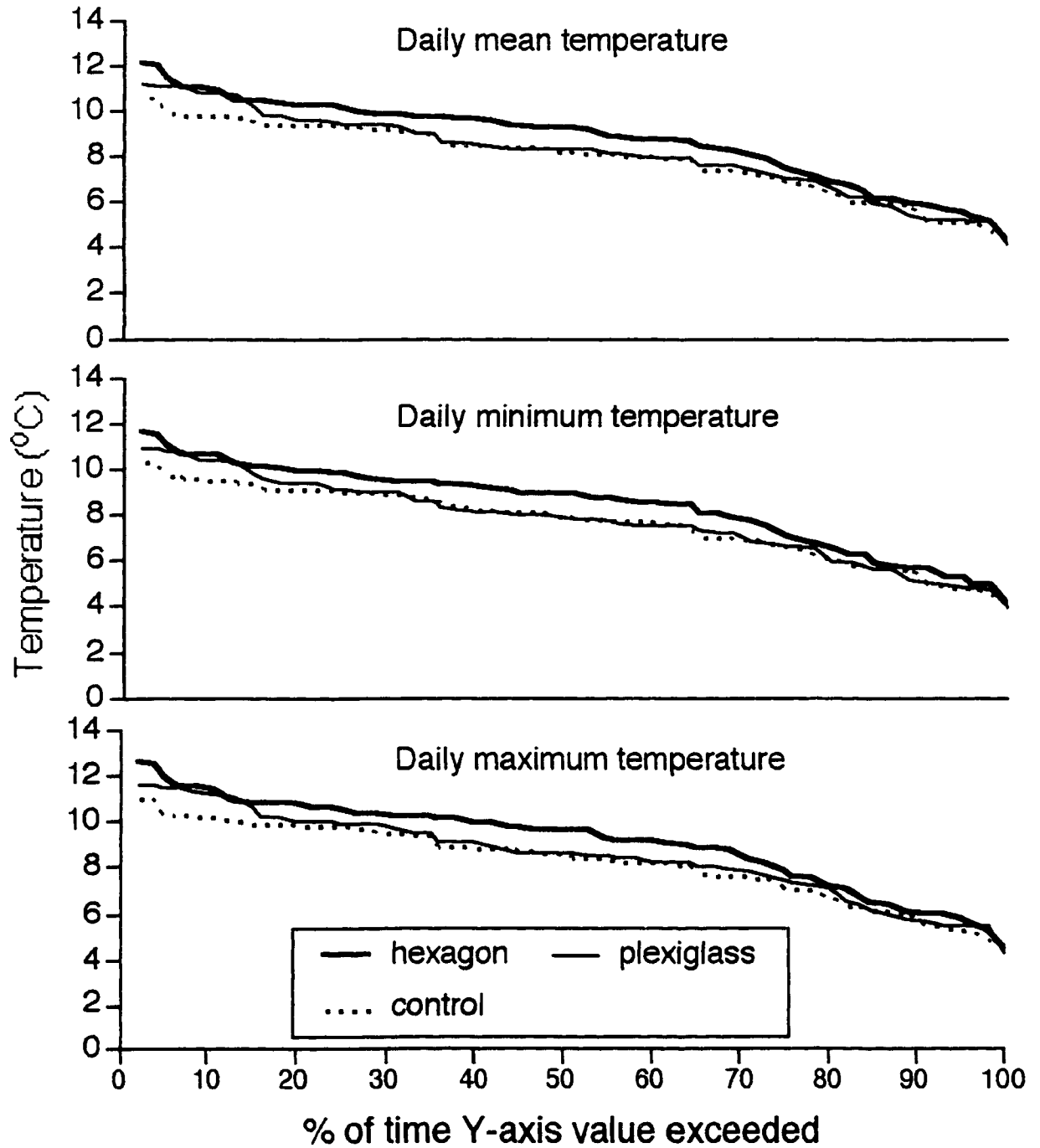


Figure 3.2. Temperature duration curves for experimental and control sites showing the % time that temperature was greater than the level shown, from 21 June to 14 August 1995.

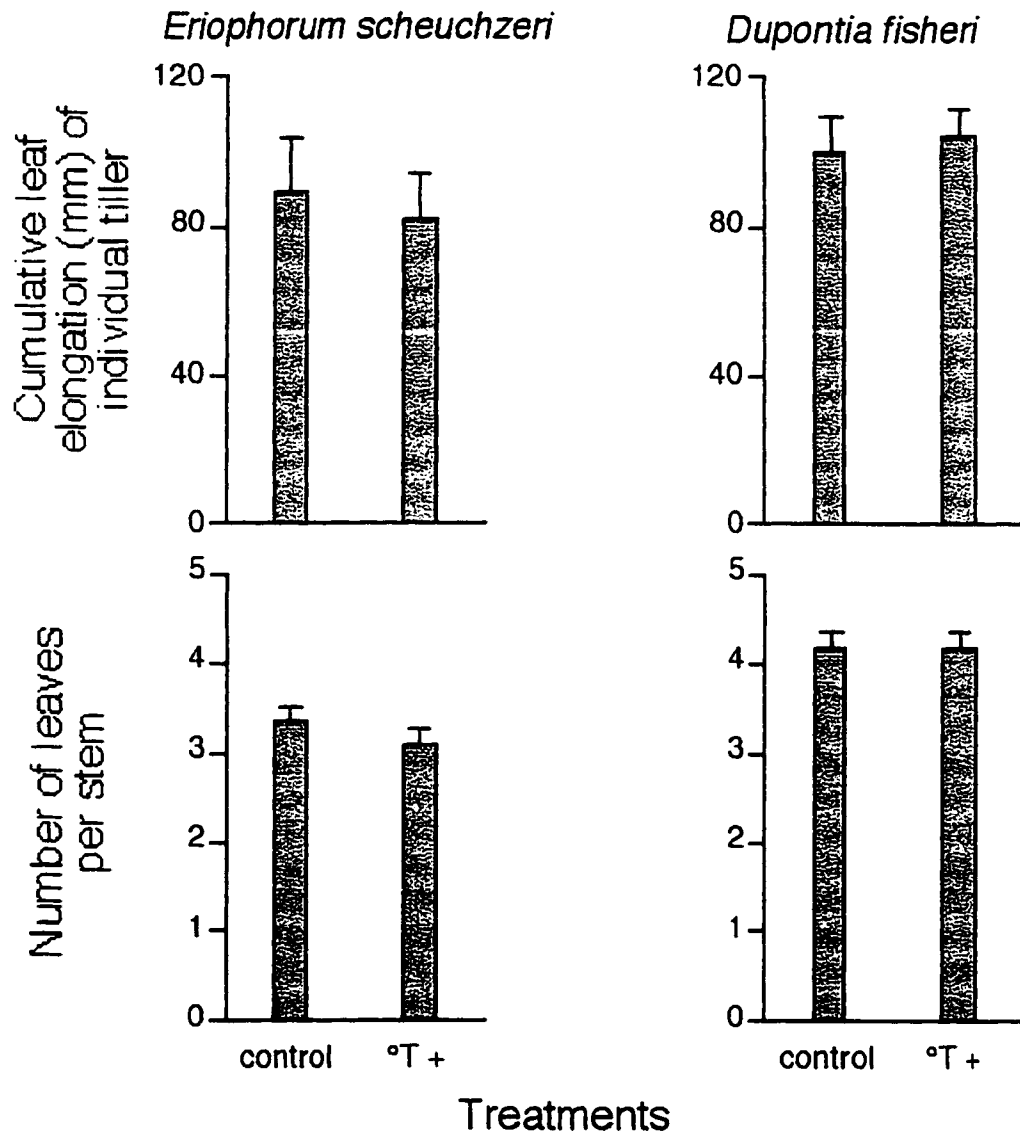


Figure 3.3. Effect of temperature enhancement on cumulative leaf elongation and number of leaves per plant at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n=9† or 10). t Tests: Cumulative leaf elongation, *Eriophorum* (t=0.34, P=0.7); *Dupontia* (t=-0.75, P=0.5); Number of leaves per plant, *Eriophorum* (t=0.89, P=0.4); *Dupontia* (t=0.00, P=1.0). † *Eriophorum* not always present.

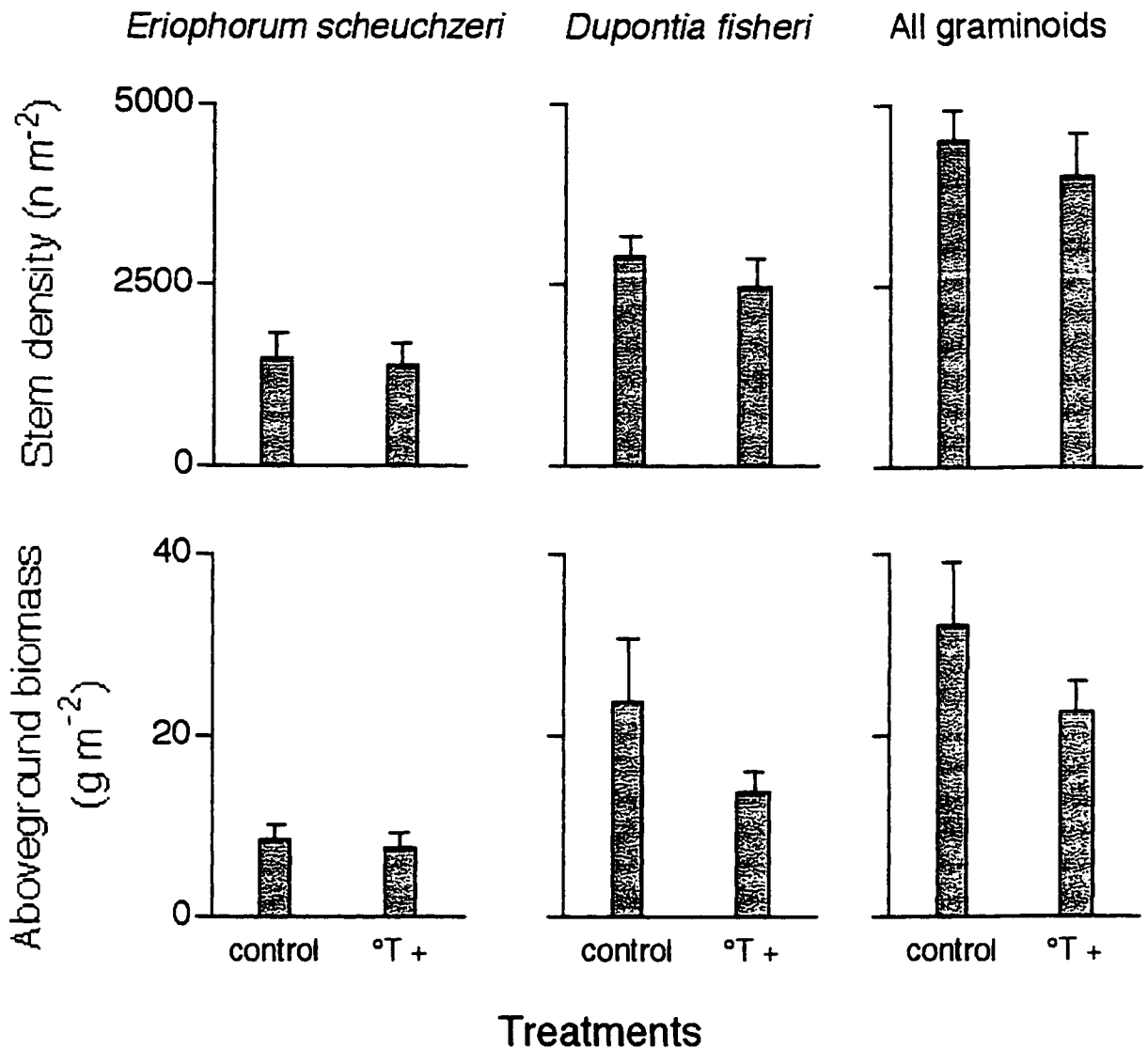


Figure 3.4. Effect of temperature enhancement on stem density and aboveground biomass at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE (n= 10). t Tests: Number of stems, *Eriophorum* (t=0.53, P=0.6), *Dupontia* (t=1.01, P=0.3), All graminoids (t=0.87, P=0.4); Aboveground biomass, *Eriophorum* (t=0.62, P=0.5), *Dupontia* (t=1.30, P=0.2), All graminoids (t=1.23, P=0.2).

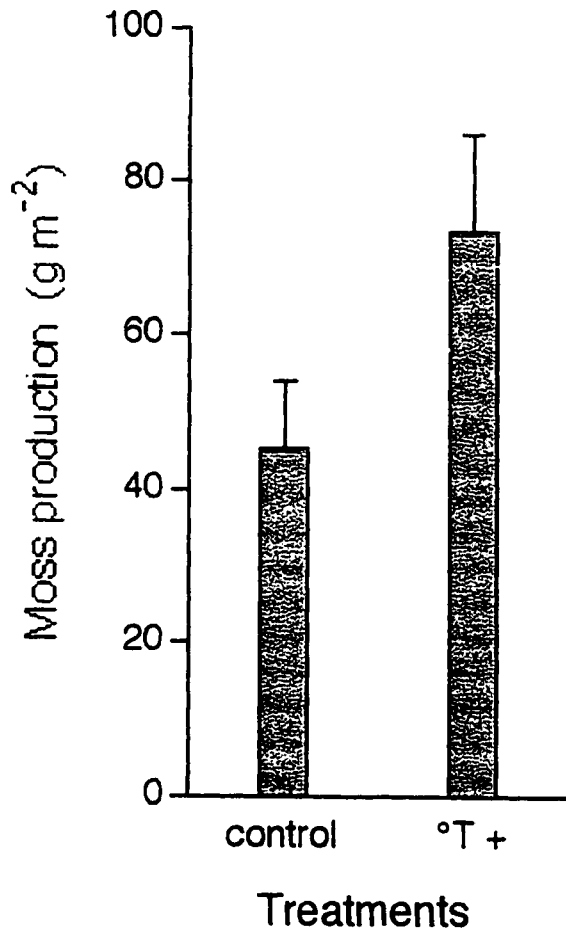


Figure 3.5. Effect of temperature enhancement on moss production at the end of the summer (17 August 1995). Mean \pm SE ($n = 8+$). t Test: ($t = -1.68$, $P = 0.1$). \dagger grubbing was observed in two sites at the beginning of the growing season.

CHAPITRE IV CONCLUSION GÉNÉRALE

Plusieurs études ont démontré des effets bénéfiques pour les plantes d'être broutées modérément par des herbivores (ex. McNaughton (1979); Hik and Jefferies (1990). L'effet fertilisant des fèces est reconnu comme étant un facteur important dans la réponse positive des plantes au broutement. Les éléments nutritifs retournés au sol à partir des fèces se présentent sous des formes qui peuvent être utilisées immédiatement par les plantes, court-circuitant ainsi l'étape limitante de la décomposition lente à partir de la litière. Cette étude se veut le début d'une meilleure compréhension du cyclage des éléments nutritifs dans les polygones de tourbe de l'arctique en relation avec le broutement des oies.

L'Île Bylot, située dans le Haut-Arctique, est le plus important site de nidification de la grande oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*). Depuis les quinze dernières années sa population a quadruplée, provoquant une inquiétude sur l'avenir de cet écosystème comme habitat d'élevage des oisons. Dans les polygones de tourbe de l'Île Bylot, des expériences suggèrent que les fèces d'oies n'ont pas l'effet fertilisant observé dans d'autres écosystèmes (Beaulieu et al., 1996). Une différence importante comparée à d'autres sites, est la présence d'un important tapis de mousse. Ainsi afin de mieux comprendre l'effet de la présence des oies sur la toundra arctique de l'Île Bylot, nous avons étudié différents facteurs (azote, phosphore et température) qui pourraient limiter la croissance des mousses et des plantes broutées par les oies, et nous avons tenté de comprendre l'interaction oies-plantes graminoides-mousses.

Sur la base d'études ayant été réalisées dans des endroits semblables à notre site d'étude, il est probable que les principales sources d'éléments nutritifs de l'Île Bylot proviennent de la minéralisation de la matière organique et des précipitations. Cependant, comme partout ailleurs dans l'Arctique, la disponibilité des éléments nutritifs est restreinte à cause des températures froides qui ralentissent les processus de minéralisation, et des précipitations peu abondantes. Il est probable qu'au printemps, avec la fonte des neiges, il y ait un fort influx d'éléments nutritifs disponible à la végétation. Dans la toundra humide arctique, la fixation de l'azote par les cyanobactéries est parfois l'une des principales sources d'azote pour les plantes. Toutefois, dans les polygones de tourbe de l'Île Bylot, aucune étude de ce genre n'a été faite.

Nos résultats suggèrent que la croissance des plantes graminoides est limitée par la quantité d'azote disponible dans les polygones de tourbe à l'île Bylot. Dans le cas du phosphore, nos résultats suggèrent qu'il n'est pas limitant dans notre système. Pour les mousses, même si elles ont incorporées les éléments nutritifs appliqués à faible et forte concentration, leur croissance semble ne pas avoir été affectée. Ceci nous laisse penser que la croissance des mousses n'est pas limitée par les quantités d'éléments nutritifs présentes dans notre système. Pour ce qui est du facteur température, nous avons obtenu aucun effet sur la croissance des plantes graminoides et des mousses. Cependant, les résultats d'une première année pour ce type d'expérience ne nous permettent pas de tirer des conclusions finales. D'autres données seront prises à l'été 1999.

Selon une étude faite par Bazely et Jefferies (1985) dans les marais salés sub-arctique, 60 % de l'azote des fèces d'oies est disponible aux plantes en 48 heures. Sachant que l'azote est un élément limitant dans notre système, il est normal de penser que l'application de fèces aurait pu avoir un effet positif sur la croissance des plantes graminoides. Cependant, comme Beaulieu (1995) et Gauthier et al. (1995), aucune réponse des plantes n'a été observée. En fait une concentration d'azote beaucoup plus élevée que celle ajoutée par les fèces d'oies de la population actuelle a été requise pour obtenir une réponse des plantes graminoides. Nous suggérons que lorsque l'apport en azote est faible, le tapis de mousse agit comme une barrière naturelle, une sorte d'éponge, imbibant tous les éléments nutritifs et ainsi empêchant leur absorption par les graminoides.

Le taux de décomposition le plus élevé se trouve à la surface, soit juste au-dessus de la zone racinaire. Ceci diffère de notre hypothèse de départ qui voulait que les racines des plantes vasculaires se trouvent là où le taux de décomposition est le plus élevé. Il est possible que les éléments nutritifs venant des processus de décomposition à la surface soient lessivés dans la zone racinaire et absorbés par les plantes vasculaires.

Un scénario possible du sort des éléments nutritifs contenus dans les fèces est le suivant: l'impact de la fertilisation par les fèces est ponctuel, c'est-à-dire lors de la fonte des neiges et lorsqu'il pleut. C'est alors que les éléments nutritifs contenus dans les fèces sont lessivés dans la couche muscinale et adsorbés. Les mousses agiraient ainsi comme un réservoir d'éléments nutritifs. Les plantes broutées par

les oies recevraient donc la majorité de leurs éléments nutritifs via la décomposition des mousses et du lessivage des éléments nutritifs adsorbés par la partie brune des mousses. Cependant, au taux actuel de fertilisation par les oies, l'azote disponible n'est pas suffisante pour une croissance optimale des plantes graminoides. L'impact de la fertilisation par les fèces semble minime.

Les processus qui expliquent la libération des éléments nutritifs après la déposition des fèces ont besoin d'être mieux compris. Il serait intéressant de savoir combien d'azote et de phosphore provenant des fèces d'oies est réellement disponible pour les plantes graminoides et les mousses des polygones de tourbe. Aussi, des expériences avec l'isotope ^{15}N pourraient nous éclairer sur le sort de l'azote dans l'écosystème de la toundra humide arctique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexander, V., Billington, M. and Shell, D. M., 1978: Nitrogen fixation in arctic and alpine tundra. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New-York: Springer-Verlag, p.539-558.
- Atkin, O. K. and Cummins, W. R., 1994: The effect of nitrogen source on growth, nitrogen economy and respiration of two high arctic plant species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 8: 389-399.
- Barbour, M. G., Burk, J. H. and Pitts, W. D., 1987: *Terrestrial plant ecology*. Don Mills, Ontario: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. 634 pp.
- Bazely, D. R. and Jefferies, L., 1985: Goose faeces: a source of nitrogen for plant growth in a grazed salt marsh. *Journal of Applied Ecology*, 22: 693-703.
- Beaulieu, J., 1995: La croissance des plantes arctiques (*Dupontia fisheri* and *Eriophorum scheuchzeri*) en réponse au broutement par les oisons de la grande oie des neiges. MSc thesis, Université Laval, Québec, Canada.
- Beaulieu, J., Gauthier, G. and Rochefort, L., 1996: The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology*, 84: 905-914.
- Berendse, F. and Jonasson, S., 1992: Nutrient use and nutrient cycling in northern ecosystems. In Chapin, F. S., III, Jefferies, R. L., Reynolds, J. F., Shaver, G. R., Svoboda, J. and Chu (eds.), *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. New York: Academic Press, Inc., p.337-358.
- Brown, D. H., 1982: Mineral nutrition. In Smith, A. J. E. (ed.), *Bryophyte Ecology*. London: Chapman & Hall, p.383-444.
- Brown, D. H., 1984: Uptake of mineral elements and their use in pollution monitoring. In Dyer, A. F. and Duckett, J. G. (eds.), *The experimental biology of bryophytes*. London: Academic Press Inc., p.229-255.
- Brown, D. H. and Bates, J. W., 1990: Bryophytes and nutrient cycling. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104: 129-147.
- Cargill, S. M. and Jefferies, R. L., 1984: The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*, 21: 669-686.
- Chapin, D. M., Bliss, L. C. and Bledsoe, L. J., 1991: Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem. *Canadian Journal of Botany*, 69: 2744-2755.
- Chapin III, F. S., Barsdate, B. J. and Barèl, D., 1978: Phosphorus cycling in alaskan coastal tundra: a hypothesis for the regulation of nutrient cycling. *Oikos*, 31: 189-199.

- Chapin III, F. S., Cleve, K. V. and Tieszen, L. L., 1975: Seasonal nutrient dynamics of tundra vegetation at Barrow, Alaska. *Arctic and Alpine Research*, 7: 209-226.
- Chapin III, F. S., Johnson, D. A. and McKendrick, J. D., 1980a: Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an alaskan tundra ecosystem: implication for herbivory. *Journal of Ecology*, 68: 189-209.
- Chapin III, F. S., Miller, P. C., Billings, W. D. and Coyne, P. I., 1980b: Carbon and nutrient budgets and their control in coastal tundra. In Brown, J., Miller, P. C., Tieszen, L. L. and Bunnell, F. L. (eds.), *An arctic ecosystem, the coastal tundra at Barrow Alaska*. Stroudsburg, Penn: Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., p.458-482.
- Chapin III, F. S. and Shaver, G. R., 1985a: Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology*, 66: 564-576.
- Chapin III, F. S. and Shaver, G. R., 1985b: Arctic. In Chabot and Mooney (eds.), *Physiological ecology of North American plant communities*. New York: Chapman and Hall, p.chap.2.
- Chapin III, F. S., Shaver, G. S., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J. and Laundre, J. A., 1995: Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 76: 694-711.
- Chapin III, F. S., Tieszen, L. L., Lewis, M. C., Miller, P. C. and McCown, B. H., 1980c: Control of tundra plant allocation patterns and growth. In Brown, J., Miller, P. C., Tieszen, L. L. and Bunnell, F. L. (eds.), *An arctic ecosystem. The coastal tundra at Barrow, Alaska*. Stroudsburg, Penn: Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., p.141-185.
- Clarke, G. C. S., Greene, S. W. and Greene, D. M., 1971: Productivity of bryophytes in polar regions. *Annals of Botany*, 35: 99-108.
- Clymo, R. S., 1970: The growth of *Sphagnum*: Methods of measurement. *Journal of Ecology*, 58: 13-49.
- Clymo, R. S., 1973: The growth of *Sphagnum*: some effects of environment. *Journal of Ecology*, 61: 849-869.
- Dowding, P., Chapin III, F. S., Wielgolaski, F. E. and Kilfeather, P., 1981: Nutrients in tundra ecosystems. In Bliss, L. C., Heal, O. W. and Moore, J. J. (eds.), *Tundra ecosystems: a comparative analysis*. Cambridge: Cambridge University Press, p.647-683.
- Flanagan, P. W. and Bunnell, F. L., 1980: Microflora activities and decomposition. In Brown, J., Miller, P. C., Tieszen, L. L. and Bunnell, F. L. (eds.), *An arctic ecosystem. The coastal tundra at Barrow Alaska*. Stroudsburg, Penn: Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., p.291-334.
- Flint, P. S. and Gersper, P. L., 1974: Nitrogen nutrient levels in arctic tundra soils. In Holding, A. J., Heal, O. W., Maclean, S. F., Jr. and Flanagan, P. W. (eds.).

- Soil organisms and decomposition in tundra*. Stockholm: Tundra Biome Steering Committee, p.375-387.
- Freedman, B., Svoboda, J. and Henry, G. H. R., 1994: Alexandra fiord-An ecological oasis in a polar desert. In Svoboda, J. and Freedman, B. (eds.), *Ecology of a polar oasis, Alexandra fiord, Ellesmere island, Canada*. Toronto: Captus University Publications, p.1-9.
- Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., Beaulieu, J. and Rochefort, L., 1995: Effect of grazing by greater snow geese on the production of graminoids at an arctic site (Bylot Island, NWT, Canada). *Journal of Ecology*, 83: 653-664.
- Gauthier, G., Rochefort, L. and Reed, A., 1996: The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, 23: 253-259.
- Gersper, P. L., Alexander, V., Barkley, S. A., Barsdate, R. J. and Flint, P. S., 1978: The soils and their nutrients. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan tundra*. New York: Springer-Verlag, p.219-254.
- Haag, R. W., 1974: Nutrient limitations to plant production in two tundra communities. *Canadian Journal of Botany*, 52: 103-116.
- Heal, O. W. and French, D. D., 1974: Decomposition of organic matter in tundra. In Holding, A. J., Heal, O. W., Maclean, S. F., Jr. and Flanagan, P. W. (eds.), *Soil organisms and decomposition in tundra*. Stockholm: Tundra Biome Steering Committee, p.279-308.
- Henry, G. H. R., Freedman, B. and Svoboda, J., 1986: Effects of fertilization on three tundra plant communities of a polar desert oasis. *Journal of Botany*, 64: 2502-2507.
- Hik, D. S. and Jefferies, R. L., 1990: Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. *Journal of Ecology*, 78: 180-195.
- Hugues, R. J., Gauthier, G. and Reed, A., 1994: Summer habitat use and behaviour of greater snow geese *Anser caerulescens*. *Wildfowl*, 45: 49-64.
- Jefferies, R. L., Svoboda, J., Henry, G., Raillard, M. and Ruess, R., 1992: Tundra grazing systems and climatic change. In Chapin III, F. S., Jefferies, R. L., Reynolds, J. F., Shaver, G. R., Svoboda, J. and Chu (eds.), *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*: Academic Press, Inc., p.391-412.
- Jonasson, S., 1992: Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos*, 63: 420-429.
- Jonasson, S. and Chapin III, F. S., 1985: Significance of sequential leaf development for nutrient balance of the cotton sedge, *Eriophorum vaginatum* L. *Oecologia*, 67: 511-518.
- Kielland, K., 1994: Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology*, 75: 2373-2383.

- Kielland, K. and Chapin, F. S., III, 1994: Phosphate uptake in arctic plants in relation to phosphate supply: the role of spatial and temporal variability. *Oikos*, 70: 443-448.
- Kielland, K. and Chapin III, F. S., 1992: Nutrient absorption and accumulation in arctic plants. In Chapin III, F. S., Jefferies, R. L., Reynolds, J. F., Shaver, G. R., Svoboda, J. and Chu (eds.), *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. New York: Academic Press, Inc., p.321-335.
- Koch, G. W., Bloom, A. J. and Chapin III, F. S., 1991: Ammonium and nitrate as nitrogen sources in two *Eriophorum* species. *Oecologia*, 88: 570-573.
- Longton, R. E., 1970: Growth and productivity of moss *Polytrichum alpestre* Hoppe in Antarctic regions. In Holdgate, M. W. (ed.), *Antarctic Ecosystems*. London: Academic Press. p. 818-837.
- Longton, R. E., 1984: The role of bryophytes in terrestrial ecosystems. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 55: 147-163.
- Longton, R. E., 1988: *The biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press. 391 pp.
- Longton, R. E., 1992: The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. In Bates, J. W. and Farmer, A. M. (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford: Oxford Science Publications, p.32-76.
- Malmer, N., Svensson, B. M. and Wallén, B., 1994: Interaction between *Sphagnum* mosses and field layer vascular plants in the development of peat-forming systems. *Folia Geobot. Phytotax.*, 29: 483-496.
- Marion, G. M., 1993: Temperature enhancement experiments. In Molau, U. (ed.), *ITEX Manual*. Copenhagen, Denmark: Danish Polar Center, p.14-19.
- Marion, G. M., Henry, G. H. R., Molgaard, P., Oechel, W. C., Jones, M. H. and Vourlittis, G., 1993: *Open-top devices for manipulating field temperature in tundra ecosystems*. Fourth International Symposium on Thermal Engineering and Science for Cold Regions. Hanover, NH. 205-210.
- Marion, G. M., Miller, P. C., Kummerow, J. and Oechel, W. C., 1982: Competition for nitrogen in a tussock tundra ecosystem. *Plant and Soil*, 66: 317-327.
- Mattheis, P. J., Tieszeen, L. L. and Lewis, M. C., 1976: Responses of *Dupontia fisheri* to simulated lemming grazing in an Alaskan arctic tundra. *Annals of Botany*, 40: 170-197.
- Maxwell, B., 1992: Arctic climate: Potential for change under global warming. In Chapin III, F. S., Jefferies, R. L., Reynolds, J. F., Shaver, G. R. and Svoboda, J. (eds.), *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. New York: Academic Press, p.11-34.
- McKendrick, J. D., Ott, V. J. and Mitchell, G. A., 1978: Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on carbohydrate and nutrient levels in *Dupontia fisheri*

- and *Arctagrostis latifolia*. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New-York: Springer-Verlag, p.509-537.
- McNaughton, S. J., 1979: Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113: 691-703.
- McNaughton, S. J., 1983: Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- Miller, O. K. and Laursen, G. A., 1978: Ecto- and endomycorrhizae of arctic plants at Barrow, Alaska. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New York: Springer-Verlag, p.229-237.
- Muc, M., 1977: Ecology and primary production of sedge-moss meadow communities, Truelove Lowland. In Bliss, L. C. (ed.), *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem*. Edmonton: The University of Alberta Press, p.157-184.
- Nadelhoffer, K. J., Giblin, A. E., Shaver, G. R. and Laundre, J. A., 1991: Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology*, 72: 242-253.
- Nosko, P. and Courtin, G. M., 1995: The water relations of *Carex stans* in wet sedge-moss tundra at a high arctic oasis, Devon Island, N.W.T., Canada. *Arctic and Alpine Research*, 27: 137-145.
- Oechel, W. C. and Sveinbjörnsson, B., 1978: Primary production processes in arctic bryophytes at Barrow, Alaska. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New-York: Springer-Verlag, p.269-298.
- Pakarinen, P. and Vitt, D. H., 1973: Primary production of plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada- moss communities. In Bliss, L. C. and Wielgolaski, F. (eds.), *Primary production and production processes, Tundra biome*. Dublin, Ireland: Tundra biome steering committee, p.37-46.
- Pakarinen, P. and Vitt, D. H., 1974: The major organic components and calories contents of high arctic bryophytes. *Canadian Journal of Botany*, 52: 1151-1161.
- Paul, E. A. and Clark, F. E., 1989: *Soil microbiology and biochemistry*. . New York: Academic Press, inc. .
- Piedboeuf, N., 1996: Qualité nutritive des sites d'alimentation des oisons de la grande oie des neiges: est-il avantageux d'utiliser des sites déjà broutés? MSc thesis, Univ. Laval, .
- Proctor, M. C. F., 1981: Physiological ecology of bryophytes. *Advances in Bryology*, 1: 79-166.
- Rastorfer, J. R., 1978: Composition and bryomass of the moss layers of two wet-tundra-meadow communities near Barrow, Alaska. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New York: Springer- Verlag, p.169-183.

- Reed, A., 1990: *Population dynamics in a successful species; challenges in managing the increasing population of greater snow geese*. Trans. 19th IUGB Cong. Trondheim. 136-142.
- Rocheport, L., Vitt, D. H. and Bayley, S. E., 1990: Growth, production, and decomposition dynamics of *Sphagnum* under natural and experimentally acidified conditions. *Ecology*, 71: 1986-2000.
- Ruess, R. W., Hik, D. S. and Jefferies, R. L., 1989: The role of lesser snow geese as nitrogen processors in a subarctic salt marsh. *Oecologia*, 79: 23-29.
- Russell, S., 1988: Measurement of bryophyte growth I. Biomass (Harvest) techniques. In Glime, J. M. (ed.), *Methods in bryology*. Nichinan, Japan: Hattori Botanical Laboratory, p.247-257.
- Russell, S., 1990: Bryophyte production and decomposition in tundra ecosystems. *Bot. J. of linnean soc.*, 104: 3-22.
- SAS, Institute, 1996: *Language Guide. Release 6.03*. Cary, North Carolina: SAS Institute Inc. .
- Savile, D. B. O., 1972: *Arctic adaptations in plants*. Monograph/Canada Department of Agriculture. Ottawa: Canada Department of Agriculture. 81 pp.
- Shaver, G. R., Billings, W. D., Chapin III, F. S., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., Oechel, W. C. and Rastetter, E. B., 1992: Global change and the carbon balance of arctic ecosystems. *Bioscience*, 42: 433-441.
- Shaver, G. R. and Chapin III, F. S., 1980: Response to fertilization by various plant growth forms in an alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology*, 61: 662-675.
- Shaver, G. R. and Chapin III, F. S., 1995: Long-term responses to factorial NPK fertilizer treatment by alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography*, 18: 259-275.
- Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J. and Giblin, A. E., 1991: Biogeochemical diversity and element transport in a heterogeneous landscape, the North Slope of Alaska. In Turner, M. G. and Gardner, R. H. (eds.), *Quantitative methods in landscape ecology*. New-York: Springer-Verlag, p.105-125.
- Skre, O. and Oechel, W. C., 1979: Moss production in a black spruce *Picea mariana* forest with permafrost near Fairbanks, Alaska, as compared with two permafrost-free stands. *Holarctic Ecology*, 2: 249-254.
- Steere, W. C., 1978: Floristics, phytogeography and ecology of arctic alaskan bryophytes. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New-York: Springer-Verlag, p.141-168.
- Stutz, R. C., 1977: Biological nitrogen fixation in Arctic soils, Truelove Lowland. In Bliss, L. C. (ed.), *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem*. Edmonton: University of Alberta Press, p.301-314.

- Sveinbjörnsson, B. and Oechel, W. C., 1992: Controls on growth and productivity of bryophytes: environmental limitations under current and anticipated conditions. In Bates, J. W. and Farmer, A. M. (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford: Oxford University Press, p.77-102.
- Tarnocai, C. and Zoltai, S. C., 1988: Wetland of arctic Canada. In National Wetland Working Group (ed.), *Wetland of Canada, National Wetland Working group ed., Ecological Land Classification Series*. Montréal, Québec: Ontario and Polyscience Publications Inc., p.27-53.
- Ulrich, A. and Gersper, P. L., 1978: Plant nutrient limitations of tundra plant growth. In Tieszen, L. L. (ed.), *Vegetation and production ecology of an alaskan arctic tundra*. New-York: Springer-Verlag, p.457-481.
- Van Cleve, K. and Alexander, V., 1981: Nitrogen cycling in tundra and boreal ecosystems. In Clark, F. E. and Rosswall, T. (eds.), *Terrestrial nitrogen cycles: processes ecosystem strategies*. Stockholm: Ecological Bulletins, p.375-404.
- Vitt, D. H. and Pakarinen, P., 1977: The bryophyte vegetation, production, and organic components of Truelove Lowland. In Bliss, L. C. (ed.), *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem: The University of Alberta Press*, p.225-244.
- Wallén, B., Falkengren-Grerup, U. and Malmer, N., 1988: Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of Sphagnum at different water levels on a South Swedish peat bog. *Holarctic Ecology*, 11: 70-76.
- Weber, M. G. and Van Cleve, K., 1984: Nitrogen transformations in feather moss and forest floor layers of interior Alaska black spruce ecosystem. *Canadian Journal of Forestry Research*, 14: 278-290.
- Widden, P., 1977: Microbiology and decomposition on Truelove lowland. In Bliss, L. C. (ed.), *Truelove lowland, Devon island, Canada: a high arctic ecosystem: University of Alberta Press*, p.505-530.
- Zoltai, S. C., McCormick, K. J. and Scotter, G. W., 1983: A natural resource survey of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories. Parks Canada, Ottawa.