



**Dynamique de développement de la structure
verticale du bouleau glanduleux
Implications pour le couvert nival et la température au sol**

Mémoire

Mélissa Paradis

Maîtrise en biologie
Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

© Mélissa Paradis, 2015

Résumé

L'avancée des espèces arbustives en région subarctique influence l'environnement abiotique des écosystèmes. Cependant, l'impact de la structure verticale des arbustes est encore méconnu. Notre objectif était de quantifier le développement de la structure verticale du bouleau glanduleux afin de vérifier son effet sur le couvert nival et la température au sol. Notre échantillonnage stratifié verticalement nous a permis de déterminer que la hauteur des peuplements est positivement associée à leur âge et à leur croissance. Alors que la biomasse ligneuse est maximale à la base des individus, la biomasse foliaire suit le développement en hauteur des individus. La hauteur des peuplements est la variable la plus plausible pour expliquer l'épaisseur du couvert nival et la température au sol en hiver (relation positive). Durant l'été, cette température est toutefois mieux expliquée par la biomasse ligneuse entre 30 et 40 cm de hauteur (relation négative). L'avancée des espèces arbustives aura des conséquences sur l'environnement abiotique des écosystèmes subarctiques.

Abstract

In subarctic ecosystems, shrubification has great impacts on the abiotic environment. However, impacts of the vertical shrub structure are not well known. Our objective was to characterise the vertical structure of *Betula glandulosa* Michx., to increase our understanding of the impact of the shrub growth form on snow depth and soil temperature. Our stratified sampling allowed us to determine that shrub height was positively associated with the age of the dominant stems but also with the vertical growth rate. Moreover, woody biomass was greater in the lower stratum while foliar biomass followed vertical growth. Shrub height was the most plausible variable explaining snow thickness and soil temperature during winter. However, the woody biomass between 30 and 40 cm best explained summer temperature. According to our results, shrub expansion would have important consequences on the abiotic environment of subarctic ecosystems.

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract	v
Table des matières	vii
Liste des tableaux.....	xiii
Liste des figures	xv
Remerciement	xix
Avant-propos	xxi
Chapitre 1. Introduction.....	1
1.1 Les changements climatiques.....	1
1.2 Impacts des changements climatiques sur les communautés végétales subarctiques	3
1.2.1 Effets des changements simulés.....	3
1.2.2 Avancée des espèces arbustives	4
1.2.3 Hétérogénéité de l'avancée arbustive.....	5
1.3 Conséquences de l'avancée arbustive	6
1.3.1 Changements observés dans l'environnement abiotique.....	6
1.3.2 Boucle de rétroaction positive.....	8
1.3.3 Changements observés dans la dynamique des communautés végétales.....	8
1.4 Contexte de l'étude	9
1.4.1 Contexte théorique	9
1.4.2 Espèce à l'étude.....	9
1.4.3 Site d'étude	10
1.5 Objectifs.....	11
Chapitre 2. Dynamics of dwarf birch vertical growth and structure: Impacts on soil thermal regime and snow cover thickness	13
Résumé.....	13
Abstract	14
2.1 Introduction.....	15
2.2 Methodology	17
2.2.1 Study area.....	17
2.2.2 Study species.....	17
2.2.3 Sampling design	18

2.2.4	Characterisation of <i>Betula glandulosa</i> vertical structure	18
2.2.5	Development of <i>Betula glandulosa</i> vertical structure	19
2.2.6	Statistical analyses.....	20
2.3.	Results	21
2.3.1.	Stand characteristics of <i>Betula glandulosa</i>	21
2.3.2.	Biomass of <i>Betula glandulosa</i>	23
2.3.3.	Age and vertical growth of <i>Betula glandulosa</i>	23
2.3.4	Influence of <i>Betula glandulosa</i> structure on winter and summer soil temperatures	23
2.3.5	Influence of <i>Betula glandulosa</i> structure on snow cover depth and freezing degree-days	27
2.4	Discussion	29
2.4.1.	Development of the vertical structure of <i>Betula glandulosa</i> stand.....	29
2.4.2	Effects of <i>Betula glandulosa</i> on the abiotic environment	32
2.5	Conclusion.....	34
Chapitre 3.	Conclusion	35
3.1	Caractéristique des peuplements arbustifs dans la région d’Umiujaq.....	35
3.2	Développement vertical de <i>Betula glandulosa</i>	36
3.3	Facteurs environnementaux influencés par la croissance verticale de <i>Betula glandulosa</i>	37
3.4	Synthèse et perspectives futures.....	38
Annexe 1	41
	Distribution de la biomasse ligneuse et foliaire dans les peuplements de bouleau glanduleux	41
Annexe 2	45
	Taux de croissance des branches de bouleau glanduleux.....	45
Annexe 3	49
	Analyse du taux de décomposition dans les sols d’Umiujaq sous couvert arbustif	49
	Introduction	49
	Méthodologie.....	49
	Résultats	50
	Discussion	51
Annexe 4	53
	Analyse de la hauteur du couvert de neige durant l’hiver 2013-2014 à Umiujaq à l’aide des tiges de iButtons.....	53
	Introduction	53

Méthodologie	53
Résultats	54
Discussion	54
Références.....	57

Liste des tableaux

Table 1 Vegetation cover and characteristics of *Betula glandulosa* for 22 sites sampled during summer 2013, in Umiujaq, Nunavik. Vegetation cover was visually evaluated by class cover in all shrub stands ($>150\text{ m}^2$).----- 22

Table 2. Candidate models chosen to explained the abiotic properties at Umiujaq, Nunavik. Thick data represented significant variables after multimodel analysis (I.C. excluding 0) that explained the most abiotic properties. ----- 28

Liste des figures

Figure 1. Vertical sampling quadrat used at Umiujaq, Nunavik, during summer 2013. Iron poles allowed the quadrat to move from the top of shrub to the ground level. We harvested all biomass in successive 10 cm strata. ----- 19

Figure 2. Influence of shrub height on a) total biomass, b) woody biomass, c) foliar biomass. Each point represents the biomass mean of four quadrats in 22 shrub stands in Umiujaq, Nunavik, taken during summer 2013. ----- 24

Figure 3. Biomass distribution along 13 strata of 10 cm at three representative sites, near Umiujaq, Nunavik. Low, medium and tall shrub stands are represented by a), b) and c) respectively. Black bars represent woody biomass and gray bars represent foliar biomass. ----- 25

Figure 4. Age and vertical growth of *B. glandulosa* ($n= 5$ per stands) in each 22 shrub stands in Umiujaq, Nunavik. The panel a) represents mean age (taken from branch ages at ground level) , b), c), d) represent branch growth rates for three representatives low, medium and tall shrub stands respectively and e) shows the relation between mean growth rate and shrub stand height. ----- 26

Figure 5. Relation between variables from results of selection models that best explain abiotic properties in Umiujaq shrub stands 2013-2014. a) and b) show winter ground-level temperature, c) shows summer ground-level temperature , d) and e) shows snow cover thickness and f) shows freezing degree-days. ----- 30

Figure 6. Biomass distributions along 13 strata of 10 cm in 22 shrub stands, at Umiujaq, Nunavik. Black bars represent woody biomass and gray bars represent foliar biomass. -- 41

Figure 7. Five branch growths of 22 shrub stands in Umiujaq, Nunavik. Each point represents age taken at every 10cm from the ground. ----- 45

Figure 8. Variation de la température sous couvert arbustif durant l'hiver 2014-2015 à Umiujaq, Nunavik. a), b), c) représentent les températures d'un site arbustif bas, moyen et haut respectivement. Chaque ligne représente la température de l'air à différente hauteur (à tous les 10 cm à partir du sol, donné par H_0).----- 56

*La nature dissimule ses secrets par sa
splendeur, non pas par ruse*
-A. Einstein-

Remerciement

Ce projet n'aurait pas vu le jour sans le soutien de plusieurs personnes que je tiens à remercier tout spécialement. Malgré mes débuts douteux en biologie, mon directeur de recherche Stéphane Boudreau a cru bon avoir confiance en moi et me confier ce projet de maîtrise et je lui en suis très redevable. Le Nord est vraiment un endroit magnifique et captivant et je n'aurais pu trouver mieux comme projet de maîtrise. Je tiens également à remercier ma codirectrice Esther Lévesque qui a su également m'épauler pour toute la durée du projet. Je tiens à remercier les deux autres membres de mon comité évaluateur, Jean-Pierre Tremblay et Martin Simard, pour leurs conseils et commentaires.

Un merci, malheureusement jamais assez gros, à mon assistante de terrain Sandra Angers-Blondin qui m'a épaulée, soutenue et qui est devenue mongole avec moi pendant que l'on trucidait les bouleaux de la toundra (pinces à feuille, vous avez presque eu nos peaux). Merci pour toutes les péripéties et aventures (eh oui... comme la fois où on s'est ramené des chiens du Nord... Ou comme là fois où nous avons marché dans un orage électrique avec les perches de métal de 2 mètres de long), merci pour nos films, le pop-corn entrée-dessert-collation et les soupers 15 minutes (vaisselle incluse). Et surtout merci d'avoir travaillé jusqu'à « pas d'heure » avec moi pour arracher des feuilles. Merci également pour tout ce temps passé dans le nord à me faire découvrir Kuujjuaraapik avec Clara Morrissette-Boileau qui m'a également aidée à tester mon quadrat et à ramasser mes feuilles (voilà Clara, tu es dans mes remerciements!). Un merci tout particulier à Marilie Trudel pour son aide sur le terrain, pour la recherche des sites et pour les sacs de décomposition. Je voudrais également remercier toutes les étudiantes qui m'ont aidée lors des manipulations en laboratoire, soit Christine Bombardier-Cauffopé, Dominic Lizée-Prynne, Marianne Gagnon. Merci également à tous les membres du LaBoudreau que j'ai eu l'occasion de connaître tant lors de mon initiation à la recherche que de ma maîtrise. Leur soutien et leur gentillesse ont toujours été inégalés.

Merci aux communautés d'Umiujaq et de Whapmagoostui-Kuujuarapik pour leur accueil et leur partage lors des pique-niques et du « Canada day » que je n'aurais jamais cru aimer un jour. Merci à Claude Tremblay, gérant de la station à Kuujuarapik, pour son aide toujours si présente tant sur la station que pour les « lifts » à l'aéroport. Un énorme merci à Marie Viennot pour sa nourriture toujours plus délectable (allez Marie, les baguettes et que ça saute!).

Je tiens à remercier également ma famille et mes amis pour m'avoir encouragée tout au long de mes études. Merci de m'avoir épaulée et de toujours avoir été fiers de moi, cela m'a grandement aidé dans les moments plus difficiles et douteux. Merci de m'avoir obligée à tirer la « plug ». Ça m'a toujours fait un bien fou et je n'en étais que plus productive après.

Enfin, ce projet n'aurait pu être possible sans la contribution de nos partenaires financiers et logistiques. Merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, au Fonds de recherche du Québec Nature et Technologies, au Programme de formation scientifique dans le Nord, à ArcticNet, au Centre d'études nordiques et à la Chaire de recherche nordique en écologie des perturbations. Merci également au programme de bourses de leadership et de développement durable de l'Université Laval ainsi qu'au programme de bourses de recherche interdisciplinaire d'EnviroNord.

Avant-propos

Ce projet de recherche visait à décrire la structure verticale de croissance du bouleau glanduleux et définir les impacts sur les facteurs abiotiques de l'environnement, soit la température au sol et la hauteur du couvert nival. Un échantillonnage stratifié de la structure verticale nous a permis de dresser un portrait général du développement de cet arbuste, ainsi que de déterminer quels facteurs de cette structure influençaient principalement les propriétés abiotiques de l'environnement. Le présent mémoire est composé d'une introduction générale présentant les principes théoriques et la mise en contexte de l'étude, d'un chapitre présentant les résultats de l'étude sous forme d'article rédigé en anglais, d'une conclusion générale revenant sur les différents résultats, la synthèse et les perspectives futures ainsi que des annexes présentant les résultats du taux de décomposition dans le sol et de la formation du couvert nival qui ne seront pas publiés dans l'article.

Le chapitre 2 rédigé sous forme d'article scientifique sera prochainement soumis dans la revue *Environmental Research Letters*. Les auteurs sont Mélissa Paradis, Esther Lévesque et Stéphane Boudreau. J'ai rédigé ce manuscrit sous la supervision de mon directeur S. Boudreau et de ma codirectrice E. Lévesque, et l'implication que j'ai eue durant tout mon projet, tant au niveau de la recherche (terrain, manipulation) que de la rédaction, me place comme premier auteur de cet article.

Chapitre 1. Introduction

1.1 Les changements climatiques

L'intensification des changements climatiques observée au cours des dernières décennies est en grande partie liée aux activités anthropiques. Les émissions de gaz carbonique (CO₂), d'oxyde d'azote (NO₂) et de méthane (CH₄) sont les principaux responsables de l'effet de serre, résultant en une augmentation de la température terrestre (IPCC 2013). Ces gaz ont en effet augmenté respectivement de 40 %, 20 % et 150 % depuis 1750, année de référence précédant l'ère industrielle (IPCC 2013). L'augmentation moyenne de la température (0,68 °C) à l'échelle planétaire (NASA 2015) est une des principales manifestations des changements climatiques. Les trois dernières décennies, ont été les plus chaudes répertoriées jusqu'à présent (IPCC 2013). Outre la température moyenne annuelle qui a augmenté presque partout sur la planète, un recul des glaces a été observé depuis 1978. Ce dernier est plus prononcé dans l'océan Arctique, variant de 3,5 à 4,1 % par décennie (IPCC 2013). Une modification du régime de précipitations planétaires a également été constatée depuis le début des années 1900 (IPCC 2013). Puisqu'aucune mesure efficace n'a été mise en place pour réduire les émissions mondiales de ces gaz, il est prédit que les effets des changements climatiques s'amplifieront au cours des prochaines décennies avec l'accroissement des activités anthropiques (IPCC 2013).

Le réchauffement climatique n'est toutefois pas homogène à l'échelle planétaire. Certaines régions se réchauffent plus rapidement (Serreze *et al* 2000). Les zones de hautes latitudes sont parmi les régions les plus touchées puisque la température y augmente à un taux deux fois plus élevé que la température planétaire. Évidemment, cette augmentation de la température se répercute sur la fonte du couvert nival, le dégel du pergélisol et la fonte des glaces de mers (IPCC 2013).

Au Canada, le réchauffement climatique n'est pas homogène tant au niveau spatial que temporel (Zhang *et al* 2000). Les régions canadiennes de hautes latitudes sont les plus touchées par le réchauffement (Serreze *et al* 2000). Les provinces des Prairies et du Québec montrent les augmentations de température les plus importantes (Zhang *et al* 2000). Au

Nunavik (Québec subarctique), les données météorologiques recueillies dans différentes communautés inuites (Kuujuarapik, Inukjuak, et Kuujuaq) montrent une augmentation récente d'environ 3 °C de la température de l'air depuis 1992, comparativement aux années de référence (1961-1990) (Fortier *et al* 2011).

En plus du changement du régime de température, le régime de précipitations annuelles est en pleine mutation au Canada. Entre 1950 et 1998, une amplification variant entre 5 et 35% des précipitations a pu être observée sur le territoire canadien et, une fois de plus, les milieux arctiques et subarctiques (au nord de 60°N) sont les plus touchés. Des différences dans les tendances saisonnières de même que l'augmentation d'évènements de précipitations extrêmes ont également été notées (IPCC 2013). Ces changements sont susceptibles de s'intensifier davantage dans les prochaines années (Zhang *et al* 2000).

En réponse aux modifications des régimes de température et de précipitations, la transformation de l'environnement abiotique des milieux subarctiques pourrait altérer la dynamique des communautés végétales. Les différents facteurs impliqués ont été mis en évidence par Myers-Smith *et al* (2011a). Selon ces derniers, la radiation solaire, la température et l'humidité du sol, la disponibilité des nutriments, la compaction et le temps de fonte du couvert nival et la longueur de la saison de croissance sont tous sujets à changement. Ainsi, la dynamique des écosystèmes arctiques et subarctiques sera appelée à changer rapidement au cours des prochaines décennies (Myers-Smith *et al* 2011a). En plus de l'augmentation de la température et de la plus grande variabilité des précipitations, les changements climatiques pourraient mener à une augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol (Sturm *et al* 2005, Myers-Smith *et al* 2011a). Cet apport de nutriments résulterait d'une activité accrue des micro-organismes de la décomposition sous l'effet d'une température du sol plus élevée, menant ainsi à une augmentation de la décomposition (Nadelhoffer *et al* 1991). Dans les milieux nordiques où les nutriments se retrouvent bien souvent en quantité limitante (Chapin et Shaver 1996), ce nouvel apport viendrait favoriser la croissance des espèces végétales.

1.2 Impacts des changements climatiques sur les communautés végétales subarctiques

1.2.1 Effets des changements simulés

Afin de mieux comprendre les effets des changements climatiques sur les écosystèmes, plusieurs études ont simulé expérimentalement leurs effets afin de prédire les conséquences sur la dynamique des communautés végétales subarctiques. En simulant les changements climatiques, soit par une augmentation de la température, des précipitations ou une plus grande disponibilité de nutriments dans le sol (Sturm *et al* 2005, Myers-Smith *et al* 2011a), plusieurs études ont montré leurs effets sur la croissance des plantes (Elmendorf *et al* 2012b).

En premier lieu, la phénologie des espèces végétales est influencée par ces manipulations environnementales. On note une initiation plus rapide de la saison de croissance ainsi qu'une accélération du débourrement et de la croissance des feuilles chez certaines espèces lorsque les températures sont plus élevées (Chapin et Shaver 1996, Arft *et al* 1999, Hartley *et al* 1999). La disponibilité accrue en nutriments peut également stimuler le débourrement des bourgeons et le développement des feuilles (Chapin et Shaver 1996, Hartley *et al* 1999). Les températures plus chaudes retardent également la sénescence des feuilles à la fin de la saison de croissance (Arft *et al* 1999).

Ce sont les espèces arbustives qui semblent répondre le plus favorablement à ces changements climatiques simulés. De façon générale, un apport accru en nutriments influence positivement la croissance de ces espèces (Parsons *et al* 1994, , Wu *et al* 2011, Elmendorf *et al* 2012a, Zamin et Grogan 2012, Heskell *et al* 2013). En général, il est possible d'observer une augmentation de la biomasse foliaire, ligneuse et/ou racinaire chez certaines espèces (Chapin *et al* 1995, Chapin et Shaver 1996, van Wijk *et al* 2004, Paradis *et al* 2014). L'augmentation de la température et des précipitations a des effets moindres que l'augmentation de la disponibilité en nutriments, mais influence tout de même la croissance des espèces végétales. Toutefois, il est important de noter que les différentes espèces arbustives ne réagissent pas toutes de façon similaire aux traitements simulés tout

dépendamment des milieux où on les retrouve (van Wijk *et al* 2004, Elmendorf *et al* 2012a).

1.2.2 Avancée des espèces arbustives

L'observation de communautés végétales naturelles a permis de déterminer que l'avancée des espèces arbustives est particulièrement importante dans les régions circumpolaires (Myers-Smith *et al* 2011a, Naito et Cairns 2011). Cette avancée, parfois désignée sous le terme «arbustation» (traduction libre du terme anglais «shrubification»), résulte d'une augmentation de la croissance verticale des individus, d'une densification des peuplements préexistants ou de la colonisation de milieux auparavant dépourvus de couvert arbustif (Tape *et al* 2006, Myers-Smith *et al* 2011a). Une telle avancée des espèces arbustives a été répertoriée pour la première fois en Alaska (Sturm *et al* 2001b, Tape *et al* 2006) avant que de nombreuses études démontrent ce même phénomène à l'échelle circumpolaire (Russie : Forbes *et al* 2010, Blok *et al* 2011, Canada : Hudson et Henry 2009, Lantz *et al* 2010, Québec : Ropars et Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012). Dans certaines régions, la superficie occupée par le couvert arbustif a même doublé en quelques décennies (Sturm *et al* 2001b). Les principaux facteurs menant à l'avancée de la strate arbustive semblent être associés aux changements climatiques. Les études dendrochronologiques montrent en effet une forte corrélation entre la croissance radiale des espèces arbustives et la hausse des températures en sont de bonnes preuves (Forbes *et al* 2010, Blok *et al* 2011a, Myers-Smith *et al* 2011a, Ropars *et al* 2015).

Tel que mentionné précédemment, les communautés arbustives montrent également une importante avancée au Québec subarctique. Selon McManus *et al* (2012), le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) a augmenté considérablement depuis 1986 et cette augmentation serait survenue principalement dans les régions dominées par les arbustes. Ils ont été appuyés par les observations régionales révélées dans les études de Ropars et Boudreau (2012) et Tremblay *et al* (2012). En effet, le couvert arbustif a augmenté entre 1957 et 2008 dans la région de la rivière Boniface, et ce, tant sur les terrasses sablonneuses que sur les sommets exposés (Ropars et Boudreau 2012). Dans la

région de Kangiqsualujjuaq, la colonisation de nouveaux milieux et la densification de peuplements préexistants ont été observées entre 1964 et 2003 (Tremblay *et al* 2012).

1.2.3 Hétérogénéité de l'avancée arbustive

Cette avancée des espèces arbustives semble fortement corrélée à l'augmentation des températures terrestres. Les analyses dendrochronologiques ont montré que la croissance des espèces arbustives est fortement associée aux températures estivales (Ropars *et al* 2015) ainsi qu'à la durée de la saison de croissance et aux températures printanières (Blok *et al* 2011a). Cependant, l'augmentation des températures ne peut expliquer les différences régionales observées entre les espèces ou entre des sites peu éloignés (Frost et Epstein 2014). D'autres variables telles que la topographie peuvent faire varier la performance des espèces arbustives (Tape *et al* 2006, Ropars et Boudreau 2012). Les milieux plus exposés comme les sommets dénudés sont en effet moins propices à l'avancée des espèces végétales due aux conditions extrêmes qui y prévalent (Ropars et Boudreau 2012). Par opposition, les peuplements retrouvés dans des milieux moins exposés, où les conditions climatiques sont moins rigoureuses, présentent souvent des avancées ou des densifications plus importantes (Tape *et al* 2006, Ropars et Boudreau 2012). Toutefois, ces différences topographiques ne sont pas non plus suffisantes pour expliquer les inégalités de croissance arbustive au sein de peuplements situés dans un contexte topographique et climatique similaire (Tape *et al* 2012). Il est ainsi possible que ces différences de croissance soient expliquées par des disparités des conditions édaphiques (Tape *et al* 2012). L'humidité, la disponibilité des éléments nutritifs et la présence de pergélisol ne sont que quelques-unes des caractéristiques des sols subarctiques pouvant influencer l'avancée des espèces arbustives (Tape *et al* 2012, Frost et Epstein 2014).

L'herbivorisme est un autre phénomène pouvant expliquer les disparités d'avancée des espèces arbustives observées à l'échelle circumpolaire (Myers-Smith *et al* 2011a). En effet, la présence de grands herbivores (caribous ou rennes), de rongeurs (lemmings ou campagnols) et même de lagopèdes peut réduire la performance et limiter l'avancée des espèces arbustives (Olofsson *et al* 2009, Tape *et al* 2010, Pajunen *et al* 2012, Plante *et al* 2014, Ravolainen *et al* 2014). Même si les espèces arbustives ont un grand potentiel de

croissance, la pression exercée par les herbivores limite le développement de leur appareil photosynthétique. La destruction partielle, parfois complète, des nouvelles pousses et des bourgeons, peut même modifier la structure de croissance des arbustes et mener à la formation de branches de type « balai de sorcière » (Tape *et al* 2010). La survie des nouveaux individus peut également être diminuée (Ravolainen *et al* 2014). Par exemple, le troupeau de caribous Rivière aux Feuilles semble limiter l'avancée des espèces arbustives, dont celle du bouleau glanduleux (Plante *et al* 2014) qui semble être en expansion ailleurs au Québec subarctique (McManus *et al* 2012, Ropars et Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012). Des observations récentes du bouleau glanduleux sur le terrain remettent toutefois en doute les résultats de cet article basé uniquement sur une analyse de photographies aériennes récentes.

1.3 Conséquences de l'avancée arbustive

1.3.1 Changements observés dans l'environnement abiotique

L'avancée des espèces arbustives semble avoir de grands impacts sur la dynamique de formation et de fonte du couvert nival (Sturm *et al* 2001a, Myers-Smith et Hik 2013). Les arbustes perturbent le flux du vent entraînant l'accumulation de la neige en aval de la structure arbustive. De plus, cette structure très ramifiée tend à trapper et emprisonner la neige (Sturm *et al* 2001a). Ce phénomène est partiellement dû au fait qu'une fois trappée par la structure arbustive, le vent est incapable de redistribuer la neige sur le territoire (Liston *et al* 2002, Pomeroy *et al* 2006). La structure verticale arbustive diminuerait aussi la sublimation de la neige (*ca.* 20 %), lors du transport par le vent, ce qui viendrait exacerber la quantité de neige sous un couvert arbustif (Liston *et al* 2002). Les arbustes plus denses et plus grands permettraient ainsi de retenir une quantité plus importante de neige au sol contrairement aux autres types de végétation (lichéniques, muscinales, herbacées ou même arbustifs prostrés; Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006, Myers-Smith *et al* 2011).

Les conséquences de la rétention de la neige au sol par les arbustes sont multiples. Durant l'hiver, la température du sol dans les milieux présentant une forte densité d'arbustes est

supérieure à celle des milieux ouverts sans couvert arbustif (Sturm *et al* 2001a, Myers-Smith et Hik 2013). À propriétés physiques équivalentes, un couvert de neige épais isolerait le sol, augmentant ainsi sa température durant l'hiver (Hardy *et al* 2001, Zhang *et al* 2008, Myers-Smith et Hik 2013). En effet, la neige possède des propriétés isolantes qui protègent le sol contre la perte de chaleur durant l'hiver (Zhang 2005, Gouttevin *et al* 2012). Son effet isolant est en fait le principal facteur influençant le régime thermique du sol (Domine *et al* 2008). Bien que le couvert de neige diffère dans le temps et l'espace (changement dans la microstructure des cristaux de neige : grosseur, forme, nombre d'éléments structuraux; Fierz *et al* 2009), il est accepté que l'épaisseur de la neige influence grandement l'isolation du sol. La faible conductivité thermique de la neige (associée aux bulles d'air qu'elle contient), et par conséquent la faible densité de la neige (Domine *et al* 2011, 2012), empêche la chaleur de s'échapper du sol (Zhang 2005). La manipulation du couvert nival a d'ailleurs permis de démontrer la forte relation entre l'épaisseur de la neige et la profondeur du gel dans le sol (Hardy *et al* 2001).

Sturm *et al* (2001a) ont proposé que l'augmentation de la quantité de neige captée par les branches des arbustes créerait un effet isolant non seulement sur le sol, mais aussi sur les individus arbustifs eux-mêmes, ce qui les protégerait de l'abrasion par les cristaux de neige et de glace balayés par les forts vents. De plus, les branches hautes des arbustes diminueraient l'albédo en hiver, ce qui mènerait à une fonte hâtive du couvert de neige au début du printemps et accélérerait le réchauffement du sol (Chapin *et al* 2005, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013). Une forte densité de branches favoriserait également une fonte plus rapide qu'en milieu ouvert (M. Trudel, communication personnelle). Cette fonte plus rapide pourrait s'expliquer par une plus faible densité de la neige causée par une moins grande compaction en présence de ramifications arbustives. Il a aussi été avancé que, contrairement à la période hivernale, l'accroissement de la strate arbustive pourrait favoriser la préservation du pergélisol durant l'été (Blok *et al* 2010) puisque la présence d'un couvert arbustif diminuerait la température du sol en interceptant les radiations solaires, limitant ainsi la profondeur de la couche active du sol (Blok *et al* 2010, Epstein *et al* 2013, Myers-Smith et Hik 2013). Cependant, le bilan annuel de température serait tout de même positif, l'effet refroidissant des arbustes durant l'été ne

pouvant compenser pour leur effet réchauffant en hiver (Chapin *et al* 2005, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013).

1.3.2 Boucle de rétroaction positive

Bien que les changements climatiques soient certainement un des éléments déclencheurs de l'avancée des espèces arbustives, le développement d'un port arbustif contribue également à améliorer la performance des espèces arbustives en milieu nordique. Ce phénomène serait attribuable à une boucle de rétroaction positive initialement proposée par Sturm *et al* (2001a). L'augmentation de la température et le développement d'un couvert arbustif interceptant la neige, engendreraient un couvert nival plus important qui entraînerait une dégradation plus rapide du pergélisol (Lawrence et Swenson 2011, Bonfils *et al* 2012) et une activité microbienne et un taux de décomposition accrus dans le sol (Loffler *et al* 2008, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013). Ce phénomène résulterait en une augmentation de la disponibilité des nutriments pour la croissance des espèces végétales (Schimel *et al* 2004). Les espèces arbustives, étant particulièrement efficaces pour utiliser cet apport supplémentaire en nutriments (Chapin *et al* 1995), seraient en mesure d'augmenter leur croissance, ce qui mènerait à un couvert arbustif plus important. Ce couvert pourrait donc maintenir davantage de neige au sol, ce qui isolerait celui-ci et exacerberait la dégradation du pergélisol (Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006).

1.3.3 Changements observés dans la dynamique des communautés végétales

Dans les milieux arctiques et subarctiques, l'avancée des espèces arbustives a également des conséquences sur les communautés végétales de la toundra (Wahren *et al* 2005, Pajunen *et al* 2011, Elmendorf *et al* 2012b). Une augmentation du couvert arbustif tend à diminuer la richesse spécifique des strates muscinales et lichéniques (Cornelissen *et al* 2001, Walker *et al* 2006, Joly *et al* 2009, Pajunen *et al* 2012). La diminution de cette richesse spécifique est souvent le résultat d'une compétition accrue pour la lumière (Walker *et al* 2006). Certaines espèces d'arbustes prostrés semblent également être influencées par l'augmentation de la hauteur du couvert arbustif et présentent des baisses de productivité de fruits comparativement aux individus retrouvés en milieu ouvert (Lavallée 2013). Les prédictions à long terme (2050) montrent même qu'un changement pourrait être observé

dans les communautés végétales arctiques puisque la plupart des espèces « basses » (graminées, herbacées, arbustes prostrés) devraient être remplacées par des espèces d'arbustes érigés (Pearson *et al* 2013).

1.4 Contexte de l'étude

1.4.1 Contexte théorique

Étant donné l'avancée des espèces arbustives à l'échelle circumpolaire, il devient primordial de comprendre de quelle façon ces espèces modifient la dynamique des écosystèmes subarctiques. Il est donc important de documenter les conséquences du développement de la structure verticale des espèces arbustives sur l'environnement abiotique afin d'évaluer leurs impacts futurs sur les communautés végétales nordiques.

Le bouleau glanduleux (*Betula glandulosa* Michx.) est l'espèce idéale pour cette étude puisque son avancée a été démontrée dans plusieurs régions du Nunavik (Ropars et Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012). Le bouleau glanduleux semble réagir fortement aux effets simulés des changements climatiques. Ce projet vise donc à reconstruire le développement de la structure verticale de cette espèce afin de mieux comprendre les impacts de la complexification de cette structure sur l'environnement abiotique des écosystèmes de toundra.

1.4.2 Espèce à l'étude

Le bouleau glanduleux est l'espèce arbustive dominante au Québec subarctique (Ropars et Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012). Cet arbuste décidu appartient à la famille des Bétulacées. Il peut se reproduire de façon sexuée, mais peut également croître de façon clonale. Ce sont les caractéristiques du milieu où l'individu se développe qui influencent le mode de reproduction (Weis et Hermanutz 1988, 1993). Cette espèce peut atteindre jusqu'à deux mètres de hauteur et ainsi posséder un port arbustif prostré ou érigé (DeGroot *et al* 1997). Son aire de répartition géographique, principalement dans les hautes latitudes, s'étend de l'Alaska jusqu'au Groenland et il est retrouvé en quantité importante au Nunavik

(DeGroot *et al* 1997). Sa récente augmentation a été observée au Québec subarctique (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012, Provencher-Nolet 2014).

Le bouleau glanduleux, de même que le bouleau nain (*Betula nana* L.), réagissent aux changements climatiques par une forte croissance (Chapin *et al* 1995, Zamin et Grogan 2012). Ropars *et al* (2015) ont montré que la croissance radiale du bouleau glanduleux est fortement associée aux températures lors de la saison de croissance. La photosynthèse est stimulée par l'augmentation des nutriments, ce qui a pour effet d'augmenter sa productivité (Chapin et Shaver 1996). Les espèces végétales de ce genre sont également capables de convertir leurs rameaux courts en rameaux longs, particulièrement sous des températures plus élevées et en présence d'une disponibilité accrue des nutriments (Maillette 1987, Chapin et Shaver 1996, Bret-Harte *et al* 2001, Zamin et Grogan 2012). Cette modification morphologique leur permet d'augmenter leur potentiel de croissance en augmentant leur capacité photosynthétique (Bret-Harte *et al* 2001). En effet, les rameaux longs produisent de 6 à 12 feuilles, alors que les rameaux courts n'en produisent que de 1 à 3. Ce changement de morphologie coûteux requiert cependant un apport supplémentaire d'énergie lors de la conversion des rameaux, mais apporte de grands bénéfices en augmentant la croissance de l'individu (Maillette 1982, Chapin et Shaver 1996, Bret-Harte *et al* 2001, Zamin et Grogan 2012). Ce sont en partie ses caractéristiques morphologiques qui expliquent la bonne performance du bouleau glanduleux en milieux subarctiques et arctiques (Heskel *et al* 2013).

1.4.3 Site d'étude

Le site d'étude se situe dans la région d'Umiujaq, Nunavik (56 ° 33'N, 76° 32'O), en bordure de la Baie d'Hudson à la limite entre le milieu subarctique et arctique. Le pergélisol discontinu caractérise le sol de cette région (Allard et K.-Seguin 1987). Les températures annuelles moyennes, prises à la station de Whapmagoostui-Kuujuarapik à 160 km du village d'Umiujaq, sont de *ca.* -4.0 °C pour la période 1981-2013 (Environment Canada 2013). Les températures de 1997 à 2013 à la station d'Umiujaq étaient d'environ -3 °C (Nordicana D 2014). Les précipitations annuelles moyennes sont d'environ 550 mm dont 40 % tombent sous forme de neige (Ménard *et al* 1998).

La région d'Umiujaq se trouve à l'écotone entre la toundra arbustive et la toundra forestière. L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) sont les espèces arborescentes dominantes. La présence de l'épinette blanche est favorisée par le climat maritime influencé par la proximité de la Baie d'Hudson (Payette 1976, 1983). L'espèce arbustive dominante de cette région est le bouleau glanduleux (observation personnelle 2013). Sa forte présence en plus de son avancée récente (Provencher-Nolet 2014) fait de la région d'Umiujaq un site particulièrement intéressant pour étudier l'influence de cette espèce sur l'environnement abiotique.

1.5 Objectifs

L'objectif principal de cette étude se divise en deux volets. Le premier volet est descriptif et a pour but de caractériser la structure verticale du bouleau glanduleux, l'espèce arbustive dominante au Québec subarctique. Le second volet vise à identifier les variables morphologiques les plus importantes pour expliquer l'effet de cette espèce sur l'environnement abiotique des écosystèmes subarctiques. Pour ce faire, nous avons premièrement reconstruit le développement de la structure de croissance verticale de cet arbuste en déterminant l'âge et le taux de croissance verticale des branches dominantes à l'aide d'analyses dendrochronologiques (Schweingruber et Poschlod 2005, Bär *et al* 2006). De plus, nous avons déterminé la biomasse foliaire et ligneuse ainsi que le volume de branche sur des peuplements de différentes hauteurs. La hauteur de la neige durant l'hiver a été directement mesurée sur le terrain et la température au sol enregistrée grâce à des capteurs de température. En ce qui a trait au second volet, notre hypothèse de recherche stipule que la présence du bouleau glanduleux engendre une modification de l'environnement abiotique par son effet sur la formation du couvert nival et sur l'interception des rayons lumineux. Basé sur les connaissances actuelles, nous prédisons *i.* que le couvert nival sera plus important dans les peuplements hauts, *ii.* que la température au sol en hiver sera plus élevée dans les peuplements hauts et *iii.* que cette relation devrait s'inverser en été, *iv.* que la somme des degrés de gel devrait être supérieure dans les peuplements bas et finalement, *v.* que la structure du bouleau glanduleux entraîne un

réchauffement de la température au sol plus important durant la saison hivernale que le refroidissement durant la saison estivale.

Chapitre 2. Dynamics of dwarf birch vertical growth and structure: Impacts on soil thermal regime and snow cover thickness

Résumé

L'avancée des espèces arbustives, principalement due à l'augmentation des températures terrestres, est de plus en plus répandue dans les environnements arctiques et subarctiques. Le développement de la structure verticale de ces espèces arbustives influence grandement l'environnement abiotique des écosystèmes via la captation de la neige. Notre objectif était de reconstruire et caractériser le développement de la structure verticale chez *Betula glandulosa* Michx., espèce dominante au Québec subarctique et de vérifier son effet sur le couvert nival et la température au sol. L'échantillonnage stratifié verticalement nous a permis de déterminer que la distribution de la biomasse de cette espèce était similaire entre les peuplements de différentes hauteurs. La biomasse ligneuse était maximale à la base des individus, alors que la biomasse foliaire suivait le développement en hauteur des individus. Les analyses dendrochronologiques ont permis de montrer que la hauteur des peuplements était positivement associée à leur âge et à leur croissance. La sélection de modèles a permis de déterminer que la hauteur des peuplements était la variable la plus plausible pour expliquer l'épaisseur du couvert nival et la température au sol en hiver. Durant l'été, cette température était toutefois mieux expliquée par la biomasse ligneuse entre 30 et 40 cm de hauteur. Les différences de température entre les sites étaient beaucoup plus importantes durant l'hiver (environ 10 °C) que durant l'été (environ 2 °C). La somme des degrés-jours de gel au sol était également trois fois plus importante sous un couvert arbustif bas. La présence d'une structure verticale arbustive développée aurait donc un effet réel sur la retenue de la neige et sur la température au sol. L'avancée des espèces arbustives a et aura donc des conséquences sur l'environnement abiotique des écosystèmes subarctiques comme favoriser la dégradation du pergélisol.

Abstract

Shrub expansion, which is commonly associated with climate change, is increasingly observed in arctic and subarctic environments. The development of the shrub vertical structure associated with shrub expansion may impact the abiotic environment (deeper snowpack, warmer soil temperature). Our objective was to reconstruct and characterise the development of the vertical structure of *Betula glandulosa* Michx., the dominant shrub species in subarctic Québec, and to increase our understanding of the impact of shrub vertical structure on snow depth and soil temperature. Stratified sampling along the vertical axis revealed that shrub biomass was similarly distributed in shrub stands of comparable height. Woody biomass was maximal in the lower stratum while the foliar biomass followed vertical growth (greater in the upper half of the shrub). Dendrochronological analysis showed that shrub height was positively associated with the age of the dominant stems but also with their vertical growth rate. Shrub height was the most plausible variable explaining snow cover thickness and winter ground level temperature. However, woody biomass in the 30-40 cm strata best explained summer ground level temperature. Temperature differences in shrub stands were greater during winter (*ca* 10°C) than during summer (*ca* 2°C), while the sum of freezing degree-days was three times higher under a low shrub cover. Our results show that shrub vertical structure could have significant impacts on snow trapping and ground level temperature. Shrub expansion will therefore have far-reaching consequences on the abiotic environment of subarctic ecosystems such as increasing permafrost degradation.

2.1 Introduction

Arctic and subarctic ecosystems have been subjected to rapid and intense climate change over the last few decades, triggering permafrost degradation, reduction in sea-ice cover and trophic mismatch, to name a few (IPCC 2013). For terrestrial ecosystems, shrub expansion, now referred to by many as «shrubification», appears to be generalised within the circumpolar area according to numerous studies using either aerial photos or satellite image analyses (Russia: Forbes *et al* 2010, Blok *et al* 2011; Alaska: Sturm *et al* 2001b, Tape *et al* 2006, Canada: Hudson and Henry 2009, Lantz *et al* 2010, Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012 but see Plante *et al* 2014). Shrub expansion can be associated with the densification or the vertical development of pre-existing shrub stands or with the colonization of previously shrubless sites (Myers-Smith *et al* 2011a). Long-term vegetation models predict that erect shrubs could replace graminoids, herbs and prostrate shrubs and affect 50 to 70% of all arctic communities by 2050 (Pearson *et al* 2013).

It is generally accepted that both low temperatures (Parsons *et al* 1994, Chapin *et al* 1995, van Wijk *et al* 2004, Wu *et al* 2011, Elmendorf *et al* 2012a) and nutrient availability (Chapin *et al* 1995, Chapin and Shaver 1996, Zamin and Grogan 2012, Heskell *et al* 2013) restrict plant growth in arctic and subarctic environments. Shrub species were shown to respond positively to warmer temperatures and increased nutrient availability (Forbes *et al* 2010, Tape *et al* 2012, Frost and Epstein 2014) and precipitation (Blok *et al* 2011). Under experimental conditions, positive growth responses, shown by an increase in foliar, woody and/or root biomass, were observed (Parsons *et al* 1994, Chapin *et al* 1995, Chapin and Shaver 1996, Wu *et al* 2011, DeMarco *et al* 2014, Paradis *et al* 2014).

Sturm *et al* (2005) were the first to suggest that shrub expansion was likely associated with a positive feedback loop involving soil temperature, nutrient availability and snowy precipitations. Shrub cover decreases both the redistribution (Liston *et al* 2002, Pomeroy *et al* 2006) and sublimation of snow by wind (Liston *et al* 2002), resulting in greater snow accumulation than in the adjacent open tundra (Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006, Myers-Smith and Hik 2013). Snow accumulation has an insulating effect on soil temperature during winter (Hardy *et al* 2001, Zhang *et al* 2008, Myers-Smith and Hik

2013). As a result, winter soil temperatures under shrub cover are warmer than in the open tundra (Sturm *et al* 2001a, Myers-Smith and Hik 2013), a phenomenon that could increase microbial activity and, therefore, nutrient availability for plant growth during the subsequent growth season (Nadelhoffer *et al* 1991, Schimel *et al* 2004). Since shrub species are known to efficiently use newly available nutrients for growth (Chapin and Shaver 1996), an increase in nutrient availability resulting from a greater shrub cover could exacerbate shrub development (Sturm *et al* 2005, Myers-Smith *et al* 2011a). Although one might argue that the shade provided by a denser shrub cover during summer might reduce soil temperature (Blok *et al* 2010, Epstein *et al* 2013, Myers-Smith and Hik 2013) and microbial activity, it is generally accepted that the positive effect of shrub cover during the winter is greater than its negative effect during the summer (Lawrence and Swenson 2011, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013).

The aim of this study was to evaluate the effect of the vertical structure of *Betula glandulosa* Michx, an abundant erect shrub species in subarctic ecosystems, on the abiotic environment in the Umiujaq region of subarctic Québec in order to understand how it could influence subarctic environments in the near future. To do so, we characterised and reconstructed the development of *B. glandulosa* vertical structure (height, age, biomass, number of axes, wood volume) in 22 sites and characterised the abiotic environment (summer and winter soil temperature, freezing degree-days and snow cover depth) in each of the stands. We hypothesized that *B. glandulosa* vertical structure influenced the abiotic environment mainly during winter through its impact on snow cover. We predicted that i. snow cover depth and winter soil temperature would be higher in sites with higher shrubs, ii. annual freezing degree-days would be lower in sites with higher shrub cover, and iii. summer soil temperature would not be influenced by *B. glandulosa* vertical structure. Moreover, we predicted that shrub height would be the most significant variable in explaining soil temperature, freezing degree-days and snow cover depth.

2.2 Methodology

2.2.1 Study area

The study area is located in the vicinity of Umiujaq (56°33'07"N, 76°32'57"O) along the Hudson Bay coast in subarctic Québec (Canada), at the forest-tundra ecotone (Payette 1983) and in the discontinuous permafrost zone (Allard and K.-Seguin 1987). Although black and white spruce (*Picea mariana* [Mill.] BSP and *Picea glauca* [Moench] Voss) are the dominant tree species, the landscape is mostly characterized by shrub tundra dominated by *B. glandulosa* (Payette 1976) and other shrub species such as *Alnus viridis subsp. crispa* (Aiton) Turrill and *Salix planifolia* Pursh. Based on data from the Kuujjuarapik weather station, located 160 km to the South-West, the mean annual temperature for the 1981-2010 period is -4.0°C (Environment Canada 2013) while incomplete data from the Umiujaq region (1997-2012) suggest that the mean annual temperature is -3.0°C (Nordicana D 2014). According to Ménard *et al* (1998), mean annual precipitation is 550 mm, of which 40% falls as snow. Strong winds, blowing from the bay (west and north-west) during winter, can reach 101 km/h (Fortier *et al* 1994). The region experienced rapid permafrost degradation associated with warming air temperature over the last few decades (Payette *et al* 2004, Fortier *et al* 2011).

2.2.2 Study species

Betula glandulosa is an erect deciduous shrub species that can grow up to 2.5 m (DeGroot *et al* 1997). Its geographical distribution ranges from Alaska to Greenland and all the way south to California (DeGroot *et al* 1997). It reproduces either sexually via an abundant viable seed production (Hermanutz *et al* 1989) or asexually via clonal growth (Weis and Hermanutz 1988, 1993). It can tolerate a wide array of abiotic conditions and can be found on well-drained substrates as well as in wetlands. In Eastern Canada, it has been shown to expand rapidly over the last decades in response to climate change (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012 but see Plante *et al* 2014).

2.2.3 Sampling design

We selected a total of 22 stands dominated by *B. glandulosa* to conduct our study. Stands (>150 m²) were selected to cover the height range of *B. glandulosa* in the region (20 to 140 cm). Stands were located either in the coastal area (7), in the Tasiapik Valley (8) or on the plateau between the two (7). In each stand, *B. glandulosa* height was calculated as the average of ten randomly located height measurements. We visually estimated the cover of all shrub species in each stand in order to calculate shrub species richness (nomenclature used: VASCAN (Brouillet *et al* 2010+)). We used the following cover classes (%): 0: [0-1[, 1: [1-5[, 2: [5-15[, 3: [15-25[, 4: [25-50[, 5: [50-75[, 6: [75-90[, 7: [90-100]. Soil temperature was recorded at ground level with iButton Thermochron® data loggers ($\pm 0.5^{\circ}\text{C}$, model DS1921G-F5#, Dallas Semiconductor Corporation, Dallas, TX, USA) from September 2013 to August 2014. A long stick (at least 10 cm higher than shrub stand) was placed in the vicinity of each data logger and allowed us to locate it during winter. In late February 2014, we took 16 randomly distributed measures of snow cover thickness in each stand, including one measure at the location of the data logger, since most of the sticks were still visible (18 sites). For the remaining sites (4), we used the GPS coordinates to locate the data loggers. The 15 other measures were taken less than 3 m around the data logger location to make sure snow measures were taken within the shrub stands.

2.2.4 Characterisation of *Betula glandulosa* vertical structure

In August 2013, we sampled the vertical biomass of *B. glandulosa* inside four 0.5 m² quadrats, randomly located in each stand but at least 4 m apart from the data logger. We sampled *B. glandulosa* leaf and woody biomass within 10 cm strata (starting from the top of the shrub; Figure 1).

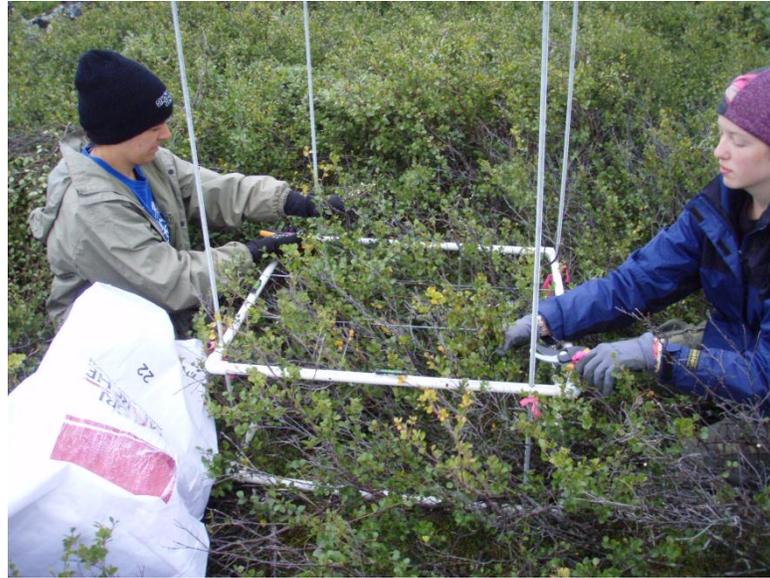


Figure 1. Vertical sampling quadrat used at Umiujaq, Nunavik, during summer 2013. Iron poles allowed the quadrat to move from the top of shrub to the ground level. We harvested all biomass in successive 10 cm strata.

In the laboratory, we sorted, dried (at 70°C for 72 hours), and weighed leafy and woody biomass with a high precision scale (A&D, Model ER-182A, ± 0.0001 g) for each stratified sample. Afterwards, we randomly selected one quadrat per stand to measure the length and diameter of each woody ramification (>1.5 cm long) with an electronic caliper (± 0.001 cm). Wood volume (cm^3) was then calculated with the following equation:

$$V = \pi r^2 l$$

where V = volume, r = radius and l = length of the ramification.

2.2.5 Development of *Betula glandulosa* vertical structure

In August 2013, we also collected stems to reconstruct the development of *B. glandulosa* vertical structure. We randomly sampled five dominant *B. glandulosa* stems per stand. We sampled the stems at heights (vertical distance from the ground) of 0, 10, 20 cm and so on. Back in the laboratory, we dried the samples at room temperature for six weeks. We then boiled the samples in water for two hours at least, and sliced them with a microtome (ca. 20 μm , WLS core-microtome). We colored the slices with a safranin solution (1% w/v in

distilled water) and fixed them on permanent microscope slides. We counted the growth rings along two radii for each sample since dwarf shrubs may form incomplete growth rings. We used the age of the stems (samples collected at height 0 cm) to determine the minimal age of the stands and we used the age of the samples collected at the different heights to reconstruct the development (vertical growth rate in cm/year) of the vertical structure of the stand. In order to reduce the variability for subsequent statistical analyses, we discarded the stems showing the lower and the higher growth rate for each of the stands.

2.2.6 Statistical analyses

All statistical analyses were conducted using the software R (version 3.0.3, R Development Core Team, Vienna). First, we conducted a linear regression to evaluate if *B. glandulosa* biomass (total, woody and foliar) was a function of stand height.

We used model selection approach (AICcmodavg package, Mazerolle 2014) based on Akaike's information criterion to determine which model(s) was the most plausible to explain ground-level temperature during winter (December to March) and summer (July to August), snow cover depth and soil freezing degree-days. First, the explanatory variables available to build the models were classified into six categories: height of the stand, minimal age of the stand, woody volume, stem length, woody biomass and foliar biomass. For the latter four categories, data were available for each of the 10 cm-strata. In order to decrease the number of models and to avoid using correlated explanatory variables in the same model, we selected only one explanatory variable from each of these four categories, based on the Pearson correlation coefficient between these variables and the dependant variables. For example, we built the models to explain snow cover depth using the woody biomass in the 20-30 cm strata since it was this woody biomass variable that showed the highest correlation coefficient with snow cover. We tested each model for colinearity using Variance Inflation Factors (VIF; car package, Fox and Weisberg 2011) and removed variables from the selection were $VIF > 10$. We followed the recommendations of Burnham and Anderson (2002) who suggest using the multimodel inference if the best model has a $wAICc < 0.90$. Since all our models had a $wAICc < 0.90$, we computed a weighted average of the estimates of the variables of interest instead of relying solely on the estimates of the

best model. We therefore obtained the model-averaged estimate of the parameters, the unconditional standard error and the 95% confidence interval and concluded that one particular variable had an effect on the dependent variables only if the confidence interval excluded 0.

2.3. Results

2.3.1. Stand characteristics of *Betula glandulosa*

Height of the *B. glandulosa* stands varied from 21 to 121 cm. Apart from the dominant *B. glandulosa*, other erect shrub species found in the sites included *Salix planifolia* Pursh. and *S. glauca* L., although their abundance was lower (<25% of total shrub cover; Table 1). Ground layer vegetation was dominated by lichens, mosses and herbaceous species as well as low shrub species such as *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* (hagerup) Böcher, *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron and Judd, *R. lapponicum* (L.) Wahlenb., *Salix uva-ursi* Pursh, *Vaccinium uliginosum* L. and *V. vitis-idaea* L.

The abiotic environment varied greatly between the 22 stands. Winter (December to March) and summer (June to August) temperatures at ground level ranged from -14.9°C to -4.2°C and from 11.2°C to 13.3°C, respectively, while freezing degree-days (September to May) varied from 680 to 2125. Snow cover depth, measured in February 2014, ranged from 22 to 101 cm.

Table 1 Vegetation cover and characteristics of *Betula glandulosa* for 22 sites sampled during summer 2013, in Umiujaq, Nunavik. Vegetation cover was visually evaluated by class cover in all shrub stands (>150 m²).

Sites	Site size (m)	Number of shrub species	Shrub cover (%)					Ground cover (%)					<i>Betula glandulosa</i>	
			<i>Betula glandulosa</i> sp.	<i>Salix Empetrum</i> sp.	<i>Rhododendron</i> sp.	<i>Vaccinium</i> sp.	Mosses sp.	Lichens sp.	Herbs sp.	Mean height (cm)	Mean branche age (yr)			
Site 08	15 X 20	2	50-75			1-5	75-90	5-15	28 ± 14	12.8				
Site 09	7 X 20	3	75-90		5-15	75-90	0-1	25-50	121 ± 28	25.2				
Site 11	15 X 20	4	75-90	1-5		75-90	0-1	5-15	110 ± 19	26.0				
Site 12	15 X 20	4	50-75	5-15	5-15	5-15	75-90	1-5	21 ± 9	13.0				
Site 14	15 X 15	2	50-75			1-5	75-90	1-5	42 ± 17	15.2				
Site 16	15 X 20	4	75-90	15-25		1-5	75-90	5-15	81 ± 25	26.0				
Site 17	20 X 20	5	50-75	0-1	5-15	0-1	75-90	5-15	21 ± 12	15.8				
Site 18	15 X 20	3	50-75			1-5	75-90	1-5	43 ± 12	14.6				
Site 19	10 X 20	2	75-90			5-15	5-15	1-5	81 ± 16	19.2				
Site 20	20 X 10	3	75-90		0-1	1-5	75-90	5-15	73 ± 9	18.2				
Site 21	20 X 15	4	50-75	25-50	15-25	5-15	50-75	5-15	26 ± 6	13.4				
Site 22	20 X 20	5	75-90	1-5		1-5	50-75	5-15	43 ± 17	16.2				
Site 23	15 X 15	4	75-90	1-5	0-1	0-1	75-90	15-25	65 ± 12	26.8				
Site 24	15 X 15	5	75-90	15-25	1-5	0-1	75-90	5-15	79 ± 19	24.6				
Site 26	20 X 20	4	50-75	5-15		0-1	75-90	15-25	24 ± 7	13.0				
Site 27	15 X 20	3	50-75		0-1	5-15	75-90	5-15	26 ± 6	14.0				
Site 28	15 X 15	4	75-90	15-25	0-1	5-15	75-90	5-15	57 ± 14	16.0				
Site 29	15 X 15	4	75-90	5-15	0-1	5-15	50-75	1-5	41 ± 9	17.0				
Site 30	15 X 15	4	50-75	1-5	1-5	1-5	50-75	1-5	48 ± 9	19.0				
Site 31	15 X 20	2	50-75	1-5		25-50	50-75	5-15	68 ± 18	21.2				
Site 32	15 X 25	7	75-90	1-5	5-15	0-1	25-50	5-15	64 ± 14	31.0				
Site 33	20 X 20	2	50-75			0-1	75-90	1-5	24 ± 6	14.8				

2.3.2. Biomass of *Betula glandulosa*

Total aboveground biomass of *B. glandulosa* was significantly related to its height ($F_{1,20} = 71.26$, $p < 0.001$; Figure 2a). This result is however mainly associated with the relationship between woody biomass and height ($F_{1,20} = 80.47$, $p < 0.001$; Figure 2b) rather than with the one between foliar biomass and height ($F_{1,20} = 0.00$, $p = 0.99$; Figure 2c).

For all sites, and regardless of the height or age of the *B. glandulosa* stems, woody biomass was always greater in the 0-10 cm stratum (Figure 3a, b, c, but see supplementary material for all 22 sites). For *B. glandulosa* < 50 cm, woody biomass decreased sharply above the 0-10 cm stratum. For taller shrubs, woody biomass tended to stabilize in the strata above the 0-10 stratum before declining in the 2-3 higher strata (Figure 3b and c). In contrast, foliar biomass appeared to track the development of *B. glandulosa* vertical structure, moving upwards as the shrubs grew in height (Figure 3b, c). For taller shrubs, leaves were almost absent from the lower strata.

2.3.3. Age and vertical growth of *Betula glandulosa*

Stem age ranged from 13 to 31 yrs. Shrub height (21 cm to 121 cm) was positively associated with age ($F_{1,20} = 30.9$, $p < 0.001$; Figure 4a). The vertical growth rates ranged between 1.5 and 4.5 cm/yr (Figure 4b, c, d, but see supplementary material for all 22 sites). Furthermore, vertical growth rates were positively correlated with shrub height ($R^2 = 0.50$, $F_{1,20} = 20.31$, $p < 0.001$; Figure 4e), lower shrubs having lower vertical growth rates than higher shrubs.

2.3.4 Influence of *Betula glandulosa* structure on winter and summer soil temperatures

We found that the model including only *B. glandulosa* height was the most plausible one to explain variations in winter temperature at ground level between sites (Table 2).

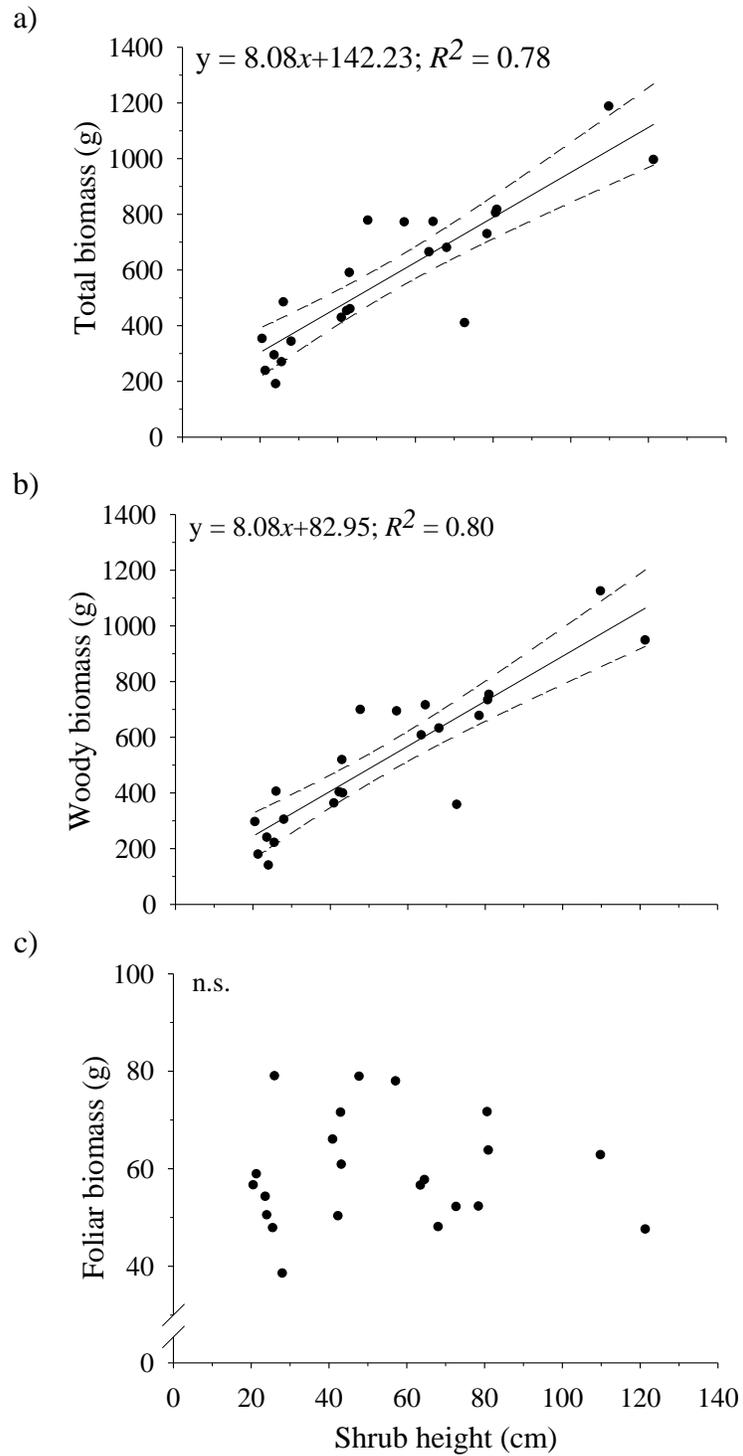


Figure 2. Influence of shrub height on a) total biomass, b) woody biomass, c) foliar biomass. Each point represents the biomass mean of four quadrats in 22 shrub stands in Umiujaq, Nunavik, taken during summer 2013.

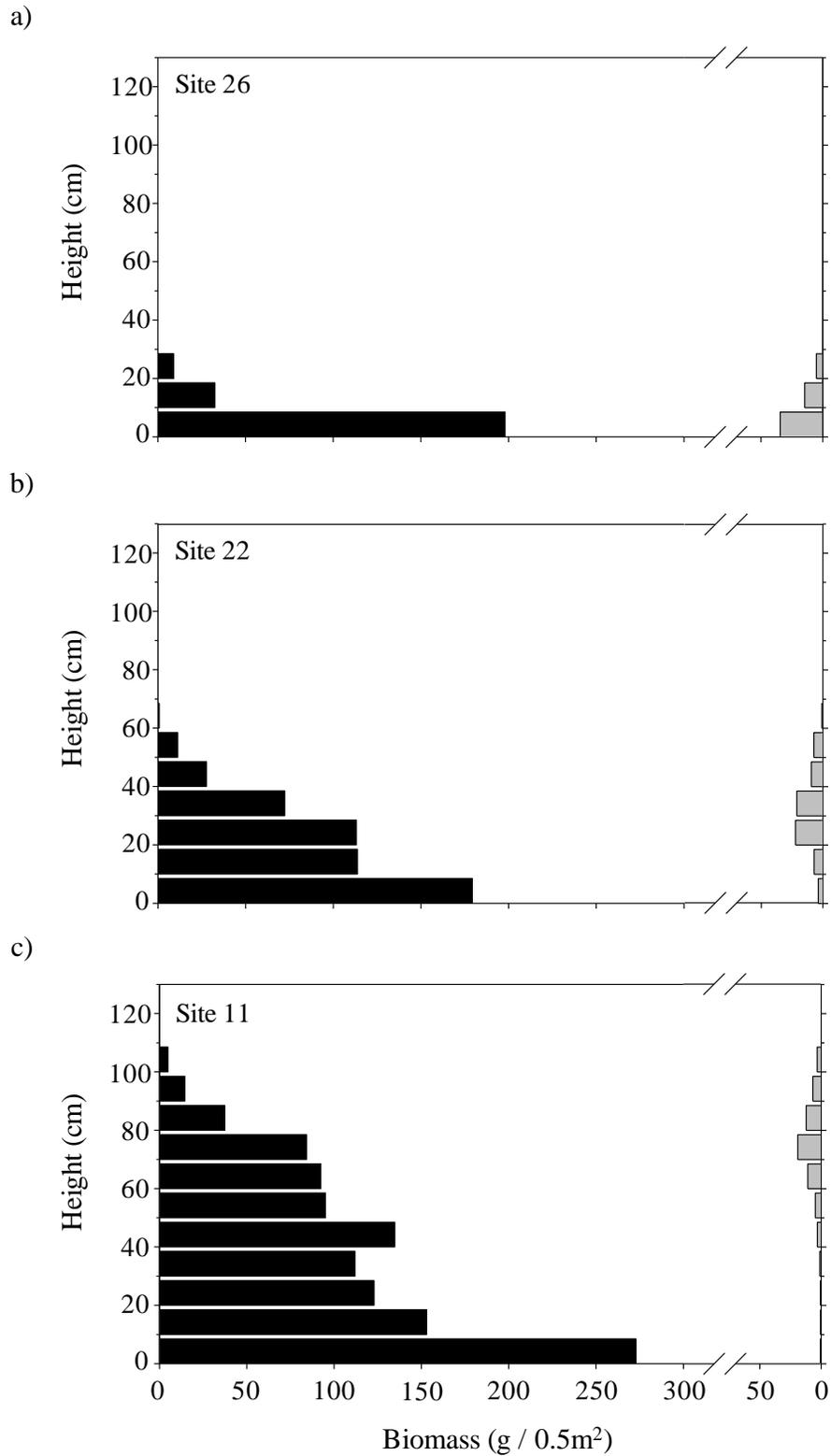


Figure 3. Biomass distribution along 13 strata of 10 cm at three representative sites, near Umiujaq, Nunavik. Low, medium and tall shrub stands are represented by a), b) and c) respectively. Black bars represent woody biomass and gray bars represent foliar biomass.

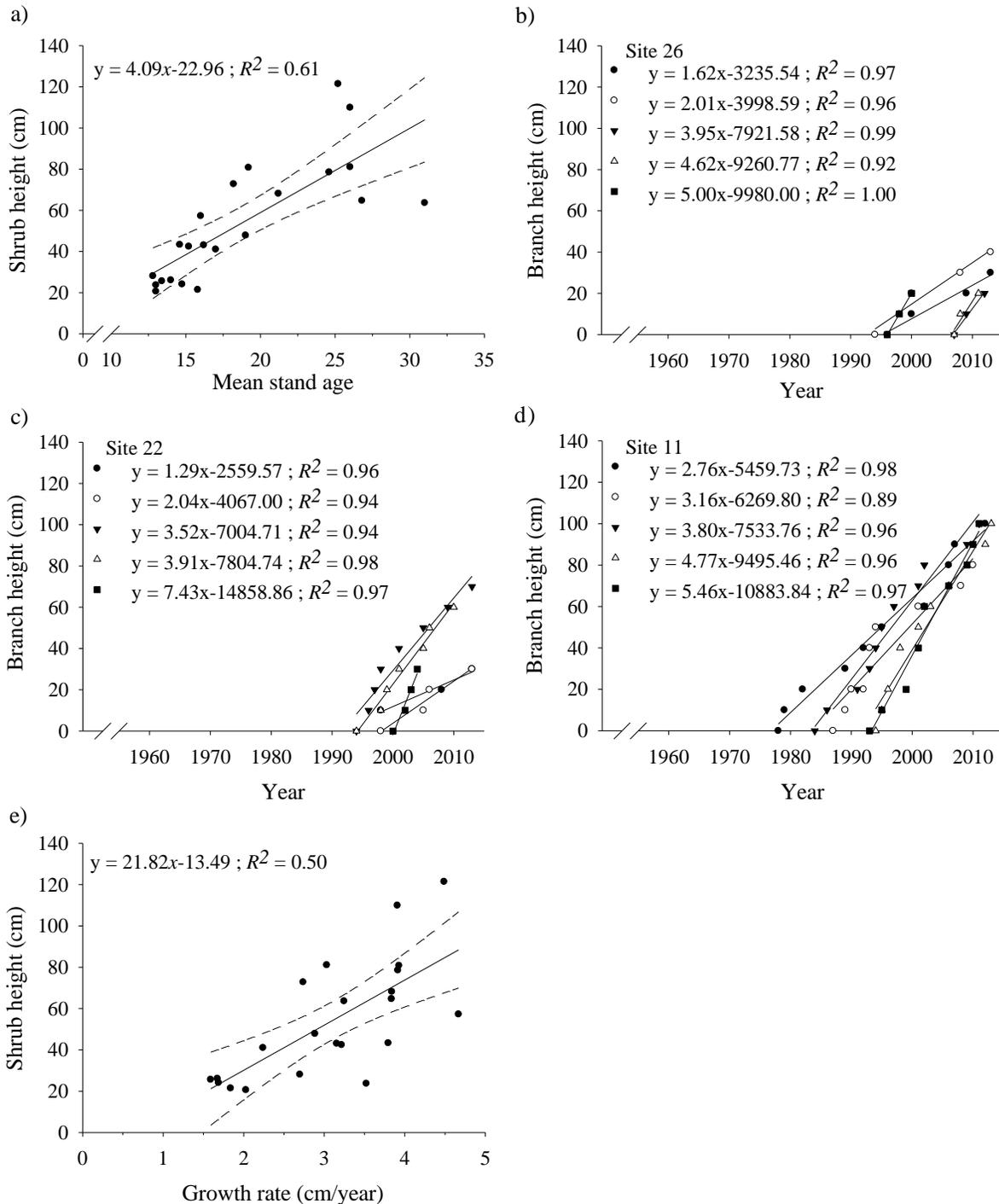


Figure 4. Age and vertical growth of *B. glandulosa* (n= 5 per stands) in each 22 shrub stands in Umiujaq, Nunavik. The panel a) represents mean age (taken from branch ages at ground level) , b), c), d) represent branch growth rates for three representatives low, medium and tall shrub stands respectively and e) shows the relation between mean growth rate and shrub stand height.

However, this model was 4.2 times more plausible than the second best model (evidence ratio: $wAICc_{\text{best model}}/wAICc_{\text{2nd best model}}$: 0.50/0.12). We therefore calculated the model-averaged estimate of the four variables included in the four plausible models (Height, Total woody volume, Woody biomass in H30-40 (biomass in strata 30-40 cm height), and Total stem length). Among them, *B. glandulosa* height (estimate: 0.06, unconditional SE: 0.02, 95% confidence interval: 0.02-0.10) and age (estimate: 0.023, unconditional SE: 0.12, 95% confidence interval: 0.01, 0.46) had a significant positive effect on winter temperature at ground level (Figure 5a,b).

For summer temperature at ground level, we found that the model including the woody biomass H30-40 was the most plausible model to explain variations among sites (Table 2). However, this model was only 2.4 times more plausible than the second best model. The model-averaged estimate of the three variables included in the five plausible models (Woody biomass H30-40, Height, Age) revealed that the woody biomass H30-40 (estimate: -0.01, unconditional SE: 0.00, 95% confidence interval: -0.01, -0.00) had a significant negative effect on summer temperature (Figure 5c).

2.3.5 Influence of *Betula glandulosa* structure on snow cover depth and freezing degree-days

Given the candidate models, we found that the model including only *B. glandulosa* height was the most plausible one to explain variations in snow cover depth between sites (Table 2). However, this model was only 1.4 times more plausible than the second best model. We therefore calculated the model-averaged estimate of the five variables included in the nine plausible models (Height, Age, Total woody volume, Woody biomass H30-40, and Total stem length). Among them, only *B. glandulosa* height (estimate: 1.94, unconditional SE: 0.94, 95% confidence interval: 0.10, 3.78; Figure 5d) and age (estimate: 0.40, unconditional SE: 0.18, 95% confidence interval: 0.05-0.75; Figure 5e) had a significant positive effect on snow cover depth.

Table 2. Candidate models chosen to explained the abiotic properties at Umiujaq, Nunavik. Thick data represented significant variables after multimodel analysis (I.C. excluding 0) that explained the most abiotic properties.

Models	Temperature (Dec, Jan, Feb, Mar)			Temperature (July, August)			Mean snow height			Freezing degree		
	Δ AIC	AICcWt	Δ AIC	AICcWt	Δ AIC	AICcWt	Δ AIC	AICcWt	Δ AIC	AICcWt	Δ AIC	AICcWt
Null	63.39	0.00	129.95	0.00	45.48	0.00	66.22	0.00				
<i>Betula</i> height	0.00	0.50	1.73	0.16	0.00	0.28	0.00	0.54				
Mean age	4.27	0.06	2.54	0.11	0.68	0.20	5.79	0.03				
Total volume	8.21	0.01	5.81	0.02	4.70	0.03	8.56	0.01				
Branch length	9.13	0.01	8.17	0.01	4.26	0.03	9.83	0.00				
Woody biomass H30-H40	5.03	0.04	0.00	0.38	2.23	0.09	5.70	0.03				
<i>Betula</i> height + Total volume	2.85	0.12	4.72	0.04	3.00	0.06	2.98	0.12				
<i>Betula</i> height + Branch length	3.02	0.11	4.80	0.03	2.68	0.07	3.01	0.12				
<i>Betula</i> height + Woody biomassH30-H40	3.02	0.11	2.37	0.12	2.91	0.07	3.02	0.12				
Mean age + Total volume	7.12	0.01	5.16	0.03	3.65	0.05	8.28	0.01				
Mean age + Branch length	6.93	0.02	5.55	0.02	2.85	0.07	8.16	0.01				
Mean age + Woody biomassH30-H40	6.72	0.02	2.77	0.09	3.52	0.05	7.84	0.01				
<i>Betula</i> height + Age + Total volume + Branch length + Woody biomass H30-H40	13.75	0.00	11.62	0.00	10.44	0.00	14.25	0.00				

Given the candidate models, we found that the model including only *B. glandulosa* height was the most plausible one to explain variations in freezing degree-days between sites (Table 2). However, this model was only 4.5 times more plausible than the second best model. We therefore calculated the model-averaged estimate of the four variables included in the four plausible models (Height, Total woody volume, Woody biomass H30-40, and Total stem length). Among them, only *B. glandulosa* height (estimate: -8.63, unconditional SE: 2.61, 95% confidence interval: -13.75- -3.52) had a significant negative effect on the number of freezing degree-days (Figure 5f).

2.4 Discussion

According to Sturm *et al* (2005), the observed shrub expansion is likely associated with a positive feedback loop involving warmer ground level temperature, increased nutrient availability and increased snow cover depth under shrub cover. In this study, we were able to demonstrate that snow cover depth, the sum of freezing degree-days and winter temperature at ground level were all influenced by *B. glandulosa* height. Only the summer temperature at ground level was influenced by the woody biomass in the H30-40 stratum, but the effect size was much lower than for winter ground level temperature. Thus, our results support the hypothesis that an erect shrub cover has a greater effect on the abiotic environment in winter than in summer (Lawrence and Swenson 2011, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013).

2.4.1. Development of the vertical structure of *Betula glandulosa* stand

Betula glandulosa was the dominant shrub species in all 22 shrub stands in Umiujaq. This result corroborates the observations of previous studies in Northern Québec that showed both the dominance and the recent expansion of that species (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012, Provencher-Nolet 2014).

The studied stands of *B. glandulosa* were relatively young since the age of the dominant stems ranged from 13 to 31 yr. We determined age from samples taken at the base of the

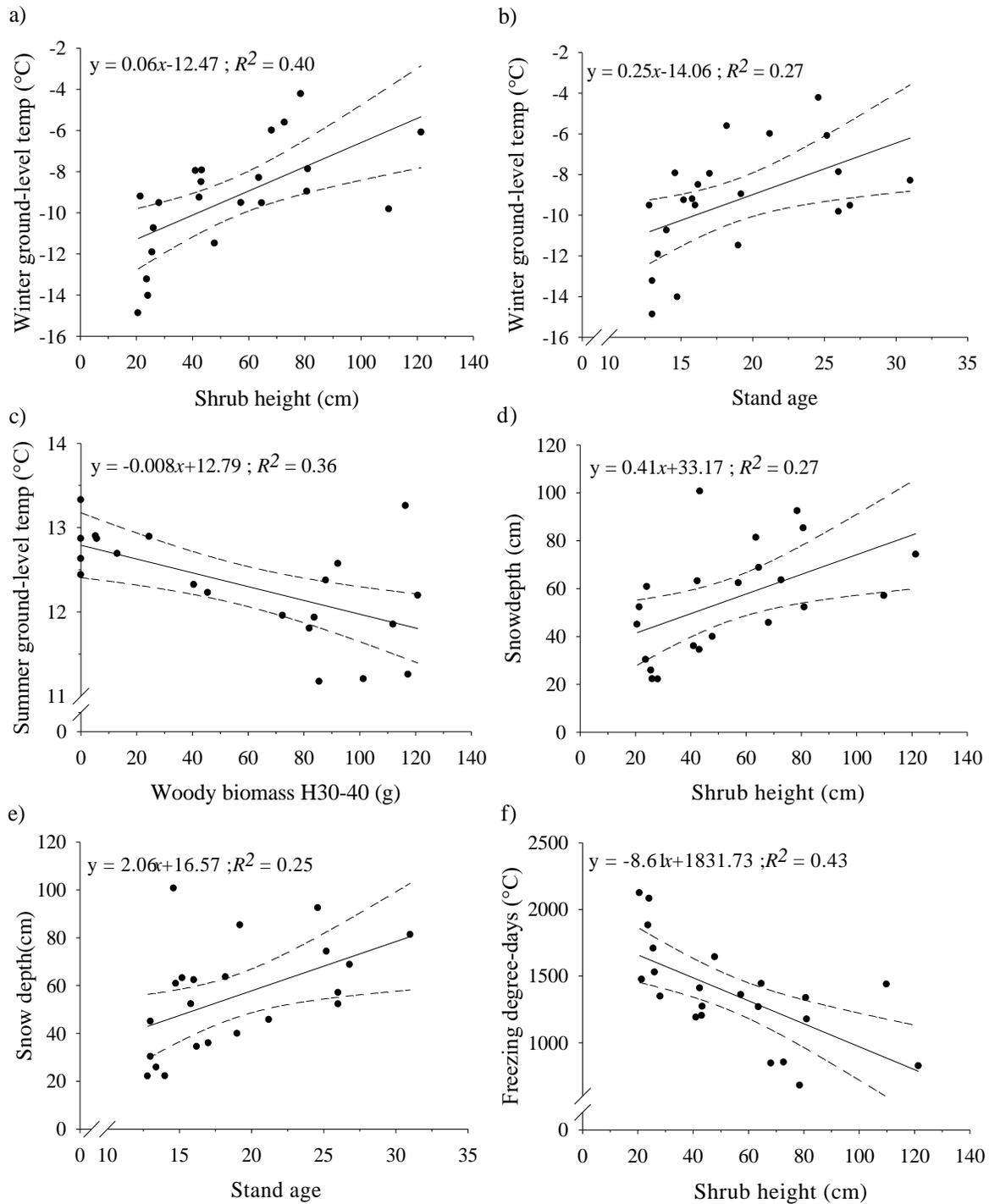


Figure 5. Relation between variables from results of selection models that best explain abiotic properties in Umiujaq shrub stands 2013-2014. a) and b) show winter ground-level temperature, c) shows summer ground-level temperature, d) and e) show snow cover thickness and f) shows freezing degree-days.

dominant stems and not at the root collar, providing only a minimal age for the stand. Unpublished results from the Boniface River region, about 135 km to the north, suggest that the age difference between the root collar and the dominant stems of an individual ranged from 4 to 24 years. However, because stems easily live > 50 yrs or more in this region, the age of the stems sampled in this study suggests that the dominant stem could represent the first generation of stems in these sites, and therefore be representative of the age of the stands.

The stem analysis conducted in the different sites allowed us to reconstruct the development of *B. glandulosa* vertical structure. The vertical development appears to be linear for most stems (see slope on Figure 4b, c, d), a somewhat unexpected result. Such regular increase in height in all studied sites suggests that *B. glandulosa* individuals are able to grow vertically throughout the landscape. Such results, corroborated by personal observations of rapid *B. glandulosa* vertical development at several sites in the region, could have significant implications for the abiotic environment in the Umiujaq region, including an increase of winter ground level soil temperature.

Moreover, the vertical structure of *Betula glandulosa* was similar between stands of similar height. Overall, woody biomass was greater in the lower strata, a result likely associated with the presence of large stems whose function is to support most of the aboveground biomass. Ustin *et al* (1991) showed the same pattern of woody biomass distribution along trees in a walnut orchard. Greater biomass at the base of the shrubs might be associated with resistance to gravity and wind (King and Loucks 1978). It can also be associated with a longer period of wood accumulation in the lower strata. In fact, while primary growth leads to axis elongation during the first year of wood formation, secondary growth leads to diameter increase over several years (Raven *et al* 2014).

Foliar biomass did not follow woody biomass distribution patterns, as it was greater in the intermediate strata. We found few to no leaves in the lower strata of the higher shrub stands, where photosynthetically active radiation is believed to be limited as the increased foliage density in the upper half of the shrub's vertical structure absorbs a significant

percentage of the incoming solar radiation (Chapin *et al* 2005, Myers-Smith *et al* 2011a, Blok *et al* 2011b), a phenomenon that contributes to a decrease in the albedo of shrubby areas compared to open tundra (Myers-Smith *et al* 2011a).

2.4.2 Effects of *Betula glandulosa* on the abiotic environment

Many studies have already shown greater snow accumulation under a shrub cover than in the adjacent open tundra (Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006, Myers-Smith and Hik 2013). Our results corroborate these studies. Here, we showed that snow accumulation was proportional to the height of *B. glandulosa* stands. We found a 79 cm difference between sites with shallower and deeper snow cover, respectively. Stand height, as well as stand minimal age best explain snow cover depth. However, stand height and minimal age explained only 27% and 25% of the variability in snow cover thickness. It is therefore likely that other variable such as topography have a strong influence on snow accumulation (Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006). Although our experimentation did not allow any conclusions about snow cover duration, preliminary temperature data suggest that snow tends to accumulate rapidly under shrub cover at the beginning of the winter season, presumably as a result of the redistribution of snow by wind. Moreover, many studies have shown that snow albedo was influenced by shrub presence during the spring season, resulting in a faster snowmelt and warmer air temperature (Sturm *et al* 2001a, Lawrence and Swenson 2011, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012).

The deeper snow cover that accumulates in taller stands also had a positive effect on the winter temperature at ground level and a negative effect on the sum of freezing degree-days at the soil-snow interface. Shrub height and age were the significant variables explaining the variability of winter ground level temperature and sum of freezing degree-days. The difference in winter ground level temperature (10.7°C) found among our study sites is comparable to the one observed by Sturm *et al* (2001a) but is higher than the *ca* 5°C difference observed by Lawrence and Swenson (2011) and Myers-Smith and Hik (2013). Other studies have also shown higher ground-level temperature under snow cover (Sturm *et al* 2001a, Hardy *et al* 2001, Pomeroy *et al* 2006, Lawrence and Swenson 2011, Myers-Smith and Hik 2013). Reduced snow compaction under shrub cover increases the thermal

resistance of snow (Sturm *et al* 2001a), increasing its insulation capacity. Greater snow accumulation was also shown to decrease frost penetration in the soil (Hardy *et al* 2001) and to increase the depth of the active layer (Loffler *et al* 2008, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013), triggering permafrost degradation.

The effect of shrub cover on summer ground level temperature was much less important, with a maximal temperature difference of 2°C between smaller and taller stands. Such a temperature difference is comparable to the one observed between shrub-dominated and shrubless sites in other studies (Blok *et al* 2010, Myers-Smith and Hik 2013). The variability of ground level temperature in summer is better explained by the woody biomass in the 30-40 cm vertical stratum, a somewhat surprising result. It is possible that woody biomass in this stratum allows for a greater segregation of the different sites since smaller stands had no woody biomass in this stratum (height < 30cm) while taller sites had an important one. However, one must be careful in interpreting these results as this particular variable was barely significant.

It has been proposed that lower summer ground level temperature under shrub cover due to shading could reduce permafrost degradation (Blok *et al* 2010). This might be true if the cooling effect during summer overcompensates for the warming effect during the winter. Our results suggest that it was not the case. Sum of freezing degree-days showed a clear response of ground level temperature under shrub cover (680°C under higher shrub to 2125°C under small shrubs). While the cooling effect during summer was *ca* 2°C, the warming effect during winter was *ca* 10.5°C. Such observations have been reported in other studies (Sturm *et al* 2001a, Blok *et al* 2010, Lawrence and Swenson 2011, Myers-Smith and Hik 2013). When considering that an increase of 1 or 2°C in mean annual temperature is sufficient to increase permafrost degradation (Smith 2011), it seems that the expansion of shrub cover, and its overall impact on soil temperature, should significantly accelerate permafrost degradation.

2.5 Conclusion

Our study revealed that shrub stand height was a good variable to explain snow cover depth, winter soil temperature and freezing degree-days in the Umiujaq region. Moreover, it suggested that the vertical structure of *B. glandulosa* stands was developing at a constant rate, although we observed some inter-site variability. This variability in growth rate was mainly associated with the height of the stands, suggesting that growth rate will increase as the vertical structure continues to develop. Although our study provided useful information on the relationship between *B. glandulosa* stand structure and snow cover depth, we did not look at how *B. glandulosa* biomass distribution influenced the quality of the snow. Future studies should then focus on the relationship between woody biomass structure and the characteristics of the snow pack (density, isolation coefficient, etc.).

Chapitre 3. Conclusion

Le présent mémoire visait à évaluer la structure de croissance verticale du bouleau glanduleux dans les écosystèmes subarctiques ainsi qu'à identifier les facteurs liant cette architecture de croissance avec la capture de neige durant l'hiver et les températures hivernales et estivales au sol. À notre connaissance, aucune étude antérieure n'a porté sur le développement des arbustes, mais plusieurs d'entre elles ont montré les effets de la densité des arbustes sur les composantes abiotiques des milieux arctiques et subarctiques (Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006, Myers-Smith *et al* 2011a, Myers-Smith et Hik 2013). Nos résultats corroborent les résultats de ces études, entre autres sur la diminution de la température au sol durant l'été (Blok *et al* 2011, Epstein *et al* 2013, Myers-Smith et Hik 2013), sur l'augmentation de la température au sol durant l'hiver et sur l'augmentation de la quantité de neige accumulée sous un couvert arbustif (Chapin *et al* 2005, Lorant *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013, Myers-Smith et Hik 2013). Ils suggèrent aussi que la hauteur des arbustes influence les composantes abiotiques des milieux telles que l'humidité des sols, la rapidité de fonte du couvert nival, la disponibilité des nutriments, etc., et que, par conséquent, l'avancée des espèces arbustives peut avoir des répercussions à long terme sur le bilan thermique du sol.

3.1 Caractéristique des peuplements arbustifs dans la région d'Umiujaq

La récente expansion arbustive a été montrée à plusieurs endroits au Québec subarctique, et est principalement liée à la présence du bouleau glanduleux (Ropars and Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012, Provencher-Nolet 2014). La caractérisation des 22 sites étudiés à Umiujaq a permis de montrer que le couvert arbustif était principalement lié à cette espèce arbustive, ce qui vient appuyer l'étude de Provencher-Nolet (2014) qui montrait également une augmentation arbustive d'environ 18 % dans la vallée Tasiapik entre 1994 et 2010, près du village d'Umiujaq, au détriment des zones à dominance lichénique. Comme le bouleau glanduleux répond très fortement aux changements climatiques par une augmentation marquée de sa biomasse (Zamin et Grogan 2012, Paradis *et al* 2014), il ne nous semblait pas surprenant de le retrouver en si grande quantité dans le paysage subarctique de la région d'Umiujaq. Par contre, nos résultats ont également montré une très grande hétérogénéité

dans les différents sites étudiés, tant au niveau des arbustes eux-mêmes (hauteur des bouleaux, âge des peuplements), mais également des propriétés abiotiques des sites (température du sol, accumulation de neige), laissant supposer que la colonisation par cette espèce n'est pas homogène à l'échelle régionale.

3.2 Développement vertical de *Betula glandulosa*

Le premier volet de cette étude, plus descriptif, visait à caractériser l'architecture de *Betula glandulosa*. La caractérisation de la structure verticale par strate nous a permis de conclure sur la distribution de la biomasse foliaire et ligneuse. Cette distribution ne se fait donc pas de façon aléatoire puisque tous les sites étaient semblables, à l'exception de la hauteur du peuplement. L'uniformité observée pour la distribution de la biomasse ligneuse chez les peuplements à Umiujaq semble correspondre à une façon précise de croître. Les arbustes ne présenteraient donc pas une croissance erratique, mais bien structurée et probablement similaire à la croissance des arbres (Millet 2012). Nous avons pu établir que la biomasse ligneuse était répartie dans l'arbuste de façon plus importante à la base, afin de servir de support (King et Loucks 1978). Ce résultat n'est valable que pour les peuplements arbustifs denses, et non pour les individus isolés qui n'ont pas été étudiés dans ce projet (Iwasa *et al* 1985). La biomasse foliaire quant à elle était répartie dans les strates intermédiaires, afin de mieux capter l'énergie lumineuse pour les activités photosynthétiques (King et Loucks 1978, Iwasa *et al* 1985). Nous avons aussi montré que la hauteur des arbustes influençait la biomasse ligneuse, sans toutefois avoir d'impact sur la biomasse foliaire.

La datation des arbustes par les branches a été la seule méthode disponible pour établir l'âge des peuplements, puisqu'il était impossible d'obtenir les collets pour cette étude. En effet, les peuplements étaient trop denses et les individus trop difficiles à distinguer les uns des autres pour réussir à échantillonner les collets. La datation de la base des branches nous a permis d'avoir un bon estimé de l'âge minimal des peuplements, mais ne permet pas de conclure sur l'année exacte d'établissement des individus (Myers-Smith *et al* 2011b). La récente colonisation par les bouleaux dans certains sites (Provencher-Nolet 2014) nous laisse supposer que la forte abondance des bouleaux dans la région est relativement récente.

Le jeune âge des branches trouvé peut être le résultat d'une colonisation récente ou, à tout le moins, d'une croissance récente.

Le taux de croissance linéaire des branches à l'intérieur des peuplements suggère que la croissance verticale est peu limitée par des facteurs externes comme le vent ou la neige qui peuvent abîmer les branches. Celle-ci pourrait devenir limitée une fois la croissance maximale atteinte (contraintes morphologiques de l'espèce) (DeGroot *et al* 1997). Il se peut que le taux de croissance verticale linéaire observé soit le résultat d'une autoprotection des branches (Sturm *et al* 2001a). En effet, en poussant en peuplement dense, les branches sont moins soumises à l'abrasion par les cristaux de glace durant l'hiver. La croissance pourrait être différente chez des individus isolés tout comme chez les individus arborescents isolés, comparativement à ceux retrouvés en forêt (Iwasa *et al* 1985).

3.3 Facteurs environnementaux influencés par la croissance verticale de *Betula glandulosa*

Le deuxième volet de cette étude portait sur l'influence de la structure verticale de *Betula glandulosa* sur les températures hivernales et estivales au sol, ainsi que sur la hauteur du couvert nival. Les résultats de nos modèles ont montré que la température au sol était bel et bien corrélée avec la hauteur des peuplements de *B. glandulosa*. Plusieurs études avaient déjà montré l'influence d'un couvert arbustif sur la capture de neige en comparaison avec les milieux ouverts (Sturm *et al* 2001a, Myers-Smith *et al* 2011a, Myers-Smith et Hik 2013), mais aucune d'entre elles ne s'était intéressée jusqu'à présent à la hauteur des différents peuplements sur la rétention de neige. Nos résultats montrent que c'est la hauteur des arbustes qui est le facteur influençant le plus le couvert de neige. Étant donné les propriétés isolantes de la neige (Zhang 2005, Gouttevin *et al* 2012), nos résultats ont montré que la hauteur, ainsi que l'âge du bouleau influençaient la température du sol durant l'hiver, probablement en captant un couvert de neige plus épais. La présence d'arbustes plus hauts vient donc augmenter la température du sol durant l'hiver puisque leurs ramifications capturent la neige et l'empêchent d'être redistribuée par le vent (Liston *et al* 2002, Pomeroy *et al* 2006). Au contraire, durant la période estivale, nos résultats tendent à montrer que la température au sol diminue en raison de l'effet d'ombrage, en présence d'un

fort couvert arbustif, puisque celui-ci vient bloquer les rayons lumineux (Blok *et al* 2011, Myers-Smith et Hik 2013). La biomasse ligneuse de la strate 30-40 cm influence le plus cette baisse de température estivale, mais son effet est tout de même assez faible comparativement à l'effet de la hauteur du bouleau durant l'hiver. La structure du bouleau influence donc la température au sol tout au long de l'année.

Le bilan thermique du sol, donné par la somme des degrés-jours de gel dans notre étude, montre que la conséquence d'une augmentation de la hauteur des arbustes influence grandement la température au sol. L'effet sur la température estivale est très négligeable comparativement à l'augmentation de la température pendant l'hiver (Chapin *et al* 2005, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013). Une augmentation du couvert de neige pourrait mener à une diminution de la température printanière puisqu'une quantité de neige plus importante devrait fondre moins rapidement (Sturm *et al* 2001a). Par contre, les branches hautes des arbustes diminueraient l'albédo en hiver, ce qui mènerait au déclin hâtif du couvert de neige au début du printemps et accélérerait ainsi le réchauffement du sol (Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012). Le bilan thermique du sol résultant serait plus chaud malgré l'effet refroidissant créé par l'ombre des arbustes durant l'été (Chapin *et al* 2005, Loranty *et al* 2011, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013), ce qui vient appuyer nos résultats sur le bilan thermique du sol durant toute l'année.

3.4 Synthèse et perspectives futures

Cette étude a permis de dresser un portrait général de la structure de croissance verticale de *Betula glandulosa*, principalement responsable de l'avancée des espèces arbustives au Québec subarctique, et d'évaluer les impacts de cette structure sur l'écosystème (température au sol, couvert de neige). Avec les résultats obtenus, nous contribuons à augmenter les connaissances sur cette espèce en particulier, ainsi que sur ses impacts dans son environnement. Des études similaires pourraient être faites sur les différentes espèces responsables de l'avancée arbustive, ainsi que dans d'autres milieux (arctiques et subarctiques) où les conditions climatiques sont différentes de celles observées à Umiujaq (régime de précipitations, température, densité d'arbustes, etc.).

L'avancée des espèces arbustives dans les milieux arctiques et subarctiques (Sturm *et al* 2001b, Tape *et al* 2006, Forbes *et al* 2010, Ropars et Boudreau 2012, Tremblay *et al* 2012) ne fait que prouver que ces espèces structurent les communautés végétales. Comme la structure verticale des arbustes influence grandement les propriétés abiotiques (capture de neige, ombrage, humidité, température, etc.) (Myers-Smith *et al* 2011a) ainsi que les communautés végétales (compétition pour les ressources) (Wahren *et al* 2005, Pajunen *et al* 2011, Elmendorf *et al* 2012b), une meilleure connaissance du développement de la structure arbustive est importante. Puisqu'aucune étude antérieure n'a été faite sur la caractérisation de cette structure de croissance verticale des arbustes, la présente étude peut donc servir de point de départ pour des recherches sur d'autres espèces d'arbustes et d'autres milieux. Les individus isolés pourraient présenter une structure architecturale différente (Iwasa *et al* 1985) et influencer différemment la capture de neige et la température au sol.

Notre étude ne nous a malheureusement pas permis de conclure de l'effet de la topographie sur l'accumulation de neige au sol (Sturm *et al* 2001a, Pomeroy *et al* 2006). Nous n'avons pas considéré cet aspect puisque les sites étaient tous relativement semblables et que nous les avons sélectionnés de façon à ce qu'ils ne présentent pas de topographie particulière. Les sites se retrouvaient donc dans des milieux assez plats et dégagés. Par contre, les effets topographiques sur l'accumulation de neige peuvent être particulièrement notables. Ménard *et al* (2014) ont démontré que les arbustes affectaient la capture de neige au sol, mais que la topographie pouvait affecter la quantité de neige trappée dans ces mêmes arbustes. Si un peuplement se trouve sur un plateau situé près d'une montagne, il se peut que la neige puisse rester entre la montagne et le peuplement arbustif. En effet, les dénivelés topographiques (collines, dépressions, montagnes) sont en mesure de restreindre la quantité de neige soufflée par le vent jusqu'aux arbustes (Ménard *et al* 2014). L'effet topographique est donc très important et devrait être considéré pour chaque étude subséquente réalisée sur la croissance arbustive et la capture de neige.

Ce projet de maîtrise a contribué à l'amélioration des connaissances sur la structure de croissance des arbustes, auparavant défailantes. Les résultats ont montré des patrons de

croissance verticale semblables et surtout, similaires à la croissance présente chez les arbres. On peut donc penser que la distribution de la biomasse pourrait également être semblable entre les différentes espèces arbustives. Nos résultats nous ont également montré que la hauteur des espèces arbustives était responsable de changements dans la température au sol. Ces résultats appuient ceux obtenus dans divers articles déjà publiés auparavant (Sturm *et al* 2001a, Myers-Smith *et al* 2011a, Myers-Smith et Hik 2013). On peut penser que si l'avancée des espèces arbustives se poursuit et que la croissance verticale de ces arbustes augmente également, les milieux arctiques et subarctiques connaîtront des modifications substantielles tant sur les propriétés abiotiques que sur les communautés végétales.

Annexe 1

Distribution de la biomasse ligneuse et foliaire dans les peuplements de bouleau glanduleux

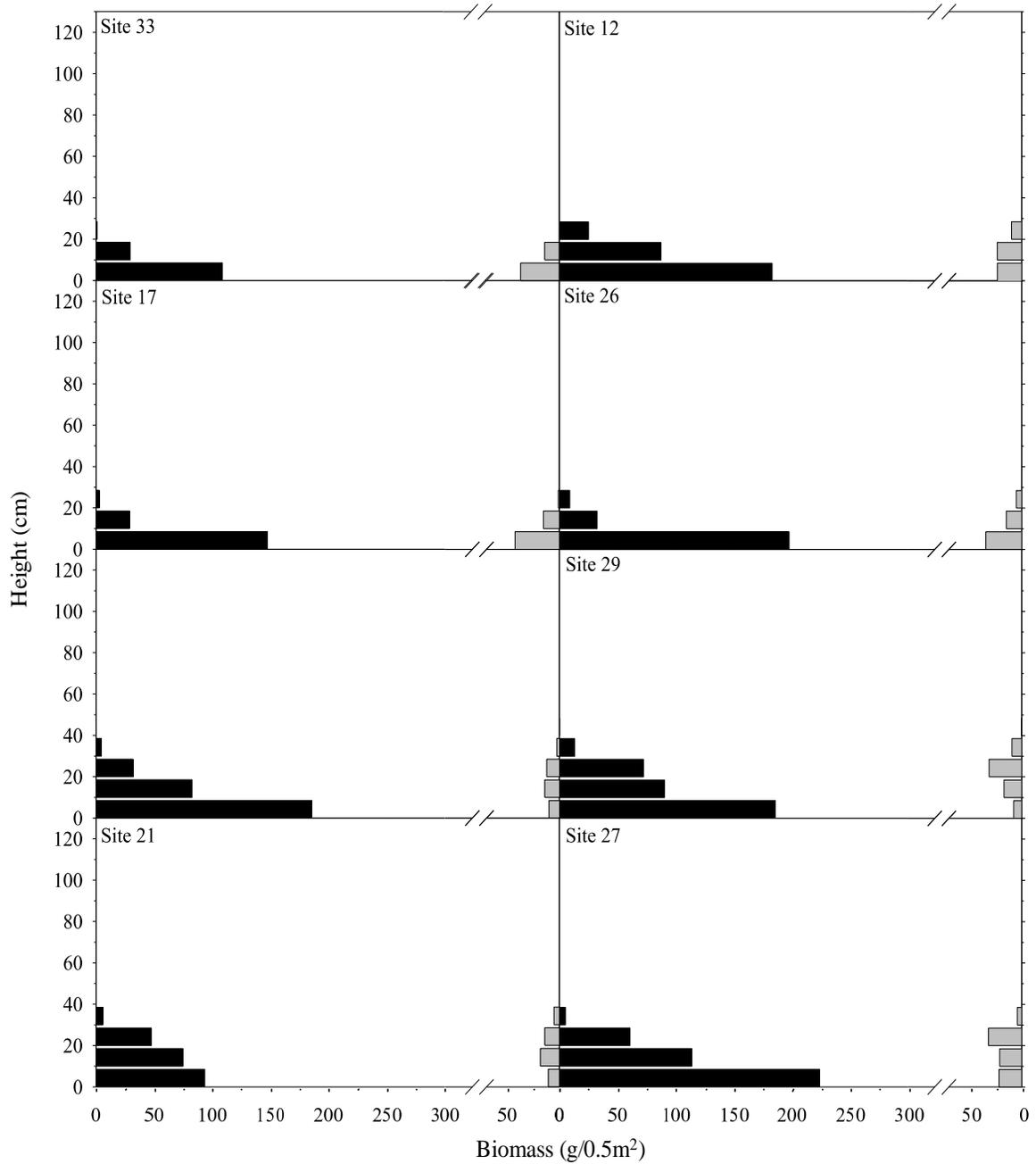


Figure 6. Biomass distributions along 13 strata of 10 cm in 22 shrub stands, at Umiujaq, Nunavik. Black bars represent woody biomass and gray bars represent foliar biomass.

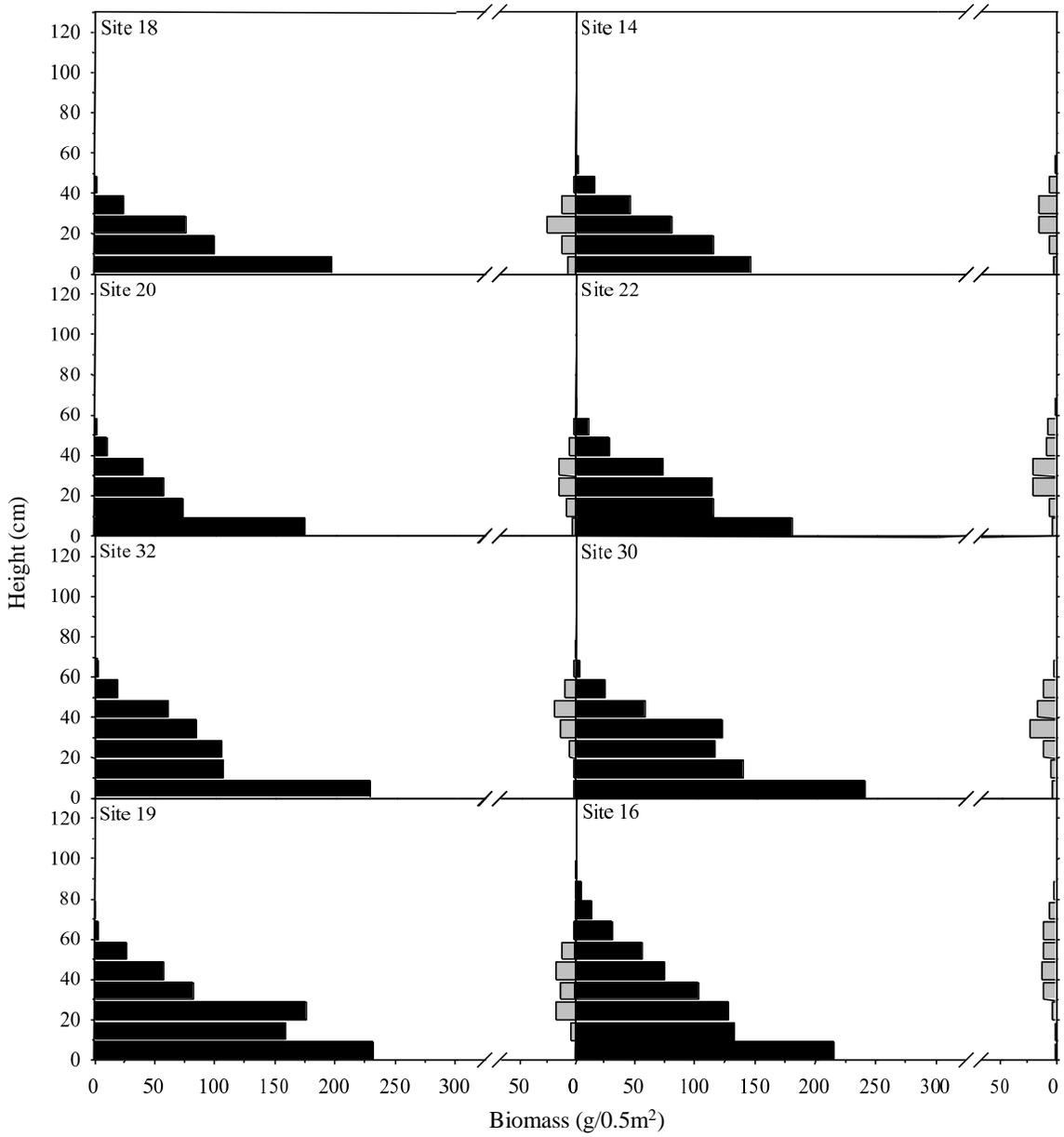


Figure 6.

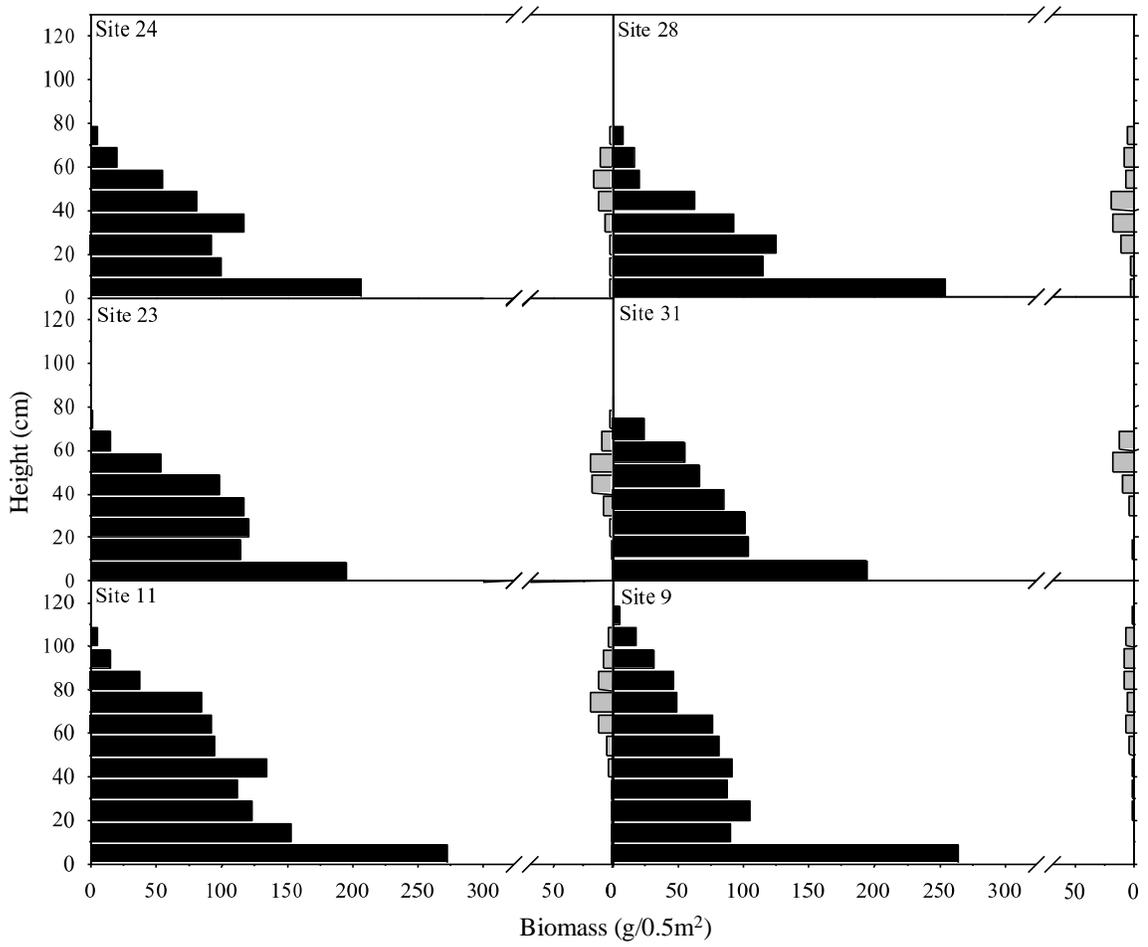


Figure 6.

Annexe 2

Taux de croissance des branches de bouleau glanduleux

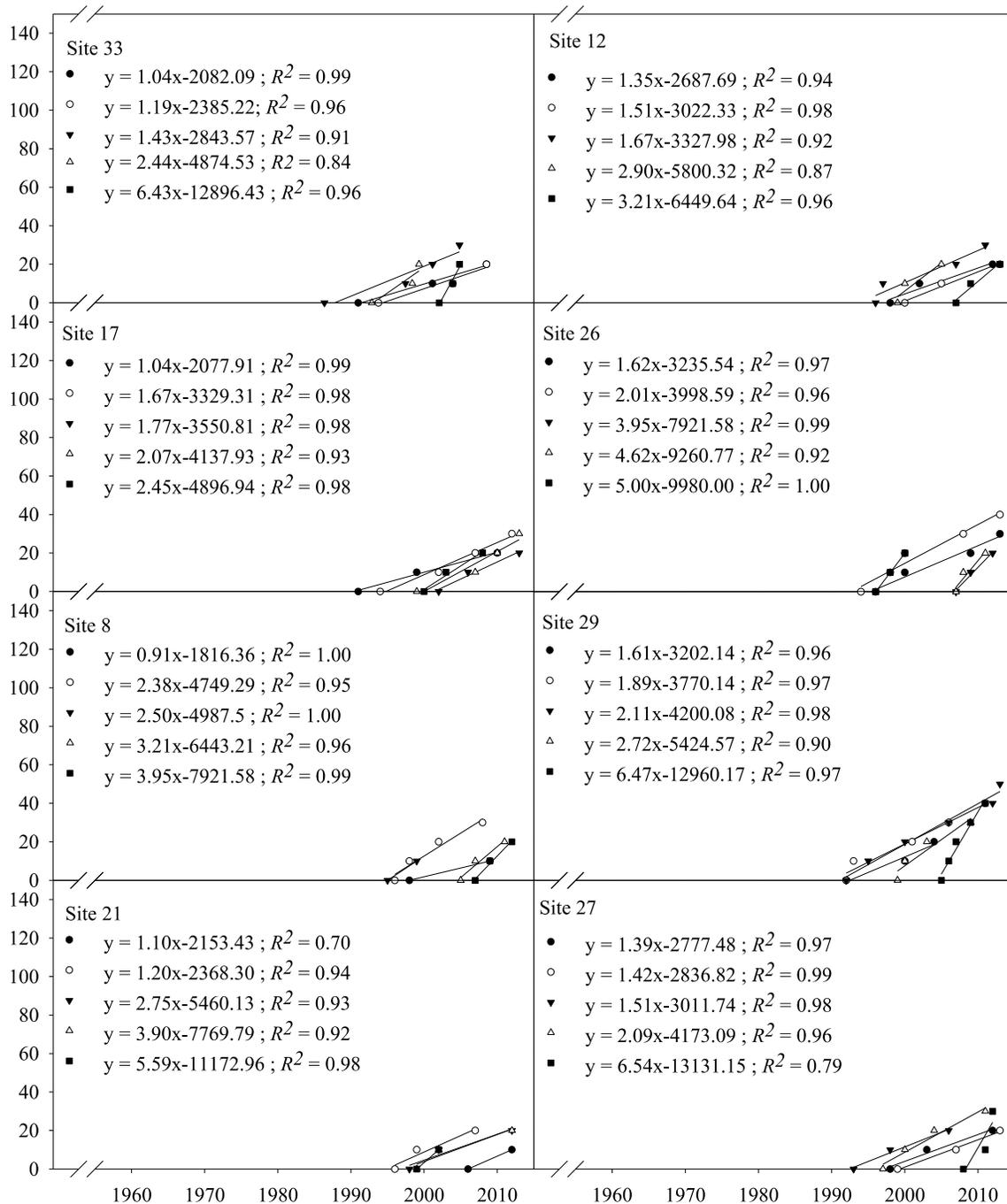


Figure 7. Five branch growths of 22 shrub stands in Umiujaq, Nunavik. Each point represents age taken at every 10cm from the ground.

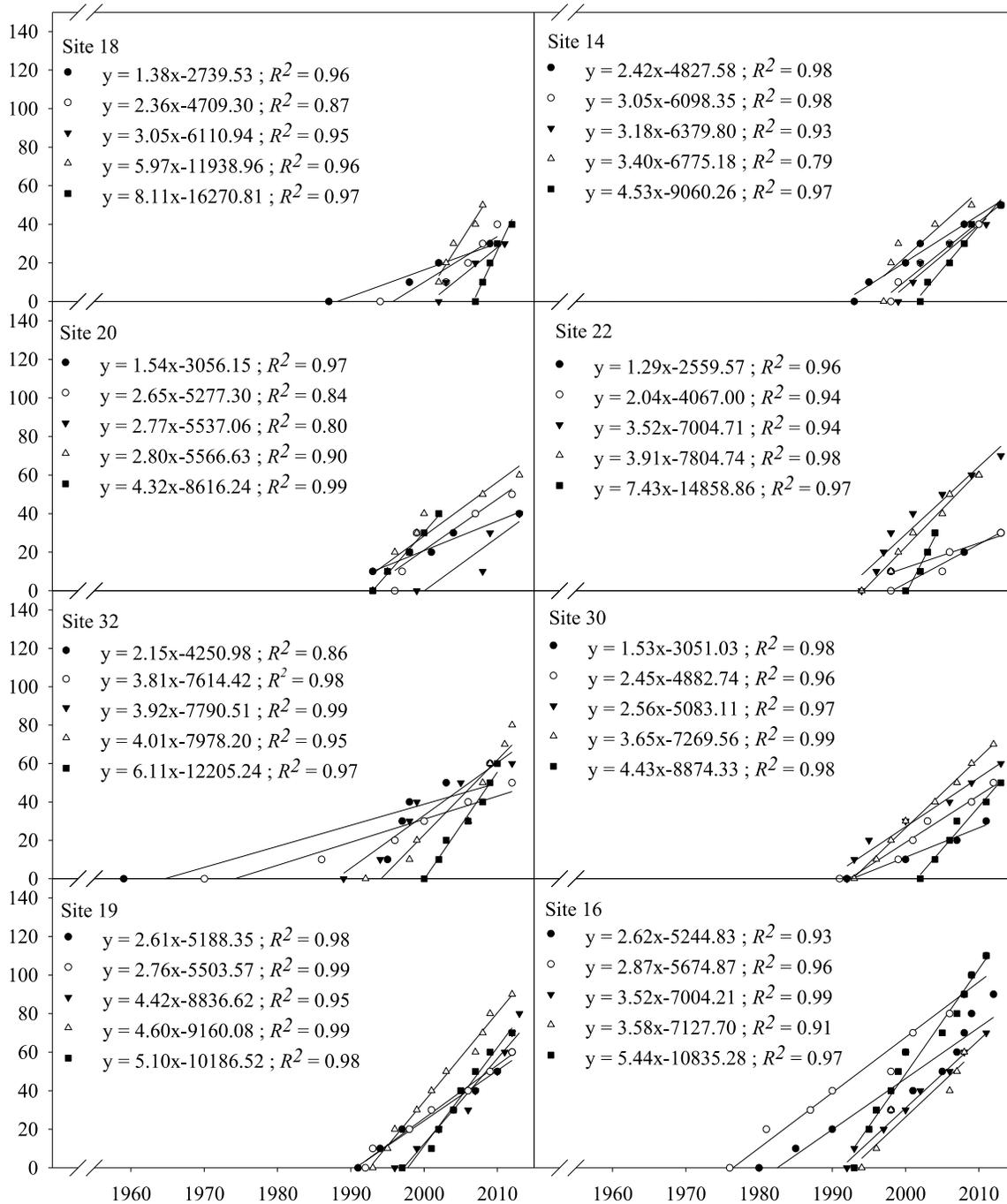


Figure 7.

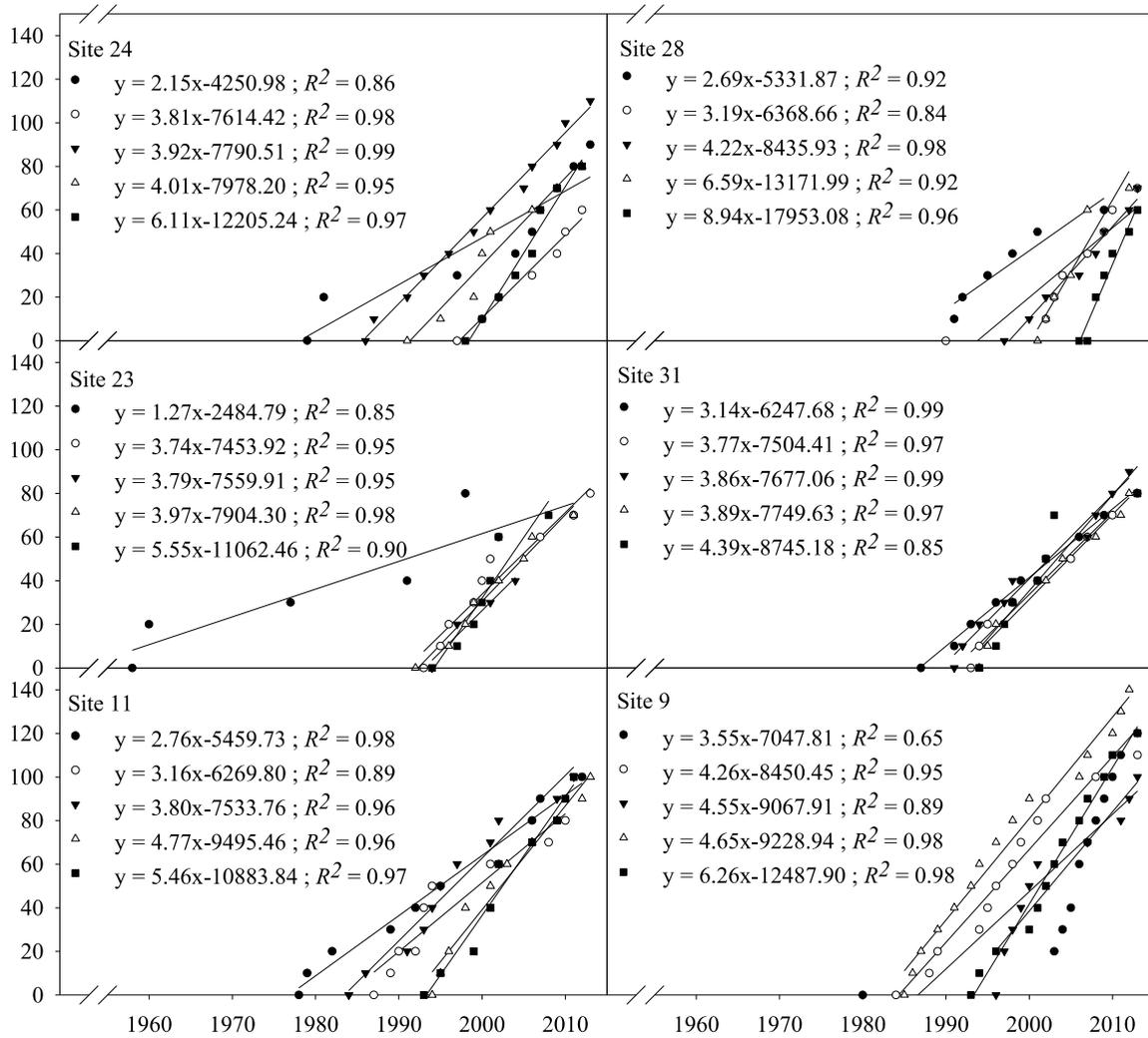


Figure 7.

Annexe 3

Analyse du taux de décomposition dans les sols d'Umiujaq sous couvert arbustif

Introduction

Une des conséquences de l'avancée des espèces arbustives est l'augmentation de la disponibilité des nutriments (Sturm *et al* 2005, Myers-Smith *et al* 2011a) causée par un accroissement de l'activité des micro-organismes responsables de la décomposition (Nadelhoffer *et al* 1991). Cette augmentation de l'activité microbienne résulte de l'augmentation de la température au sol en saison hivernale associée au couvert nival plus épais sous couvert arbustif (Loffler *et al* 2008, Bonfils *et al* 2012, Epstein *et al* 2013). Au contraire, l'ombrage créé par les branches en saison estivale devrait diminuer la température au sol (Blok *et al* 2010) et ainsi diminuer l'activité microbienne. Comme les sols arctiques et subarctiques sont particulièrement pauvres en nutriments et que ceux-ci limitent la croissance des plantes (Chapin et Shaver 1996), une augmentation de l'activité des micro-organismes pourrait avoir de grands impacts sur la croissance des arbustes, déjà en pleine expansion.

Nous voulions quantifier l'effet de la structure verticale du bouleau sur la décomposition au sol durant les saisons estivales et hivernales. Nous avons donc placé des sacs de décomposition de matière organique afin d'estimer le taux de décomposition lors de ces deux saisons respectives (Falconer *et al* 1933, Hobbie et Gough 2004, Bärlocher 2005). Nous avons émis l'hypothèse qu'un couvert végétal plus haut augmenterait le taux de décomposition durant l'hiver via son effet positif sur la température du sol (Sturm *et al* 2005, Myers-Smith et Hik 2013) mais celui-ci diminuerait pendant l'été puisque la relation avec la température s'inverse en saison estivale (Sturm *et al* 2005, Myers-Smith et Hik 2013).

Méthodologie

L'influence des arbustes sur le taux de décomposition a été évaluée avec des sacs de décomposition de matière organique. Nous avons suivi et adapté la méthodologie de

Hobbie et Gough (2004). Nous avons ainsi placé neuf sacs de décomposition par site. Les sacs étaient faits de moustiquaire en fibre de verre (RCR International Inc., Easy screen; maille de 0,1 cm) contenant environ 1 g de feuilles séchées (65°C pendant 72h) (biomasse de feuille déterminée à l'aide d'une balance précise au 0,0001g, A&D, modèle ER-182A). Ces feuilles ont été récoltées sur différents arbustes à Kuujjuarapik à la fin juin 2013. Trois sacs par site étaient remplis avec des feuilles de *Betula glanduosa* michx., trois sacs avec des feuilles d'*Alnus viridis* subsp. *crispa* (Aiton) Turrill et les trois derniers avec 0,5 g de chaque espèce. Nous avons placé les sacs sous le couvert arbustif (directement sur le couvert lichénique) de septembre 2013 à mai 2014 pour évaluer le taux de décomposition en saison hivernale. Le taux de décomposition a été calculé avec l'équation suivante :

$$M_t = M_0 e^{(-kt)}$$

où M_t = Matière sèche finale, M_0 = Matière sèche initiale (temps 0), k = taux de décomposition, et t = temps en jour.

Nous avons répété l'expérience pour la saison estivale 2014, soit du début juin jusqu'à la fin août. Seulement six sacs de matière organique ont été placés dans les sites pour cette période (trois sacs de *B. glandulosa* et trois sacs avec *A. Viridis*)

Nous avons utilisé la méthode présentée dans la section analyses statistiques du chapitre deux, soit la sélection de modèles basée sur les critères d'information d'Akaike, pour identifier le modèle le plus plausible pour expliquer la variabilité dans les taux de décomposition entre les différents peuplements.

Résultats

Le taux de décomposition trouvé dans les sites durant l'hiver et l'été était particulièrement faible (Bärlocher 2005). Ces taux variaient entre 0,00069 et 0,00187g/j durant l'hiver et entre 0,00283 et 0,00727g/j durant l'été. Selon les modèles candidats utilisés pour la

sélection de modèles, aucune de nos variables n'expliquait la variation entre les taux de décomposition entre les sites.

Discussion

Le taux de décomposition est un élément clé dans la boucle de rétroaction positive proposée par Sturm *et al* (2005), qui met en lien le réchauffement climatique, l'avancée des espèces arbustives et l'augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol. Puisque l'augmentation de la température au sol durant l'hiver a été montrée dans cette étude (Chapitre 2), l'activité des micro-organismes de la décomposition aurait également dû augmenter, favorisant ainsi la décomposition de la matière organique et une augmentation des nutriments disponibles dans le sol pour la croissance des espèces végétales, incluant les espèces arbustives. Par contre, nos résultats sur le taux de décomposition sous différentes hauteurs de couvert arbustif, tant en saison hivernale qu'estivale, ne nous ont pas permis de valider cette hypothèse. Même si la température observée au sol était trois fois plus élevée durant l'hiver pour les sites ayant un couvert arbustif plus haut, il est possible qu'aucun modèle n'ait été identifié comme étant plausible puisque le taux de décomposition dans les différents sites est faible (Bärlocher 2005). La variation entre les sites était également assez faible ($\approx 0,001$). Le faible taux de décomposition peut aussi être expliqué par le fait que les sacs de décomposition ont été placés sur le sol et non dans le sol (Myers-Smith et Hik 2013). La couche lichénique séparant le sol et les sacs de décomposition pourrait avoir joué un rôle dans l'échange avec les micro-organismes décomposeurs. Nous pensons que la similarité du taux de décomposition entre les sites est principalement causée par les contraintes expérimentales (disposition des sacs, durée de l'expérience). Cette expérience devrait donc être effectuée à nouveau en disposant les sacs sous le couvert lichénique où se retrouve la litière produite par les espèces arbustives.

Annexe 4

Analyse de la hauteur du couvert de neige durant l'hiver 2013-2014 à Umiujaq à l'aide des tiges de iButtons

Introduction

La neige joue un rôle structurant dans les écosystèmes subarctiques. Elle isole le sol (Zhang 2005, Domine *et al* 2008, Gouttevin *et al* 2012) favorisant ainsi une augmentation de la décomposition. La neige protège également les arbustes (Sturm *et al* 2001a). Dans un contexte d'avancée des espèces arbustives (Myers-Smith *et al* 2011a), ce facteur devient particulièrement important puisque les arbustes ont une grande influence sur la quantité de neige au sol (Sturm *et al* 2001a, Liston *et al* 2002, Pomeroy *et al* 2006, Myers-Smith *et al* 2011a). En plus de son effet positif sur les arbustes, un couvert nival plus important pourrait écourter la saison de croissance pour les espèces végétales dans ce milieu déjà peu propice à la productivité primaire (Sturm *et al* 2001a). Dans ce contexte, il devient important de caractériser tant la hauteur que la durée (formation et déclin) du couvert nival. Nous avons posé l'hypothèse que la hauteur du couvert arbustif influencerait la dynamique de formation et de fonte du couvert nival. Nous avons prédit que le couvert nival serait plus épais et présent pour une plus longue période (formation hâtive et déclin tardif) dans les peuplements hauts de *Betula glandulosa*.

Méthodologie

Nous avons installé des capteurs de température (iButtons, similaires à ceux utilisés pour la température au sol dans le chapitre 2) montés sur des tiges de bois (à tous les 10 cm de hauteur), afin d'évaluer la dynamique de formation et de fonte du couvert nival. La hauteur des tiges portant les iButtons variait d'un site à l'autre, mais était toujours supérieure d'au moins 10 cm à la hauteur du peuplement arbustif. Les tiges ont été mises en place en septembre 2013 et retirées en août 2014. Les mesures de température ont été prises aux quatre heures pour la durée de l'étude. Des mesures d'épaisseur du couvert nival ont été effectuées à l'aide d'une tige graduée au mois de février 2014. Ces mesures ont été prises au support afin de valider les données obtenues avec les iButtons. Le niveau de compaction de

la neige était assez important de telle sorte que nous avons pu nous rendre au support de iButtons sans perturber la hauteur de la neige dans les sites.

Nous avons utilisé plusieurs méthodes pour tenter d'évaluer la quantité de neige au sol avec les capteurs de température. En nous basant sur les méthodes utilisées par Danby et Hik (2007) et Lewkowicz (2008), nous avons vérifié la différence entre les températures et entre les variances journalières et hebdomadaires des iButtons se trouvant sur une même tige. Nous avons aussi évalué graphiquement les différences de température entre les iButtons.

Résultats

Pour chacun des sites, les iButtons ont montré des variations de température en fonction de leur position dans la structure verticale de *B. glandulosa* (Figure 8). Cependant, nous n'avons pas pu établir avec certitude la dynamique de formation du couvert nival à partir des températures enregistrées par les iButtons. L'épaisseur de neige inférée à partir des deux méthodes utilisées était toujours inférieure aux mesures de hauteur de neige prises directement au poteau (>20 cm).

Discussion

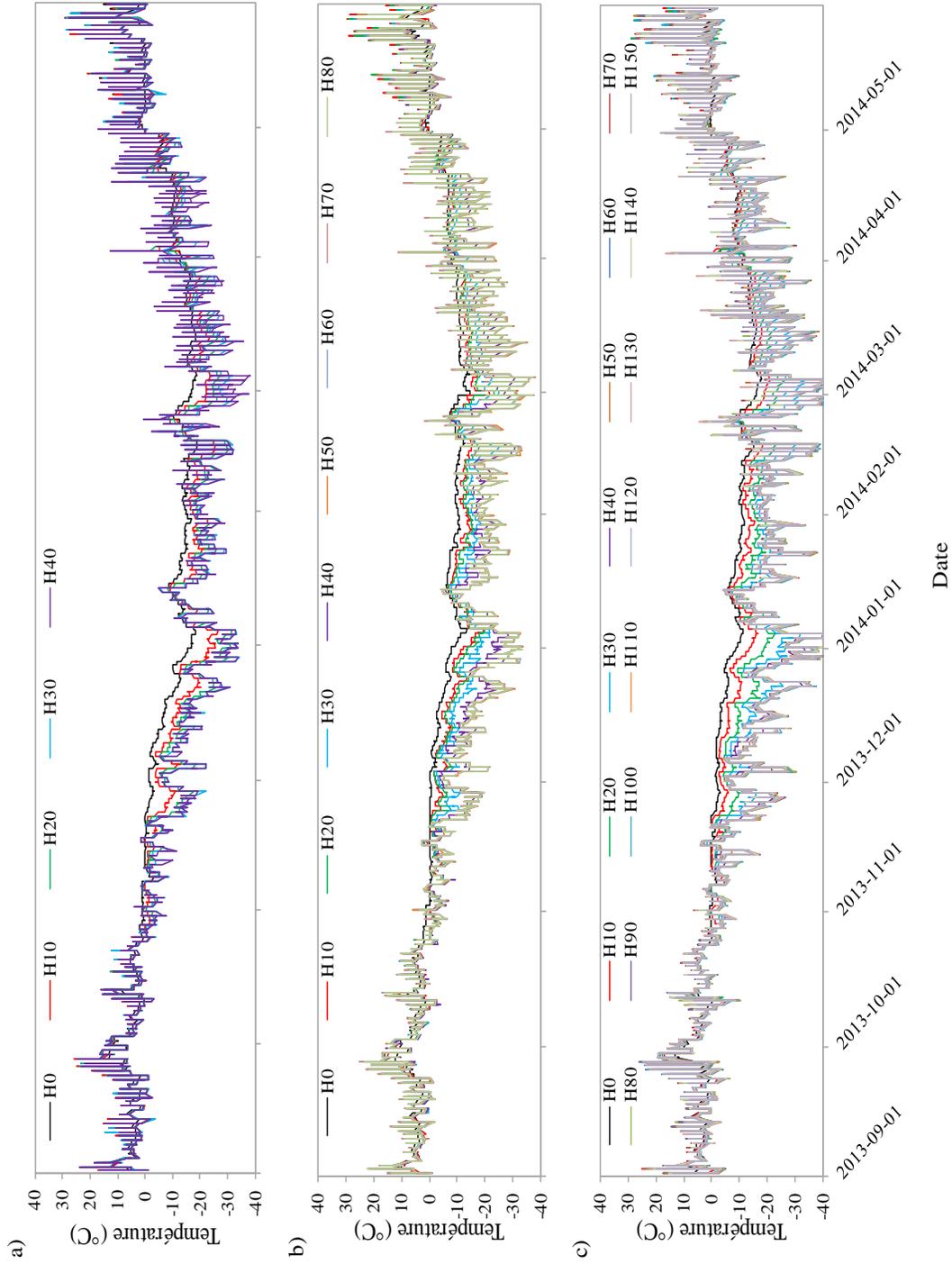
Nous ne pouvons pas conclure sur l'efficacité de cette méthode puisque nous n'avons pu établir de liens entre la différence de température des iButtons et la hauteur de neige mesurée au mois de février 2014. Il est possible que sous un certain seuil de neige, l'effet isolant n'ait pas été assez prononcé pour isoler les capteurs de température afin que nous puissions distinguer les différences de variation de la température (Pomeroy and Brun 2001). Toutefois, le principal problème réside dans la variabilité entre les sites, ce qui nous laisse supposer que la neige possédait des caractéristiques différentes entre les sites, résultat qui pourrait être associé à une compaction différentielle.

L'utilisation de iButtons n'a donc pas été concluante pour inférer les caractéristiques du couvert nival (épaisseur, durée, formation, fonte). Selon nos résultats, nous pouvons toutefois avancer que la formation du couvert nival doit être assez rapide (comparaison visuelle des graphiques). Les arbustes semblent jouer un rôle très important pour la capture

de la neige en début de saison. Les premières neiges sont probablement redistribuées par le vent et s'accumulent sous le couvert arbustif. En fin de saison, le déclin de la neige semble être assez rapide également. L'effet de la réduction de l'albédo par la réapparition des branches une fois la fonte amorcée peut expliquer la remontée importante des températures au printemps (Lawrence et Swenson 2011, Loranty *et al* 2011).

Selon nos résultats, la présence d'une structure verticale développée influence peu la durée de la saison de croissance telle que proposée par Sturm *et al* (2001a). Elle influence par contre l'épaisseur du couvert nival. Nous suggérons que les études ultérieures visent à mieux comprendre la formation du couvert nival. L'utilisation des iButtons pour inférer la formation du couvert nival n'est pas conseillée.

Figure 8. Variation de la température sous couvert arbusitif durant l'hiver 2014-2015 à Umiujaq, Nunavik. a), b), c) représentent les températures d'un site arbusitif bas, moyen et haut respectivement. Chaque ligne représente la température de l'air à différente hauteur (à tous les 10 cm à partir du sol, donné par H0).



Références

- Allard M and K.-Seguin M 1987 Le pergélisol au Québec nordique : bilan et perspectives *Géographie Physique et Quaternaire* **41** 141-52
- Arft A M, Walker M D, Gurevitch J, Alatalo J M, Bret-Harte M S, Dale M, Diemer M, Gugerli F, Henry G H R, Jones M H, Hollister R D, Jonsdottir I S, Laine K, Levesque E, Marion G M, Molau U, Molgaard P, Nordenhall U, Raszhivin V, Robinson C H, Starr G, Stenstrom A, Stenstrom M, Totland O, Turner P L, Walker L J, Webber P J, Welker J M and Wookey P A 1999 Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment *Ecol. Monogr.* **69** 491-511
- Bär A, Bräuning A and Löffler J 2006 Dendroecology of dwarf shrubs in the high mountains of Norway - A methodological approach *Dendrochronologia* **24** 17-27
- Bärlocher F 2005 Leaf mass loss estimated by litter bag technique *in* Methods to study litter Decomposition *Springer Netherlands* 38-42
- Blok D, Heijmans M, Schaepman-Strub G, Kononov A V, Maximov T C and Berendse F 2010 Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra *Glob. Chang. Biol.* **16** 1296-1305
- Blok D, Sass-Klaassen U, Schaepman-Strub G, Heijmans M, Sauren P and Berendse F 2011a What are the main climate drivers for shrub growth in Northeastern Siberian tundra? *Biogeosciences* **8** 1169-1179
- Blok D, Schaepman-Strub G, Bartholomeus H, Heijmans M M P D, Maximov T C and Berendse F 2011b The response of Arctic vegetation to the summer climate: relation between shrub cover, NDVI, surface albedo and temperature *Environ. Res. Lett.* **6** 035502
- Bonfils C J W, Phillips T J, Lawrence D M, Cameron-Smith P, Riley W J and Subin Z M 2012 On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate *Environ. Res. Lett.* **7** 015503
- Bret-Harte M S, Shaver G R, Zoerner J P, Johnstone J F, Wagner J L, Chavez A S, Gunkelman R F, Lippert S C and Laundre J A 2001 Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment *Ecology* **82** 18-32
- Brouillet L, Coursol F, Meades S J, Favreau M, Anion M, Bélise P and Desmet P 2010+ VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada [Online] <http://data.canadensys.net/vascan/>

- Burnham K and Anderson D 2002 Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach *Springer-Verlag New-York* 488p
- Chapin F S and Shaver G R 1996 Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change *Ecology* **77** 822-40
- Chapin F S, Shaver G R, 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 F S, Sturm M, Serreze M C, McFadden J P, Key J R, Lloyd A H, McGuire A D, Rupp T S, Lynch A H, Schimel J P, Beringer J, Chapman W L, Epstein H E, Euskirchen E S, Hinzman L D, Jia G, Ping C L, Tape K D, Thompson C D C, Walker D A and Welker J M 2005 Role of land-surface changes in arctic summer warming *Science* **310** 657-660
- Cornelissen J H C, Callaghan T V, Alatalo J M, Michelsen A, Graglia E, Hartley A E, Hik D S, Hobbie S E, Press M C, Robinson C H, Henry G H R, Shaver G R, Phoenix G K, Jones D G, Jonasson S, Chapin F S, Molau U, Neill C, Lee J A, Melillo J M, Sveinbjornsson B and Aerts R 2001 Global change and Arctic ecosystems: Is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *J. Ecol.* **89** 984-994
- Danby R K and Hik D S 2007 Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline **13** 437-451
- DeGroot W J, Thomas P A and Wein R W 1997 *Betula nana* L and *Betula glandulosa* Michx *J. Ecol.* **85** 241-264
- DeMarco J, Mack M C, Bret-Harte M S, Burton M and Shaver G R 2014 Long-term experimental warming and nutrient additions increase productivity in tall deciduous shrub tundra *Ecosphere* **5** 72
- Domine F, Albert M, Huthwelker T, Jacobi H W, Kokhanovsky A A, Lehning M, Picard G and Simpson W R 2008 Snow physics as relevant to snow photochemistry *Atmos. Chem. Phys.* **8** 171-208
- Domine F, Bock J and Morin S 2011 Linking the effective thermal conductivity of snow to its shear strength and density *Journal of Geophysical Research* **116** F04027
- Domine F, Gallet J-C and Bock J 2012 Structure, specific surface area and thermal conductivity of the snowpack around Barrow, Alaska *Journal of Geophysical Research* **117** D00R14
- Elmendorf S C, Henry G H R, Hollister R D, Bjork R G, Bjorkman A D, Callaghan T V, Collier L S, Cooper E J, Cornelissen J H C, Day T A, Fosaa A M, Gould W A, Gretarsdottir J, Harte J, Hermanutz L, Hik D S, Hofgaard A, Jarrad F, Jonsdottir I S, Keuper F, Klanderud K, Klein J A, Koh S, Kudo G, Lang S I, Loewen V, May J L,

- Mercado J, Michelsen A, Molau U, Myers-Smith I H, Oberbauer S F, Pieper S, Post E, Rixen C, Robinson C H, Schmidt N M, Shaver G R, Stenstrom A, Tolvanen A, Totland O, Troxler T, Wahren C H, Webber P J, Welker J M and Wookey P A 2012a Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time *Ecol. Lett.* **15** 164-175
- Elmendorf S C, Henry G H R, Hollister R D, Bjork R G, Boulanger-Lapointe N, Cooper E J, Cornelissen J H C, Day T A, Dorrepaal E, Elumeeva T G, Gill M, Gould W A, Harte J, Hik D S, Hofgaard A, Johnson D R, Johnstone J F, Jonsdottir I S, Jorgenson J C, Klanderud K, Klein J A, Koh S, Kudo G, Lara M, Levesque E, Magnusson B, May J L, Mercado-Diaz J A, Michelsen A, Molau U, Myers-Smith I H, Oberbauer S F, Onipchenko V G, Rixen C, Schmidt N M, Shaver G R, Spasojevic M J, Porhallsdottir P E, Tolvanen A, Troxler T, Tweedie C E, Villareal S, Wahren C H, Walker X, Webber P J, Welker J M and Wipf S 2012b Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming *Nat. Clim. Chang.* **2** 453-457
- Environment Canada 2013 Historical climate data [Online]: <http://climat.meteo.gc.ca/>
- Epstein H E, Myers-Smith I and Walker D A 2013 Recent dynamics of arctic and sub-arctic vegetation *Environ. Res. Lett.* **8** 015040
- Falconer J G, Wright J W and Beall H W 1933 The decomposition of certain types of forest litter under field conditions *Am. J. Bot.* **20** 196-203
- Fierz C, Armstrong R, Durand Y, Etchevers P, Greene E, McClung D, Nishimura K, Satyawali P and Sokratov S 2009 The International classification for seasonal snow on the ground *UNESCO-IHP* 1-90
- Forbes B C, Fauria M M and Zetterberg P 2010 Russian Arctic warming and “greening” are closely tracked by tundra shrub willows *Glob. Chang. Biol.* **16** 1542-1554
- Fortier R, Allard M and Seguin M K 1994 Effect of physical-properties of frozen ground on electrical-resistivity logging *Cold Reg. Sci. Technol.* **22** 361-384
- Fortier R, LeBlanc A M and Yu W B 2011 Impacts of permafrost degradation on a road embankment at Umiujaq in Nunavik (Quebec), Canada *Can. Geotech. J.* **48** 720-740
- Fox J and Weisberg S 2011 An {R} Companion to applied regression, Second Edition [Online]: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Frost G V and Epstein H E 2014 Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s *Glob. Chang. Biol.* **20** 1264-1277
- Gouttevin I, Menegoz M and Domine F 2012 How the insulating properties of snow affect soil carbon distribution in the continental pan-Arctic area *Journal of Geophysical Research* **117** G02020

- Hardy J P, Groffman P M, Fitzhugh R D, Henry K S, Welman A T, Demers J D, Fahey T J, Driscoll C T, Tierney G L and Nolan S 2001 Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest *Biogeochemistry* **56** 151-74
- Hartley A, Neill C and Melillo J 1999 Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub heath *Oikos* **86** 331-343
- Hermanutz L A, Innes D J and Weis I M 1989 Clonal structure of arctic dwarf birch (*Betula-glandulosa*) at its northern limit *Am. J. Bot.* **76** 755-761
- Heskel M, Greaves H, Kornfeld A, Gough L, Atkin O K, Turnbull M H, Shaver G and Griffin K L 2013 Differential physiological responses to environmental change promote woody shrub expansion *Ecol. Evol.* **3** 1149-1162
- Hobbie S E and Gough L 2004 Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories *Oecologia* **140** 113-124
- Horn H S 1971 The adaptive geometry of trees *Princeton University Press* 146p
- Hudson J M G and Henry G H R 2009 Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008 *Ecology* **90** 2657-2663
- IPCC 2013 Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker T F, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V and Midgley PM (eds.)] *Cambridge University Press* 1535 p
- Iwasa Y, Cohen D and Leon J A 1985 Tree height and crown shape, as results of competitive games *J. Theor. Biol.* **112** 279-297
- Joly K, Jandt R R and Klein D R 2009 Decrease of lichens in Arctic ecosystems: the role of wildfire, caribou, reindeer, competition and climate in north-western Alaska *Polar Res.* **28** 433-442
- King D and Loucks O L 1978 Theory of tree bole and branch form *Radiat. Environ. Biophys.* **15** 141-165
- Lantz T C, Gergel S E and Kokelj S V 2010 Spatial heterogeneity in the shrub tundra ecotone in the Mackenzie Delta region, Northwest Territories: Implications for arctic environmental change *Ecosystems* **13** 194-204
- Lavallée C 2013 Impact de l'augmentation du couvert ligneux érigé et d'un réchauffement expérimental sur la productivité d'*Empetrum nigrum* L., *Vaccinium uliginosum* L. et *V. vitis-idaea* L., à Kangisujuaq et Kangiqsualujjuaq (Nunavik), M. Sc thesis *Université du Québec à Trois-Rivières* 88p

- Lawrence D M and Swenson S C 2011 Permafrost response to increasing arctic shrub abundance depends on the relative influence of shrubs on local soil cooling versus large-scale climate warming *Environ. Res. Lett.* **6** 045504
- Lewkowicz A G 2008 Evaluation of miniature temperature-loggers to monitor snowpack evolution at mountain permafrost sites, northwestern Canada *Permafrost and Periglac. Process* **19** 323-331
- Liston G E, McFadden J P, Sturm M and Pielke R A 2002 Modelled changes in arctic tundra snow, energy and moisture fluxes due to increased shrubs *Glob. Chang. Biol.* **8** 17-32
- Loffler U C M, Cypionka H and Loffler J 2008 Soil microbial activity along an arctic-alpine altitudinal gradient from a seasonal perspective *Eur. J. Soil Sci.* **59** 842-854
- Loranty M M, Goetz S J and Beck P S A 2011 Tundra vegetation effects on pan-Arctic albedo *Environ. Res. Lett.* **6** 024014
- Maillette L 1987 Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula-cordifolia* near tree line *Ecology* **68** 1251-1261
- Maillette L 1982 Structural dynamics of silver birch I. the fates of buds *J. Appl. Ecol.* **19** 203-218
- Mazerolle M J 2014 Package “AICcmodavg” [Online]: <http://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/AICcmodavg.pdf>
- McManus K M, Morton D C, Masek J G, Wang D D, Sexton J O, Nagol J R, Ropars P and Boudreau S 2012 Satellite-based evidence for shrub and graminoid tundra expansion in northern Quebec from 1986 to 2010 *Glob. Chang. Biol.* **18** 2313-2323
- Ménard C B, Essery R and Pomeroy J 2014 Modelled sensitivity of the snow regime to topography, shrub fraction and shrub height *Hydrol. Earth Syst. Sci.* **18** 2375-2392
- Ménard E, Allard M and Michaud Y 1998 Monitoring of ground surface temperatures in various biophysical micro-environments near Umiujaq, Eastern Hudson Bay, Canada in Permafrost - Seventh International Conference (Proceedings) *Collection Nordicana* **55** 723-729
- Millet J 2012 L'architecture des arbres des régions tempérées: son histoire, ses concepts, ses usages *Éditions Multimondes* 390p
- Myers-Smith I H, Forbes B C, Wilking M, Hallinger M, Lantz T, Blok D, Tape K D, Macias-Fauria M, Sass-Klaassen U, Levesque E, Boudreau S, Ropars P, Hermanutz L, Trant A, Collier L S, Weijers S, Rozema J, Rayback S A, Schmidt N M,

- Schaepman-Strub G, Wipf S, Rixen C, Menard C B, Venn S, Goetz S, Andreu-Hayles L, Elmendorf S, Ravolainen V, Welker J, Grogan P, Epstein H E and Hik D S 2011a Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities *Environ. Res. Lett.* **6** 045509
- Myers-Smith I H and Hik D S 2013 Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions *Ecology and Evolution* **3** 3683-3700
- Myers-Smith I H, Hik D S, Kennedy C, Cooley D, Johnstone J F, Kenney A J and Krebs C J 2011b Expansion of canopy-forming willows over the twentieth century on Herschel island, Yukon Territory, Canada *Ambio* **40** 610-623
- Nadelhoffer K J, Giblin A E, Shaver G R and Laundre J A 1991 Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in 6 arctic soils *Ecology* **72** 242-253
- Naito A T and Cairns D M 2011 Patterns and processes of global shrub expansion *Prog. Phys. Geogr.* **35** 423-442
- NASA 2015 Climate change: Vital signs of the planet: global temperature [Online]: <http://climate.nasa.gov/vital-signs/global-temperature/>
- Nordicana D 2014 Données du Réseau SILA [Online]: http://www.cen.ulaval.ca/nordicanad/fr_recherchesite.aspx
- Olofsson J, Oksanen L, Callaghan T, Hulme P E, Oksanen T and Suominen O 2009 Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra *Glob. Chang. Biol.* **15** 2681-2693
- Pajunen A M, Oksanen J and Virtanen R 2011 Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra *J. Veg. Sci.* **22** 837-846
- Pajunen A, Virtanen R and Roininen H 2012 Browsing-mediated shrub canopy changes drive composition and species richness in forest-tundra ecosystems *Oikos* **121** 1544-1552
- Paradis M, Mercier C and Boudreau S 2014 Response of *Betula glandulosa* seedlings to simulated increases in nutrient availability, temperature and precipitation in a lichen woodland at the forest-tundra ecotone *Plant Ecol* **215** 305-314
- Parsons A N, Welker J M, Wookey P A, Press M C, Callaghan T V and Lee J A 1994 Growth-responses of 4 sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental-change *J. Ecol.* **82** 307-318
- Payette S 1976 Les limites écologiques de la zone héli-arctique entre la mer d'Hudson et la Baie d'Ungava, Nouveau-Québec *Cahier de Géographie du Québec* **20** 347-365

- Payette S 1983 The forest-tundra and present tree-lines of the northern Québec-Labrador peninsula in Proceedings of the northern Quebec tree-line conference *Nordicana* **47** 3-24
- Payette S, Delwaide A, Caccianiga M and Beauchemin M 2004 Accelerated thawing of subarctic peatland permafrost over the last 50 years *Geophys. Res. Lett.* **31** L18208
- Pearson R G, Phillips S J, Loranty M M, Beck P S A, Damoulas T, Knight S J and Goetz S J 2013 Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change *Nat. Clim. Chang.* **3** 673-677
- Plante S, Champagne E, Ropars P, Boudreau S, Levesque E, Tremblay B and Tremblay J P 2014 Shrub cover in northern Nunavik: can herbivores limit shrub expansion? *Polar Biol.* **37** 611-619
- Pomeroy J and Brun E 2001 Physical properties of snow in Snow Ecology: an Interdisciplinary Examination of snow-covered ecosystems *Cambridge University Press* 45-126
- Pomeroy J W, Bewley D S, Essery R L H, Hedstrom N R, Link T, Granger R J, Sicart J E, Ellis C R and Janowicz J R 2006 Shrub tundra snowmelt *Hydrol. Process.* **20** 923-941
- Provencher-Nolet L 2014 Détection de changement à court terme de la toundra arbustive à partir de photographies aériennes, région d'Umiujaq, Nunavik (Québec, Canada), M. Sc. thesis *Instit National de la Recherche Scientifique* 150p
- Raven P H, Eichhorn S E and Evert R F 2014 Biologie végétale *De Boeck Supérieur* 880p
- Ravolainen V T, Brathen K A, Yoccoz N G, Nguyen J K and Ims R A 2014 Complementary impacts of small rodents and semi-domesticated ungulates limit tall shrub expansion in the tundra *J. Appl. Ecol.* **51** 234-241
- Ropars P and Boudreau S 2012 Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography *Environ. Res. Lett.* **7** 015501
- Ropars P, Lévesque E and Boudreau S 2015 How do climate and topography influence the greening of the forest-tundra ecotone in northern Québec? A dendrochronological analysis of *Betula glandulosa* *J. Ecol.* **103** 679-690
- Schimel J P, Bilbrough C and Welker J A 2004 Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities *Soil Biol. Biochem.* **36** 217-227
- Schweingruber F H and Poschlod P 2005 Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and stem anatomy *Forest Snow and Landscape Research* **79** 195-415

- Serreze M C, Walsh J E, Chapin F S, Osterkamp T, Dyurgerov M, Romanovsky V, Oechel W C, Morison J, Zhang T and Barry R G 2000 Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment *Clim. Change* **46** 159-207
- Smith, S. 2011. Trends in permafrost conditions and ecology in northern Canada in Canadian biodiversity: Ecosystem status and trends 2010, Technical thematic report No. 9 *Canadian Councils of Resource Ministers* 22p
- Sturm M, McFadden J P, Liston G E, Chapin F S, Racine C H and Holmgren J 2001a Snow-shrub interactions in Arctic tundra: A hypothesis with climatic implications *J. Clim.* **14** 336-344
- Sturm M, Racine C and Tape K 2001b Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic *Nature* **411** 546-547
- Sturm M, Schimel J, Michaelson G, Welker J M, Oberbauer S F, Liston G E, Fahnestock J and Romanovsky V E 2005 Winter biological processes could help convert Arctic tundra to shrubland *Bioscience* **55** 17-26
- Tape K D, Hallinger M, Welker J M and Ruess R W 2012 Landscape heterogeneity of shrub expansion in Arctic, Alaska *Ecosystems* **15** 711-724
- Tape K D, Lord R, Marshall H P and Ruess R W 2010 Snow-mediated ptarmigan browsing and shrub expansion in Arctic, Alaska *Ecoscience* **17** 186-193
- Tape K, Sturm M and Racine C 2006 The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic *Glob. Chang. Biol.* **12** 686-702
- Tremblay B, Levesque E and Boudreau S 2012 Recent expansion of erect shrubs in the Low Arctic: evidence from Eastern Nunavik *Environ. Res. Lett.* **7** 035501
- Ustin S L, Martens S N and Vanderbilt V C 1991 Canopy architecture of a walnut orchard *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* **29** 843-851
- Wahren C H A, Walker M D and Bret-Harte M S 2005 Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment *Glob. Chang. Biol.* **11** 537-552
- Walker M D, Wahren C H, Hollister R D, Henry G H R, Ahlquist L E, Alatalo J M, Bret-Harte M S, Calef M P, Callaghan T V, Carroll A B, Epstein H E, Jonsdottir I S, Klein J A, Magnusson B, Molau U, Oberbauer S F, Rewa S P, Robinson C H, Shaver G R, Suding K N, Thompson C C, Tolvanen A, Totland O, Turner P L, Tweedie C E, Webber P J and Wookey P A 2006 Plant community responses to experimental warming across the tundra biome *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **103** 1342-1346

- Weis I M and Hermanutz L A 1988 The population biology of the arctic dwarf birch, *Betula-glandulosa* - seed rain and the germinable seed bank *Can. J. Bot.* **66** 2055-2061
- Weis I M and Hermanutz L A 1993 Pollination dynamics of arctic dwarf birch (*Betula-glandulosa*; Betulaceae) and its role in the loss of seed production *Am. J. Bot.* **80** 1021-1027
- Van Wijk M T, Clemmensen K E, Shaver G R, Williams M, Callaghan T V, Chapin F S, Cornelissen J H C, Gough L, Hobbie S E, Jonasson S, Lee J A, Michelsen A, Press M C, Richardson S J and Rueth H 2004 Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change *Glob. Chang. Biol.* **10** 10-123
- Wu Z T, Dijkstra P, Koch G W, Penuelas J and Hungate B A 2011 Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation *Glob. Chang. Biol.* **17** 927-942
- Zamin T J and Grogan P 2012 Birch shrub growth in the low Arctic: the relative importance of experimental warming, enhanced nutrient availability, snow depth and caribou exclusion *Environ. Res. Lett.* **7** 034027
- Zhang T J 2005 Influence of the seasonal snow cover on the ground thermal regime: An overview *Rev. Geophys.* **43** RG4002
- Zhang X B, Vincent L A, Hogg W D and Niitsoo A 2000 Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century *Atmosphere-Ocean* **38** 395-429
- Zhang Y, Wang S, Baff A G and Black T A 2008 Impact of snow cover on soil temperature and its simulation in a boreal aspen forest *Cold Reg. Sci. Technol.* **52** 355-370