

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
AVANT-PROPOS	V
RÉSUMÉ	VI
LISTE DES TABLEAUX	XI
LISTE DES FIGURES	XII

CHAPITRE I

INTRODUCTION	1
1.1 Facteurs modulant la distribution des espèces végétales dans l'Arctique	1
1.2 Distribution de la végétation en réponse aux fluctuations climatiques	3
1.3 Augmentation récente de la croissance arbustive	7
1.3.1 Hétérogénéité de la réponse arbustive	7
1.3.2 Principaux facteurs responsables de l'expansion arbustive	8
1.3.3 Impact des arbustes sur les écosystèmes arctiques	10
1.4 Problématique	13
1.5 Objectifs et hypothèses	14
1.6 Espèce à l'étude	15
1.7 Site d'étude	16
1.8 Les cônes alluviaux	19

CHAPITRE II

ALLUVIAL FANS STRUCTURE THE DISTRIBUTION OF THE ERECT SHRUB SALIX RICHARDSONII AT ITS NORTHERN LIMIT OF DISTRIBUTION, EASTERN CANADIAN ARCTIC	21
Abstract	22
Introduction	23
Material and Methods	26

Study site	26
Climatic trends	27
Alluvial fans geomorphology	27
Shrub distribution associated to alluvial fans.....	28
Characterization of environmental conditions and associated shrub characteristics	29
Annual monitoring of soil volumetric water content and temperature.....	30
Results.....	31
Climate	31
Alluvial fans geomorphology.....	32
Distribution of <i>Salix richardsonii</i> on alluvial fans and terrace of the Qarlikturvik valley.....	32
<i>Salix richardsonii</i> characteristics associated to adjacent disturbed and stable environments	33
Discussion.....	34
Impact of alluvial sedimentation and humidity on <i>Salix richardsonii</i> distribution.....	34
Environmental conditions promoting <i>Salix richardsonii</i>	35
Conclusion	37
Acknowledgement	38
Tables.....	39
Figures.....	43
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	49
BIBLIOGRAPHIE.....	52
ANNEXE A	
ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DE L'ABONDANCE DE SALIX RICHARDSONII SUR L'ILE BYLOT ET DANS LE PARC NATIONAL DE SIRMILIK.....	67

ANNEXE B

DISTRIBUTION DES PEUPELEMENTS DE SALIX RICHARDSONII
ASSOCIÉS AUX CÔNES ALLUVIAUX DES VERSANTS SUD DE LA
VALLEE QARLIKTURVIK..... 75

ANNEXE C

ÉTUDE DES CARACTÉRISTIQUES ENVIRONNEMENTALES ASSOCIÉES
AUX CARACTÉRISTIQUES ARBUSTIVES DE SALIX RICHARDSONII
DANS LA VALLÉE QUARLIKTURVIK, ILE BYLOT, NUNAVUT 81

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Vegetation cover abundance classes.	39
2.2	Description of transects positioned along three alluvial fans and on the ice-wedge polygon terrace of Qarlikturvik valley, Bylot Island, Nunavut, Canada	40
2.3	Vegetation and soil characteristics measured in 5 m x 5 m plots in disturbed and stabilized environment.....	41
2.4	Average daily temperatures, date of temperature > 0 °C, average daily humidity (%VWC) and date of humidity peak recorded at 5 and 30 cm in disturbed and stabilized environments on two time periods from Aug 9 to Sept 15 2014 and June 15 to July 7 2015	42
A.1	Abondance moyenne de <i>Salix richardsonii</i> pour chaque classe végétale déterminée à partir de la classification des espèces indicatrices (TWINSPAN) et d'après la présence de <i>S. richardsonii</i> ainsi que les classes géomorphologiques pour 528 parcelles établies en 2000, 2003 et 2014 sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik.....	72
C.1	Caractéristiques arbustives de <i>Salix richardsonii</i> et conditions environnementales de 54 parcelles en fonction d'un gradient d'abondance du couvert de l'espèce dans la vallée Qarlikturvik.	88
C.2	Liste des espèces recensées dans les parcelles d'échantillonnage de l'espèce <i>Salix richardsonii</i> dans la vallée Qarlikturvik, Nunavut au cours de l'été 2014.	89

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Effet des stress environnementaux et de la compétition sur la vigueur et la distribution de l'espèce <i>Dryas integrifolia</i>	2
1.2	Surface maximum couverte par la calotte polaire continentale durant le dernier maximum glaciaire.	4
1.3	Changements significatifs de la phytomasse aérienne de la toundra entre 1982 et 2010.	6
1.4	Photo d'une saulaie de <i>Salix richardsonii</i> sur l'île Bylot, Nunavut, Canada.....	16
1.5	(A) Localisation de l'île Bylot et de la communauté de Pond Inlet, Nunavut, Canada et (B) de la vallée Qarlikturvik.	18
1.6	(A) Photo de la zone alluviale à la base des versants sud de la vallée Qarlikturvik et (B) Photo d'un cône alluvial et de son bassin de drainage typique de la vallée Qarlikturvik.	19
2.1	Study site located on the southern plain of Bylot Island in the Canadian arctic archipelago.	43
2.2	Location of transects, plots and humidity/temperature loggers on three alluvial fans sampled in the Qarlikturvik valley, Bylot Island, Nunavut.	44
2.3	Illustration of the alluvial zone at the bottom of the slopes (A) where alluvial fans are formed (B) and a picture of a large <i>Salix richardsonii</i> settlement located at the margin of fan C (C).	45

2.4	Cumulative thawing degree day (TDD) and cumulative freezing degree day (FDD) at the airport meteorological station in Pond Inlet from 1976 to 2013 and in the Qarlikturvik valley on Bylot Island from 1994 to 2013.....	46
2.5	(A) Mean shrub density and (B) average height per transect relative to the distance from the apex of alluvial fans.....	47
2.6	Maximum soil humidity content and average temperature per day monitored from the 9th of August 2014 to the 6th of July 2015 at 5 cm and 30 cm. Thaw period for disturbed and stabilized environment.....	48
A.1	(A) Position des 579 parcelles distribuées sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik avec (B) un plan rapproché de la vallée Qarlikturvik	73
A.2	Représentation des deux premiers axes de l'ordination (DCA) réalisée sur 579 parcelles échantillonnées en 2000, 2003 et 2014 Sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik, Nunavut.....	74
B.1	Couvert (%), moyenne des hauteurs maximales (cm) et pente des transects échantillonnés pour douze cônes alluviaux dans la vallée Qarlikturvik, Nunavut.	79
B.2	Couvert de <i>Salix richardsonii</i> et des hauteurs maximales en fonction du type de couvert du sol (mousse, sol nu) et du type de milieu (humide, mésique).....	80
C.1	Carte des parcelles établies dans la vallée Qarlikturvik suivant un gradient d'abondance de l'espèce <i>Salix richardsonii</i>	90
C.2	Représentation des deux premiers axes d'une ordination (CA) illustrant la distribution de 74 parcelles suivant un gradient d'abondance de <i>Salix richardsonii</i> en fonction des communautés végétales associées.	91

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Facteurs modulant la distribution des espèces végétales dans l'Arctique

La distribution générale des plantes sur la planète est largement déterminée par leur capacité génétique et phénotypique à s'adapter aux différents environnements du globe. Grime (1977) divise les facteurs externes limitant la valeur sélective des plantes en deux catégories : les stress environnementaux et les perturbations. Les stress environnementaux se définissent comme toute condition de l'environnement qui agit négativement sur le métabolisme, la croissance et le développement des organismes (Lichtenthaler 1996). D'autre part, les perturbations sont des événements qui mènent à une destruction majeure ou partielle de la structure végétale (White 1979). Pour répondre à ces deux contraintes, les plantes ont développé diverses stratégies afin de survivre dans les différents biomes planétaires : La compétitivité pour les ressources, la tolérance aux stress environnementaux et la colonisation rapide des milieux perturbés (Grime 1977).

Les communautés végétales des habitats productifs sont généralement composées d'espèces possédant une grande capacité à lutter pour l'acquisition des ressources. Dans les habitats extrêmes, ce sont les stress environnementaux qui exercent une pression directe sur les plantes et qui structurent les communautés végétales. Ainsi les milieux rigoureux favorisent les espèces tolérantes aux stress au détriment des espèces possédant de bonnes aptitudes compétitives (Grime 1977). L'exemple le plus probant s'illustre par les changements de végétation en se rapprochant des pôles. Bien que la distribution des grands biomes soit complexe et implique plusieurs facteurs, des études ont démontré la coïncidence entre la position moyenne du front arctique en hiver et la limite nordique de la forêt mixte et de la forêt boréale (Bryson 1966; Barry 1967; Krebs and Barry 1970).

Ainsi, la rigueur du climat arctique a mené à la sélection d'un nombre réduit de taxa qui possèdent les adaptations morphologiques et physiologiques les permettant de survivre à ces conditions extrêmes (Bliss 1962; Billings and Mooney 1968). La distribution des espèces de l'arctique ne correspond donc pas aux habitats offrant les meilleures conditions de croissance. Elle reflète plutôt un compromis entre l'absence d'espèces plus compétitives pour l'accaparement des ressources et la sévérité des conditions de l'environnement (Svoboda and Henry 1987). Ce phénomène est présenté graphiquement en illustrant la distribution des espèces arctiques (figure 1.1) en s'appuyant sur l'espèce nordique *Dryas integrifolia* (Svoboda and Henry 1987).

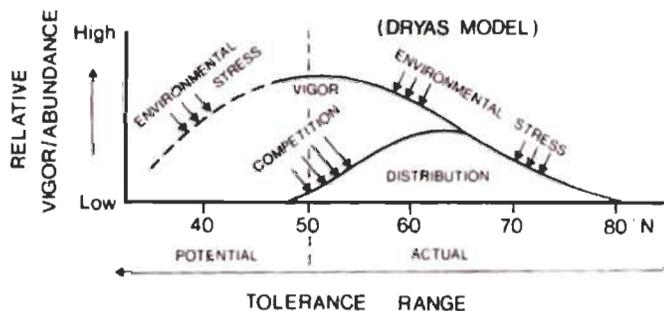


Figure 1.1 Effet des stress environnementaux et de la compétition sur la vigueur et la distribution de l'espèce *Dryas integrifolia* (Modifié de Svoboda et Henry (1987)).

Les courtes saisons de croissance et les basses températures annuelles constituent les facteurs les plus limitant pour la végétation dans l'Arctique (Murray and Savile 1973; Billings 1987). Cependant, Les vents secs et abrasifs en hiver, les faibles précipitations, les radiations solaires intenses, la concentration limitée en nutriments et la faible activité microbienne du sol sont autant de facteurs qui exercent une pression sur la survie et le développement de la végétation arctique (Murray and Savile 1973; Billings 1987). Les espèces végétales partagent donc plusieurs caractéristiques communes qui leur permettent de faire face à ces pressions. La végétation y est dominée par des espèces de basses statures et pérennes, les espèces annuelles étant extrêmement rares (Grime 1977). L'aspect prostré de la végétation lui permet de profiter des températures plus chaudes à proximité du sol en été et de bénéficier de l'effet isolant et protecteur du couvert neigeux en hiver (Bliss 1962; Billings

and Mooney 1968). Quant à la domination des plantes pérennes, elle s'explique par la courte saison de croissance durant laquelle le temps est limité pour accomplir le cycle de reproduction (Billings and Mooney 1968). La persistance des structures végétales permet donc à la plante d'investir davantage dans les structures reproductives. Les espèces nordiques partagent également une phénologie adaptée aux courtes saisons de croissances et un taux métabolique maximal à faible température (Chapin 1983). La faible activité microbienne limitant la quantité de nutriments disponible dans le sol, les espèces annuelles et les espèces plus imposantes qui requiert une grande quantité de nutriments sont absentes (Chapin et al. 1996).

1.2 Distribution de la végétation en réponse aux fluctuations climatiques

Comme les conditions environnementales modulent la distribution des plantes, les fluctuations climatiques au cours des ères géologiques précédentes ont affectées l'étendue des biomes planétaires. Les restes polliniques et les macro-restes végétaux préservés dans le sol permettent de reconstituer la composition et la distribution des écosystèmes au cours des ères géologiques antérieures. Ces données permettent d'attester des changements biogéographiques des espèces végétales en réponses aux variations du climat et donne des indices sur la réponse potentielle de la végétation aux changements climatiques actuels (Prentice and Jolly 2000). Le dernier maximum glaciaire et le mi-holocène ont particulièrement attirées l'attention des modélisateurs du climat et de la répartition des biomes terrestres (Edwards et al. 2000; Prentice and Jolly 2000; Bigelow et al. 2003; Otto-Bliesner et al. 2006).

Le **dernier maximum glaciaire** (~ 22 000 ans AP) est une période de refroidissement global caractérisée par des calottes polaires étendues et de faibles concentrations en CO₂ atmosphérique. Un inlandsis de 2-3 km d'épaisseur recouvrait alors une grande partie de l'Amérique du Nord et de l'Europe (figure 1.2) (Clark and Mix 2002). La température moyenne globale était de 4.3 à 4.5 °C inférieure aux températures actuelles (Bush and Philander 1999; Otto-Bliesner et al. 2006) et jusqu'à 21-26 °C

plus basses dans les hautes latitudes (Dahl-Jensen et al. 1998; Bush and Philander 1999). Le climat était également plus aride. Seule quelques régions ont conservé le même type de végétation depuis cette période. Les types forestiers de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie étaient largement régressés vers l'équateur et absent au nord du 55° parallèle (Edwards et al. 2000; Jackson et al. 2000; Prentice and Jolly 2000; Bigelow et al. 2003). La toundra arbustive était très limitée au profit de la toundra graminéoïde et herbacée (Bigelow et al. 2003). L'étendue des forêts décidues étaient réduite par la forêt de conifères plus au nord et par la végétation non forestière au sud.

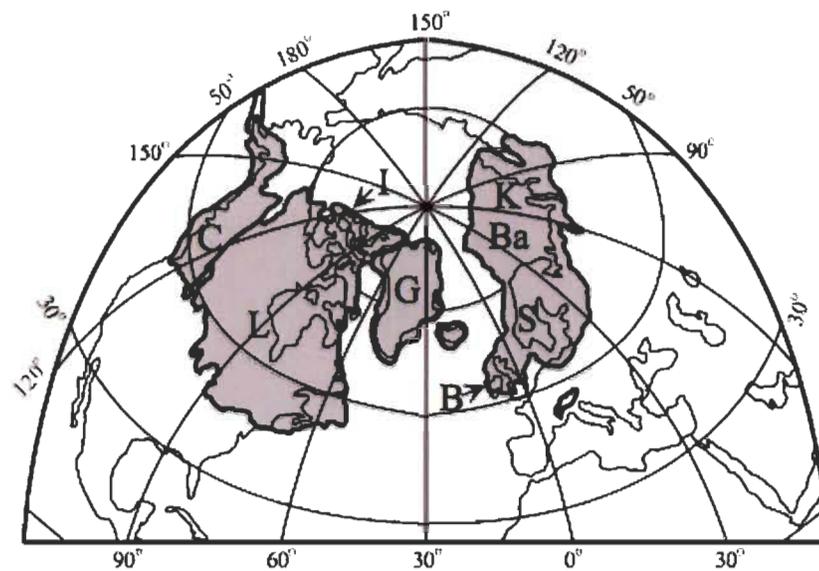


Figure 1.2 Surface maximum couverte par la calotte polaire continentale durant le dernier maximum glaciaire. C-Cordillère, L-Laurentien, I-Inuit, G-Groenland, B-Britannique, S-Scandinave, Ba-Barents, et K-Kara (Clark et Mix 2002).

Le **mi-holocène** (~ 6 000 ans AP) est une période généralement reconnue comme étant plus chaude que la période actuelle dans l'hémisphère nord (Davis et al. 2003; Koshkarova and Koshkarov 2004; Meltofte et al. 2008). Cependant, les modèles récents associent le mi-holocène à des changements significatifs à l'échelle régionale, mais réfutent un réchauffement global généralisé par rapport à aujourd'hui (Otto-Bliesner et al. 2006). Néanmoins, les calottes polaires avaient largement régressées par rapport au dernier maximum glaciaire et le CO₂ atmosphérique était plus élevé (Prentice and Jolly 2000). La forêt boréale était légèrement plus près du pôle nord

(200-300 km) qu'aujourd'hui dans le nord de l'Europe et en Sibérie centrale et de l'ouest (Prentice and Jolly 2000). La toundra arbustive était au moins 500 km au nord de sa limite actuelle au Groenland (Bigelow et al. 2003). Cependant, la frontière de la toundra arbustive érigée et prostrée est demeurée inchangée par rapport aux limites actuelles (Bigelow et al. 2003). La distribution des écosystèmes forestiers était cependant beaucoup plus étendue vers le nord (Bigelow et al. 2003).

Les modélisations du climat des dernières périodes géologiques et actuelles ont permis de reconnaître que les hautes latitudes sont particulièrement sensibles à l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Hoffert and Covey 1992). Cette sensibilité s'explique par deux puissantes rétroactions synergétiques ; 1) des changements dans l'étendue et la durée de la glace de mer (Screen and Simmonds 2010), 2) des changements de l'albédo de la surface terrestre en réponse à la diminution du couvert de la neige et des glaciers (Pithan and Mauritsen 2014).

La réponse du réchauffement actuel est environ deux fois plus rapide en Arctique que pour la moyenne globale (IPCC 2013; Jeffries et al. 2015). L'Arctique expérimente des changements profonds en réaction à cette hausse des températures : dégel du pergélisol, retrait des glaciers, altération des processus hydrologiques, changement dans les systèmes biologiques (Hinzman et al. 2005; Hinzman et al. 2013). Les données satellites montrent que la végétation arctique et subarctique répond positivement aux réchauffements climatiques actuels (Bunn and Goetz 2006; Walker et al. 2009). L'indice de NDVI corrélé à des observations *in situ* indiquent une augmentation de la phytomasse aérienne de 19,8% entre 1982 et 2010 avec une augmentation plus prononcée dans les zones de toundra les plus au sud (20-26%) (Figure 1.3) (Epstein et al. 2012). Bien que l'ampleur de la réponse soit hétérogène (Arctique canadien – 35,7%, Russie – 15,7%, Alaska – 7,4%) le phénomène est attribuable à toute la zone circumpolaire (Bhatt et al. 2010). L'augmentation de productivité de la toundra s'explique par des changements dans la composition (Blok et al. 2011; Villarreal et al. 2012; Walker et al. 2012) et dans la phénologie (Buizer et al. 2012) des espèces (Epstein et al. 2013). D'après Beck et Goetz (2011), les tendances observées sont associées à une augmentation de la productivité de toutes les types de végétation.

L'augmentation des arbustes érigés dans le Bas-Arctique constitue cependant une des modifications les plus importantes observées dans les écosystèmes nordiques (Tape et al. 2006; Forbes et al. 2010; Blok et al. 2011; Myers-Smith et al. 2011b; Tremblay et al. 2012). Les modèles proposés par Pearson et al. (2013), prédisent une augmentation des couverts arbustifs et arborescent de 24-52% dans l'Arctique circumpolaire pour 2050 en réponse au réchauffement actuel. Une augmentation de cette ampleur implique la réduction de la toundra dominée par les espèces graminéoïdes au profit de la toundra arbustive, l'avancée nordique de la limite des arbres et la conversion de toundra arbustive prostrée en toundra arbustive érigée.

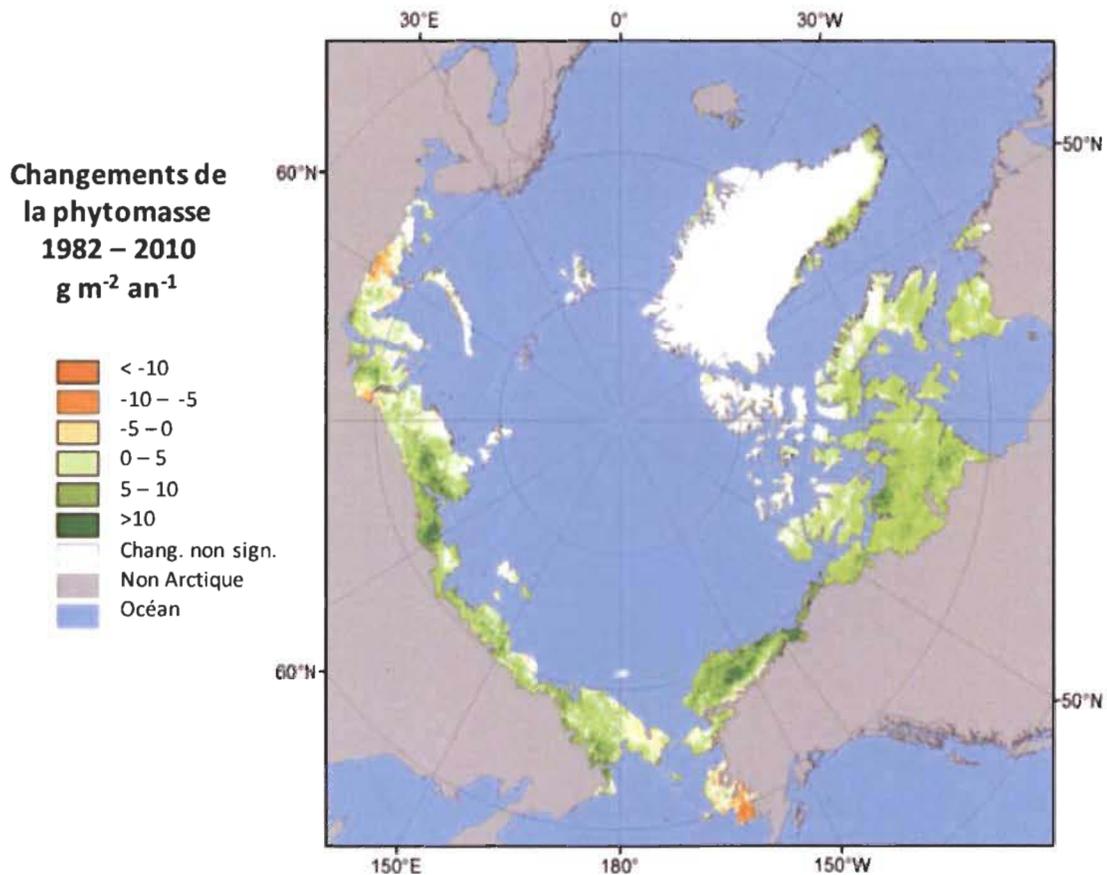


Figure 1.3 Changements significatifs ($p < 0,05$) de la phytomasse aérienne de la toundra entre 1982 et 2010 (Modifié de Epstein et al. 2012).

1.3 Augmentation récente de la croissance arbustive

Les arbustes sont des espèces ligneuses et pérennes qui peuvent vivre jusqu'à plusieurs siècles. Au nord de la limite latitudinale et altitudinale des arbres, les arbustes constituent souvent la plus grande forme de croissance végétale existante et peuvent former de denses populations dans les habitats favorables. Ils se distinguent en fonction de leur forme de croissance qui vont de grands arbustes érigés avec des tiges multiples (0.4-4 m), à des arbustes nains (0.1-0.4 m) et des arbustes prostrés (< 0.1 m) dont la croissance est horizontale (Myers-Smith et al. 2011b).

Des phénomènes d'expansion des arbustes ont été observés à l'échelle de l'Arctique circumpolaire : Ouest canadien (Lantz et al. 2010; Myers-Smith et al. 2011a), Est canadien (Ropars and Boudreau 2012; Tremblay et al. 2012), Arctique canadien (Hudson and Henry 2009; Hill and Henry 2011; Boulanger-Lapointe et al. 2014), Europe (Hallinger et al. 2010; Weijers et al. 2010; Hallinger and Wilmking 2011), Russie (Forbes et al. 2010; Blok et al. 2011) et Alaska (Tape et al. 2006; Naito and Cairns 2011; Tape et al. 2012). Le phénomène a été observé indépendamment par télédétection, observations directes et expériences sur le terrain ainsi que par modélisation de la zone circumpolaire (Callaghan et al. 2011; Myers-Smith et al. 2011b; Epstein et al. 2013).

Les principales espèces impliquées dans le phénomène appartiennent aux genres *Alnus*, *Betula* et *Salix* (Sturm et al. 2001a; Myers-Smith et al. 2011b). Leur augmentation dans le paysage s'observe de trois façons : 1) Élargissement et augmentation de la densité des peuplements existants, 2) Croissance en hauteur des individus, et 3) Avancée de la limite arbustive (latitudinale ou altitudinale) (Tape et al. 2006).

1.3.1 Hétérogénéité de la réponse arbustive

Bien que l'augmentation des arbustes s'observe à l'échelle circumpolaire, la croissance arbustive est généralement hétérogène et restreinte aux habitats qui présentent les conditions de croissance favorables. L'étude dendrochronologique de Myers-Smith et al. (2015) réalisée

sur 25 espèces à travers 9 pays de l'Arctique et comptabilisant 1821 individus élucide quelques-uns des facteurs qui augmentent la sensibilité des arbustes aux réchauffement du climat. La relation croissance-climat était positivement corrélée à l'humidité du sol, à la hauteur de la canopée des arbustes et était accentuée à la limite nordique ou altitudinale des espèces. Ainsi, la sensibilité des arbustes à l'augmentation des températures était maximale à la limite nordique des espèces alors que la sensibilité à l'humidité était maximale à leur limite sud. Ailleurs les facteurs limitants seraient plutôt la compétition, la facilitation, l'herbivorie et les maladies. Ces résultats suggèrent que les facteurs contrôlant la croissance sont différents en fonction de la position géographique des peuplements. La réponse supérieure des arbustes érigés s'explique par leur avantage compétitif pour l'acquisition des nutriments et de la lumière. La majorité des espèces qui composent la végétation Arctique est caractérisée par une croissance lente et une stature prostrée (Bliss 1962) qui limitent leur réponse à l'invasion des espèces arbustives plus compétitives (Callaghan et al. 2004). Subséquemment, les plus fortes réponses arbustives à l'amélioration des conditions climatiques se situaient à la zone de transition entre la toundra arbustive érigée et la toundra arbustive prostrée.

Mais la croissance arbustive est également hétérogène à l'échelle du paysage. Ainsi deux peuplements adjacents peuvent exhiber des réponses différentes face aux variations du climat (Tape et al. 2006; Ropars and Boudreau 2012). Par exemple, les travaux de Naito et Cairn (2011) ont montrés une augmentation de 3 à 76% pour les genre *Alnus*, *Betula* et *Salix* dans les plaines inondables contre -1 à 46% pour l'ensemble de l'aire d'étude située dans l'*Alaska North Slope*. Similairement, Ropars et Boudreau (2012) ont montré que le couvert arbustif, dominé par *Betula glandulosa*, a augmenté de 21,6% sur les terrasses fluviales sableuses contre 11,6% sur les collines entre 1957 et 2008 à leur site d'étude à la rivière Boniface au Nunavik, Québec, Canada.

1.3.2 Principaux facteurs responsables de l'expansion arbustive

Plusieurs composantes environnementales sont déterminantes dans la réponse arbustive aux réchauffements du climat : les régimes thermique et hydrique du sol, les précipitations, la

disponibilité des nutriments, l'épaisseur et la fonte de la neige, l'exposition au rayonnement solaire, les perturbations et la durée de la saison de croissance (Myers-Smith et al. 2011b).

Les basses températures annuelles constituent cependant, le facteur exerçant la plus grande pression sur la croissance arbustive (Swanson 2015). En effet, la température agit directement sur les arbustes en altérant les processus physiologiques comme le taux d'activité métabolique (Billings 1987), le bourgeonnement (Pop et al. 2000) et la reproduction sexuée (Hermanutz et al. 1989). Les analyses dendrochronologiques effectuées sur des arbustes de la toundra Arctique ont d'ailleurs montré une réponse positive de la croissance à l'augmentation des températures (Forbes et al. 2010; Hallinger et al. 2010; Myers-Smith et al. 2011b; Boulanger-Lapointe et al. 2014). Chapin (1983) assume cependant que la croissance des plantes en milieu arctique est davantage affectée par la durée de la saison de croissance et le taux auquel les ressources deviennent disponibles que directement par la température.

Indirectement, la température agit principalement en stimulant l'activité microbienne dans le sol ce qui favorise une plus grande disponibilité en nutriments (Chapin 1983). La composition et la productivité de la végétation sont très sensibles aux variations de N et de P reconnues comme limitant dans les écosystèmes arctiques (Chapin and Shaver 1985; Chapin et al. 1995; Chapin et al. 1996; Jonasson et al. 1999; Shaver et al. 2001). Hobbie (1996) a observé qu'une augmentation expérimentale de la température du sol entre 4 et 10 °C stimulait directement les cycles du carbone et de l'azote en Alaska. Il en résulte généralement une augmentation de la production de la biomasse et un changement des communautés vers une dominance des espèces arbustives à feuilles caduques (Chapin et al. 1995; Jonasson et al. 1999; Shaver et al. 2001; Mack et al. 2004). Plusieurs expériences témoignent d'ailleurs de la réponse positive des arbustes à l'ajout de nutriments (N, P, K) dans le sol (Chapin et al. 1995; Jonasson et al. 1999; Bret-Harte et al. 2001). Cette réponse marquée des arbustes témoigne de leur grande efficacité à s'approprier les nutriments au détriment des espèces végétales à feuilles persistantes (Jonasson et al. 1999).

À court terme, les perturbations du sol peuvent avoir un effet important sur le recrutement végétal (Lantz et al. 2009; Tape et al. 2012). La dégradation du pergélisol, les

changements hydrologiques, les feux et l'impact des animaux et des humains favorisent la formation de microsites où les arbustes peuvent s'établir et dominer pendant des décennies (Myers-Smith et al. 2011b). Il a été démontré que les perturbations liées au dégel du pergélisol sont en augmentation dans les hautes latitudes (Jorgenson et al. 2001; Grosse et al. 2016; Kokelj et al. 2017). Celles-ci peuvent stimuler la prolifération arbustive en maintenant et en créant des microsites propices à l'établissement des espèces arbustives (Lantz et al. 2009; Marsh et al. 2009; Myers-Smith et al. 2011b). Elles favorisent également une augmentation de l'absorption de chaleur par le sol qui se répercute sur l'activité microbienne et les cycles de nutriments (Chapin et al. 1988).

Des exemples d'expansion arbustive ont également été observés en lien avec les perturbations anthropiques (Johnstone and Kokelj 2008; Kemper and Macdonald 2009) et les feux de toundra (Lantz et al. 2010). Les perturbations modifient l'hydrologie de surface, le pH, la disponibilité des nutriments, le régime thermique du sol et la structure des communautés végétales (Lantz et al. 2009; Frost et al. 2013). À l'échelle locale, ces nouvelles conditions sont susceptibles de stimuler davantage et plus rapidement le recrutement arbustif que la hausse des températures à elle seule (Myers-Smith et al. 2011b).

La réponse arbustive au réchauffement climatique est donc le résultat de l'interaction de plusieurs facteurs. À cela s'ajoute les interactions biotiques tel que l'herbivorie, la pollinisation, les pathogènes, les mycorhizes et la compétition interspécifique (Myers-Smith et al. 2011b; Wheeler et al. 2017; Yu et al. 2017). De plus, chaque espèce impliquée possède ces caractéristiques propres qui modulent sa réponse aux variations du climat. Pour toute ces raisons, les paramètres explicatifs de l'augmentation arbustive demeurent complexes et multiples.

1.3.3 Impact des arbustes sur les écosystèmes arctiques

De par leur haute stature, leur forme de croissance érigée et leur grande productivité, les arbustes ont un rôle structurant important dans les écosystèmes arctiques. En conséquence, une augmentation arbustive étendue implique des impacts et des rétroactions

qui modifie l'intégrité des écosystèmes et altère les régimes thermiques et hydriques locaux et régionaux, le cycle des nutriments du sol et la composition des communautés végétales (Schuur et al. 2008; Bonfils et al. 2012; Lorant and Goetz 2012).

Un changement structurel de la végétation en faveur des arbustes implique des rétroactions qui influencent les échanges énergétiques entre le sol et l'atmosphère en agissant sur l'albédo, la redistribution de la neige, le pergélisol et l'évapotranspiration (Lorant and Goetz 2012). L'intensité de ces rétroactions est grandement accentuée par la hauteur et la densité du couvert arbustif (Sturm et al. 2005). Dans la plupart des cas cependant, l'augmentation du couvert arbustif implique des conséquences sur l'écosystème indépendamment de la stature des arbustes (Bonfils et al. 2012; Domine et al. 2015).

En effet, la structure des arbustes réduit la compaction de la neige et en réduit la conductivité thermique (Domine et al. 2016). L'accumulation de neige retenue par les branches isole le sol et ainsi limite les pertes de chaleur en hiver (Sturm et al. 2001b). La température enregistrée à l'interface du sol et de la neige était conséquemment jusqu'à 25% supérieure sous arbuste que dans une zone adjacente sans arbuste (Sturm et al. 2001b). Additionné à l'absorption de l'énergie lumineuse par les branches qui dépasse du manteau neigeux au printemps, il en découle une fonte plus précoce dans les zones arbustives et conséquemment une réduction de l'effet albédo au printemps (Domine et al. 2015). En contrepartie, l'ombrage créé par le couvert arbustif limite l'absorption de chaleur par le sol en été (Blok et al. 2010).

L'effet net résultant observé par Lawrence et Swenson (2011) était essentiellement l'approfondissement de la couche active signifiant un régime thermique du sol plus élevé. Selon les modèles proposés par Bonfils *et al.* (2012), les conséquences d'une augmentation de 20% du couvert arbustif au nord du 60° parallèle impliqueraient un accroissement annuel des températures moyennes du sol de 0,66 °C et 1,84 °C pour des hauteurs d'arbuste de 0,5 et 2 m respectivement. À l'inverse, La couche active mesurée après avoir retiré les arbustes était plus importante qu'auparavant sous couvert arbustif due à l'effet d'ombrage dans une étude conduite en Sibérie (Blok et al. 2010).

L'altération des échanges de chaleur entre le sol, la végétation et l'atmosphère ont également un effet sur le climat régional. La réduction de l'albédo et l'augmentation de l'évapotranspiration causées par l'augmentation du couvert arbustif pourraient donc se solder par des températures atmosphériques plus élevées en Arctique (Chapin et al. 2005; Lorant and Goetz 2012).

L'augmentation de la productivité végétale liée à la transition d'espèces à croissance lente vers les arbustes, plus productifs, favorise le stockage du carbone dans la biomasse végétale (Shaver et al. 2001). De plus, la biomasse ligneuse et les feuilles des arbustes, relativement plus récalcitrantes que celles des communautés qu'elles remplacent, limitent la décomposition de la matière organique arbustive (Hobbie 1996; Mack et al. 2004; DeMarco et al. 2014). Cependant, l'augmentation de l'épaisseur de la couche active, en lien avec l'augmentation du couvert arbustif, stimule davantage la décomposition des stocks de carbone du sol que la productivité végétale. Il en résulte une perte substantielle du carbone de l'écosystème par lessivage et respiration (Mack et al. 2004). La perte de carbone vers l'atmosphère par la toundra arctique implique d'importantes rétroactions positives sur l'effet de serre (Oechel et al. 1993). Il en va de même pour l'azote, perdu par dénitrification et lessivage, due à l'incapacité du système à retenir cet élément (Mack et al. 2004).

Il est donc difficile de prédire si l'augmentation de la productivité arbustive a un effet positif sur la disponibilité des nutriments. Bien que le réchauffement du sol favorise l'activité microbienne, la capacité du sol à retenir les nutriments et la biomasse récalcitrante des arbustes limitent l'accessibilité à cette ressource.

Les espèces arbustives ont une bonne capacité à supplanter les espèces à croissance basse étant donné la hauteur de leur canopée et leur longévité (Myers-Smith et al. 2015). De plus, les adaptations spécifiques des plantes aux rigueurs du climat arctique tel que leur aspect prostré et leur croissance lente, risquent de limiter leur réponse à une invasion arbustive (Callaghan et al. 2004). La réponse des arbustes au réchauffement pourrait donc engendrer d'important débalancements impliquant des conséquences sur la richesse

spécifique, la diversité et la structure des communautés végétales (Callaghan et al. 2011). La réponse positive des arbustes et des graminées à l'augmentation expérimentale de la température a été proposée comme responsable du déclin de la richesse spécifique principalement causée par la diminution des lichens et des bryophytes intolérants à l'ombre (Walker et al. 2006; Pajunen et al. 2011).

Un changement de dominance de la structure des communautés végétales où quelques espèces couvrent une plus grande superficie constitue un premier pas vers l'extinction locale des espèces les moins abondantes (Walker et al. 2006; Pajunen et al. 2011). L'augmentation de la hauteur et la densité des arbustes, mais aussi des graminées et des herbacées en Alaska, conduisait à une diminution des espèces intolérantes à l'ombre tel les bryophytes et les lichens (Walker et al. 2006). De même Lang *et al.* (2012), montrait une diminution des lichens et des bryophytes au profit des arbustes en réponse au réchauffement en Alaska et en Suède. La perte de certaines espèces ou de groupes fonctionnels implique des conséquences sur le réseau trophique et sur les propriétés d'un écosystème. Par exemple, la fluctuation de l'abondance des lichens pourrait avoir des répercussions négatives sur les espèces qui s'en nourrissent (Myers-Smith et al. 2011b). De plus les mousses ont une faible conductivité thermique. Une diminution de leur couvert peut favoriser la pénétration de la chaleur dans le sol et augmenter la déstabilisation du pergélisol (Ling and Zhang 2004; Yi et al. 2007).

1.4 Problématique

Bien que la croissance arbustive en réponse aux changements climatiques s'observe à l'échelle circumpolaire, très peu d'études relatent la présence du phénomène chez les arbustes érigés dans l'Arctique (Callaghan et al. 2004; Myers-Smith et al. 2011b; Myers-Smith et al. 2015; Myers-Smith et al. 2015). Les plus récentes recherches démontrent pourtant que la sensibilité des arbustes au réchauffement du climat est accentuée à la limite nordique de distribution des espèces (Myers-Smith et al. 2015). Comme les hautes latitudes se caractérisent typiquement par une végétation composée de plantes herbacées et d'arbustes prostrés, l'augmentation des arbustes érigés a le potentiel de causer des impacts importants

sur l'intégrité de ces écosystèmes (Walker et al. 2006; Schuur et al. 2008; Bonfils et al. 2012; Lang et al. 2012; Lorant and Goetz 2012). De plus, les populations marginales à leur limite de distribution peuvent agir comme d'importantes sources de graines et envahir de nouveaux environnements plus au nord si les conditions y deviennent favorables à leur établissement (Hallinger et al. 2010; Lantz et al. 2010; Myers-Smith et al. 2011a). Par conséquent, la réduction des pressions environnementales sur la croissance et la production de graines des arbustes érigés est vouée à favoriser une augmentation du recrutement arbustif dans le paysage et une recrudescence plus étendue vers le nord (Douhovnikoff et al. 2010; Myers-Smith et al. 2011a).

L'étude de la distribution des arbustes érigés dans ce contexte permet d'évaluer l'abondance d'une population à un temps donné et de comprendre les facteurs qui favorisent leur croissance. Ces données peuvent ensuite être utilisées afin de prédire quels sont les environnements propices à leur colonisation lorsque la pression environnementale diminue. Le portrait actuel de la distribution des saules à leur limite de répartition est donc essentiel afin de témoigner de la direction et de l'ampleur des changements à venir.

1.5 Objectifs et hypothèses

La présente étude vise à évaluer les facteurs environnementaux qui modulent la distribution de l'arbuste érigé *Salix richardsonii* à sa limite nordique de répartition dans l'Arctique, à l'île Bylot. Cette étude constitue la première à être effectuée sur la distribution de cette espèce dans l'est de l'Arctique canadien.

L'objectif préliminaire vise à dresser un portrait général de la distribution de *S. richardsonii* sur l'île Bylot et dans le parc National de Sirmilik. Notre hypothèse est que l'espèce se retrouve principalement dans les environnements humides présentant des apports sédimentaires élevés. L'abondance de l'espèce a été évalué en fonction des communautés végétales et des classes géomorphologiques présentes le Parc National de Sirmilik. Les résultats de cette analyse sont élaborés dans l'annexe A. L'annexe B présente la distribution

des saules le long des cônes alluviaux qui jalonnent les versants de la vallée Qarlikturvik sur l'île Bylot. Les composantes environnementales associées à l'abondance de l'espèce sont évaluées dans l'annexe C.

L'objectif développé dans le chapitre 2 est spécifique à la distribution de *S. richardsonii* en lien avec les cônes alluviaux de la partie sud de la vallée Qarlikturvik. Cet objectif vise à comprendre comment les conditions environnementales induites par les cônes alluviaux modulent la distribution et la taille de l'espèce. L'hypothèse qui sous-tend cet objectif est que l'abondance des arbustes soit favorisée par l'hydrologie et le régime sédimentaire des cônes alluviaux.

1.6 Espèce à l'étude

Salix richardsonii est une espèce arbustive érigée présente à l'échelle circumpolaire (à l'exception du Groenland) (Hultén and Fries 1986; Argus 2007). En Amérique du Nord, l'espèce s'étend de la zone de transition forêt-toundra, au nord de la forêt boréale jusqu'aux basses latitudes du Haut-Arctique. Sa taille varie typiquement entre 1-2 mètres, mais peut atteindre jusqu'à 6.5 mètres dans des conditions favorables (Aiken et al. 2007). À sa limite nordique de distribution, sur la terre de Baffin et à l'île Bylot, l'espèce représente la plus grande plante vasculaire où elle atteint jusqu'à 80 cm de hauteur.

Dans l'aire d'étude, *Salix richardsonii* est considéré comme un taxon des habitats humides de transition, s'établissant préférentiellement sur les berges des cours d'eau où sa base n'est que rarement et temporairement submergée et dans les microsites protégés (Kuc 1974). L'espèce y forme occasionnellement de vastes saulaies qui peuvent atteindre plusieurs milliers de m² (figure 1.4). Selon la *Canadian Arctic Vegetation Map* (CAVM), l'espèce est surtout présente dans les milieux mésiques de la sous-zone associée aux arbustes nains érigés (Gould et al. 2002).



Figure 1.4 Photo d'une saulaie de *Salix richardsonii* sur l'île Bylot, Nunavut, Canada

Outre la reproduction sexuée, l'espèce se reproduit via la formation de racines latérales avec bourgeons adventices et de tiges rampantes (Douhovnikoff et al. 2010). Néanmoins, la croissance végétale, et par conséquent la reproduction clonale, est tellement lente dans les milieux polaires que la survie d'une petite quantité de semis suffit pour que la reproduction sexuée surpasse la reproduction asexuée (Steltzer et al. 2008; Douhovnikoff et al. 2010). Il a conséquemment été démontré que les populations du genre *Salix* présente un taux d'hétérozygotie élevé lorsque soumis aux conditions du climat arctique (Steltzer et al. 2008; Douhovnikoff et al. 2010).

1.7 Site d'étude

Le site d'étude est localisé dans l'archipel arctique canadien, à l'île Bylot, Nunavut ($73^{\circ} 10' N$, $80^{\circ} 05' W$) (figure 1.5 a), dans la vallée Qarlikturvik au sud-ouest de la plaine sud de l'île (figure 1.5 b). La température annuelle moyenne enregistrée entre 1981 et 2010 à

Pond Inlet (85 km de l'aire d'étude) était de $-14,6^{\circ}\text{C}$ avec des précipitations annuelles de 189 mm dont 98 mm sous forme neigeuse (Environment Canada 2017)

La vallée se situe en aval des glaciers C-79 et C-93 dont la fonte annuelle alimente une rivière qui scinde la vallée en deux. Des plateaux de roches sédimentaires peu consolidées d'une hauteur moyenne de 400 m a.s.l, forment les murs de la vallée (Miall et al. 1980). Ces plateaux sont fortement incisés par de profonds ravins qui débouchent dans la vallée. Des dépôts sédimentaires sous forme de cônes alluviaux couvrent des dépôts éoliens et organiques formant des terrasses de part et d'autre de la plaine d'épandage fluvio-glaciaire (Fortier and Allard 2004)

La vallée Qarlikturvik est constituée majoritairement de milieux mésiques (versants de montagnes, plateaux surélevés et collines) entourant des basses-terres humides composées d'un ensemble de polygones à coins de glace, de mares et de lacs (Allard 1996). La flore de ces milieux diverge en fonction du régime hydrique qui y est associé. Les milieux humides sont dominés par des Graminoïdes appartenant au genre *Cyperaceae* (i.e. *Carex aquatilis*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Eriophorum angustifolium*) et *Gramineae* (i.e. *Dupontia fisheri*, *Arctagrostis latifolia*, *Pleuropogon sabinei*) et par des mousses brunes. Les milieux mésiques se distinguent par une végétation composée d'herbacées (i.e. *Dryas integrifolia*, *Papaver radicum*, *Oxyria digyna*, *Oxytropis maydeliana*), de certaines *Gramineae* (i.e. *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Poa glauca*, *Luzula confusa*) et d'arbustes (*Salix* spp., *Vaccinium uliginosum*, *Cassiope tetragona*) (Masse et al. 2001; Duclos et al. 2006). *Salix richardsonii* est le seul arbuste érigé présent sur l'île.

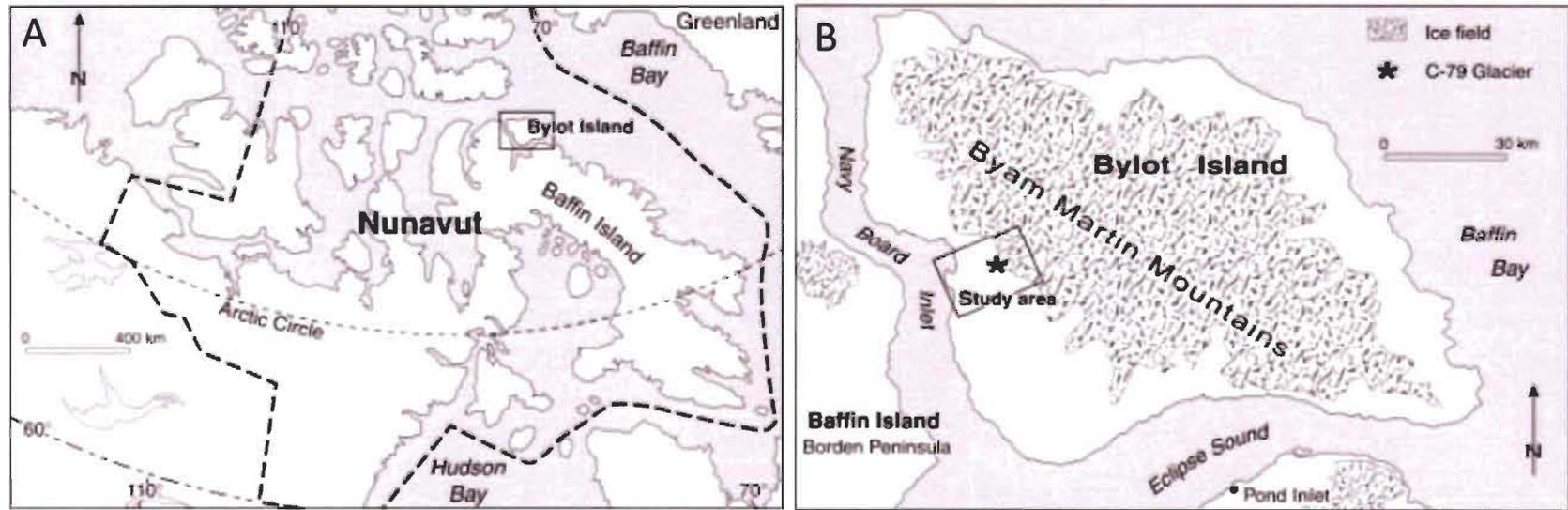


Figure 1.5 (A) Localisation de l'île Bylot et de la communauté de Pond Inlet, Nunavut, Canada et (B) de la vallée Qarlikturvik (modifié de Fortier and Allard 2004).

1.8 Les cônes alluviaux

Les cônes alluviaux représentent des structures géomorphologiques importantes présentes dans la zone colluviale/alluviale à la base des versants des plateaux incisés qui encadrent la vallée Qarlikturvik (figure 1.6 a). Les cônes alluviaux sont présents dans une grande variété d'environnements terrestres incluant les régions arides, désertiques, alpines, humide tempérées, tropicales humides et arctiques (Harvey et al. 2005). Néanmoins, ceux des régions arctiques présentent des caractéristiques environnementales particulières en raison de la présence de pergélisol, de la prépondérance des précipitations sous forme neigeuse et à des cycles gel-dégel limitant le ruissellement et les processus d'érosion à quelques mois par années (Lønne and Nemeč 2004; De Haas et al. 2015).

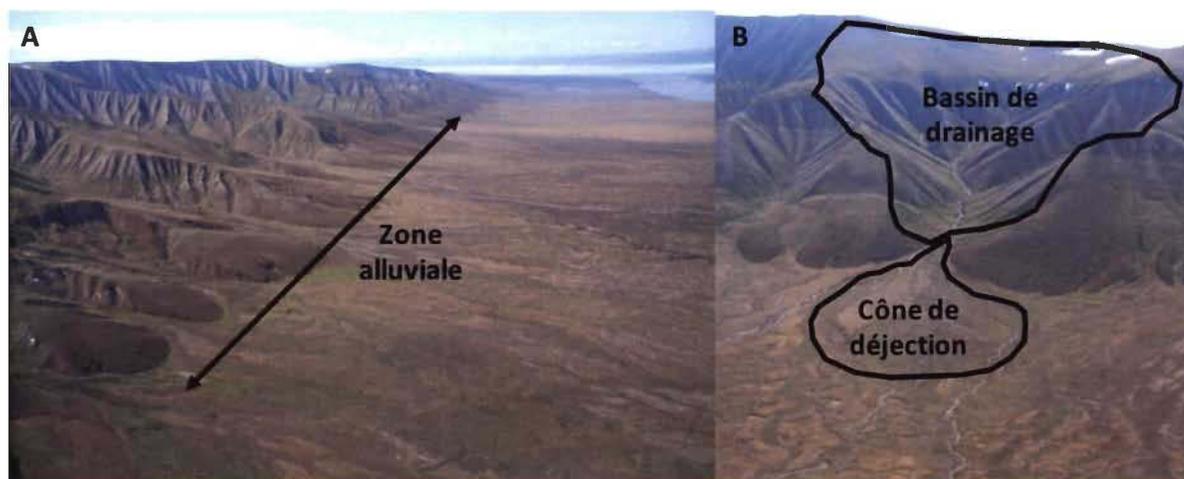


Figure 1.6 (A) Photo de la zone colluviale/alluviale à la base des versants sud de la vallée Qarlikturvik et (B) Photo d'un cône alluvial et de son bassin de drainage typique de la vallée Qarlikturvik.

Les cônes alluviaux sont des structures grossièrement triangulaires formées par l'accumulation de dépôts sédimentaires en contrebas d'un versant raviné (Parker 1995). Au site d'étude, le dépôt sédimentaire provient de l'érosion des plateaux et transite vers le fond de la vallée via plusieurs ravins incisés dans le roc (figure 1.6 b). Les cônes alluviaux qui sont formés sont constitués d'un apex étroit supportant un chenal principal.

Ce dernier se subdivise en chenaux secondaires incisés dans le cône alluvial pour former un lobe de dépôt sédimentaire. Des sections de lobes stabilisées, vestige de l'activité passée du cône, sont également souvent présentes (Blair and McPherson 2009). Les cônes alluviaux s'étendent typiquement entre 0.5 et 10 km et vont jusqu'à 20 km pour les plus larges (Blikra and Nemeč 1998; Blair and McPherson 2009). Chaque cône est directement associé à un bassin de drainage en amont qui l'alimente en sédiments et en eau (Blair and McPherson 2009). Leur hydrographie est généralement composée d'un chenal principal à l'apex qui se subdivise en un réseau de chenaux secondaires à mesure que la pente diminue vers la marge. La disposition des chenaux est dynamique et évolue en fonction des processus d'érosion et de déposition des sédiments transportés (Blair and McPherson 2009). La magnitude, la fréquence et la durée des perturbations diminuent progressivement à mesure que la vitesse de l'eau et la taille des sédiments transportés diminuent vers le bas du cône (Stoffel et al. 2008). Les cônes alluviaux sont par conséquent des structures géomorphologiques complexes composées d'une mosaïque d'environnements sédimentaires (Lane et al. 2016).

L'action hydrologique et sédimentaire des cônes agit sur les communautés végétales en modifiant localement les conditions environnementales et en réduisant la compétition interspécifique (Lane et al. 2016). La variabilité de la sédimentologie, du drainage et du régime de perturbation à l'intérieur du cône tend à maximiser le nombre de niches disponibles pour les communautés végétales (Parker 1995; Lane et al. 2016). Il a d'ailleurs été démontré que l'hétérogénéité spatiale de l'humidité des cônes alluviaux augmentait significativement la diversité végétale (Parker 1995; Ishida et al. 2010).

CHAPITRE II

ALLUVIAL FANS STRUCTURE THE DISTRIBUTION OF THE ERECT SHRUB SALIX RICHARDSONII AT ITS NORTHERN LIMIT OF DISTRIBUTION, EASTERN CANADIAN ARCTIC

Running title: Alluvial fans shape shrub distribution in Canadian Arctic

L'article scientifique de ce deuxième chapitre sera soumis en anglais à la revue *Environmental Research Letters*.

Authors:

Maxime Tremblay^{1,2}, Esther Lévesque^{1,2} and Daniel Fortier^{2,3}

¹ Département des Sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, QC, G9A 5H7, Canada

² Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6

³ Département de Géographie, Université de Montréal, Montréal, H2V 2B8, Canada

Corresponding author: Esther Lévesque, tel. +1-819-376-5011 ext.3351, fax +1-819-376-5210, e-mail: esther.levesque@uqtr.ca

Keywords: Erect shrub, Alluvial fan, Climate change, Arctic, *Salix richardsonii*, Arctic tundra

Primary research article

Abstract

Erect shrubs are increasing in dominance in response to climate warming in the tundra biome. Although the phenomenon has been reported in the Low Arctic, it remains poorly documented in the High Arctic. Our work focuses on the distribution of the erect shrub *Salix richardsonii* at the northern limit of its range in Qarlikturvik valley on Bylot Island, Nunavut (73°N). The largest populations were observed in association with alluvial fans. These cone shaped structures built by deposit accumulation from the streams coming from the surrounding hills are frequent in the study area. We quantified the shrub abundance using transects perpendicular to three fans from the apex to the valley terrace (0, 100, 200, 400, 800, 1000 and 2000 meters). Shrubs increased in height and density from the apex to the base of the fan (0 to 800 m) and decreased outside the alluvial zones of active sediment deposition (1000-2000 m). The density and size of the populations were highest on gentle slopes (1.5° to 2.5° – 400, 800 m) where water was widely redistributed in tributary sub-channels. The soil surface of these high density populations was characterized by a high cover of bare ground and cryptogammic crust (> 50%) and a limited cover of mosses and lichens (< 20%) corresponding to zones with active sediment deposition. In contrast, deeper channels and higher water velocity correlated to steeper slopes close to the apex (0 to 200 m) and were associated to low shrub density populations restricted to the margin of the streams. The highest densities outside the zones of active deposition by the fans (1000 and 2000 m) were localized on river banks. Punctual measurements of active layer depth, soil humidity and soil temperature associated to shrub populations showed positive correlations with shrub density, height and patch area. We conclude that alluvial fans promote environmental conditions associated to taller and denser populations of *Salix richardsonii* and that they structure the spatial distribution of the species in the study area. These results give the first insights on the conditions that promote the growth of the erect shrub *Salix richardsonii* at this latitude. In the context of climate change, these results will help to understand how the species is going to react to a change in the environmental conditions that shape its distribution.

Introduction

High latitudes experience climate warming two to three times as fast as lower latitudes (Hinzman et al. 2005; Bengtsson et al. 2013; AMAP 2017). In response to climate change, shrub increases in height, surface area and abundance have been documented in both North America and northern Eurasia over the last few decades (*e.g.* (Elmendorf et al. 2012; Epstein et al. 2013; Frost et al. 2014; Myers-Smith et al. 2015). The phenomenon is described as one of the major responses of terrestrial ecosystems to climate change (IPCC 2014).

Several studies reported the positive correlation between summer temperature and shrub radial growth (Forbes et al. 2010; Myers-Smith et al. 2015; Ropars et al. 2017). Summer temperatures act directly on plants by altering metabolic rate (Billings 1987), budding (Pop et al. 2000) and sexual reproduction rate (Hermanutz et al. 1989). Indirectly, it induces deepening of the active layer depth and increases soil microbial activity which in turn increases nutrient availability for plants (Chapin et al. 1995; Jonasson et al. 1999; Bret-Harte et al. 2001; Mack et al. 2004). Others identified warmer winter temperatures and deeper snow cover as the principal drivers of shrub increase (Hallinger et al. 2010; Schmidt et al. 2010). Recent studies showed that correlation between shrub growth and climate warming was enhanced in sites with greater soil humidity (Boulanger-Lapointe et al. 2014; Frost and Epstein 2014; Myers-Smith et al. 2015; Ackerman et al. 2017). Moreover, experimental warming increased shrub cover to the detriment of lichens, bryophytes and shade-intolerant species reducing vegetation diversity and evenness (Walker et al. 2006; Pajunen et al. 2011; Elmendorf et al. 2012; Lang et al. 2012).

Increase of erect shrub cover in Arctic tundra implies positive feedbacks on energy exchanges between the ground and the atmosphere. In summer, it reduces surface albedo (Blok 2011) and increases energy absorption and evapotranspiration (Chapin et al. 2005). In winter, it increases snow depth and duration which insulates the ground and increases albedo in spring (Sturm et al. 2001b; Liston et al. 2002; Sturm et al. 2005; Domine et al. 2015). Overall, increase of tall shrubs tends to warm the soil (Chapin et al. 2005; Blok et al. 2010; Bonfils et al. 2012; Lorant and Goetz 2012; Paradis et al. 2016) promoting

permafrost degradation and active layer deepening (Bonfils et al. 2012). Warmer temperatures along with deeper thaw front increase microbial activity and nutrient turnover (Chapin et al. 1988). Stored soil carbon are consequently release into the atmosphere enhancing global warming (Schuur et al. 2008).

Shrub increase is spatially heterogeneous at the landscape scale for adjacent shrub populations experiencing the same climate (Ropars and Boudreau 2012; Tape et al. 2012; Frost et al. 2014). Thus, localized changes in the abiotic environment can have important effects on shrub growth and distribution. Disturbances that expose mineral soil and deepen active layer act on nutrient availability, soil pH, ground temperature, and inter specific competition advantages shrub proliferation (Lantz et al. 2009; Myers-Smith et al. 2011b). Therefore, erect shrub increases have been observed in relation with disturbances implying permafrost degradation (Lantz et al. 2009; Marsh et al. 2009), fire (Lantz et al. 2010) and human activities (Johnstone and Kokelj 2008; Kemper and Macdonald 2009).

Shrub expansion is reported across the circumpolar Arctic but remains poorly documented at range edges of shrub species distribution (Callaghan et al. 2011; Myers-Smith et al. 2011b; Epstein et al. 2013). At their distributional limit, environmental conditions constraining growth and distribution of shrub species are at their threshold (Svoboda and Henry 1987; Gonzalez et al. 2010). Thus, small changes in environmental conditions constraining shrub growth can result in high shrub response (IPCC 2014; Myers-Smith et al. 2015). A better understanding of the fine-scale distribution and environmental drivers promoting shrub growth and abundance at their northern limit of distribution is therefore important to predict their future response to climate change and their subsequent feedback on ecosystems.

On Bylot Island, *Salix richardsonii* is at its northern range of distribution where it is the only erect shrub present (Walker et al. 2005; Argus 2007). How the species is going to react to climate warming and related impact on Bylot Island remains unknown. However, willows were widespread in arctic ecosystems during warmer periods and are

thus well adapted in colonizing new ecosystems under changing conditions (Bigelow et al. 2003). Local expansion of erect shrubs at their northern range can thus become important seed source for colonizing adjacent dwarf shrub tundra further north (Alsos et al. 2007; Aitken et al. 2008). In Qarlikturvik valley, located in the southern part of Bylot Island, largest population of *S. richardsonii* are found in association with alluvial fans, a geomorphological structure found in great number along the plateaus that surround the valley.

Alluvial fans are conical structures formed by sediment and debris flow deposition where a channel emerge from a higher topographic catchment to lower elevation terrain (Blair and McPherson 2009). It comprises a downslope gradient of magnitude, frequency and duration of disturbances (Stoffel et al. 2008). Their geomorphology goes from higher slopes at the apex to low-gradient sloping terrains. Fans are characterized by a main channel emerging from a catchment that split into numerous secondary channel as it gradually widens downward to form a cone-shaped sedimentary lobe (Parker 1995; Blair and McPherson 2009). Active sections of sedimentary lobes are composed of a mosaic of channels evolving according to the deposition of sediments and the erosion of pre-deposited material over several years (Blair and McPherson 2009).

Environmental characteristics of alluvial fans in the Arctic are very specific due to the presence of permafrost, the preponderance of precipitation in snowy form and a cold season limiting runoff and erosion processes to a few months per year during summer (Lønne and Nemec 2004; De Haas et al. 2015). Runoff from snowmelt events channeled in arctic fans leads to sediment erosion and deposition and higher soil water regime than the ambient environment (De Haas et al. 2015). The variability of sedimentology, drainage and disturbance regime along a fan tends to maximize the number of ecological niches for certain plants (Parker 1995; Stoffel et al. 2008; Lane et al. 2016). In the same way, other plants are negatively affected by these conditions (Lane et al. 2016).

In this study, we explore the distribution of *Salix richardsonii* in Qarlikturvik valley on Bylot Island, Nunavut (73°N). We aim to: (1) determine the influence of alluvial fan

structure on shrub distribution; and to (2) determine what environmental characteristics promote its abundance and size at the study site. We hypothesize that shrubs abundance and size vary along the fans in response to the changing hydrological and sedimentary conditions. Moreover, we hypothesize that the environment affected by alluvial fans promotes higher water and thermal regimes than adjacent unaffected environment, which in turn favors abundance and size of *S. richardsonii*.

Material and Methods

Study site

The study site is located on the southern plain of Bylot Island, Nunavut (73° 09' N – 79° 57' W) in the Qarlikturvik valley (figure 2.1). Poorly consolidated sedimentary rocks forming plateaus averaging 400 m a.s.l. surround the valley (Miall et al. 1980). Deep ravines cut the plateaus (Fortier and Allard 2004) and concentrate seasonal high flow from snowmelt forming alluvial fans at the bottom of slopes. A braided river, essentially fed by meltwater coming from glaciers C-79 and C-93 flows on the valley floor and forms a delta in Navy Board Inlet. Holocene ice-wedge polygons terraces bordering the river consist of an accumulation of three to four meters of peat mixed with aeolian silt and sand and alluvium/colluvium near the valley walls (Fortier et al. 2006).

The study area is characterised by two dominant environments largely determined by soil humidity, wetlands and mesic environments. Wetlands are typically moss-covered fens dominated by graminoids such as *Dupontia fisheri*, *Carex aquatilis* and *Eriophorum scheuchzeri*. Mesic tundra, covering most of the landscape, has a more diverse vegetation with herbs (e.g. *Dryas integrifolia*, *Oxyria digyna*, *Oxytropis maydeliana*), grasses (e.g. *Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Poa glauca*, *Luzula* spp.) and shrubs (*Salix* spp., *Vaccinium uliginosum*, *Cassiope tetragona*) (Masse et al. 2001; Duclos et al. 2006). *Salix richardsonii* on the island is mainly associated to riparian and periodically flooded zones of streams and rivers but occasionally occur in mesic and wetland environments. In the Qarlikturvik valley, the species is found in

association with alluvial fans where it forms dense populations that can reach thousands of square meters (figure 2.3 c).

Climatic trends

We conducted climatic trend analysis to assess the direction and the magnitude of climate change at our study site. Air temperature was monitored daily in the Qarlikturvik valley on Bylot Island, at 24 m a.s.l. from 1992 to 2015 (CEN 2016). Climatic data (1976-2013) were also recorded at the Pond Inlet airport meteorological station, 62 m a.s.l., located 85 km from the study site on Baffin Island (Environment Canada 2017). Published cross analyses showed similar climatic trends between the two locations (Fortier and Allard 2005; Gauthier et al. 2013) which indicates that long-term time series data from Environment Canada Pond Inlet meteorological station can be used as a proxy for Bylot Island climate. Normal yearly average precipitations monitored at the Pond Inlet station (1981-2010) was 189 mm of which 98 mm water equivalent falls as snow (Environment Canada 2014). Yet, precipitation data were fragmented and did not allow evaluation of trends.

Annual and monthly mean air temperature were calculated and temperature trends on Bylot Island and at Pond Inlet were analyzed. The thawing and freezing index defined as the cumulative number of degree day above 0 °C over a given period of time (Boyd 1979; Van Everdingen 2005) were calculated for the period 1976-2013.

Alluvial fans geomorphology

Three alluvial fans located at the foot of the southern plateau and associated to populations of the species were selected for this study (figure 2.2, 2.3 a). Transects were set perpendicular to the slope of fans at 0, 100, 200, and 400 m from the apex to capture shrub distribution along the fan's structure (figure 2.3 b). A fifth transect at 800 m was set on fan C which was more extensive than the other two alluvial fans. The length of transects from 0 to 800 m corresponded to the length of the active section of the sedimentation lobe. To sample the terrace beyond the alluvial fans, two 60 m long

transects were set at 1000 and 2000 m downslope of fans A and B. These transects were either crossed by streams (str) or set in ice-wedge polygons field with no water channel (pol). No transect was set at 1000 and 2000 m for fan C as the terrace was narrower at this location. Sedimentary active sections were characterized by a moss cover of less than 5% and the presence of stream channels.

The microtopography of each transect was mapped every 0.25 m, at centimeter-level precision in dimensions x, y, z, using a Trimble R8 GNSS system and used to extract width, depth and localization of the channels. Slope angles from the apex of fans to the terrace were derived from GNSS data for each fan following the general trajectory of the main channel and the active section of the sedimentary lobe. Slope associated to each transect was then calculated using the difference in altitude measured 50 m upstream and downstream the transects. The catchment area of each fan was manually calculated in a geographic information system (ArcGIS version 10.2.2) based on true color satellite image (GeoEYE 2 September 2010, pixel = 0.5 m).

Shrub distribution associated to alluvial fans

Populations of *S. richardsonii* were typically found around the main channel and on the active sedimentary lobe of alluvial fans in the Qarlikturvik valley. Individuals of the species were mapped along each transect to capture shrub distribution along the fans. The position of each individual was measured relative to the beginning of the transect (x coordinate) and to the distance from the transect (y coordinate). In order to gain in efficiency, y coordinate was sampled on a width of 5, 10 or 20 m for respectively high, moderate and scattered shrub density (Kenkel and Podani 1991). The maximum height was measured for each shrub sampled. The deposition of sediments during high flows often buries the base of the shrubs making delimitation between individuals ambiguous. Shrub patches were considered as individuals when twigs were emerging from a concentrated area at the surface of the ground.

Each transect was subdivided into sections of shrub density. Shrub density of each section was weighted by the length of the section on the transect. Weighted densities

were then used to calculate mean transect density. Average heights were calculated for the transect as a whole. Linear predictions for density and height were calculated using natural spline (four knots) with level of confidence of 0.95 on both variables (R version 3.3.2).

Characterization of environmental conditions and associated shrub characteristics

Environmental conditions and shrub characteristics of the populations sampled in transects were assessed in 25 m² plots. The size of plots was determined from sampling plots used for plant community assessment on the vegetation mapping report of Bylot Island and Sirmilik National Park (Duclos et al. 2006). Seven plots were set in the active sedimentation zone of alluvial fans B and C (disturbed environment). Eight additional plots were set in undisturbed environment adjacent to the active sedimentation zone of alluvial fans A and C (stable environment). Stable environment was characterized by colonized sediments with high percentage cover of mosses and lichens. The cover of *S. richardsonii* was assessed from the presence of the shrub at 20 random points inside the plots. The average height and surface area were calculated on ten shrubs per plot. The area of an ellipse, calculated from the lengths of the largest axis of the shrub and its perpendicular axis, accounted for shrub surface. A total of 400 fully-expanded leaves (July 23 to 28 2014) were sampled for nutrient analyses. The average depth of the thaw front was calculated from five measurements per plots in early (June 2 to 8 2015) and late summer (August 8 to 13 2015) by inserting a graduated steel rod into the soil. Percentage cover of moss, lichen, biological crust and exposed mineral soil were evaluated at the plot scale using Braun-Blanquet classification (Table I) (Braun-Blanquet 1932).

For each plot, a soil pit about 50 cm wide and deep was excavated. The thickness of the surface organic layer was measured (including living moss and/or litter, fibric and humic horizon). A soil sample was extracted by inserting horizontally a steel cylinder in the first mineral horizon beneath the surface (diameter = 7.5 cm, length = 9.5 cm). Samples were dried, grounded with a mortar and pestle and sieved (mesh: 31.5, 16, 8, 4, 2, 1 mm). Particle size distribution from 1 mm to 2 µm were determined via laser

diffraction analysis (Analysette 22 NanoTec, Fritsch). Size particle data were then analysed with the program Gradistat (version 4.0, (Blott and Pye 2001)). Soil fractions finer than 2 mm were subsampled and tested for pH and organic matter content. The pH was measured using a pH-meter (AR 10 pH, Fisher) with Accumet probe (Accumet Research Scientific, precision: ± 0.01 pH) on 10 g of soil mixed in distilled water (ratio 1 soil: 2 water). Samples of 10 g of soil were dried at 150 °C for 16 hours and weighted before being burnt at 375 °C for 16 hours in a muffle furnace. Loss on ignition at temperature below 500 °C prevented bias from potential loss of CO₂ from carbonates (Hirota and Szyper 1975). Weight difference was accounted for total organic matter content.

Leaf samples were dried at 55 °C for 48 hours and grounded with a mortar and pestle. Powdered samples (~ 5.0 mg) were packed into tin aliquots (8 x 5 mm; Bn 202723: Isomass). The total nitrogen content was measured with a continuous-flow isotope ratio mass spectrometer (Delta V Plus – Thermo Scientific) in the RIVE laboratory, UQTR. Standards used for nitrogen were wheat ($w_N \pm SD = 1.36 \% \pm 0.01$) and USGS40 ($w_N \pm SD = 9.52 \% \pm 0.04$). Birch leaf ($w_N = 2.12 \%$) standards were used for instrument drift corrections during analysis. Total phosphorus content was determined by inductively coupled plasma optical emission spectroscopy (Optima4300DV, Perkin-Elmer, precision: ± 0.03 ppm) in CEF laboratory at Université Laval.

Mean and standard deviation were calculated for all variables measured in the plots within disturbed and stable environments. Assumptions of normality and homoscedasticity were tested for every variable. Parametric (ANOVA) or non-parametric tests (Kruskal-Wallis) were applied as appropriate, to determine significant differences between the two groups (R version 3.3.2).

Annual monitoring of soil volumetric water content and temperature

Continuous soil temperature and volumetric water content percentage (%VWC) were recorded in disturbed and stable environment. Loggers were set along transects 400 and 800 m of fan C given the high density of shrubs encountered at this location. The data

was recorded from 9 August 2014 to 4 July 2015 at 5 cm and 30 cm depths. The temperature was monitored with HOBO pendant data loggers every hour (accuracy: $\pm 0.53^{\circ}\text{C}$, resolution: 0.14°C at 25°C) ($n = 5$ at 5 cm; 2 disturbed / 3 stabilized, and $n=4$ at 30 cm; 2 disturbed / 2 stabilized). Soil humidity was monitored with water content reflectometers every hour (Campbell Scientific CS616, accuracy: $\pm 2.5\%$ VWC, resolution: 0.1% VWC) ($n = 1$ at 5cm disturbed) and with soil humidity content sensors every 4 hours (Decagon Devices ECH2O EC-5, accuracy: $\pm 3\%$ VWC, resolution: 0.1% VWC) ($n = 7$ at 5 cm; 3 disturbed / 4 stable and $n = 5$ at 30 cm; 3 disturbed / 2 stable. Daily maximum humidity and average temperature were extrapolated from the logger's data and mean values were calculated from August 9 to September 15 2014 and from June 15 to July 7 2015.

Results

Climate

The Annual mean air temperature recorded on Bylot Island for the 1992-2015 period was -14.4°C with thawing and freezing index averaging respectively 450.1°C and -5805.7°C (CEN 2016). Average temperature monitored at Pond Inlet increased by 0.08°C per year with average monthly temperatures increasing from 0.06°C in August to 0.16°C in October between 1976 and 2013 (Environment Canada 2014). Yearly cumulative thawing degree days (TDD) observed on Bylot Island since 1994 increased by 3.1 TDD per year (figure 2.4) (CEN 2016). Data monitored at Pond Inlet allow to extend climatic trends on a longer period. Increases recorded at this location showed higher warming trends with increases of cumulative TDD of 7.6 per year (1976-2013) (Environment Canada 2014). Yearly cumulative freezing degree days (FDD) trends for the same periods decreased by 21.3 and 21.5 in Pond Inlet and Bylot Island respectively. Number of days with daily temperature over 0°C increased from 92 in 1976 to 106 in 2013.

Alluvial fans geomorphology

Fan A and C had the largest catchment area (respectively 1.0 km² and 1.2 km²) while fan B was substantially smaller (0.6 km²) (table 2.2). Channel depths along the fans were positively correlated to slope angle. Channels averaged 0.5 m depth at the apex of fans, yet a mixture of deep (up to 1.5 m) and shallow (0.1 m) channels resulted in higher standard deviation for transects at 0, 100 and 200 m (table 2.2). Downward the fans, the main channels split into shallower secondary channels ranging from 0.2 m deep to large zones without channels where water was spreading over the fan surface. The length of transects was consequently increasing as disturbed area expanded downward the fans. Slopes on the terrace were below 1.5 ° and stream channel depth averaged 48 cm (table 2.2). On the terrace, the channel depth was not correlated to slope angle and environments presenting alluvial and sediment activity were typically restricted to channel beds and banks.

Distribution of Salix richardsonii on alluvial fans and terrace of the Qarlikturvik valley

Salix richardsonii densities generally increased from apex toward the downslope margin of the active section of alluvial fan's sedimentary lobe (0 to 800 m) (figure 2.5 a). Highest densities were found on the transect 800 m of fan C (0.45 ind/m²) which had the largest catchment area and the steepest slope. Conversely, fan A had the lowest densities at the margin of its lobe (0.23 ind/m²) and the lowest slope, yet, with a catchment area 1.5 larger than fan B. Densities of erect shrubs was lower on the terrace outside of alluvial fans (0.1 ind./m²). Except for one transect (fan A – 1000 m pol), densities on the terrace were higher when associated to streams compare to the ones associated to ice-wedge polygons. Shrub height remained similar along the fans averaging 29 cm at the apex and 32 cm at the sedimentary lobe margin. On the terrace, heights decreased for transects associated to polygons (19-23 cm) but remained similar when associated to streams (26-30 cm) (figure 2.5 b).

Salix richardsonii characteristics associated to adjacent disturbed and stable environments

Salix richardsonii presented striking differences between the environments disturbed by alluvial fans activity and the stabilized environment (table 2.3). Shrub cover was over eight times greater in disturbed environments (58% vs 7%; $p = 0.003$). Shrub individuals in disturbed environments had surfaces about five times greater (1.1m^2 ; $p = 0.01$) and were more than twice as tall (36 cm; $p < 0.001$) than in nearly stable environments. Leaf nitrogen concentration was significantly higher in sedimentary active section of fans (3.3 %; $p = 0.03$) while no difference was observed for phosphorus (0.3 %).

Different environmental conditions were found between disturbed and stable zones (table 2.3). Soil cover in disturbed environments was dominated by biological crust (52 %) and exposed mineral (20 %) while it was colonized by mosses (66 %) and lichens (24 %) in stable environments. Organic layer thickness was consequently higher in stable plots (8 cm; $p = 0.002$) than in disturbed ones (1 cm). Similarly, organic matter contained in the soil was twice higher in stable plots averaging 5.6 % ($p = 0.06$). There was no significant difference between environments for pH that was circumneutral and grain size which was a silty sand.

Thaw front depths were already five centimeters deeper in disturbed plots in June at 7 cm ($p = 0.001$) and twice as deep as stable plots in August reaching up to 72 cm ($p < 0.001$) (table 2.3). Monitoring of the soil volumetric water content (%VWC) revealed that disturbed environments were 14.6 % and 15.8 % wetter at depths of 5 and 30 cm respectively from the snowmelt to mid-summer (June 15 to July 7, 2015) (table 2.4). Soils of disturbed environments were consequently thawing more than 12 days earlier (Humidity peak: 5 cm = 12 days earlier; 30 cm = 12 days and over; table 2.4, figure 2.6). Temperatures monitored at 5 and 30 cm for the same period were respectively 5.1 °C and 3.1 °C higher in disturbed environments (table 2.4).

Mean %VWC per day from August 9 to September 15 (2014) were 1.6 % lower and 3.9 % higher in disturbed environments at 5 and 30 cm respectively (table 2.4).

Temperatures were 2.0 °C and 1.8 °C higher at 5 and 30 cm respectively in disturbed environments (table 2.4). Only one logger set at 30 cm in stabilized environments did not register a peak of humidity as the soil was still frozen at the end of the measurements on September 15, 2014. Peaks of %VWC were followed by decreases which were synchronized with peaks at the next depth measured. It indicated that water percolates into the ground and circulates as the thaw front deepens.

Discussion

*Impact of alluvial sedimentation and humidity on *Salix richardsonii* distribution*

Densities of the species were higher at the margin of fan's sedimentary lobes than at the apex. As observed by Stoffel *et al.* (2008), reduction in magnitude and frequency of disturbance down the fans implies differential growth conditions for plants. At the apex, channel incision was deeper (table 2.2) and consequently exerted a higher control over water availability (Lane *et al.* 2016). Concentration of the water flow into narrow channels resulted in higher flow velocity (Whipple *et al.* 1998). As the main channel split into a network of secondary channels, it supplied water and sediment on a larger zone (table 2.2). Repartition of the flow then became more widely distributed and reduced water discharge and velocity (Blair and McPherson 2009). Consequently, material size transported is smaller toward the lobe margins inducing different drainage and soil texture along the fans. Densities of the species were thus mostly controlled by disturbance level induced by water flow and water availability along the fans.

Shrub distribution pattern varied across the three fans sampled (figure 2.5). Alluvial fans are systems that dissipate energy, water and sediment. An event happening at the apex must have a minimum strength to affect the lower sections (Lane *et al.* 2016). Thus, the magnitude of processes operating at the apex has implications on how the environment is affected on lower sections of the fans (Lane *et al.* 2016). Thus, smaller catchment of fan B and gentler slopes of fan A induced lesser impact than the larger catchment and steeper slope of fan C (table 2.2). This could explain why shrub density did not increase over 200 meters for fan A but increased beyond 800 meters for fan C (figure 2.2).

Densities on the terrace were lower compare to the ones observed on the fans (figure 2.5). Nevertheless, transects associated to streams generally showed higher densities than the ones strictly set in the polygons. Similar shrub densities as the ones observed on fan's sedimentary lobe margin were observed along stream banks, stressing the importance of water for *Salix richardsonii* growth. Sedimentation and alluvial activity are generally reduced or absent on the terrace and populations of the species were consequently sparser and smaller.

Shrub height remained similar along fans but was significantly smaller on the terrace (figure 2.5). Shrub height is often controlled by snow depth in the Arctic as it protects shrubs from harsh winter conditions (Barbour and Billings 2000; Wahren et al. 2005). Prevalent winter winds on the valley come from the south leading to snow deposition in catchments and slopes facing north (Fortier et al. 2006). Greater snow accumulation could thus favor taller shrubs located close to north facing slope as it is the case in this study.

Environmental conditions promoting Salix richardsonii

Conditions encountered in the active section of alluvial fans presented higher humidity and thermal regime than adjacent stable environment. Shrub cover, size and height were all enhanced by these conditions.

Soil of disturbed environment presented earlier thaw, deeper thaw front and warmer temperatures (table 2.4, figure 2.6). Granulometry presented no differences between the two environments (table 2.3) indicating similar soil thermal properties. However, disturbed environment presented higher water regime (figure 2.6). As running water heats the ground by convection, it accelerates soil thaw (Ling and Zhang 2004). In winter, erect shrubs are known to capture snow which isolate the soil and limit soil heat loss (Sturm et al. 2001b). The combine effect these two factors could explain higher thermal regime in disturbed plots. Moreover, disturbed environment had less moss/lichen cover and thinner organic layer (table 2.3). Reduced moss cover combined

to low albedo from soil cover dominated by mineral substrate certainly contributed to deepen the thaw front in disturbed environment (Lantz et al. 2009). At the opposite, thicker organic layer insulated the soil and limited soil thaw in stable environment (Yi et al. 2007).

Disturbances that limit organic layer development inhibit organic acid deposition and tend to increase pH (Bohn et al. 2015). In our case the pH was slightly higher in disturbed environment yet not significantly different between the two environments. Nevertheless, Swanson (2015) recognized an optimal pH of 7.1 for *S. richardsonii* as observed for alluvial fans on Bylot Island.

Several studies reported the importance of soil humidity on shrub expansion (Naito and Cairns 2011; Elmendorf et al. 2012; Myers-Smith et al. 2015; Curasi et al. 2016). Expanding shrub patches are often linked to drainage features such as floodplains, stream corridors and gullies which are characterized by disturbances, sedimentation and water availability (Naito and Cairns 2011; Tape et al. 2012; Swanson 2015). Swanson (2015) specifically pointed out that *S. richardsonii* highest covers were found in poorly to moderately drained soils in Alaska's Arctic National Park. Drainage features such as water tracks generally present deeper thaw front which channelize subsurface flow (Tape et al. 2012). Subsurface flow reduces diffusional constraints on nutrient delivery and increase soil heat flux, microbial activity and nutrient turnover (Chapin et al. 1988). Hence, earlier and deeper active layer thaw stimulates vegetation productivity (Natali et al. 2012; Curasi et al. 2016). Higher water and thermal regime of the soil may directly affect phosphorus and nitrogen availability and be responsible for shrub proliferation in alluvial fans at the study site (Chapin et al. 1988; Harms and Jones 2012; Harms et al. 2014; Curasi et al. 2016). Nitrogen concentration in leaves of shrubs growing on fan were 10 % higher while phosphorus remained similar for the two environments. Investigations on nutrient concentration in the soil would need to be done to assess the role of subsurface flow on nutrient availability.

Conclusion

This is the first study to document distribution of the erect shrub *Salix richardsonii* in the eastern Canadian Arctic. We report that *S. richardsonii* is favored by environmental conditions promoted by alluvial fans. Disturbances linked to alluvial activity and sediment deposition on the fans create an environment that differs from stable adjacent environment. This results in a higher water and thermal regime that characterizes by a warmer soil, deeper thaw front and earlier soil thaw. Largest population of the shrub are found in the active section at the ending margin of fan's sedimentary lobes. At this location, disturbance level is moderate and water spread on larger zones.

Climatic changes have the potential to increase the magnitude and frequency of geomorphic events happening in alluvial fans (Blair and McPherson 2009; De Haas et al. 2015). The distribution of *S. richardsonii* along alluvial fans is therefore destined to evolve under a warming climate. Aerial high precision documentation of shrub population will be necessary to monitor future changes in shrub distribution and abundance along alluvial fans. Increase of erect shrub cover in these ecosystems dominated by prostrate vegetation would imply important feedbacks on surface energy exchanges, plant communities and nutrient cycling. Further studies are thus warranted to understand how *S. richardsonii* distribution will adapt to these changing conditions and how it will react to improving growing conditions at its northern limit of distribution.

Acknowledgement

The authors wish to thank Gilles Gauthier and his team at the Center for Northern Studies for access to field logistics and facilities at Bylot Island. This research was made possible by funding provided by the following organizations; Sirmilik National Park, Polar Continental Shelf Program, Northern Scientific Training Program of the Canadian Polar Commission, NSERC network of centers of excellence ArcticNet, NSERC-Discovery to Fortier and Lévesque, NSERC-Frontier ADAPT, FRQNT, EnviroNord, Département des Sciences de l'environnement of UQTR and GeoCryolab.

The authors are grateful to Laurent Gosselin, Ariane Bisson, Hugo Tremblay, Alexandre Bérubé Tellier, Audrey Veillette, Stéphanie Coulombe, Sabine Veuille, Laurent Lamarque, Audrey Roy, Pierre-André Bordeleau, Naïm Perrault, Simon Charbonneau for their help in data collection, analyses and discussions. The authors wish to thank the Community of Pond Inlet for the opportunity to conduct research on their land.

Tables**Table 2.1** Cover abundance classes (modified from Braun-Blanquet 1932). Mid-class values were used in analyses.

Classes	Range of cover percentage (%)	Mid-class value (%)
1	Less than 1%	0.5
2	1-5%	3
3	5-10%	7.5
4	10-25%	17.5
5	25-50%	37.5
6	50-75%	62.5
7	over 75%	87.5

Table 2.3 Vegetation and soil characteristics measured in contrasting 5 m x 5 m plots with (disturbed) and without alluvial sedimentation (stabilized) (mean \pm standard deviation). Significant differences were calculated using one-way analysis of variance (a) or Kruskal-Wallis (k) (p-value < 0.01 **, < 0.05 *, > 0.05 ns).

Measurements	Disturbed (n=7)	Stabilized (n=8)	Significance
Soil cover (%)			
Moss	13 \pm 6	66 \pm 23	**k
Lichen	3 \pm 3	24 \pm 19	**k
Biological crust	52 \pm 18	3 \pm 5	**k
Exposed mineral	20 \pm 14	16 \pm 13	**k
Shrubs			
Size (m ²)	1.1 \pm 0.7	0.2 \pm 0.2	**k
Height (cm)	36 \pm 8	15 \pm 4	**a
Cover (%)	58 \pm 24	7 \pm 8	**k
Leaves nutrient concentration (%)			
Nitrogen	3,3 \pm 0.1	3,0 \pm 0.3	*a
Phosphorus	0.31 \pm 0.03	0.28 \pm 0.06	ns
Soil			
Thaw front depth (cm)			
June	7 \pm 3	2 \pm 2	**a
August	60 \pm 10	32 \pm 9	**a
Organic horizon (cm)	1 \pm 1	8 \pm 5	**k
Organic matter (%)	2.8 \pm 2.2	5.6 \pm 4.2	*k
pH	7.1 \pm 0.3	6.8 \pm 0.3	*a
Particle size (%)			
Gravel	7 \pm 8	4 \pm 5	ns
Sand	65 \pm 4	61 \pm 7	ns
Silt	25 \pm 5	32 \pm 8	ns
Clay	3 \pm 1	3 \pm 1	ns

Table 2.4 Average daily temperatures, date of temperature > 0 °C, average daily humidity (%VWC) and date of humidity peak recorded at 5 and 30 cm in disturbed and stable environments on two time periods from Aug. 9 to Sept. 15 2014 and June 15 to July 7 2015.

Temperature	Disturbed		Stable	
	5 cm (n=2)	30 cm (n=2)	5 cm (n=3)	30 cm (n=2)
9 Aug. - 15 Sept. (°C)	3.4	2.3	1.4	0.5
15 June - 7 July (°C)	6.2	1.4	1.1	-1.7
Date > 0 °C (day of year)	162	175	178	188
Number of day > 0 °C	112	111	103	64
Humidity	(n=4)	(n=3)	(n=4)	(n=2)
9 Aug. - 15 Sept. (%VWC)	38.8	41.5	40.4	37.6
15 June - 7 July (%VWC)	40.6	26.9	26	11.1
Humidity peak (day of year)	161	175	173	187

Figures

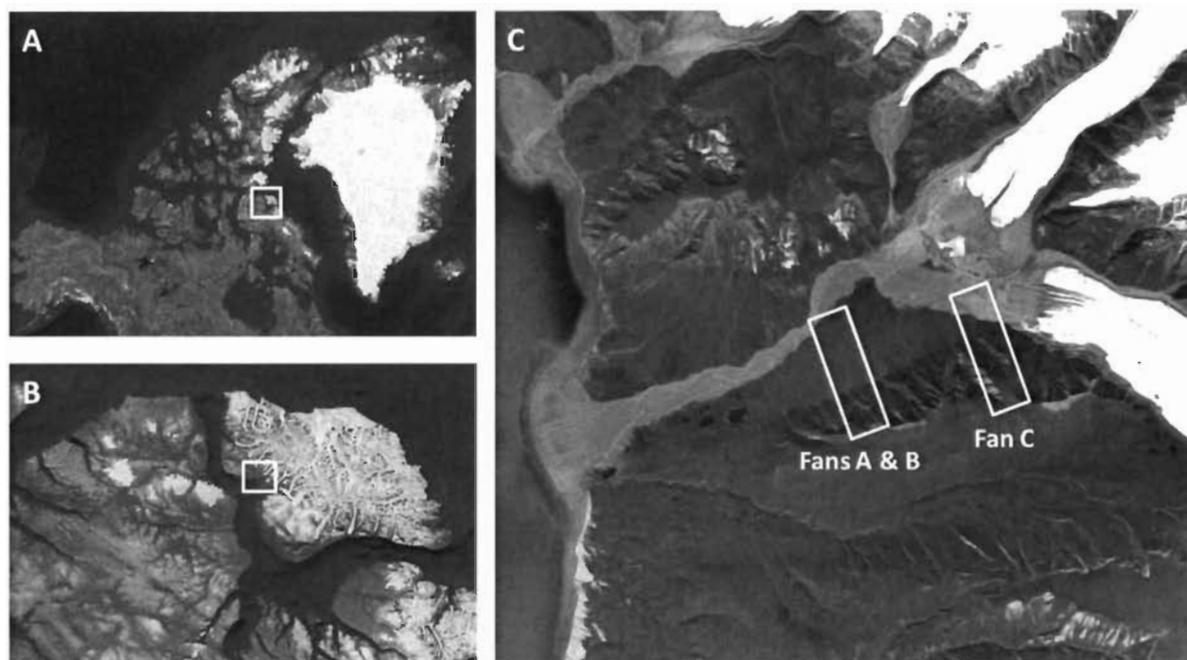


Figure 2.1 Study site located in the Canadian Arctic Archipelago (A) on the southern plain of Bylot Island (B), the three alluvial fans sampled in Qarlikturvik valley (C).

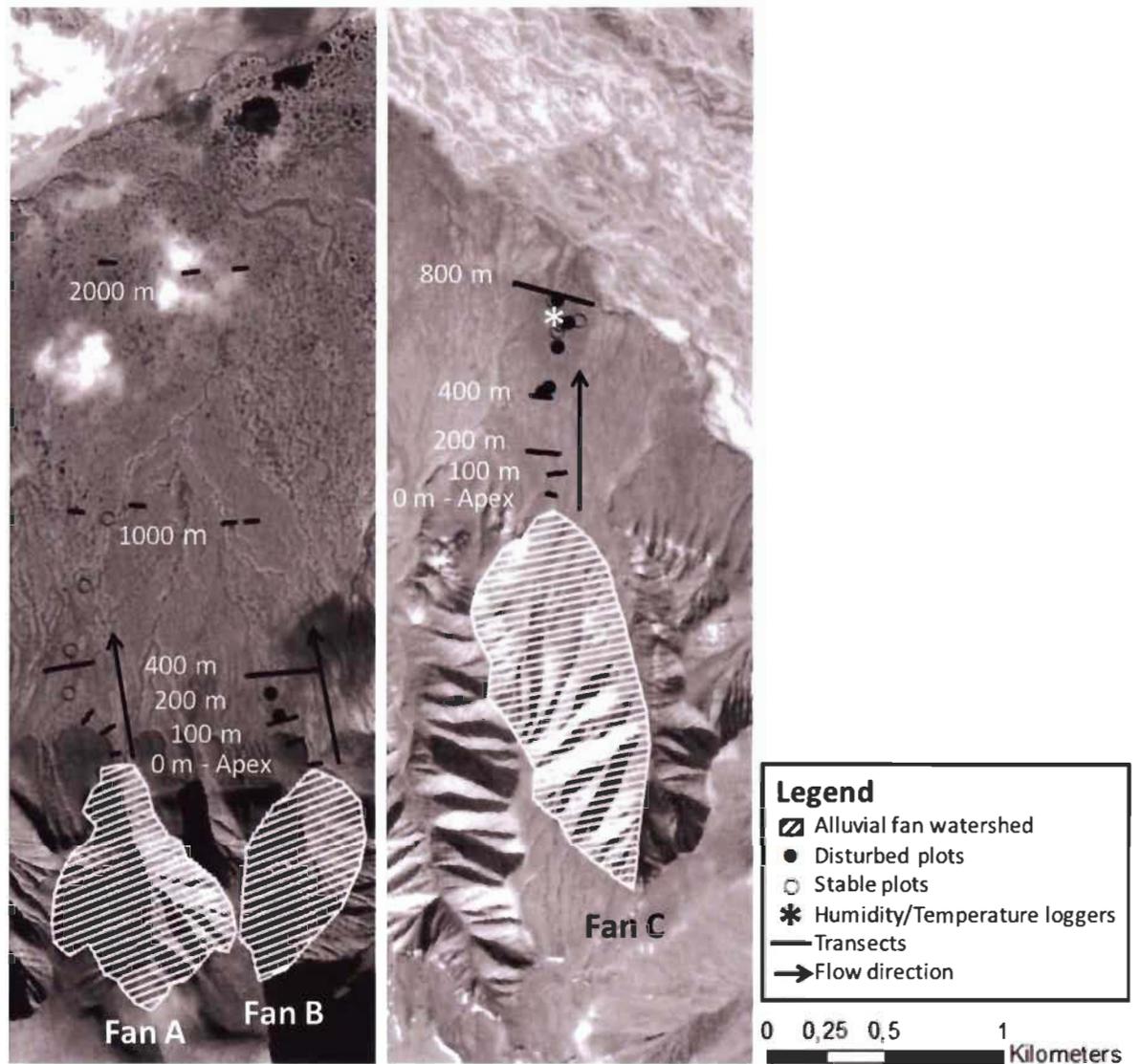


Figure 2.2 Location of transects, plots and humidity/temperature loggers on the three alluvial fans sampled in the Qarlikturvik valley, Bylot Island, Nunavut

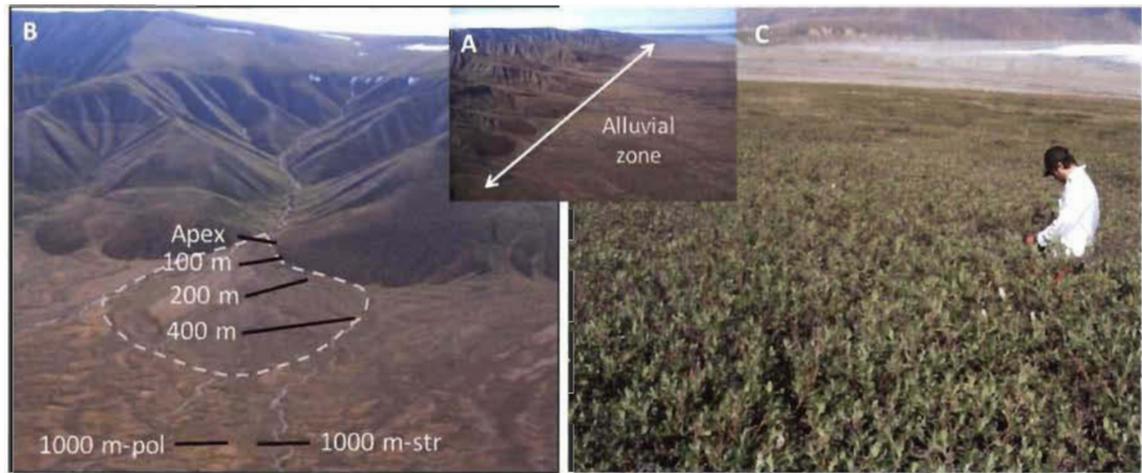


Figure 2.3 Illustration of the alluvial zone at the bottom of slopes (A) where alluvial fans (dash lines) are formed (B) and picture of a large *Salix richardsonii* settlement located the on fan C (C).

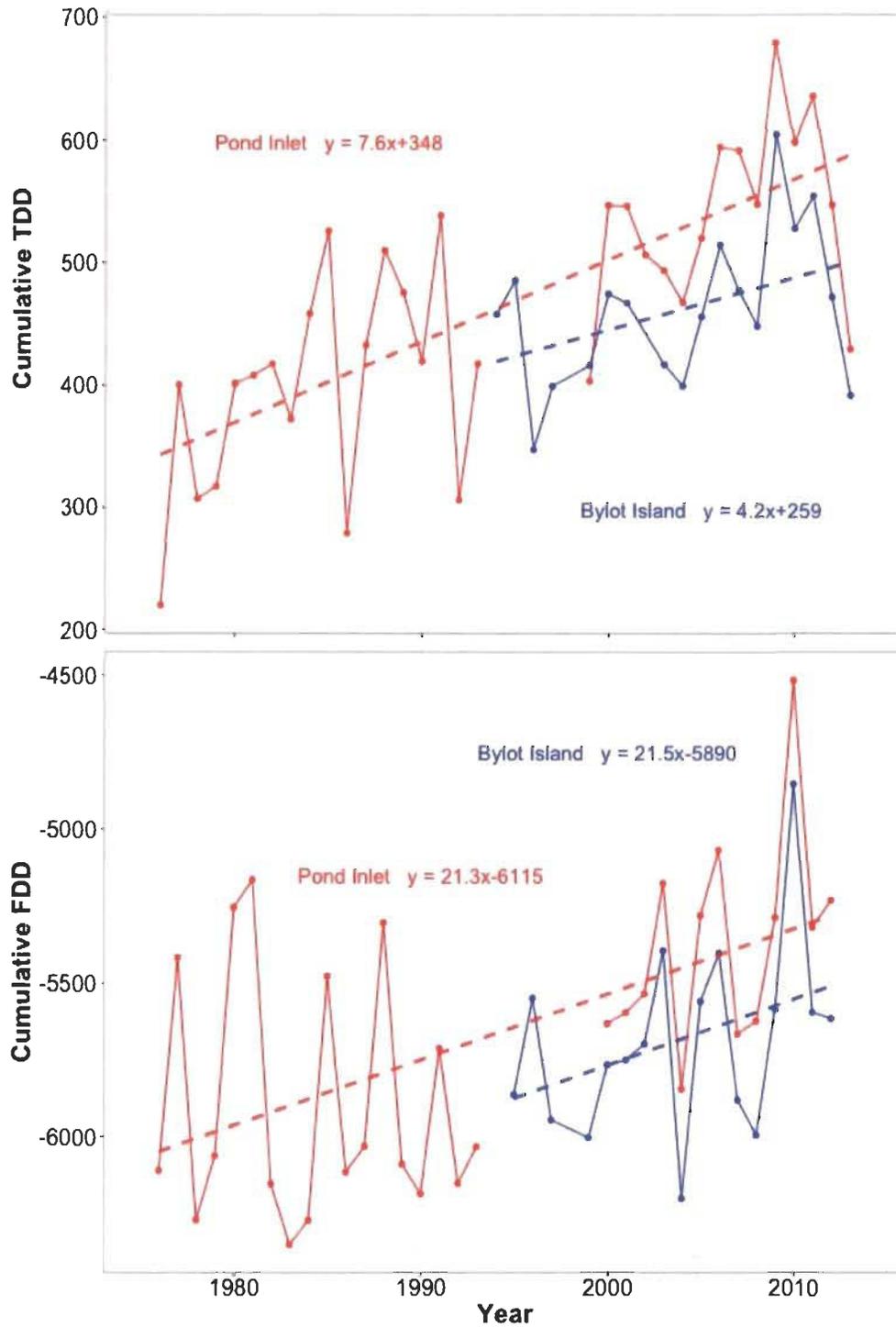


Figure 2.4 Cumulative thawing degree day (TDD) and cumulative freezing degree day (FDD) at the meteorological station of Pond Inlet from 1976 to 2013 and in the Qarlikturvik valley on Bylot Island from 1994 to 2013 (year 0 in the regression equations correspond to 1976 for Pond Inlet and 1994 for Bylot Island).

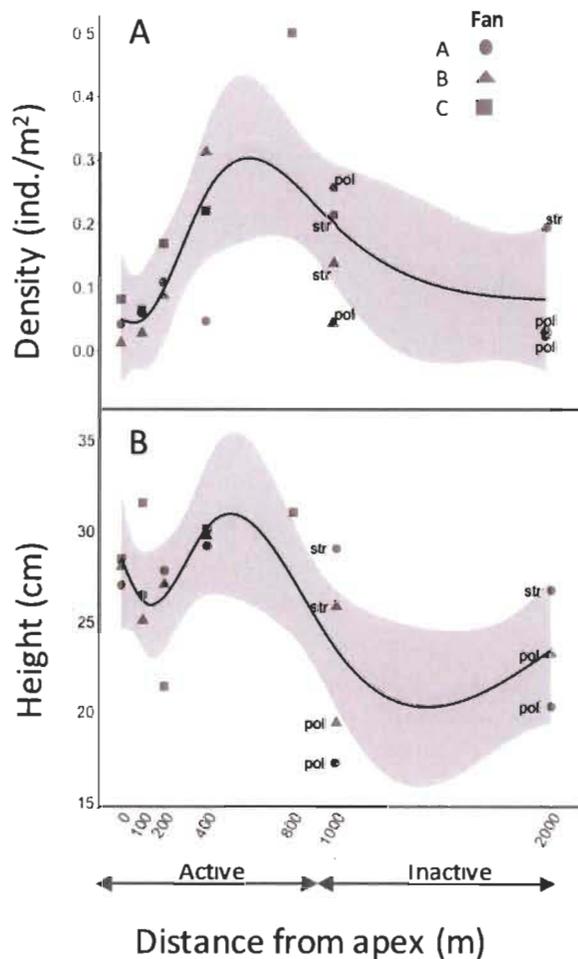


Figure 2.5 (A) Mean shrub density (ind./m²) and (B) average height (cm) per transect relative to the distance from the apex of alluvial fans. Fans A, B and C are respectively represented by circles, triangles and squares. Pol = polygon terrace, Str = polygon terrace with stream crossing the transect. Linear prediction was calculated using natural spline (4 knots) with confidence interval (0.95) in grey.

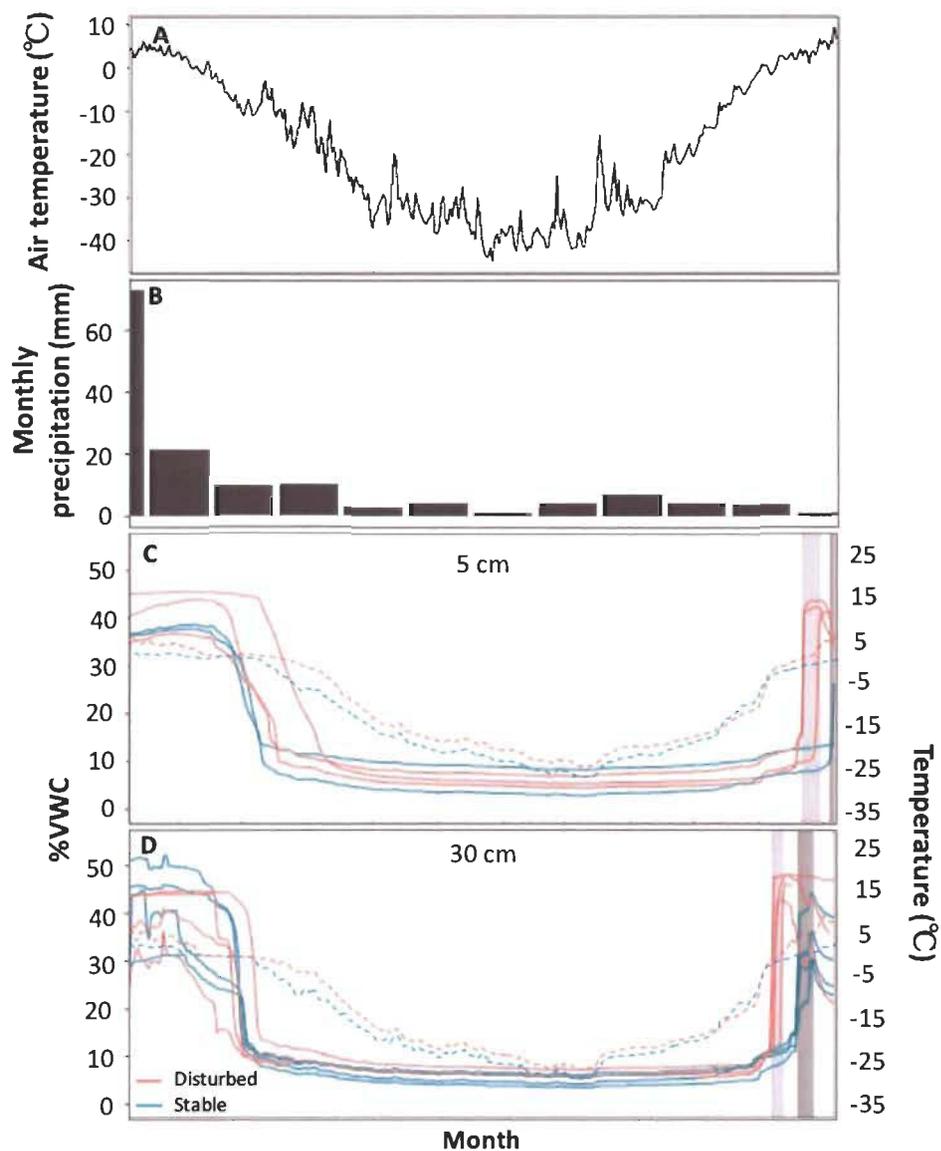


Figure 2.6 A: Average daily air temperature (Bylot Island), B: Cumulative monthly precipitations C, D: Maximum soil humidity content (Solid line – %VWC) and average temperature (Dash line – °C) per day monitored from the 9th of August 2014 to the 6th of July 2015 at 5 cm (C) and 30 cm (D) (Humidity : n_{loggers} 5 cm : 4 disturbed, 4 stable, n_{loggers} 30 cm : 3 disturbed, 2 stable; Temperature: n_{loggers} 5 cm : 2 disturbed, 3 stabilized, n_{loggers} 30 cm : 2 disturbed, 2 stable). Thaw period for disturbed (light grey) and stable (dark grey) environment.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce mémoire élabore un premier portrait de la distribution de l'arbuste érigé *Salix richardsonii* à sa limite nordique de répartition dans l'est de l'Arctique canadien. Les résultats de l'étude permettent de dresser le portrait de la distribution actuelle de l'espèce et d'identifier les conditions environnementales qui la favorise dans l'aire d'étude.

Dans un premier temps, la distribution de *S. richardsonii* a été étudiée sur l'île Bylot et dans les régions avoisinantes afin de répertorier les environnements qui favorisent l'espèce à cette latitude. Les résultats montrent que l'espèce est retrouvée dans la plupart des classes végétales identifiées par Duclos *et al.* (2006) ainsi que dans la plupart des environnements géomorphologiques reconnus par Klassen (1993). On remarque aussi que les parcelles où l'espèce est présente sont regroupées spatialement et que plusieurs de ces parcelles se retrouvent dans la vallée Qarlikturvik sur l'île Bylot. Cependant, on remarque que lorsque l'échantillonnage n'est pas ciblé l'abondance de *S. richardsonii* demeure relativement faible (Annexe A). Néanmoins des peuplements de plusieurs milliers de mètres carrés sont présents dans les environnements favorables à l'espèce. Dans la vallée Qarlikturvik, des populations abondantes de l'espèce sont retrouvées en association avec les cônes alluviaux (Annexe B). Il a été montré, dans un deuxième temps, que l'hydrologie et la sédimentation sur les cônes alluviaux génèrent des perturbations et des conditions hydriques et thermiques plus élevées que dans les milieux environnants (Chapitre 2). Il en résulte des densités arbustives plus fortes et des arbustes de plus grande taille que dans la zone adjacente non affectée par l'activité hydrologique et sédimentaire des cônes.

L'histoire passée (Bigelow *et al.* 2003; Alsos *et al.* 2007) et récente (Tape *et al.* 2006; Forbes *et al.* 2010; Myers-Smith *et al.* 2011b) nous montre que les saules sont bien

adaptés à coloniser de nouveaux environnements lorsque les conditions climatiques le permettent. Or, les données climatiques indiquent une augmentation annuelle de 0,08 °C et une augmentation du nombre de degré-jour de dégel de 7.6 (1976-2013) dans l'aire d'étude (Environment Canada 2017). De plus, la présence d'individus isolés à l'île Bylot témoigne de la capacité de l'espèce à se reproduire et à s'établir par graine à sa limite nordique de distribution. On peut donc s'attendre à ce que l'espèce augmente dans le paysage au cours des prochaines années. Comme l'espèce est située à sa limite nordique de distribution, une légère amélioration des conditions de croissance pourrait se solder par une augmentation marquée de l'abondance de l'espèce (Svoboda and Henry 1987; Gonzalez et al. 2010; Myers-Smith et al. 2015). Dans un écosystème essentiellement colonisé par des espèces végétales herbacées et prostrées, l'augmentation de *S. richardsonii* entraînerait un changement majeur pour l'écosystème (Myers-Smith et al. 2011b). Qui plus est, les peuplements en marge de leur distribution sont les plus apte à coloniser les environnements adjacents (Alsos et al. 2007). Les populations de *S. richardsonii* de l'aire d'étude pourraient donc représenter une source de graines importante favorisant la colonisation des écosystèmes plus au nord où l'espèce est absente.

Les études sur l'augmentation arbustive dans le Haut-Arctique sont jusqu'ici parcellaires et ne documentent pas l'augmentation d'arbustes érigés (Callaghan et al. 2011; Epstein et al. 2013; Myers-Smith et al. 2015). Étant la première à s'intéresser à un arbuste érigé dans l'est de l'Arctique canadien à cette latitude, cette étude pourra servir de référence pour la compréhension de l'expansion arbustive dans cette zone de l'Arctique. En premier lieu, les futures recherches devraient porter sur le patron et la dynamique actuelle de l'espèce. Pour se faire, les parcelles de Duclos devrait être revisitées afin de vérifier si des changements de couvert et de présence de l'espèce sont survenus depuis l'échantillonnage en 2002-2003.

Ensuite des analyses dendrochronologiques pourraient permettre de voir si la croissance des saules est corrélée à l'augmentation des températures. Des analyses ont déjà été réalisées par Ariane Bisson sur des branches de saule récoltées en 2014.

Cependant (Ropars et al. 2017) ont démontré que les branches représentent un proxy beaucoup moins fiable que les collets pour les analyses dendrochronologiques réalisées sur des arbustes. Des analyses dendrochronologiques sur les collets à l'île Bylot pourraient faire suite aux travaux de (Forbes et al. 2010) qui obtenait une très bonne corrélation entre l'augmentation des températures et la croissance de *S. richardsonii* en Russie Arctique. Des analyses dendrochronologiques pourrait également être effectuées en parallèle au suivi des conditions abiotiques entre les individus isolés et les peuplements denses de l'espèce. Ces résultats permettraient de voir comment les conditions environnementales diffèrent entre ces deux groupes et si elles ont une incidence sur la croissance des saules. En deuxième lieu, la documentation des peuplements de l'espèce à l'aide d'images haute résolution de drone permettrait d'établir un point de comparaison à plus grande échelle pour les changements futurs. L'analyse de ces images permettrait de répertorier les saules, mais également d'évaluer les caractéristiques environnementales à l'échelle du paysage qui favorisent l'espèce tel que la direction des vents dominants, l'indice d'humidité topographique, l'élévation et le substrat au sol. Subséquemment, ces résultats pourraient servir à modéliser l'expansion arbustive à l'échelle de l'aire d'étude. En dernier lieu, les conséquences de la présence et de l'augmentation potentielle de l'espèce sur les écosystèmes devraient être évaluées. L'augmentation d'arbuste érigé dans l'aire d'étude peut engendrer des conséquences importantes sur le régime thermique du sol (pergélisol, distribution de la neige, albédo), les espèces animales (lemming, oiseaux nicheurs) et les communautés végétales. L'étude de ces composantes en lien avec l'espèce permettrait de prévoir l'ampleur des changements à venir dans le cadre d'une augmentation arbustive à l'île Bylot.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ackerman, D., D. Griffin, S. E. Hobbie, et J. C. Finlay. 2017. Arctic shrub growth trajectories differ across soil moisture levels. *Global Change Biology*. 23 : 4294–4302. doi : 10.1111/gcb.13677
- Aiken, S. G., M. J. Dallwitz, L. L. Consaul, C. L. McJannet, R. L. Boles, G. W. Argus, J. M. Gillett, P. J. Scott, et al. 2007. Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. *National Research Council of Canada*. Ottawa.
- Aitken, S. N., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, et S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1: 95–111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Allard, M. 1996. Geomorphological changes et permafrost dynamics: key factors in changing Arctic ecosystems. An example from Bylot Island, Nunavut, Canada. *Geoscience Canada* 23: 205–212. doi: 10.12789/gc.v23i4.3916
- Alsos, I. G., P. B. Eidesen, D. Ehrich, I. Skrede, K. Westergaard, G. H. Jacobsen, J. Y. Landvik, P. Taberlet, et al. 2007. Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science* 316: 1606–1609. doi: 10.1126/science.1139178
- AMAP. 2017. Snow, Water, Ice and Permafrost. Summary for Policy-makers. *Monitoring and assessment Programme (AMAP)*. Oslo
- Barbour, M. G., et W. D. Billings. 2000. North American terrestrial vegetation. *Cambridge University Press*. Cambridge.
- Barry, R. G. 1967. Seasonal location of the Arctic front over North America. *Geographical Bulletin* 9: 79–95. doi: 10.1002/joc.1940
- Bengtsson, L., K. I. Hodges, S. Koumoutsaris, M. Zahn, et P. Berrisford. 2013. The changing energy balance of the polar regions in a warmer climate. *Journal of Climate* 26: 3112–3129. doi: 10.1175/JCLI-D-12-00233.1
- Bhatt, U. S., D. A. Walker, M. K. Reynolds, J. C. Comiso, H. E. Epstein, G. Jia, R. Gens, J. E. Pinzon, et al. 2010. Circumpolar Arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline. *Earth Interactions* 14: 1–20. doi: 10.1175/2010EI315.1

- Bigelow, N. H., L. B. Brubaker, M. E. Edwards, S. P. Harrison, I. C. Prentice, P. M. Anderson, A. A. Andreev, P. J. Bartlein, et al. 2003. Climate change and Arctic ecosystems: 1. Vegetation changes north of 55° N between the last glacial maximum, mid-Holocene, and present. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 108: 8170. doi: 10.1029/2002JD002559
- Billings, W. D. 1987. Constraints to plant growth, reproduction, and establishment in arctic environments. *Arctic and Alpine Research* 19: 357–365. doi: 10.2307/1551400
- Billings, W. D., et H. A. Mooney. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews* 43: 481–529. doi: 10.1111/j.1469-185X.1968.tb00968.x
- Blair, T. C., et J. G. McPherson. 2009. Processes and Forms of Alluvial Fans. Dans A. J. Parsons et A. D. Abrahams (dir.), *Geomorphology of Desert Environments*. pp 413–467. *Springer Netherlands*. Dordrecht. doi: 10.1007/978-1-4020-5719-9_14.
- Blikra, L. H., et W. Nemeč. 1998. Postglacial colluvium in western Norway: depositional processes, facies and palaeoclimatic record. *Sedimentology* 45: 909–960. doi: 10.1046/j.1365-3091.1998.00200.x
- Bliss, L. C. 1962. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic* 15: 117–144. doi: 10.14430/arctic3564
- Blok, D., M. Heijmans, G. Schaepman-Strub, A. V. Kononov, T. C. Maximov, et F. Berendse. 2010. Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra. *Global Change Biology* 16: 1296–1305. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02110.x
- Blok, D., G. Schaepman-Strub, H. Bartholomeus, M. M. Heijmans, T. C. Maximov, et F. Berendse. 2011. The response of Arctic vegetation to the summer climate: relation between shrub cover, NDVI, surface albedo and temperature. *Environmental Research Letters* 6: 035502. doi: 10.1088/1748-9326/6/3/035502
- Blott, S. J., et K. Pye. 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth surface processes and Landforms* 26: 1237–1248. doi: 10.1002/esp.261
- Bohn, H. L., D. G. Strawn, et G. A. O'Connor. 2015. *Soil chemistry*. 4th edition. John Wiley & Sons. Chichester.

- Bonfils, C. J. W., T. J. Phillips, D. M. Lawrence, P. Cameron-Smith, W. J. Riley, et Z. M. Subin. 2012. On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate. *Environmental Research Letters* 7: 015503. doi: 10.1088/1748-9326/7/1/015503
- Boulanger-Lapointe, N., E. Lévesque, S. Boudreau, G. H. Henry, et N. M. Schmidt. 2014. Population structure and dynamics of Arctic willow (*Salix arctica*) in the High Arctic. *Journal of Biogeography* 41: 1967–1978. doi: 10.1111/jbi.12350
- Boyd, D. W. 1979. Degree days: The different types. *Building Research Note* 138: 8. Repéré à <http://nparc.nrc-cnrc.gc.ca/>
- Braun-Blanquet, J. 1932. Plant sociology. The study of plant communities. McGraw-Hill. New-York.
- Bret-Harte, M. S., G. R. Shaver, J. P. Zoerner, J. F. Johnstone, J. L. Wagner, A. S. Chavez, R. F. Gunkelman IV, S. C. Lippert, et al. 2001. Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment. *Ecology* 82: 18–32. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[0018:DPABNT]2.0.CO;2
- Bryson, R. A. 1966. Air masses, streamlines and the boreal forest. *Geographical Bulletin* 8: 228–269. Repéré à <https://core.tdar.org/>
- Buizer, B., S. Weijers, P. M. Van Bodegom, I. G. Alsos, P. B. Eidesen, J. van Breda, M. de Korte, J. van Rijckevorsel, et al. 2012. Range shifts and global warming: ecological responses of *Empetrum nigrum* L. to experimental warming at its northern (high Arctic) and southern (Atlantic) geographical range margin. *Environmental Research Letters* 7: 025501. doi: 10.1088/1748-9326/7/2/025501
- Bunn, A. G., et S. J. Goetz. 2006. Trends in satellite-observed circumpolar photosynthetic activity from 1982 to 2003: the influence of seasonality, cover type, and vegetation density. *Earth Interactions* 10: 1–19. doi: 10.1175/EI190.1
- Bush, A. B., et S. G. H. Philander. 1999. The climate of the Last Glacial Maximum: Results from a coupled atmosphere-ocean general circulation model. *Journal of Geophysical Research* 104: e524. doi: 10.1029/1999JD900447
- Callaghan, T. V., L. O. Björn, Y. Chernov, T. Chapin, T. R. Christensen, B. Huntley, R. A. Ims, M. Johansson, et al. 2004. Biodiversity, distributions and adaptations of Arctic species in the context of environmental change. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 33: 404–417. doi: 10.1579/0044-7447-33.7.404

- Callaghan, T. V., C. E. Tweedie, J. Åkerman, C. Andrews, J. Bergstedt, M. G. Butler, T. R. Christensen, D. Cooley, et al. 2011. Multi-decadal changes in tundra environments and ecosystems: synthesis of the International Polar Year-Back to the Future Project (IPY-BTF). *Ambio* 40: 705–716. doi: 10.1007/s13280-011-0162-4
- CEN. 2016. Climate station data from Bylot Island in Nunavut, Canada, v. 1.7 (1992-2016). *Nordicana D2*, doi: 10.5885/45039SL-EE76C1BDAADC4890.
- Chapin, F. S., N. Fetcher, K. Kielland, K. R. Everett, et A. E. Linkins. 1988. Productivity and nutrient cycling of Alaskan tundra: enhancement by flowing soil water. *Ecology* 69: 693–702. doi: 10.2307/1941017
- Chapin, F. S., M. S. Bret-Harte, S. E. Hobbie, et H. Zhong. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7: 347–358. doi: 10.2307/3236278
- Chapin, F. S., M. Sturm, M. C. Serreze, J. P. McFadden, J. R. Key, A. H. Lloyd, A. D. McGuire, T. S. Rupp, et al. 2005. Role of land-surface changes in Arctic summer warming. *Science* 310: 657–660. doi: 10.1126/science.1117368
- Chapin, F. S. 1983. Direct and indirect effects of temperature on arctic plants. *Polar Biology* 2: 47–52. doi: 10.1007/BF00258285
- Chapin, F. S., et G. R. Shaver. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66: 564–576. doi: 10.2307/1940405
- Chapin, F. S., G. R. Shaver, A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer, et J. A. Laundre. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76: 694–711. doi: 10.2307/1939337
- Clark, P. U., et A. C. Mix. 2002. Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 21: 1–7. doi: 10.1016/S0277-3791(01)00118-4
- Curasi, S. R., M. M. Loranty, et S. M. Natali. 2016. Water track distribution and effects on carbon dioxide flux in an eastern Siberian upland tundra landscape. *Environmental Research Letters* 11: 045002. doi: 10.1088/1748-9326/11/4/045002
- Dahl-Jensen, D., K. Mosegaard, N. Gundestrup, G. D. Clow, S. J. Johnsen, A. W. Hansen, et N. Balling. 1998. Past temperatures directly from the Greenland ice sheet. *Science* 282: 268–271. doi: 10.1126/science.282.5387.268

- Davis, B. A., S. Brewer, A. C. Stevenson, et J. Guiot. 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews* 22: 1701–1716. doi: 10.1016/S0277-3791(03)00173-2
- De Haas, T., M. G. Kleinans, P. E. Carbonneau, L. Rubensdotter, et E. Hauber. 2015. Surface morphology of fans in the High-Arctic periglacial environment of Svalbard: Controls and processes. *Earth-Science Reviews* 146: 163–182. doi: 10.1016/j.earscirev.2015.04.004
- DeMarco, J., M. C. Mack, et M. S. Bret-Harte. 2014. Effects of arctic shrub expansion on biophysical vs. biogeochemical drivers of litter decomposition. *Ecology* 95: 1861–1875. doi: 10.1890/13-2221.1
- Domine, F., M. Barrere, D. Sarrazin, S. Morin, et L. Arnaud. 2015. Automatic monitoring of the effective thermal conductivity of snow in a Low-Arctic shrub tundra. *The Cryosphere* 9: 1265–1276. doi: 10.5194/tc-9-1265-2015
- Domine, F., M. Barrere, et S. Morin. 2016. The growth of shrubs on high Arctic tundra at Bylot Island: impact on snow physical properties and permafrost thermal regime. *Biogeosciences* 13: 6471. doi: 10.5194/bg-13-6471-2016
- Douhovnikoff, V., G. R. Goldsmith, K. D. Tape, C. Huang, N. Sur, et M. S. Bret-Harte. 2010. Clonal diversity in an expanding community of arctic *Salix* spp. and a model for recruitment modes of arctic plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42: 406–411. doi: 10.1657/1938-4246-42.4.406
- Duclos, I., E. Lévesque, D. Gratton, et P.-A. Bordeleau. 2006. Vegetation mapping of Bylot Island and Sirmilik National Park: Final report. *Parks Canada*, Iqaluit. Rapport non publié.
- Edwards, M. E., P. M. Anderson, L. B. Brubaker, T. A. Ager, A. A. Andreev, N. H. Bigelow, L. C. Cwynar, W. R. Eisner, et al. 2000. Pollen-based biomes for Beringia 18,000, 6000 and 0 14C yr bp. *Journal of Biogeography* 27: 521–554. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00426.x
- Elmendorf, S. C., G. H. Henry, R. D. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. Cornelissen, T. A. Day, et al. 2012. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change* 2: 453–457. doi: 10.1038/nclimate1465
- Environment Canada. 2017. Canadian Climate Normals, 1976–2013, Pond Inlet.

- Epstein, H. E., M. K. Reynolds, D. A. Walker, U. S. Bhatt, C. J. Tucker, et J. E. Pinzon. 2012. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades. *Environmental Research Letters* 7: 015506. doi:10.1088/1748-9326/7/1/015506
- Epstein, H. E., I. Myers-Smith, et D. A. Walker. 2013. Recent dynamics of arctic and sub-arctic vegetation. *Environmental Research Letters* 8: 015040. doi: doi:10.1088/1748-9326/8/1/015040
- Forbes, B. C., M. Fauria, et P. Zetterberg. 2010. Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology* 16: 1542–1554. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02047.x
- Fortier, D., et M. Allard. 2004. Late Holocene syngenetic ice-wedge polygons development, Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 997–1012. doi: 10.1139/e04-031
- Fortier, D., et M. Allard. 2005. Frost-cracking conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic Archipelago. *Permafrost and Periglacial Processes* 16: 145–161. doi: 10.1002/ppp.504
- Fortier, D., M. Allard, et F. Pivot. 2006. A late-Holocene record of loess deposition in ice-wedge polygons reflecting wind activity and ground moisture conditions, Bylot Island, eastern Canadian Arctic. *The Holocene* 16: 635–646. doi: 10.1191/0959683606h1960rp
- Frost, G. V., et H. E. Epstein. 2014. Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s. *Global Change Biology* 20: 1264–1277. doi: 10.1111/gcb.12406
- Frost, G. V., H. E. Epstein, D. A. Walker, G. Matyshak, et K. Ermokhina. 2013. Patterned-ground facilitates shrub expansion in Low Arctic tundra. *Environmental Research Letters* 8: 015035. doi: 10.1088/1748-9326/8/1/015035
- Frost, G. V., H. E. Epstein, et D. A. Walker. 2014. Regional and landscape-scale variability of Landsat-observed vegetation dynamics in northwest Siberian tundra. *Environmental Research Letters* 9: 025004. doi: 10.18130/v39b76
- Gauthier, G., J. Bêty, M.-C. Cadieux, P. Legagneux, M. Doiron, C. Chevallier, S. Lai, A. Tarroux, et al. 2013. Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophy Transaction Royal Society B* 368: 20120482. doi: 10.1098/rstb.2012.0482

- Gonzalez, P., R. P. Neilson, J. M. Lenihan, et R. J. Drapek. 2010. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Ecology and Biogeography* 19: 755–768. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00558.x
- Gould, W. A., S. Edlund, S. Zoltai, M. Reynolds, D. A. Walker, et H. Maier. 2002. Canadian Arctic vegetation mapping. *International Journal of Remote Sensing* 23: 4597–4609. doi: 10.1080/01431160110113962
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*: 1169–1194. doi: 10.1086/283244
- Grosse, G., S. Goetz, A. D. McGuire, V. E. Romanovsky, et E. A. Schuur. 2016. Changing permafrost in a warming world and feedbacks to the Earth system. *Environmental Research Letters* 11: 040201. doi: 10.1088/1748-9326/11/4/040201
- Hallinger, M., et M. Wilmking. 2011. No change without a cause—why climate change remains the most plausible reason for shrub growth dynamics in Scandinavia. *New Phytologist* 189: 902–908. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03624.x
- Hallinger, M., M. Manthey, et M. Wilmking. 2010. Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist* 186: 890–899. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03223.x
- Harms, T. K., et J. B. Jones. 2012. Thaw depth determines reaction and transport of inorganic nitrogen in valley bottom permafrost soils. *Global change biology* 18: 2958–2968. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02731.x
- Harms, T. K., B. W. Abbott, et J. B. Jones. 2014. Thermo-erosion gullies increase nitrogen available for hydrologic export. *Biogeochemistry* 117: 299–311. doi: 10.1007/s10533-013-9862-0
- Harvey, A. M., A. E. Mather, et M. Stokes. 2005. Alluvial fans: geomorphology, sedimentology, dynamics—introduction. A review of alluvial-fan research. *Geological Society, London, Special Publications* 251: 1–7. doi: 10.1144/GSL.SP.2005.251.01.01
- Hermanutz, L. A., D. J. Innes, et I. M. Weis. 1989. Clonal structure of arctic dwarf birch (*Betula glandulosa*) at its northern limit. *American Journal of Botany* 76: 755–761. doi: 10.2307/2444422

- Hill, G. B., et G. H. Henry. 2011. Responses of High Arctic wet sedge tundra to climate warming since 1980. *Global Change Biology* 17: 276–287. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02244.x
- Hill, M. O. 1979. TWINSpan: A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. *Cornell University*, Ithaca et New-York.
- Hinzman, L. D., N. D. Bettez, W. R. Bolton, F. S. Chapin, M. B. Dyurgerov, C. L. Fastie, B. Griffith, R. D. Hollister, et al. 2005. Evidence and implications of recent climate change in northern Alaska and other arctic regions. *Climatic Change* 72: 251–298. doi: 10.1007/s10584-005-5352-2
- Hinzman, L. D., C. J. Deal, A. D. McGuire, S. H. Mernild, I. V. Polyakov, et J. E. Walsh. 2013. Trajectory of the Arctic as an integrated system. *Ecological Applications* 23: 1837–1868. doi: 10.1890/11-1498.1
- Hirota, J., et J. P. Szyper. 1975. Separation of total particulate carbon into inorganic and organic components. *Limnology and Oceanography* 20: 896–900. doi: 10.4319/lo.1975.20.5.0896
- Hobbie, S. E. 1996. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: 503–522. doi: 10.2307/2963492
- Hoffert, M. I., et C. Covey. 1992. Deriving global climate sensitivity from palaeoclimate reconstructions. *Nature* 360: 573–576. doi: 10.1038/360573a0
- Hudson, J. M., et G. H. R. Henry. 2009. Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008. *Ecology* 90: 2657–2663. doi: 10.1890/09-0102.1
- Hultén, E., et M. Fries. 1986. Atlas of North European vascular plants (North of the Tropic of Cancer), Vols. I-III. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
- 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. *Cambridge University Press*. Cambridge et New-York
- IPCC. 2014. Climate Change 2014–Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects. *Cambridge University Press*. Cambridge
- Ishida, S., A. Yamazaki, Y. Takanose, et T. Kamitani. 2010. Off-channel temporary pools contribute to native riparian plant species diversity in a regulated river floodplain. *Ecological Research* 25: 1045–1055

- Jackson, S. T., R. S. Webb, K. H. Anderson, J. T. Overpeck, T. Webb III, J. W. Williams, and B. C. S. Hansen. 2000. Vegetation and environment in Eastern North America during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 19: 489–508. doi: 10.1016/S0277-3791(99)00093-1
- Jeffries, M. O., J. Ritcher-Menge, et J. E. Overland. 2015. Arctic Report Card 2015. Johnstone, J. F., and S. V. Kokelj. 2008. Environmental conditions and vegetation recovery at abandoned drilling mud sumps in the Mackenzie Delta region, Northwest Territories, Canada. *Arctic*: 61: 199–211. doi: 10.14430/arctic35
- Jonasson, S., A. Michelsen, I. K. Schmidt, et E. V. Nielsen. 1999. Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrient, and light regimes in the arctic. *Ecology* 80: 1828–1843. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1828:RIMAPT]2.0.CO;2
- Jorgenson, M. T., C. H. Racine, J. C. Walters, et T. E. Osterkamp. 2001. Permafrost degradation and ecological changes associated with a warming climate in central Alaska. *Climatic change* 48: 551–579. doi: 10.1023/A:1005667424292
- Kemper, J. T., et S. E. Macdonald. 2009. Directional change in upland tundra plant communities 20-30 years after seismic exploration in the Canadian low-arctic. *Journal of Vegetation Science* 20: 557–567. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01069.x
- Kenkel, N. C., et J. Podani. 1991. Plot size and estimation efficiency in plant community studies. *Journal of vegetation science* 2: 539–544. Répéré à <http://www.jstor.org/stable/3236036>
- Klassen, R. A. 1993. Quaternary geology and glacial history of Bylot Island, Northwest Territories. *Geological Survey of Canada memoir* Vol. 429. Ottawa.
- Kokelj, S. V., M. J. Palmer, T. C. Lantz, et C. R. Burn. 2017. Ground Temperatures and Permafrost Warming from Forest to Tundra, Tuktoyaktuk Coastlands and Anderson Plain, NWT, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*. doi: 10.1002/ppp.1934
- Koshkarova, V. L., et A. D. Koshkarov. 2004. Regional signatures of changing landscape and climate of northern central Siberia in the Holocene. *Geologiya i Geofizika* 45: 717–729
- Krebs, J. S., et R. G. Barry. 1970. The Arctic Front and the Tundra-Taiga Boundary in Eurasia. *Geographical Review* 60: 548–554. doi: 10.2307/213773

- Kuc, M. 1974. Noteworthy vascular plants collected in southwestern Banks Island, NWT. *Arctic* 27: 146–150. doi: 10.14430/arctic2866
- Lane, S. N., L. Borgeaud, et P. Vittoz. 2016. Emergent geomorphic–vegetation interactions on a subalpine alluvial fan. *Earth Surface Processes and Landforms* 41: 72–86. doi: 10.1002/esp.3833
- Lang, S. I., J. H. Cornelissen, G. R. Shaver, M. Ahrens, T. V. Callaghan, U. Molau, C. J. ter Braak, A. Hölzer, et al. 2012. Consistent negative arctic warming effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity on two continents. *Global Change Biology* 18: 1096–1107. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02570.x
- Lantz, T. C., S. V. Kokelj, S. E. Gergel, et G. H. HENRY. 2009. Relative impacts of disturbance and temperature: persistent changes in microenvironment and vegetation in retrogressive thaw slumps. *Global Change Biology* 15: 1664–1675. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01917.x
- Lantz, T. C., S. E. Gergel, et S. V. Kokelj. 2010. Spatial heterogeneity in the shrub tundra ecotone in the Mackenzie Delta region, Northwest Territories: implications for Arctic environmental change. *Ecosystems* 13: 194–204. doi: 10.1007/s10021-009-9310-0
- Lawrence, D. M., et S. C. Swenson. 2011. Permafrost response to increasing Arctic shrub abundance depends on the relative influence of shrubs on local soil cooling versus large-scale climate warming. *Environmental Research Letters* 6: 045504. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045504
- Legendre, P., et L. F. Legendre. 2012. Numerical ecology. Vol. 24. Third edition. Elsevier. Amsterdam
- Lichtenthaler, H. K. 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of plant physiology* 148: 4–14. doi: 10.1016/S0176-1617(96)80287-2
- Ling, F., et T. Zhang. 2004. A numerical model for surface energy balance and thermal regime of the active layer and permafrost containing unfrozen water. *Cold Regions Science and Technology* 38: 1–15. doi: 10.1016/S0165-232X(03)00057-0
- Liston, G. E., J. P. Mcfadden, M. Sturm, et R. A. Pielke. 2002. Modelled changes in arctic tundra snow, energy and moisture fluxes due to increased shrubs. *Global Change Biology* 8: 17–32. doi: 10.1046/j.1354-1013.2001.00416.x

- Lønne, I., et W. Nemeč. 2004. High-arctic fan delta recording deglaciation and environment disequilibrium. *Sedimentology* 51: 553–589. doi: 10.1111/j.1365-3091.2004.00636.x
- Lorantý, M. M., et S. J. Goetz. 2012. Shrub expansion and climate feedbacks in Arctic tundra. *Environmental Research Letters* 7: 011005. doi: 10.1038/NCLIMATE2697
- Mack, M. C., E. A. Schuur, M. S. Bret-Harte, G. R. Shaver, et F. S. Chapin. 2004. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* 431: 440–443. doi: 10.1038/nature02887
- Marsh, P., M. Russell, S. Pohl, H. Haywood, et C. Onclin. 2009. Changes in thaw lake drainage in the Western Canadian Arctic from 1950 to 2000. *Hydrological Processes* 23: 145–158. doi: 10.1002/hyp.7179
- Masse, H., L. Rochefort, et G. Gauthier. 2001. Carrying Capacity of Wetland Habitats Used by Breeding Greater Snow Geese. *The Journal of Wildlife Management* 65: 271–281. doi: 10.2307/3802906
- Meltofte, H., T. R. Christensen, B. Elberling, M. C. Forchhammer, et M. Rasch. 2008. High-arctic ecosystem dynamics in a changing climate. Vol. 40. Academic Press. Oxford
- Miall, A. D., H. R. Balkwill, et W. S. Hopkins. 1980. Cretaceous and Tertiary sediments of Eclipse Trough, Bylot Island area, Arctic Canada, and their regional setting. *Geological Survey of Canada*. Vol. 79. Ottawa.
- Murray, D. F., et D. B. O. Savile. 1973. Arctic Adaptations in Plants. *Research Branch, Canada Department of Agriculture*. Vol. Monograph No. 6. Ottawa.
- Myers-Smith, I. H., D. S. Hik, C. Kennedy, D. Cooley, J. F. Johnstone, A. J. Kenney, et C. J. Krebs. 2011a. Expansion of canopy-forming willows over the twentieth century on Herschel Island, Yukon Territory, Canada. *Ambio* 40: 610–623. doi: 10.1007/s13280-011-0168-y
- Myers-Smith, I. H., B. C. Forbes, M. Wilmking, M. Hallinger, T. Lantz, D. Blok, K. D. Tape, M. Macias-Fauria, et al. 2011b. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters* 6: 045509. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509
- Myers-Smith, I. H., S. C. Elmendorf, P. S. Beck, M. Wilmking, M. Hallinger, D. Blok, K. D. Tape, S. A. Rayback, et al. 2015. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nature Climate Change* 5: 887–891. doi: 10.1038/nclimate2697

- Naito, A. T., et D. M. Cairns. 2011. Relationships between Arctic shrub dynamics and topographically derived hydrologic characteristics. *Environmental Research Letters* 6: 045506. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045506
- Natali, S. M., E. A. Schuur, et R. L. Rubin. 2012. Increased plant productivity in Alaskan tundra as a result of experimental warming of soil and permafrost. *Journal of Ecology* 100: 488–498. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01925.
- Oechel, W. C., S. J. Hastings, G. Vourlitis, M. Jenkins, G. Riechers, et N. Grulke. 1993. Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature* 361: 520–523. doi: 10.1038/361520a0
- Oksanen, J., G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. Michin, R. B. O’Hara, et al. 2016. *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-1.*
- Otto-Bliesner, B. L., E. C. Brady, G. Clauzet, R. Tomas, S. Levis, et Z. Kothavala. 2006. Last glacial maximum and Holocene climate in CCSM3. *Journal of Climate* 19: 2526–2544. doi: 10.1175/JCLI3748.1
- Pajunen, A. M., J. Oksanen, et R. Virtanen. 2011. Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra. *Journal of Vegetation Science* 22: 837–846. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x
- Paradis, M., E. Lévesque, et S. Boudreau. 2016. Greater effect of increasing shrub height on winter versus summer soil temperature. *Environmental Research Letters* 11: 085005. doi: 10.1088/1748-9326/11/8/085005
- Parker, K. C. 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation patterns on arid alluvial fans. *Journal of Arid Environments* 30: 19–39. doi: 10.1016/S0140-1963(95)80036-0
- Pearson, R. G., S. J. Phillips, M. M. Loranty, P. S. A. Beck, T. Damoulas, S. J. Knight, et S. J. Goetz. 2013. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change*. doi: 10.1038/nclimate1858
- Pithan, F., et T. Mauritsen. 2014. Arctic amplification dominated by temperature feedbacks in contemporary climate models. *Nature Geoscience* 7: 181–184. doi: 10.1038/ngeo2071
- Pop, E. W., S. F. Oberbauer, et G. Starr. 2000. Predicting vegetative bud break in two arctic deciduous shrub species, *Salix pulchra* and *Betula nana*. *Oecologia* 124: 176–184. doi: 10.1007/s004420050005.

- Prentice, I. C., et D. Jolly. 2000. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *Journal of Biogeography* 27: 507–519. doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00425.x
- Ropars, P., et S. Boudreau. 2012. Shrub expansion at the forest–tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Research Letters* 7: 015501. doi: 10.1088/1748-9326/7/1/015501
- Ropars, P., S. Angers-Blondin, M. Gagnon, I. H. Myers-Smith, E. Lévesque, et S. Boudreau. 2017. Different parts, different stories: climate sensitivity of growth is stronger in root collars vs. stems in tundra shrubs. *Global change biology*. doi: 10.1111/gcb.13631.
- Schmidt, N. M., C. Baittinger, J. Kollmann, et M. C. Forchhammer. 2010. Consistent dendrochronological response of the dioecious *Salix arctica* to variation in local snow precipitation across gender and vegetation types. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42: 471–475. doi: 10.1657/1938-4246-42.4.471
- Schuur, E. A., J. Bockheim, J. G. Canadell, E. Euskirchen, C. B. Field, S. V. Goryachkin, S. Hagemann, P. Kuhry, et al. 2008. Vulnerability of permafrost carbon to climate change: Implications for the global carbon cycle. *BioScience* 58: 701–714. doi: 10.1641/B580807
- Screen, J. A., et I. Simmonds. 2010. The central role of diminishing sea ice in recent Arctic temperature amplification. *Nature* 464: 1334–1337. doi: 10.1038/nature09051
- Shaver, G. R., M. S. Bret-Harte, M. H. Jones, J. Johnstone, L. Gough, J. Laundre, et F. S. Chapin. 2001. Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology* 82: 3163–3181. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[3163:SCIWFT]2.0.CO;2
- Steltzer, H., R. A. Hufbauer, J. M. Welker, M. Casalis, P. F. Sullivan, et R. Chimner. 2008. Frequent sexual reproduction and high intraspecific variation in *Salix arctica*: implications for a terrestrial feedback to climate change in the High Arctic. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 113: 2156–2202. doi: 10.1029/2007JG000503
- Stoffel, M., D. Conus, M. A. Grichting, I. Lièvre, et G. Maître. 2008. Unraveling the patterns of late Holocene debris-flow activity on a cone in the Swiss Alps: chronology, environment and implications for the future. *Global and Planetary Change* 60: 222–234. doi: 10.1016/j.gloplacha.2007.03.001

- Sturm, M., C. Racine, et K. Tape. 2001a. Climate change: increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: 546–547. doi: 10.1038/35079180
- Sturm, M., J. Holmgren, J. P. McFadden, G. E. Liston, F. S. Chapin, et C. H. Racine. 2001b. Snow-shrub interactions in Arctic tundra: a hypothesis with climatic implications. *Journal of Climate* 14: 336–344. doi: 10.1175/1520-0442(2001)014<0336:SSIIAT>2.0.CO;2
- Sturm, M., J. Schimel, G. Michaelson, J. M. Welker, S. F. Oberbauer, G. E. Liston, J. Fahnestock, et V. E. Romanovsky. 2005. Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *Bioscience* 55: 17–26. doi: 10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPCHC]2.0.CO;2
- Svoboda, J., et G. H. R. Henry. 1987. Succession in marginal Arctic Environments. *Arctic and Alpine research* 19: 373–384. doi: 10.2307/1551402
- Swanson, D. K. 2015. Environmental limits of tall shrubs in Alaska's arctic national parks. *PloS one* 10: e0138387. doi: 10.1371/journal.pone.0138387
- Tape, K. D., M. Hallinger, J. M. Welker, et R. W. Ruess. 2012. Landscape heterogeneity of shrub expansion in Arctic Alaska. *Ecosystems* 15: 711–724. doi: 10.1007/s10021-012-9540-4
- Tape, K. E. N., M. Sturm, et C. Racine. 2006. The evidence for shrub expansion in northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12: 686–702. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x
- Tremblay, B., E. Lévesque, et S. Boudreau. 2012. Recent expansion of erect shrubs in the Low Arctic: evidence from Eastern Nunavik. *Environmental Research Letters* 7: 035501. doi: 10.1088/1748-9326/7/3/035501
- Van Everdingen, R. 2005. Multi-language glossary of permafrost and related ground-ice terms. International Permafrost Association. Calgary.
- Villarreal, S., R. D. Hollister, D. R. Johnson, M. J. Lara, P. J. Webber, et C. E. Tweedie. 2012. Tundra vegetation change near Barrow, Alaska (1972–2010). *Environmental Research Letters* 7: 015508. doi: 10.1088/1748-9326/7/1/015508
- Wahren, C.-H., M. D. Walker, et M. S. Bret-Harte. 2005. Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment. *Global Change Biology* 11: 537–552. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00927.x

- Walker, D. A., M. K. Raynolds, F. J. Daniëls, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. A. Gould, A. E. Katenin, S. S. Kholod, et al. 2005. The circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* 16: 267–282. doi: 10.1111/j.1654-1103.2005.tb02365.x
- Walker, D. A., M. O. Leibman, H. E. Epstein, B. C. Forbes, U. S. Bhatt, M. K. Raynolds, J. C. Comiso, A. A. Gubarkov, et al. 2009. Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index. *Environmental Research Letters* 4: 045004. doi: 10.1088/1748-9326/4/4/045004
- Walker, D. A., H. E. Epstein, M. K. Raynolds, P. Kuss, M. A. Kopecky, G. V. Frost, F. J. Daniëls, M. O. Leibman, et al. 2012. Environment, vegetation and greenness (NDVI) along the North America and Eurasia Arctic transects. *Environmental Research Letters* 7: 015504. doi:10.1088/1748-9326/7/1/015504
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, et al. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 1342–1346. doi: 10.1073/pnas.0503198103
- Weijers, S., R. Broekman, et J. Rozema. 2010. Dendrochronology in the High Arctic: July air temperatures reconstructed from annual shoot length growth of the circumpolar dwarf shrub *Cassiope tetragona*. *Quaternary Science Reviews* 29: 3831–3842. doi: 10.1016/j.quascirev.2010.09.003
- Wheeler, H. C., T. T. Høye, et J.-C. Svenning. 2017. Wildlife species benefitting from a greener Arctic are most sensitive to shrub cover at leading range edges. *Global change biology*. doi: 10.1111/gcb.13837
- Whipple, K. X., G. Parker, C. Paola, et D. Mohrig. 1998. Channel dynamics, sediment transport, and the slope of alluvial fans: experimental study. *The Journal of geology* 106: 677–694. doi: 10.1086/516053
- White, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The botanical review* 45: 229–299. doi: 10.1007/BF02860857
- Yi, S., M. Woo, et M. A. Arain. 2007. Impacts of peat and vegetation on permafrost degradation under climate warming. *Geophysical Research Letters* 34: L16504. doi 10.1029/2007GL030550
- Yu, Q., H. Epstein, R. Engstrom, et D. Walker. 2017. Circumpolar arctic tundra biomass and productivity dynamics in response to projected climate change and herbivory. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.13632

ANNEXE A

ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DE L'ABONDANCE DE SALIX RICHARDSONII SUR L'ILE BYLOT ET DANS LE PARC NATIONAL DE SIRMILIK

Objectif

Analyser la distribution de l'abondance de *Salix richardsonii* sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik en fonction des communautés végétales et des classes géomorphologiques auxquelles l'espèce est associée.

Méthodologie

Établissement des parcelles

La distribution de l'abondance de *Salix richardsonii* a été analysée pour 581 parcelles de 25 m² distribuées dans le Parc National de Sirmilik. Les parcelles sont situées dans la plaine sud et le nord de l'île Bylot (n = 345), la péninsule de Borden (n = 191) et Oliver Sound (n = 45) (figure A.1 a).

507 parcelles ont été échantillonnées en 2000 et 2003 dans le cadre de la cartographie de la végétation sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik (Duclos et al. 2006). La localisation des sites était présélectionnée à partir d'images satellites (Landsat TM prises les 21 et 26 juillet 1998, pixel = 30 m) et était restreinte à des zones de 50 x 50 m homogènes répondant à trois critères ; un indice différentiel normalisé de végétation élevé (0.08 – 1.4), un angle d'incidence inférieur à 45° et une texture de

surface homogène. Ces critères visaient à établir les parcelles dans des environnements ayant une forte probabilité d'avoir un couvert végétal élevé ainsi que des conditions topographiques et un patron spatial de la composition structurelle de la végétation et du sol homogènes.

Les parcelles restantes ont été établies en 2014 exclusivement dans la vallée Qarlikturvik et suivent un gradient d'abondance de l'espèce d'intérêt (figure A.2 b). Parmi celles-ci, 54 ont été implantées en association avec des peuplements abondants de *S. richardsonii* retrouvés dans la vallée. Une partie des parcelles est directement associée aux peuplements situés en marge de trois cônes alluviaux. Les 20 parcelles restantes sont centrées sur des individus isolés.

Pour chaque parcelle, l'abondance du couvert des espèces végétales a été mesurée selon les classes d'abondance modifiées de Braun-Blanquet (1932). Pour les parcelles du rapport de la cartographie végétale, un échantillonnage supplémentaire a été réalisé dans un rayon de 20 m autour de celles-ci afin de dénombrer les espèces non répertoriées dans les parcelles de 25 m². Cependant seul le couvert des espèces mesurées à l'intérieur des parcelles a été conservé pour l'analyse afin de comparer avec les parcelles centrées sur *S. richardsonii*.

Classification selon les classes végétales

Les données de couvert végétal incluses dans le rapport du Parc National de Sirmilik ont été classifiées par une analyse des espèces indicatrices (TWINSPAN, paramètres par défaut ; Hill (Hill 1979), PC-ORD v4). Le type végétal de chaque parcelle était d'abord nommé d'après la forme végétale dominante puis sur la base de référence standard développée par la Classification internationale des communautés écologiques en collaboration avec le Natural Heritage Network, NatureServe et The Nature Conservancy (Grossman et al., 1998).

Afin d'intégrer les deux bases de données, la nomenclature a été vérifiée selon la flore de l'archipel Arctique Canadien (Aiken et al. 2007). Lorsque les groupes n'avaient pas été échantillonnés au même niveau de précision, les *taxa* étaient regroupés au genre. Une analyse de correspondance redressée (DCA) a ensuite été effectuée afin de visualiser la distribution des sites associés à *S. richardsonii* par rapport aux sites présentés dans le rapport du parc national de Sirmilik (figure A.2) (R, version 3.3.2, package Vegan, (Oksanen et al. 2016). L'analyse a été calculée à partir des valeurs de classe moyenne ayant subi une transformation arcsin racine carré (Legendre and Legendre 2012).

Classification selon les classes géomorphologiques

Les classes géomorphologiques associées à chaque parcelle ont été déterminées à partir de la carte de la géologie superficielle de l'île Bylot et des régions adjacentes (Klassen 1993). Le géoréférencement de la carte des géologies superficielles a été effectué manuellement dans un système d'information géographique (ArcGIS version 10.2.2) à partir d'une image satellite (GeoEYE - 2 September 2010, pixel = 0.5 m). Les parcelles échantillonnées étaient juxtaposées sur la carte géoréférencée puis une classe géomorphologique était assignée à chaque parcelle. Un total de 51 parcelles localisées hors de la zone couverte par la carte n'a pas été considéré. La moyenne de l'abondance de *S. richardsonii* a été calculée pour chaque classe végétale et géomorphologique.

Résultats

Communautés végétales

L'analyse de correspondance redressée permet d'identifier trois ensembles de sites (figure A.2). Le premier axe représentant 28% de la variance expliquée divise les communautés végétales associées à *Salix richardsonii* par rapport aux autres. Les classes

1 et 3 présentant toutes deux des conditions humides sont également tirées du côté droit du graphique. L'axe deux comptant pour 21% de la variance expliquée divise principalement les sites en fonction de la structure végétale. Les sites caractérisés par une végétation herbacée (2, 4, 8) sont vers le haut et ceux associés à la toundra arbustive sont vers le bas (5, 6, 7). Les communautés végétales des parcelles centrées sur des individus isolés (SR isolé) sont plus rapprochées des classes végétales inventoriées dans le rapport de la cartographie végétale. Quant aux parcelles associées aux peuplements de l'espèce, (Parcelles associées à SR), elle présentent un grand gradient de communautés qui se sépare assez clairement du reste des communautés végétales.

Distribution de l'abondance de l'espèce

Salix richardsonii est présent dans 25 % des parcelles échantillonnées et à travers une grande gamme de communautés végétales, mais se retrouve principalement dans les classes 1, 3, 5 et 6 où il apparaît dans 25 à 50 % des parcelles (tableau A.1). Les communautés végétales où l'espèce est fréquente correspondent à celles localisées à proximité des communautés associées à *S. richardsonii* dans l'ordination. À l'inverse, la fréquence de l'espèce est très faible pour les classes 2, 4 et 7 et est absente dans les parcelles appartenant à la classe 8. Dans tous les cas cependant, les parcelles échantillonnées dans le rapport de Duclos et al. (2006) présentent des pourcentages de couvert ne dépassant pas 2,2% tandis que le recouvrement dans les parcelles associées à *Salix richardsonii* était de 30%.

Salix richardsonii est présent dans toutes les classes géomorphologiques identifiées par Klassen (1993) à l'exception des classes Mr, Gk, Go et Gs (tableau A.1). Cependant les classes où l'espèce est absente ont été peu échantillonnées avec au maximum sept parcelles par classe. Il est donc difficile de conclure que l'espèce est absente de ces environnements dans l'aire d'étude. Les classes géomorphologiques Glaciaire et Non Glaciaire présentant les fréquences les plus importantes et un effort d'échantillonnage plus élevé. Les classes appartenant à la roche-mère préquaternaire présentent des fréquences relativement basses malgré un effort d'échantillonnage

comparable aux classes où l'espèce est plus abondante. Le couvert moyen de *Salix richardsonii* est néanmoins inférieur à 1.5% pour chaque classe géomorphologique échantillonnée à l'exception des classes incluant les parcelles associées aux peuplements de l'espèce. Les classes C et E, associées aux peuplements de *S. richardsonii*, correspondent respectivement à la zone colluviale/alluviale où sont localisés les cônes alluviaux et aux dépôts éoliens qui composent la terrasse de la vallée.

Conclusion

Bien que certains environnements favorisent le développement de peuplements abondants de *Salix richardsonii*, ces zones n'ont pas été échantillonnées par Duclos et al. (2006). D'après les résultats de la DCA, les communautés végétales associées aux peuplements de *S. richardsonii* diffèrent de celles appartenant aux classes végétales inventoriées à l'île Bylot. Ces résultats permettent de conclure que l'espèce, bien que présente dans une grande variété d'habitats, n'est abondante que dans certaines conditions. Néanmoins, la DCA et la fréquence de *S. richardsonii* associées aux différentes classes de Duclos et al. (2006) souligne l'importance de l'humidité là où l'espèce est abondante. Un examen plus approfondi est cependant nécessaire afin d'identifier les variables favorisant l'espèce et expliquer la fréquence de *S. richardsonii* dans les classes arbustives 5-6 considérées comme relativement sèches et son absence dans la classe 2 pourtant associée à des conditions humides. De plus, les parcelles associées à *S. richardsonii* méritent des investigations supplémentaires dans le but de comprendre quelles sont les conditions abiotiques de l'environnement qui favorisent l'espèce au site d'étude. Cependant l'échantillonnage focalisant sur l'espèce était limité exclusivement à la vallée composée principalement des classes géomorphologiques C et E. Il est donc possible que ces conclusions puissent varier dans d'autres environnements. L'établissement de nouvelles parcelles associées à *S. richardsonii* à l'extérieur de la vallée Qarlikturvik serait donc nécessaire afin de déterminer l'ensemble des environnements favorisant des peuplements abondants de l'espèce sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik.

Tableau

Tableau A.1 Abondance moyenne de *Salix richardsonii* pour chaque classe végétale déterminée à partir de la classification des espèces indicatrices (TWINSPAN) et d'après la présence de *S. richardsonii* ainsi que les classes géomorphologiques telles que définies par Klassen (1993) pour 528 parcelles établies en 2000, 2003 et 2014 sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik.

Classes Végétales ▶ Classes Géomorphologiques ▼		Prairie humide à graminoïde 1	Prairie humide 2	Toundra arborescente humide 3	Prairie mésique graminée 4	Toundra arborescente (Dryas) 5	Toundra arborescente (Cassiope) 6	Toundra arborescente (Vaccinium) 7	Toundra arborescente herbacée 8	SR isolé	Parcelle associée à SR	n parcelle/ classe	n parcelle avec SR	% parcelle avec SR	Couvert moyen (%)
Environnement non glaciaire	C		0 (1)				0 (1)		0 (5)		32.73 (13)	20	12	60.00	21.28
	E		0 (7)	0.66 (16)	0 (4)		0.77 (11)			0.71 (12)	30.04 (41)	91	68	74.73	13.84
	Md	0 (2)	0 (1)		0 (3)	0.83 (9)						15	5	33.33	0.50
	Mn		0.1 (5)	0 (3)	0 (1)	0 (1)	0.33 (3)	0 (1)				14	3	21.43	0.11
	Mr						0 (1)	0 (6)				7	0	0.00	0.00
Environnement glaciaire	D	0 (1)	0 (24)	0.25 (2)	0.12 (13)	0 (3)	0.3 (15)	0.1 (5)				63	9	14.29	0.11
	D*	2.58 (18)	0 (72)	2.21 (17)	0 (9)	0.19 (16)	0 (9)	0 (1)	0 (2)	0.5 (8)		152	21	13.82	0.60
	Dm					0.5 (1)	6 (3)	0.06 (9)				13	4	30.77	1.46
Environnement paraglaciale et proglaciaire	Gk		0 (2)									2	0	0.00	0.00
	Go							0 (3)				3	0	0.00	0.00
	Gs		0 (6)									6	0	0.00	0.00
Roche-mère préquatenaire	Rk	0 (1)	0.03 (16)	0 (4)	0.02 (23)		0 (2)		0 (14)			60	2	3.33	0.02
	Rp	1.5 (2)	0 (1)		0 (24)							27	1	3.70	0.11
	Rx	2.45 (10)	0 (3)		0.05 (11)	0.2 (5)	0 (3)	0 (23)				55	8	14.55	0.47
n parcelle/classe		34	138	42	88	35	48	48	21	20	54	528			
n parcelle avec SR		17	2	13	5	9	15	2	0	20	50		133		
% parcelle avec SR		50.00	1.45	30.95	5.68	25.71	31.25	4.17	0.00	100.00	92.59			25.19	
Couvert moyen (%)		2.18	0.01	1.15	0.03	0.34	0.67	0.02	0.00	0.63	30.69				3.49

Légende : C ; dépôts colluviaux, E ; dépôts éoliens, Md ; dépôts marins (deltaïque), Mn ; dépôts marins (littorale), Mr ; dépôts marins et roche-mère, D ; dépôts glaciaire autochtones, D* ; dépôts glaciaire allochtones, Dm ; Dépôts glaciaire marginaux, Gk ; Dépôts fluvio-glaciaire stratifiés, Go ; dépôts d'une plaine d'épandage fluvio-glaciaire, Gs ; Dépôts fluvio-glaciaire non stratifiés, Rk ; Roche sédimentaire non consolidée, Rp ; Roche sédimentaire consolidée, Rx ; Roche ignée et sédimentaire (modifié de (Klassen 1993)).

Figures

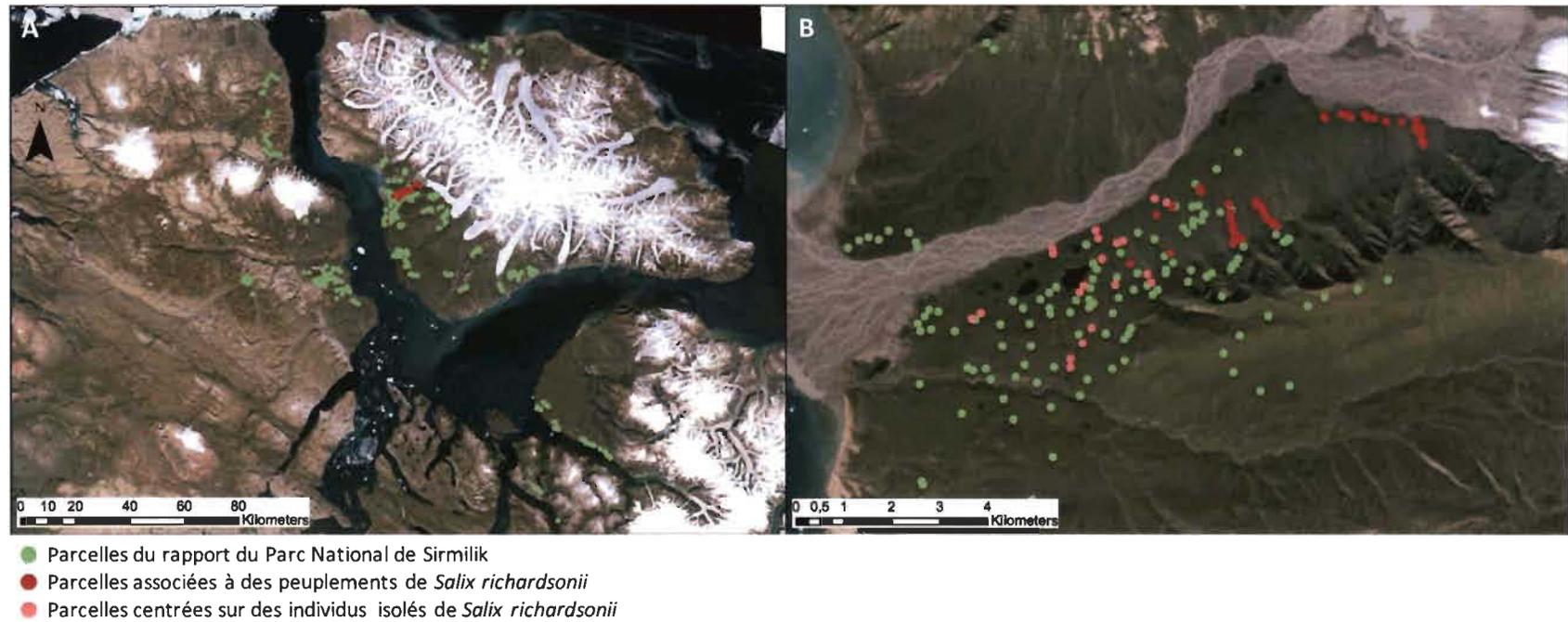


Figure A.1 (A) Position des 579 parcelles distribuées sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik avec (B) un plan rapproché de la vallée Qarlikturvik.

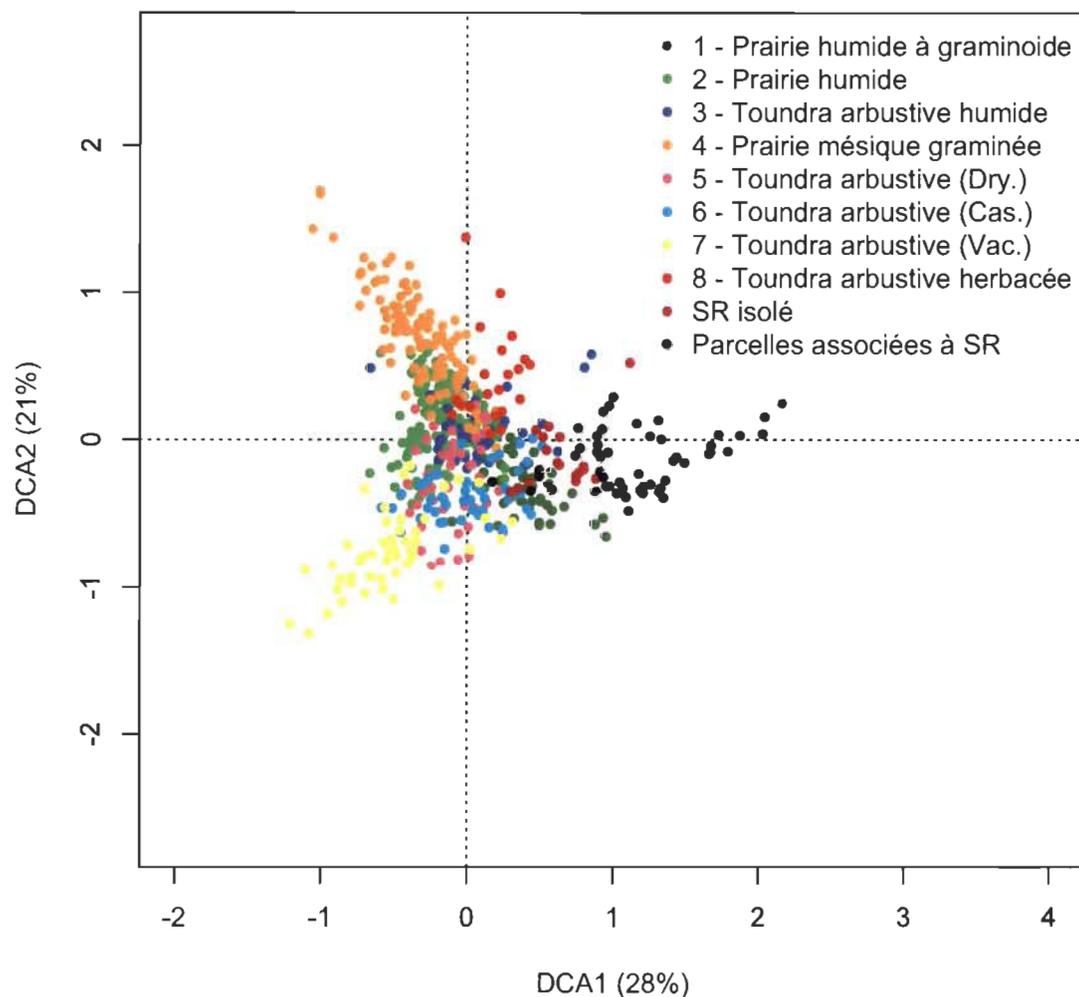


Figure A.2 Représentation des deux premiers axes de l'ordination (DCA) réalisée sur 579 parcelles échantillonnées en 2000, 2003 et 2014 Sur l'île Bylot et dans le Parc National de Sirmilik, Nunavut. Chaque classe végétale déterminée à partir de la classification des espèces indicatrices (TWINSPAN) et de la présence de *Salix richardsonii* est représentée par une couleur. (Dans la légende ; Dry. = Dryas, Cas. = Cassiope, Vac = Vaccinium. SR = *Salix richardsonii*)

ANNEXE B

DISTRIBUTION DES PEUPEMENTS DE SALIX RICHARDSONII ASSOCIÉS AUX CÔNES ALLUVIAUX DES VERSANTS SUD DE LA VALLEE QARLIKURVIK

Objectif

Évaluer les tendances générales de la distribution du couvert et de la hauteur des peuplements de *Salix richardsonii* associés aux cônes alluviaux de la plaine sud de la vallée Qarlikurvik. Les valeurs de couvert et de hauteur de l'espèce étaient analysées en fonction de la distance des peuplements par rapport à l'apex des cônes alluviaux et des conditions d'humidité du sol. Cette annexe présente les données préliminaires qui ont permis de centrer les recherches sur les conditions associées à *Salix richardsonii* sur les cônes alluviaux pour l'article de ce mémoire.

Méthodologie

Établissement des transects

Des peuplements plus ou moins étendus de l'arbuste sont fréquemment observés en marge des cônes alluviaux situés à la base de large amphithéâtre d'érosion entaillés dans le plateau au sud de la vallée Qarlikurvik. Afin d'évaluer la distribution de l'espèce associée à ces structures géomorphologiques, des séries de transects de 50 m ont été établis suivant la répartition des peuplements le long de douze cônes alluviaux.

Les premiers transects étaient établis à proximité de l'apex à l'endroit où les premiers individus étaient retrouvés. Les transects suivants étaient disposés bout à bout en suivant la direction des peuplements vers la marge des cônes. Pour chaque cône, le dernier transect de 50 m était établi lorsque moins de 20% du transect était recoupé par des arbustes (figure B.1).

Caractérisation des transects

La pente était mesurée entre le début et la fin de chaque transect à l'aide d'un clinomètre à l'exception du cône 15 pour lequel la pente était mesurée à partir des données mesurées par un système GNSS Trimble R8 (Précision centimétrique dans les trois dimensions x, y, z, coordonnées prises à toute les 25 cm).

La distance recoupée par des arbustes sur le transect était mesurée. La proportion du couvert arbustif sur la longueur totale des transects était ensuite calculée. La hauteur maximale de chaque section arbustive recoupée par les transects était mesurée et la moyenne des hauteurs maximales par transect était calculée. Les conditions d'humidité (humide, mésique) et le type de couvert du sol (mousse, sol nu) étaient notés le long des transects. Des analyses de variance de la proportion du couvert arbustif et de la hauteur étaient ensuite évaluées en fonction du type de milieu et du type de couvert du sol. La différence statistique pour le couvert arbustif et la hauteur était ensuite comparée en fonction des conditions d'humidité et du type de couvert du sol. Pour se faire des analyses de variance ou des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon étaient réalisés si les données répondaient ou non à une loi normale.

Résultats

Les pentes variaient entre 4° et 12° à proximité de l'apex à l'endroit où les premiers transects étaient établis et diminuaient progressivement jusqu'à 0 à 3° vers la marge des cônes (figure B.2). Les pentes les plus prononcées correspondaient davantage

à la position près de l'apex et les pentes plus faibles à la marge des cônes et sur la terrasse de polygones à coins de glace.

Le couvert et la hauteur des peuplements associés aux cônes alluviaux tendaient tous deux à augmenter en s'éloignant de l'apex puis à réduire vers la marge des cônes (figure B.2). Bien que le patron de la distribution de l'espèce fût variable, les plus fortes proportions de recouvrement étaient généralement retrouvées à mi-chemin entre le début et la fin des transects. Les valeurs maximales de couvert observée pour chaque cône variaient entre 36 et 81 % avec une valeur maximale moyenne de 59%.

Le patron des hauteurs était plus variable que celui de couverture de l'espèce, mais suivait une tendance similaire pour les cônes 5, 6, 9, 10, 11 et 12. La valeur moyenne des hauteurs de chaque cône variait entre 25 et 40 cm avec une valeur maximale de 52 cm.

Le cône 15 n'indiquait pas de décroissance marquée du couvert de *S. richardsonii* en s'éloignant de l'apex et hors de la structure du cône. L'établissement de transects supplémentaires était cependant empêché par la rivière fluvioglacière qui érode la terrasse sud à cet endroit. Néanmoins, l'étendue du peuplement lié à ce cône était largement supérieure aux autres (1000 m). De plus, le cône 15 présentait les valeurs moyennes et maximales de la hauteur et du couvert de l'espèce les plus élevées.

Bien que les distributions du couvert étaient comparables entre les cônes l'étendue des peuplements était plus variable. L'étendue de l'échantillonnage des peuplements variait entre 200 et 500 m à l'exclusion du cône 15 qui s'étendait sur 1000 m. Au-delà des transects échantillonnés, le couvert de l'espèce sur les transects était inférieur à 20% pour tous les cônes à l'exception du cône 15 pour lequel ce minimum n'était pas atteint.

La proportion de couvert de l'espèce et de la hauteur maximale le long des transects ne montrait pas de différences marquées en fonction du type de milieu et du type de couvert du sol (figure B.3). Le pourcentage de couvert de l'espèce était similaire

en fonction du type de milieu (Humide : $33 \pm 20\%$, $n = 13$, Mésique : $32 \pm 20\%$, $n = 67$, moyenne \pm écart-type, $p = 0.81$, ANOVA) et du type de couvert du sol (Mousse : $34 \pm 20\%$, $n = 42$, Sol nu : $33 \pm 20\%$, $n = 21$, moyenne \pm écart-type, $p = 0.87$, ANOVA). Cependant, la hauteur maximale était supérieure pour la mousse par rapport au sol nu (Mousse : 31 ± 13 cm, $n = 803$, Sol nu : 26 ± 9 cm, $n = 390$, moyenne \pm écart-type, $p = 0.03$, Mann-Whitney-Wilcoxon), mais ne montrait pas de différence significative entre les milieux humide et mésique (Humide : 31 ± 11 cm, $n = 219$, Mésique : 29 ± 12 cm, $n = 1263$, moyenne \pm écart-type, $p = 0.05$, ANOVA).

Conclusion préliminaires

Le recouvrement des peuplements de *Salix richardsonii* associé aux cônes alluviaux de la plaine sud de la vallée Qarlikturvik suivent un patron de distribution similaire. Bien que la hauteur suive un patron semblable aux couverts pour certains peuplements, sa distribution est beaucoup plus variable en fonction des cônes. Les pentes associées permettent de comprendre que l'espèce est favorisée dans la zone située à mi-chemin entre l'apex et la marge des cônes.

Les types de milieu et de couvert du sol ne permettent cependant pas d'expliquer la distribution du couvert de *S. richardsonii*. Bien que les hauteurs soient significativement supérieures pour la mousse, la faible différence entre les moyennes observées (31 vs 26) est peu satisfaisante pour statuer que la croissance est favorisée par ce type de couvert du sol. La hauteur demeurerait similaire selon le type de milieu.

Figures

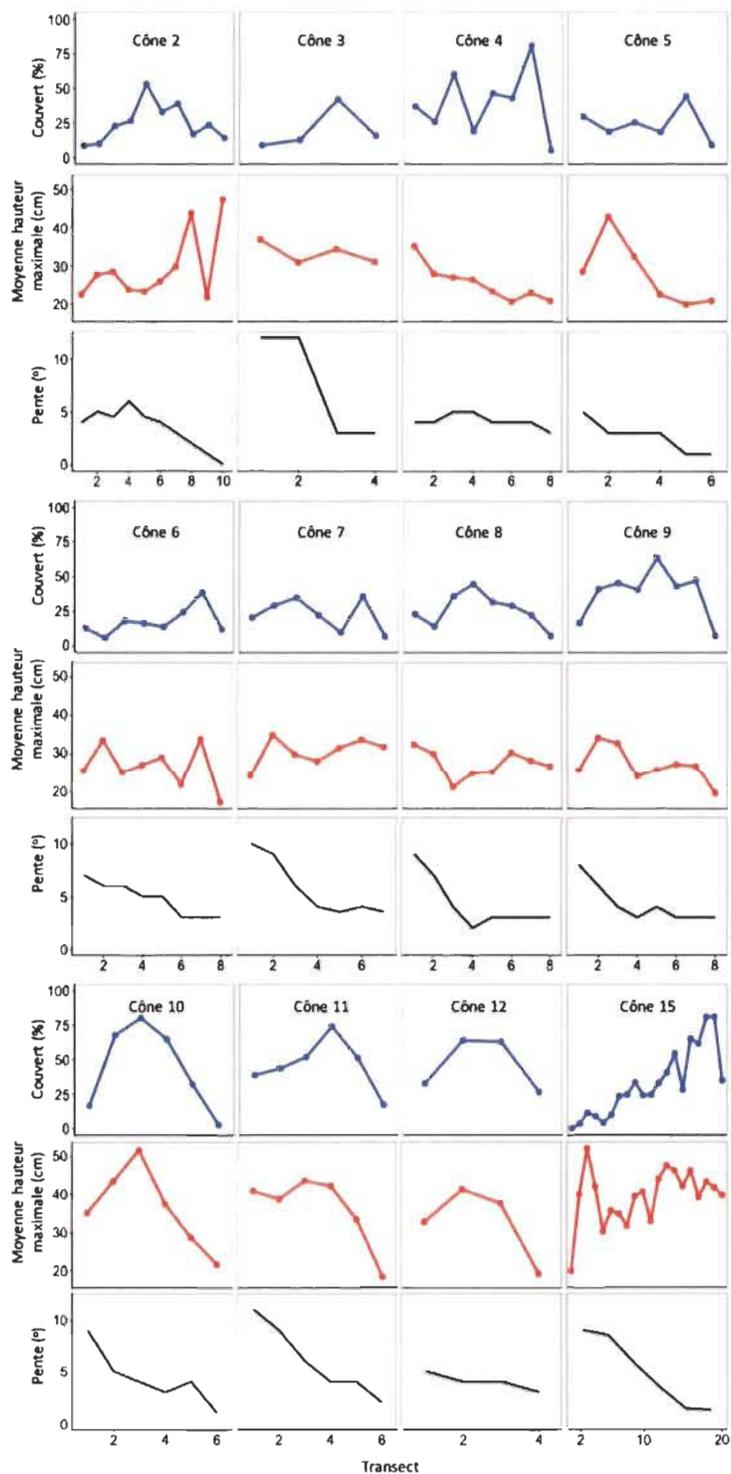


Figure B.1 Couvert (%), moyenne des hauteurs maximales (cm) et pente des transects échantillonnés pour douze cônes alluviaux dans la vallée Qarlikturvik, Nunavut.

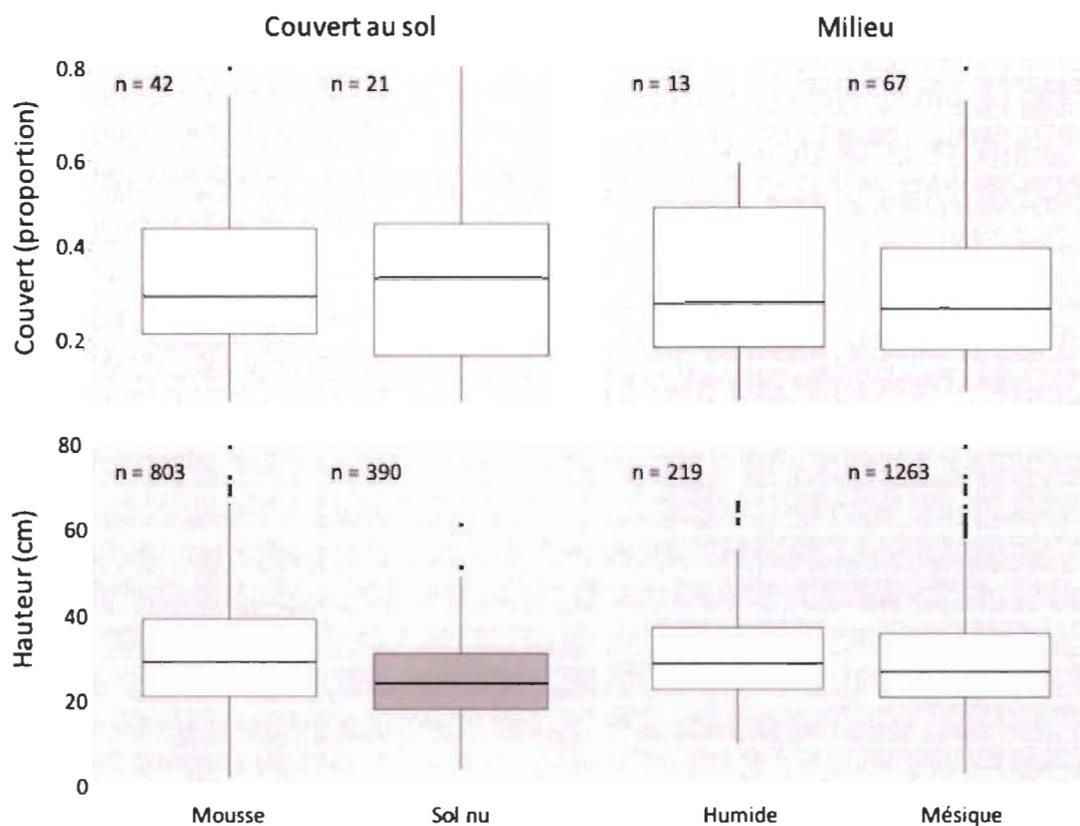


Figure B.2 Couvert de *Salix richardsonii* et des hauteurs maximales en fonction du type de couvert du sol (mousse, sol nu) et du type de milieu (humide, mésique). Les variables présentant une différence significative sont illustrées par des couleurs de boîte à moustache différentes. La taille de chaque groupe est indiquée à droite des boîtes à moustache.

ANNEXE C

ÉTUDE DES CARACTÉRISTIQUES ENVIRONNEMENTALES ASSOCIÉES AUX CARACTÉRISTIQUES ARBUSTIVES DE *SALIX RICHARDSONII* DANS LA VALLÉE QARLIKTURVIK, ILE BYLOT, NUNAVUT

Objectif

Évaluer les caractéristiques arbustives de l'arbuste *Salix richardsonii* à sa limite nordique de distribution et analyser les caractéristiques environnementales associées à un gradient d'abondance du couvert de l'espèce.

Méthodologie

Établissement des parcelles

Un total de 74 parcelles de 25 m² a été établi en 2014 dans la plaine sud de la vallée Qarlikturvik en association avec l'arbuste érigé *Salix richardsonii* (figure C.1). Parmi ces parcelles 54 étaient mises en place en lien avec des peuplements de l'espèce et 20 étaient centrées sur des individus isolés. Les parcelles ont ensuite été divisées en quatre classes selon le couvert d'abondance de l'espèce ; 0 – 10, 10 – 50, 50 – 100 % et les individus isolés. Parmi les parcelles liées aux peuplements, 36 étaient associées aux cônes alluviaux les 28 restantes étaient dispersées sur la plaine sud. Les parcelles centrées sur des individus isolés étaient dispersées au sein de la vallée Qarlikturvik.

Communautés végétales

L'abondance du couvert des plantes vasculaires comprises à l'intérieur de chaque parcelle a été estimée visuellement d'après les classes d'abondance modifiées de Braun-Blanquet (1932). Les plantes vasculaires répertoriées ont été identifiées à l'espèce ou au genre (tableau C.2). Une analyse de correspondance a été réalisée afin de visualiser la distribution des classes d'abondance de *S. richardsonii* en fonction des communautés végétales associées (Oksanen et al. 2016)

Caractéristiques arbustives

L'abondance du couvert arbustif a été obtenue en mesurant la présence/absence de l'espèce à vingt points aléatoires dans la parcelle. Dix individus étaient sélectionnés pour les mesures arbustives. Les mesures effectuées sur chaque arbuste incluaient la hauteur et le diamètre maximal à la base des tiges, l'aire de la surface couverte au sol, le nombre de chatons et la densité des tiges. La surface a été calculée d'après l'aire d'une ellipse à partir de la longueur maximale couverte par l'arbuste et de la longueur perpendiculaire à la première mesure. La densité de tige a été déterminée en comptant le nombre de tiges vivantes à l'intérieur d'un quadrat de 70 cm x 70 cm disposé à la base de trois arbustes.

Quatre-cent feuilles ont été prélevées sur l'ensemble des arbustes inclus dans la parcelles pour l'analyse des nutriments foliaires. Les feuilles ont d'abord été séchées à 55 °C pendant 48 heures et réduites en poudre au mortier et pilon. Le contenu en carbone et en azote a ensuite été déterminé à l'aide d'un spectromètre de masse à ratio isotopique (Delta V Plus – Thermo Scientific). Les standards utilisés pour l'azote et le carbone étaient respectivement des feuilles de bouleaux ($w_N = 2.12 \pm 0.12 \%$) et des algues bladderwrack ($w_C = 48.3 \pm 0.12 \%$). Ces analyses ont été réalisées dans le laboratoire du RIVE (UQTR). Le contenu en phosphore a été déterminé par spectrométrie à plasma à couplage inductif optique (Optima4300DV, Perkin-Elmer,

precision : ± 0.03 ppm) aux laboratoires du Centre d'Étude de la Forêt à l'Université Laval.

Caractéristiques environnementales

Les parcelles ont été visitées entre le 2 et le 6 juin 2015 afin d'évaluer le couvert et la profondeur de la neige. Le recouvrement neigeux a été estimé d'après six classes de pourcentage (0, 0-25, 25-50, 50-75, 75-100, 100) puis la valeur milieu des classes a été utilisée pour effectuer des moyennes de couvert par classe d'abondance de *S. richardsonii*. La profondeur moyenne du couvert neigeux a été calculée à partir de trois mesures réparties sur la portion enneigée de la parcelle.

Des mesures de l'humidité (10-15 juillet), de la température (10-15 juillet), de la profondeur de la couche active (2-6 juin, 10-15 juillet, 8-13 août) et de l'épaisseur de l'horizon organique ont été faites pour chaque parcelle. Toutes les mesures étaient prises en cinq réplicats à l'exception de l'épaisseur de l'horizon organique.

Un échantillon de sol a été prélevé dans le premier horizon minéral dans les premiers 10 cm sous la surface, sous le premier horizon organique. Les échantillons ont été séchés, broyés au mortier et pilon puis tamisés à 2 mm. Dix grammes de la fraction fine (< 2 mm) ont été sous échantillonnés et mis en solution dans l'eau distillée (1 :2) pour les mesures de pH (pH mètre – AR 10 pH, Fisher, sonde – Accumet Research Scientific, précision : ± 0.01 pH) et de conductivité (conductimètre – OrionStar A212, Thermo Scientific, sonde – Orion 013005MD Conductivity Cell). Le pourcentage de matière organique du sol a été déterminé par combustion : un sous échantillon de 10 g de la fraction fine a été séché à 150 °C pendant 16 heures puis pesé avant d'être brûlé à 375 °C durant 16 heures. Le pourcentage de matière organique était déterminé à partir de la quantité de matière résiduelle après combustion.

L'abondance du couvert des principaux groupes végétaux (plantes vasculaires, mousse, lichen, croute biologique) et du sol minéral était estimée d'après une adaptation des classes de Braun-Blanquet tel que décrit dans le tableau 2.1 (Braun-Blanquet 1932).

Les différences significatives entre les classes d'abondances de l'espèce pour chaque variable environnementale échantillonnée ont été calculées en utilisant le test non paramétrique de Kruskal-Wallis et le test de Dunn avec une correction de Bonferroni.

Résultats

Communautés végétales

Au total 32 plantes vasculaires ont été échantillonnées à travers les 74 sites. L'analyse de correspondance (figure C.2) illustre que les communautés végétales varient entre les classes d'abondance de *S. richardsonii*. L'analyse avait une inertie de 2.47 et une variance expliquée de 13 et 12% pour les deux premiers axes. Les classes d'abondance étaient séparées selon les deux premiers axes de l'ordination. Les parcelles appartenant à la classe 50-100 % de couvert étaient positionnées à l'opposé des parcelles centrées sur les individus isolés. Les parcelles des classes intermédiaires étaient positionnées entre ces deux classes.

Les communautés végétales associées aux classes 50-100 % étaient en moyenne légèrement plus pauvres en espèces vasculaires (6 espèces) que les communautés associées aux autres classes (8 espèces). Il est cependant difficile d'extrapoler le type d'environnement associé à chacune des classes en fonction des espèces qui y étaient associées.

Caractéristiques environnementales

Des différences significatives étaient observées pour la hauteur, le nombre de chatons, la surface, la densité de tige et le diamètre des arbustes entre les quatre classes (Tableau C.1). La classe 0-10 était celle qui présentait les valeurs les plus faibles pour toutes les variables mesurées. À l'inverse, les classes 50-100 et les individus isolés représentaient les classes pour lesquels les valeurs étaient les plus élevées. Toutefois, les individus isolés présentaient des valeurs arbustives supérieures pour la densité de tige et le nombre de chaton par individu. Aucune différence significative n'a été observée entre les classes pour les concentrations foliaires en carbone, en azote et en phosphore.

Le couvert et la profondeur de la neige au début du mois de juin étaient significativement supérieurs pour la classe des individus isolés et demeurait similaire entre les trois classes associées aux peuplements. Au niveau des caractéristiques du sol, l'humidité était similaire entre les trois classes pour lesquelles cette variable était échantillonnée. La température montrait des différences significatives ($p > 0.1$) avec la moyenne la plus élevée pour la classe 10-50. Les plus importantes profondeurs de front de dégel étaient mesurées en association avec les classes d'abondance les plus élevées et était au plus bas pour la classe des individus isolés. L'épaisseur de l'horizon organique était négativement corrélée à l'abondance de l'espèce avec les plus importantes valeurs mesurées chez les individus isolés. Similairement, la plus grande proportion de matière organique était retrouvée dans les échantillons des parcelles des individus isolés (6.4% vs 4.2%) de même que les pH les plus bas (5.5 vs ~ 6.8). Aucune différence significative n'était observable pour la conductivité électrique du sol entre les parcelles.

Le pourcentage de couvert au sol des principaux groupes végétaux a été évalué pour les parcelles associées aux peuplements de l'espèce seulement. Seul le couvert de sol minéral ne présentait pas de différence significative entre les classes. Le couvert de la croute biologique, des espèces vasculaires et du sol minéral était néanmoins positivement corrélé à l'abondance arbustive. À l'inverse, le couvert de mousses et de lichens était négativement corrélé à l'abondance des arbustes (tableau C.1)

Conclusions préliminaires

Les parcelles centrées sur des individus isolés sont davantage localisées en aval des plateaux qui bordent la vallée alors que celles associées aux autres classes d'abondance sont surtout associées aux cônes alluviaux (figure C.1). La différence entre les communautés végétales observé entre ces ensembles de parcelles pourrait donc d'abord s'expliquer par les différents milieux où les parcelles étaient échantillonnées. Néanmoins, les parcelles présentant les plus faibles diversités végétales présentaient également les plus grands recouvrements de *S. richardsonii*. Ces parcelles étaient principalement associées au régime sédimentaire et à l'hydrologie des cônes alluviaux dans la vallée Qarlikturvik. Le régime de perturbation des cônes alluviaux pourrait donc favoriser l'établissement et la croissance de *S. richardsonii*, mais limiter la présence d'espèces moins adaptées à ces conditions.

On observe d'ailleurs que les caractéristiques arbustives varient entre les classes d'abondance de l'espèce. Les parcelles de la classe de couvert 50-100 % et les arbustes isolés indiquent les plus hautes valeurs de hauteur, surface, densité de tige et diamètre du collet. Les conditions qui favorisent l'établissement des populations de *S. richardsonii* semblent donc également favoriser la croissance de l'espèce. Quant aux individus isolés, il est possible que l'établissement survienne dans des microsites présentant les conditions nécessaires à la croissance de l'espèce. La forte stature de ces individus pourrait s'expliquer par des conditions favorables à ces microsites et l'absence de compétition intraspécifique.

Les différences de conditions environnementales entre les différentes classes varient surtout au niveau des caractéristiques du sol. Les peuplements les plus abondant (50-100) présentent les couches actives les plus importantes et les quantités de matière organique en surface et dans le sol les plus faibles. Il apparait donc que le régime thermique du sol à une incidence positive sur l'établissement et la croissance de

l'espèce. De même les pourcentages de couverts au sol sont généralement majoritairement constitués de sol nu et de croute biologique pour les hautes valeurs de couvert de l'espèce et de mousse et lichen pour les plus bas recouvrements. À l'inverse les individus isolés sont associés à des environnements présentant les plus faibles régimes thermiques du sol d'après les profondeurs de couche active mesurées et de loin les plus importantes valeurs d'épaisseur d'horizon organique et de matière organique dans le sol. De même, les valeurs de couvert et d'épaisseur de neige sont beaucoup plus élevées pour ces parcelles et le sol beaucoup plus acide. La limitation en nutriment ne semble à pas un facteur influent sur l'abondance et la croissance de l'espèce.

Le lien entre les cônes alluviaux et la présence des populations les plus abondantes de l'espèce dans la vallée Qarlikturvik, laisse croire que *S. richardsonii* est favorisé par l'hydrologie et le régime sédimentaire des cônes. Ces composantes agissent sur le régime thermique et le couvert du sol et forment une environnements particulier propice à l'espèce. On constate toutefois que l'espèce n'est pas restreinte à ces environnements tel qu'illustré par les différentes composantes environnementales retrouvées dans les parcelles centrées sur des individus isolés.

Tableaux

Tableau C.1 Caractéristiques arbustives de *Salix richardsonii* et conditions environnementales de 54 parcelles en fonction d'un gradient d'abondance du couvert de l'espèce dans la vallée Qarlikturvik (*P < 0.05, † P < 0.1).

Couvert de <i>Salix richardsonii</i> (%)	0 - 10 (n=18)	10 - 50 (n=23)	50 - 100 (n=13)	Individus isolés (n=20)
Caractéristiques arbustives				
Hauteur (cm)	20 ± 6 a*	26 ± 8 ab*	34 ± 9 b*	29 ± 13 b*
Nb. Chatons/individus (n)	0.4 ± 0.7 a*	2.7 ± 5.3 b*	2.7 ± 2.6 b*	3 ± 5 b*
Surface (m ²)	0.3 ± 0.5 a*	0.6 ± 0.4 b*	1.2 ± 0.8 b*	1.5 ± 2.4 b*
Densité de tige (n)	6 ± 3 a*	11 ± 4 b*	12 ± 3 b*	20 ± 15 b*
Diamètre (cm)	0.75 ± 0.23 a*	0.96 ± 0.24 a*	1.14 ± 0.23 ab*	1.14 ± 0.54 b*
Nutriments foliaires (g/kg)				
Carbone	449 ± 5	450 ± 6	449 ± 3	
Azote	31.814 ± 2.632	32.260 ± 2.242	32.407 ± 1.257	
Phosphore	2.763 ± 0.815	2.786 ± 0.806	2.945 ± 0.512	
Neige (Juin)				
Couvert (%)	17 ± 23 a*	31 ± 33 a*	23 ± 33 a*	64 ± 33 b*
Épaisseur (cm)	7 ± 7 a*	14 ± 11 a*	8 ± 8 a*	25 ± 11 b*
Caractéristiques du sol				
Humidité (Juillet)	35 ± 16	45 ± 12	43 ± 9	
Température (Juillet)	2.7 ± 3.2 a †	4.5 ± 2.9 b †	3.6 ± 2.2 ab †	
Couche active (cm)				
Juin	4 ± 3 a*	6 ± 7 b*	7 ± 4 b*	3 ± 3 a*
Juillet	17 ± 16 a*	26 ± 14 b*	25 ± 11 b*	
Aout	42 ± 16 a*	53 ± 13 b*	53 ± 9 b*	37 ± 12 a*
Épaisseur horizon organique (cm)	6 ± 5 ab*	4 ± 6 bc*	2 ± 2 c*	13 ± 12 a*
Matière organique (%)	4.2 ± 2.6 a*	4.2 ± 3.9 a*	4.2 ± 2.5 a*	6.4 ± 3.8 b*
pH	6.6 ± 0.5 a*	6.8 ± 0.8 a*	6.8 ± 0.6 a*	5.5 ± 0.8 b*
Conductivité	309 ± 134	346 ± 183	295 ± 131	288 ± 200
Couvert au sol (%)				
Espèces vasculaires	19 ± 21 a*	39 ± 21 b*	67 ± 20 c*	
Sol minéral	7 ± 13	21 ± 30	24 ± 31	
Croûte biologique	18 ± 30 a †	22 ± 25 ab †	38 ± 32 b †	
Mousse	53 ± 33 a †	33 ± 31 b †	25 ± 25 b †	
Lichen	15 ± 18 a †	6 ± 12 ab †	4 ± 5 b †	

Tableau C.2 Liste des espèces recensées dans les parcelles d'échantillonnage de l'espèce *Salix richardsonii* dans la vallée Qarlikturvik, Nunavut au cours de l'été 2014. Nomenclature Porsild et Cody 1980.

Abbréviation	Espèce
Alo_mage	<i>Alopecurus alpinus</i> J.E. Smith
Arc_lati	<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.
Ast_alpi	<i>Astragalus alpinus</i> L.
Car_aqua	<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb. var. <i>stans</i> (Drej.) Boott
Cas_tetr	<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don
Cha_lati	<i>Chamaenerion latifolium</i> (L.) Sweet
Chr_tet	<i>Chrysopenium tetandrum</i> (Lund) Fries
Dra_sp.	<i>Draba</i> sp.
Dry_inte	<i>Dryas integrifolia</i> M. Vahl
Equ_arve	<i>Equisetum arvense</i> L.
Eri_angu	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.
Eri_sche	<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe
Eut_edwa	<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br.
Lic_foli_sp.	<i>Lichen foliacé</i> sp.
Luz_conf	<i>Luzula confusa</i> Lindebl.
Luz_niva	<i>Luzula nivalis</i> (Laest.) Beurl.
Oxy_mayd	<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill
Pedicu_sp	<i>Pedicularis</i> sp.
Poa_sp.	<i>Poa</i> sp.
Pol_vivi	<i>Polygonum viviparum</i> L.
Sal_arct	<i>Salix arctica</i> Pall. s. lat.
Sal_herb	<i>Salix herbacea</i> L.
Sal_reti	<i>Salix reticulata</i> L.
Sal_rich	<i>Salix richardsonii</i> Hook. var. <i>McKeandii</i> Polunin
Sax_cern	<i>Saxifraga cernua</i> L.
Sax_hier	<i>Saxifraga hieracifolia</i> Waldst. & Kit.
Sax_hirc	<i>Saxifraga hirculus</i> L.
Sax_oppo	<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.
Ste_long	<i>Stellaria longipes</i> Goldie s. lat.
Stere_sp	<i>Stereocolon</i> sp.
Tep_palu	<i>Tephrosieris palustris</i> (L.) Fourr

Figures

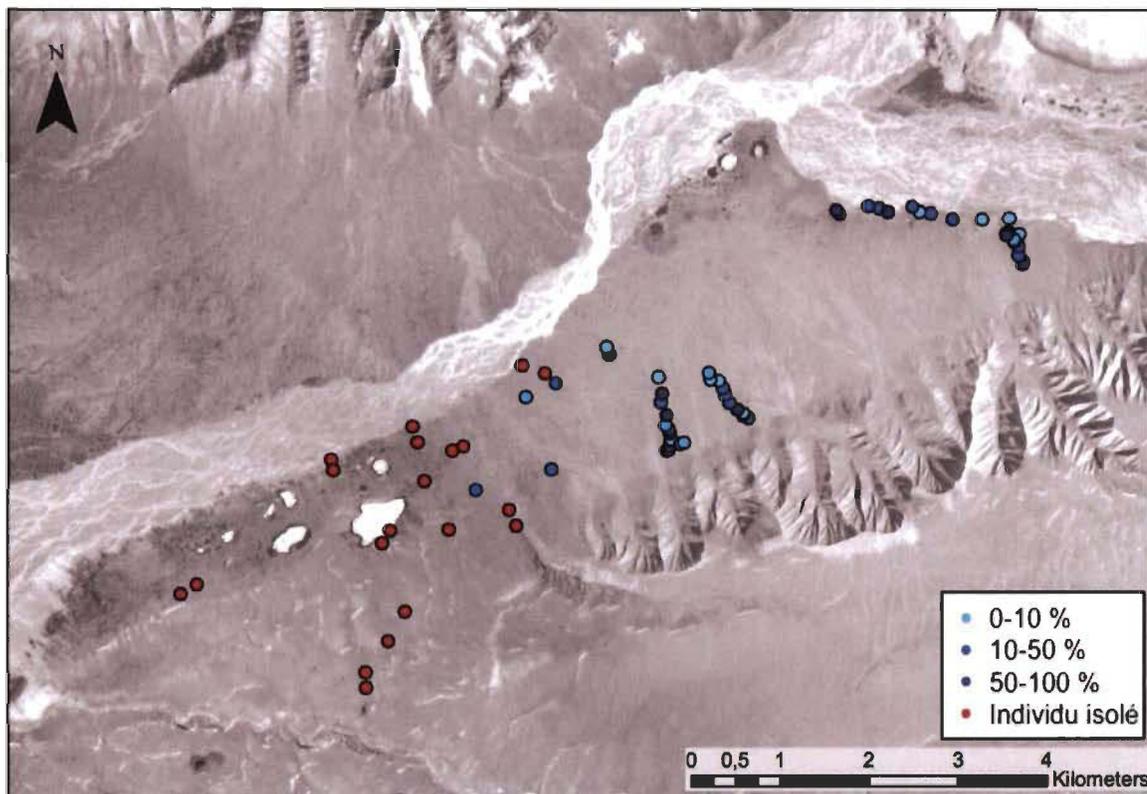


Figure C.1 Carte des parcelles établies dans la vallée Qarlikturvik suivant un gradient d'abondance de l'espèce *Salix richardsonii*.

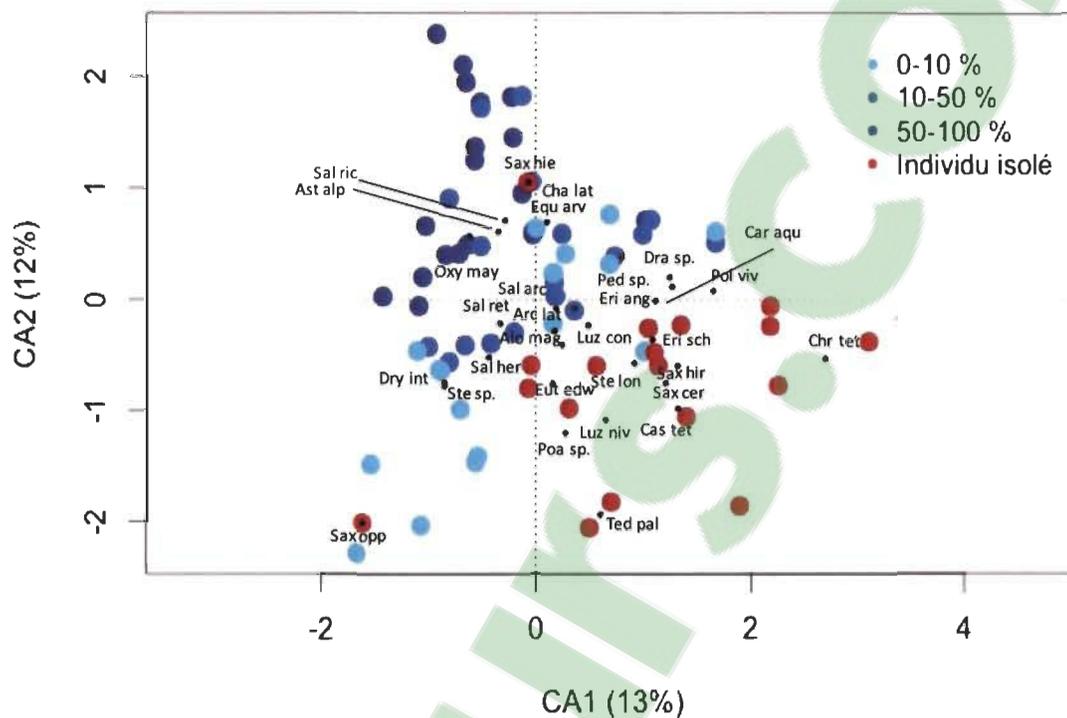


Figure C.2 Représentation des deux premiers axes d'une ordination (CA) illustrant la distribution de 74 parcelles suivant un gradient d'abondance de *Salix richardsonii* en fonction des communautés végétales associées. Les classes d'abondance de *S. richardsonii* sont représentées par des points de différentes couleurs et les espèces par les trois premières lettres du genre et de l'espèces.