

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
NOÉMIE BOULANGER-LAPOINTE

ÉTUDE DE POPULATIONS DE SAULES ARCTIQUES DANS
LE HAUT-ARCTIQUE CANADIEN ET GROENLANDAIS

NOVEMBRE 2011

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mon comité d'orientation composé d'Esther Lévesque, Stéphane Boudreau, Guy Samson, Greg Henry et, par intérim, Raphaël Proulx pour leurs suggestions et commentaires. Un merci tout particulier à ma directrice, Esther Lévesque, pour m'avoir proposé ce projet incroyable, avoir été présente et à l'écoute et avoir crû en moi et mes projets parfois farfelus.

Cette étude m'a amenée aux quatre coins de l'Arctique et m'a permis de rencontrer des personnes passionnées qui m'ont supportée et nourrie. Lors de l'été 2009, j'ai eu la chance de travailler sur le terrain avec Warwick Vincent et Greg Henry, ainsi qu'avec leur équipe respective. En 2010, dans le cadre d'un stage de recherche au Danemark, j'ai d'abord été accueillie au Département de Bioscience de l'Université d'Aarhus (Roskilde) par Niels Martin Schmidt. Puis, à l'invitation de Claudia Baittinger, j'ai poursuivi mes travaux de recherche au laboratoire de dendrochronologie du Musée national (Copenhague). Enfin, lors de mon séjour à la station de recherche de Zackenberg, j'ai eu le privilège de recevoir les conseils de Christian Bay.

En laboratoire, j'ai bénéficié de l'aide précieuse de Laurianne Bonin, Sylvie Ferland, Marie-Josée Yamine, Marylou Feat et Chantal Bergeron. Katie Breen et Glenda Fratton ont dépoussiéré pour moi leurs données de maîtrise. Laurence Boulanger-Lapointe et Lars Holt Hansen m'ont offert une expertise technique lors de la confection des supports graphiques. À l'Université Laval, j'ai reçu l'aide d'Ann Delwaide au laboratoire de dendrochronologie. Alain Cuerrier m'a accueillie à l'IRBV pour les derniers travaux en laboratoire. À l'UQTR, j'ai pu compter sur le support d'Annie Jacob et de Nathalie Godbout, ainsi que sur l'inébranlable soutien de la « bande du lab ».

Cette recherche n'aurait pu être possible sans l'aide financière et le soutien logistique des établissements suivants : le Conseil de recherche en sciences naturelles et génie du Canada, le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, le

Programme de formation scientifique dans le Nord, le réseau des centres d'excellence - ArcticNet, le Centre d'études nordiques, l'Étude du plateau continental polaire, le Groupe de recherche en biologie végétale, l'Université du Québec à Trois-Rivières, l'Université Laval, le Département de Bioscience de l'Université d'Aarhus et la Gendarmerie royale du Canada.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est l'aboutissement de mes recherches effectuées sous la direction d'Esther Lévesque à l'Université du Québec à Trois-Rivières et la codirection de Stéphane Boudreau à Université Laval de mai 2009 à novembre 2011. Il comprend deux sections principales, soit le contexte général de l'étude (Chapitre 1) et un article scientifique en anglais intitulé *Contribution of shrub colonization on newly deglaciated landscapes to the 'greening' of the High Arctic* (Chapitre 2). Les annexes présentent une description générale de toutes les régions qui ont été étudiées (Annexe 1), ainsi qu'une description détaillée des sols (Annexe 2) et de la végétation (Annexe 3) sur les sites semi-désertiques. Compte tenu des contraintes de longueur associées à la présentation sous forme d'article, l'analyse préliminaire de données obtenues lors des tests de germination (Annexe 4) et de l'étude des plantules à Zackenberg (Annexe 5) se trouve aussi dans les annexes.

L'article scientifique (Chapitre 2) sera soumis pour publication dans une revue avec comité de lecture. Je suis première auteure de cet article et les coauteurs sont Esther Lévesque, Stéphane Boudreau, Greg Henry et Niels Martin Schmidt.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
RÉSUMÉ	x
CHAPITRE 1	
CONTEXTE DE L'ÉTUDE	1
CHAPITRE 2	
CONTRIBUTION OF SHRUB COLONIZATION ON NEWLY DEGLACIATED LANDSCAPES TO THE 'GREENING' OF THE HIGH ARCTIC	8
Abstract	9
Introduction	9
Materials and methods	12
Study species	12
Study sites	12
Field sampling and laboratory analyses	13
Data treatment and statistical analyses	15
Results	16
Physical description	16
Population size structure and seedling study	16
Cover, frequency and density analyses	17
Dendrochronological analyses	18
Discussion	18
Factors controlling recruitment	18
Change in cover, frequency and density	20
Colonization events	21
Acknowledgements	23
Tables	24
Figure captions	27

Figures.....	28
BIBLIOGRAPHIE.....	34
ANNEXE 1	
DESCRIPTION DES RÉGIONS À L'ÉTUDE.....	45
ANNEXE 2	
CARACTÉRISATION DES PARCELLES D'ÉTUDE SEMI-DÉSERTIQUES (10 M*10 M) ÉCHANTILLONNÉES EN 2009 ET 2010 DANS LE HAUT- ARCTIQUE CANADIEN ET GROENLANDAIS	51
ANNEXE 3	
COUVERT DES PLANTES VASCULAIRES DANS LES PARCELLES SEMI-DÉSERTIQUES (10 M*10 M) ÉCHANTILLONNÉES EN 2009 ET 2010 DANS LE HAUT-ARCTIQUE CANADIEN ET GROENLANDAIS À L'AIDE DE QUADRATS DE 70 CM*70 CM. LES NOMS D'ESPÈCES SUIVENT LA CLASSIFICATION DE PORSILD (1957) ET ONT ÉTÉ VALIDÉS À PARTIR DU SYSTÈME D'INFORMATION TAXONOMIQUE INTÉGRÉ (SITI 2011).....	57
ANNEXE 4	
ÉTUDE DE LA FERTILITÉ DES GRAINES DE SAULES ARCTIQUES RÉALISÉE SUR LE DOME À ALEXANDRA FJORD (ÎLE D'ELLESMERE, CANADA) ET DANS QUATRE COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES À ZACKENBERG (GROENLAND) DURANT L'ÉTÉ 2010	59
ANNEXE 5	
ÉTUDE DE L'ÉTABLISSEMENT ET LA SURVIE DES PLANTULES DE SAULE ARCTIQUE À ZACKENBERG, GROENLAND	61

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1	Location of study sites in High Arctic Canada and Greenland. Map modified from Circumpolar Arctic Vegetation Region - Bioclimate subzones map (CAVM 2003).....28
2.2	Surface cover density histogram from 0 cm ² to 2000 cm ² for the seven study sites in High Arctic Canada and Greenland. Portion left of dotted line represents young individuals (< 200 cm ²). Note that scales on the y-axis differ for each plot29
2.3	Arctic willow mean cover and associated standard error for 2009 and previous records for the semi-desert and the glacier foreland sites. Numbers over the bars indicate years between record. *Significant ($p < 0.05$) two-side t-test on Arcsin transformed data.....30
2.4	Arctic willow mean cover in 1995 and 2009 at several distances from Twin glacier margin, Alexandra Fjord (A-G), Ellesmere Island. Glacier margin in 2009 at 0 m.....31
2.5	Arctic willow mean cover in 2004 and 2009 at several distances from Teardrop glacier margin, Sverdrup Pass (S-G), Ellesmere Island. Glacier margin in 2009 at 0 m.....32
2.6	Year of establishment of arctic willows at study sites in Canada and Greenland33
A1.1	Bordure du lac Char, île de Cornwallis, Nunavut, Canada. La zone d'étude se situe sur le delta formé sous le banc de neige permanent (photo prise le 28 juin 2009)46
A1.2	Site d'étude situé sur le <i>Fell-Field</i> , Zackenberg, Groenland (photo prise le 29 juillet 2010)46
A1.3	Localisation des deux zones d'études, le Dome (D) et le front glaciaire (G) à Alexandra Fjord, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada (photo prise le 8 juillet 2009)48

A1.4	Localisation des trois zones d'étude, la vallée (V), le plateau (P) et le front glaciaire (G) à Sverdrup Pass, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada (photo prise le 18 juillet 2009)	48
A1.5	Site d'étude en bordure du lac A, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada (photo prise le 5 juillet 2009)	50
A5.1	Dénombrement des plantules dans la bruyère à <i>Cassiope</i> , Zackenberg, Groenland (photo prise le 18 juillet 2010)	62
A5.2	Semis de saule arctique par classe d'âge; a. De l'année, b. Deux ans, c. Trois ans et plus	62

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Intensive study sites classification, climatic and physical characterization. Study areas are located in four distinct regions three in Canada (Resolute, Alexandra Fiord and Sverdrup Pass) and one in Greenland (Zackenberg). In Alexandra Fiord and Sverdrup Pass, respectively two (A-D and A-G) and three (S-V, S-P and S-G) zones were sampled.....	24
2.2 Archive datasets information for all sites, sampling date and methodology used. Detailed protocols for each site can be found in listed references.....	25
2.3 Correlations (<i>P</i> value and adjusted R^2) between age and size for studied sites where arctic willow dendrochronological analyses were completed in 2009 and 2010. Numerous individuals were intermingled at S-V and S-P preventing correlations with all aged individuals.....	25
2.4 Soil fine particles (< 2 mm) content (%), gravimetric water content (%) in the soil fine portion, biological soil crust cover (%) and external water supply sources for the seven intensive study site and A-D add. Soil samples were taken in mid-July after three days without rain, except at S-V.....	26
A4.1 Résultats des tests de germination pour les graines récoltées sur le Dome à Alexandra Fjord (île d'Ellesmere, Canada) et dans quatre communautés végétales à Zackenberg (Groenland) durant l'été 2010.....	60
A5.1 Densité (# individus/ m ²) et survie de plantules de saule arctique par groupe d'âge et par site, pour les quatre communautés végétales échantillonnées en 2010 à Zackenberg, Groenland.....	64
A5.2 Couvert des plantes vasculaires dans les parcelles d'établissement (10 m*10 m) échantillonnées en 2010 à Zackenberg, Groenland. Les noms d'espèces suivent la classification de Porsild (1957) et ont été validés à partir du système d'information taxonomique intégré (SITI 2011).....	65

RÉSUMÉ

Plusieurs scénarios de changements climatiques prédisent une augmentation de l'abondance et de la diversité des espèces végétales, particulièrement des arbustes, dans l'Arctique. Dans le Bas-Arctique, cette tendance a été mesurée par des analyses de photographies aériennes et d'images satellites, et est soutenue par des résultats d'expériences de réchauffement expérimental et des observations sur le terrain. Dans le Haut-Arctique, les analyses d'images satellites semblent indiquer une augmentation de la productivité végétale qui pourrait être attribuée aux arbustes, cependant très peu de recherches sur le terrain ont validé cette hypothèse.

Cette étude avait pour objectif de documenter les populations de saules arctiques (*Salix arctica* Pall.), une des espèces arbustives les plus abondantes dans le Haut-Arctique, dans des zones jugées sensibles à une augmentation du couvert végétal, soit les semi-déserts et les fronts glaciaires. Plus spécifiquement, cette recherche visait à répondre aux questions suivantes : (1) y a-t-il eu des changements dans le couvert et la densité de saule arctique durant les 10 à 25 dernières années; (2) à quel moment se sont établis les individus aujourd'hui matures; (3) quelle est la structure de taille des populations; (3) quel est le taux de germination des graines; (4) quel est le taux d'établissement et de survie des plantules durant les premières années qui suivent leur établissement?

Pour ce faire, durant les mois de juillet et août 2009 et 2010, des sites semi-désertiques (sept sites) et des fronts glaciaires (deux sites) ont été étudiés dans cinq régions du Haut-Arctique : quatre situées au Canada (Resolute, Alexandra Fjord, Sverdrup Pass et le Lac A) et une située au Groenland (Zackenberg) (Annexe 1). Afin de caractériser les sites, des échantillons de sol ont été prélevés et le couvert des espèces végétales a été estimé. Sur le terrain, la taille des saules a été mesurée et la présence de plantules de différents groupes d'âge a été évaluée. De plus, des saules établis par graine et des chatons ont été récoltés afin de poursuivre des analyses dendrochronologiques et des tests de germination en laboratoire.

La caractérisation générale des sites a permis de mettre de l'avant la diversité et le couvert en espèces végétales, ainsi que les principales caractéristiques physiques des sites d'étude. Ceux-ci sont principalement composés de loam sableux et argileux et les sols possèdent des pH élevés caractéristiques du Haut-Arctique (Annexe 2). La diversité spécifique varie de 6 à 21 espèces et le couvert des plantes vasculaires de 2 % à 17 % (Annexe 3). Selon les données disponibles, le couvert du saule arctique a seulement augmenté de manière significative au cours des 10 à 25 dernières années sur les fronts glaciaires et sur un des sites semi-désertiques relativement riche à Alexandra Fjord (Question 1, chapitre 2). Ces résultats portent à croire que l'approvisionnement en eau est un facteur limitatif pour l'expansion des populations dans le Haut-Arctique. Les analyses dendrochronologiques ont permis de distinguer parmi les populations demeurées stables deux épisodes majeurs de colonisation (Question 2, chapitre 2). Un premier qui se caractérise par un recrutement continu entre 1850 et 1950 et un deuxième toujours en cours et ayant débuté au début du 20^e siècle. Les populations les plus vieilles ne semblent plus se régénérer et seraient donc vouées à disparaître à la mort des individus présents. Les tests de germination révèlent que les graines les plus fertiles ne proviennent pas forcément des sites où le couvert de saules et le nombre de plantules sont les plus élevés (Question 3, annexe 4). En effet, sur 3900 graines mises en germination seulement 93 ont germé et parmi celles-ci 92 provenaient d'un site avec un très faible couvert végétal et des conditions environnementales particulièrement difficiles. L'analyse sur le terrain de la structure d'âge des plantules a permis de constater que leur établissement est fréquent, mais associé à une forte mortalité durant les premières années qui suivent leur établissement (Question 4, annexe 5). Il est finalement à noter qu'un saule arctique âgé d'environ 270 ans a été récolté à Sverdrup Pass. Cet individu est de loin le plus vieux à avoir été recensé dans cette étude, ainsi que dans la littérature. La plupart des individus très âgés provenaient des deux sites semi-désertiques à Sverdrup Pass cependant, un individu de 120 ans a aussi été récolté au Lac A à l'extrême nord de l'île d'Ellesmere. Fait étonnant, les saules récoltés sur ce site semblent à première vue être ceux dont la croissance annuelle est la plus grande.

En somme, cette étude démontre que, pour l'instant, les changements climatiques semblent avoir un effet indirect sur la croissance et l'expansion du saule arctique dans le Haut-Arctique. En permettant la fonte des glaciers et des neiges permanentes, l'augmentation des températures libère de nouvelles surfaces bien alimentées en eau et favorables à la colonisation végétale. La hausse de la productivité végétale enregistrée dans le Haut-Arctique par l'analyse d'images satellites pourrait ainsi illustrer la colonisation primaire de surfaces nouvellement libérées des glaces plutôt qu'une augmentation de la productivité des populations sur les sites semi-désertiques.

CHAPITRE 1

CONTEXTE DE L'ÉTUDE

La présence de glaciers confère à l'Arctique une sensibilité particulière aux changements climatiques. De par leur présence, ils modulent le fonctionnement des écosystèmes et empêchent toute colonisation d'espèces végétales et animales. Au cours de l'histoire, l'Arctique a subi de nombreux cycles glaciaires et interglaciaires durant lesquels l'étendue des glaciers s'est modifiée. La dernière grande glaciation s'est terminée il y a environ 11 400 ans (Callaghan *et al.* 2004) et sa fin détermine le début de l'Holocène. Il est reconnu que les plantes arctiques se sont adaptées aux modifications fréquentes de leur habitat en développant des modes de dispersions à longues distances qui favorisent la colonisation rapide des espaces nouvellement libérés (Alsos *et al.* 2007). Toutefois, la productivité végétale n'atteint un maximum que longtemps après le retrait des glaces puisqu'elle dépend directement du degré de formation des sols (Raynolds & Walker 2009). Les conditions météorologiques de l'Holocène, bien que comprises dans les limites associées à une période interglaciaire, ont aussi fluctué. La plus récente période froide, le petit âge glaciaire (PAG) qui s'est étendu de ~1600 à 1900, a notamment amené une vaste avancée glaciaire dans l'Arctique (Koerner & Fisher 1990; Wolken *et al.* 2005). Par la suite, l'augmentation naturelle des températures a entraîné la diminution progressive des glaces. Entre la fin du PAG et 1960, la superficie des glaciers a diminué de 17 % à 100 % dans l'archipel des Îles-de-la-Reine-Élisabeth au Canada (Wolken *et al.* 2008). Une accélération marquée de la fonte a par ailleurs été enregistrée depuis les années 1990 (Arendt *et al.* 2002; Kohler *et al.* 2007; Lemke *et al.* 2007). Ce phénomène est attribué aux activités humaines et aux changements climatiques qui y sont associés (IPCC 2007).

L'augmentation récente des températures est un phénomène global qui touche particulièrement l'Arctique où l'amplitude du changement est deux fois plus importante (ACIA 2004). La hausse des températures a été particulièrement marquée depuis les

années 1980 dans le bas et l'ouest de l'Arctique (Bhatt *et al.* 2010) et on estime que ces régions seront aussi les plus touchées au cours des prochaines décennies (Serreze *et al.* 2000). En ce qui a trait aux précipitations, les données météorologiques compilées entre 1950 et 1990 illustrent une augmentation de l'ordre de 20 % de la quantité annuelle de précipitations dans le nord du Canada (Groisman & Easterling 1994). Cette augmentation se fait surtout sentir durant l'automne et l'hiver et se traduit donc par des chutes de neiges plus abondantes (Kattenberg *et al.* 1996). De manière générale, l'augmentation des précipitations hivernales ne se traduit cependant pas par une augmentation des couverts de neige. En effet, ceux-ci ont diminué, surtout en été et au printemps, en raison des températures plus élevées (Serreze *et al.* 2000). L'augmentation des précipitations hivernales a plusieurs effets : en hiver, les plantes sont mieux protégées et la neige crée un couvert isolant qui réchauffe le sol et stimule l'activité bactérienne (Sturm *et al.* 2005); en été, l'accumulation plus importante peut retarder le début de la saison de croissance, mais offre une source d'eau supplémentaire pour la croissance des végétaux. Cela pourrait avoir un impact positif sur la croissance des végétaux dans le Haut-Arctique canadien où la sécheresse durant la saison de croissance est un facteur limitatif majeur (Bliss & Matveyeva 1992). Toutefois, il semble que pour certaines régions où la durée de la saison de croissance est très courte, l'effet sur la végétation soit plutôt négatif, comme à Zackenberg au Groenland où la croissance du saule arctique réagit négativement à des précipitations hivernales accrues (Buus-Hinkler *et al.* 2006; Schmidt *et al.* 2006).

L'effet des changements climatiques sur les communautés végétales relève à la fois d'une synergie entre changements climatiques et environnementaux et d'une réponse spécifique des espèces qui peuvent modifier leurs interactions entre elles et développer des mécanismes physiologiques compensatoires (Chapin & Shaver 1996; Wipf *et al.* 2006). Concrètement, ces effets ont été mesurés à l'échelle du paysage à partir d'analyses de photographies aériennes répétées (Sturm *et al.* 2001; Tremblay *et al.* en révision) et de mesures de changements dans l'indice normalisé des différences de végétation (INDV; Jia *et al.* 2009; Bhatt *et al.* 2010), ainsi qu'au niveau des espèces à l'aide d'expériences de réchauffement expérimental (Arft *et al.* 1999; Walker *et al.*

2006) et d'analyses dendrochronologiques (Forbes *et al.* 2010; Hallinger *et al.* 2010). Sturm *et al.* (2001) ont réalisé une des premières études utilisant les photographies aériennes répétées. Ils sont parvenus à démontrer une augmentation du couvert arbustif pour des sites du nord de l'Alaska sur une période de 50 ans. Utilisant un protocole similaire, Tremblay *et al.* (en révision) ont démontré une augmentation du couvert arbustif dans le Nord du Québec. Bien que fort convaincantes et visuellement marquantes, les études utilisant des photographies aériennes ont une utilisation limitée par la disponibilité des photographies aériennes. L'étude des changements dans l'indice normalisé des différences de végétation, un indice du degré de « verdure », a quant à elle l'avantage de couvrir un plus vaste territoire. De manière pratique, l'utilisation de cet indice s'appuie sur la correspondance entre les moments et/ou les zones où il est élevé et où sont mesurées des températures élevées (Jia *et al.* 2009; Bhatt *et al.* 2010) et de fortes biomasses (Hope *et al.* 1993; Boelman *et al.* 2003). Le long du *North American Transect* dans l'ouest de l'Arctique, Epstein *et al.* (2008) on ainsi mesuré une augmentation progressive du INDV du nord vers le sud correspondant aux variations des températures estivales avec la latitude. De manière semblable, une augmentation conjointe du INDV et des températures estivales a été mesurée au cours des deux dernières décennies dans l'est de l'Arctique canadien (Jia *et al.* 2009). Bien qu'ayant l'avantage de donner une vue d'ensemble, ces études sont entachées d'un biais lié à la grosseur des pixels des images satellites utilisées pour l'analyse ainsi qu'à la présence de sol nu qui interfère lors de l'analyse des données (Walker *et al.* 2009). Il importe donc de valider l'information provenant d'images satellites par des observations sur le terrain. Par exemple, à Alexandra Fjord dans le Haut-Arctique canadien, une augmentation de la productivité végétale, corrélée aux données de INDV, a été mesurée dans deux communautés végétales, une bruyère et un milieu humide à cypéracées (Hudson & Henry 2009; Hill & Henry 2011).

De nombreuses expériences de réchauffement utilisant des dispositifs originaux ont été réalisées au cours des 40 dernières années (Rustad *et al.* 2001; Dormann & Woodin 2002; van Wilk *et al.* 2004). Bien qu'elles présentent toutes une réaction significative de la végétation à l'augmentation des températures, celle-ci est complexe et

difficilement comparable d'un site à l'autre. L'arrivée de protocoles expérimentaux standardisés avec le *International Tundra Experiment* (ITEX; Molau & Mølgaard 1996) a permis de pallier à certaines de ces lacunes et de présenter des résultats pour l'ensemble de l'Arctique. À court terme (1-5 ans), les méta-analyses démontrent qu'une augmentation des températures favorise surtout la croissance et la production de graines chez les graminées (Arft *et al.* 1999). À moyen terme (3-6 ans), l'effet favorable sur les graminées est maintenu, mais on observe aussi une augmentation du couvert et de la hauteur des arbustes décidus, ainsi qu'une diminution du couvert de mousse et de lichen (Walker *et al.* 2006). Les effets combinés du réchauffement et de l'herbivorie tendent à favoriser les plantes herbacées à croissance basale (Post & Pedersen 2008). Les régions les plus nordiques ont tendance à réagir moins fortement au réchauffement, et ce, en raison des saisons de croissance courtes et froides (Svoboda & Henry 1987), des faibles niveaux de nutriments et d'humidité dans le sol (Tolvanen *et al.* 2001), ainsi que d'une faible diversité spécifique (Walker *et al.* 2006). De manière générale, la baisse du niveau de diversité végétale au Nord porte à croire que la température influence fortement la croissance et la reproduction des espèces. Toutefois, les espèces sont aussi soumises à d'autres contraintes biotiques et abiotiques qui diminuent l'importance du signal climatique (Klady *et al.* 2011). À Alexandra Fjord, l'étude de communautés végétales adjacentes soumises à des stress physiques différents a permis de mettre de l'avant une variation dans la réponse à l'augmentation des températures (Hudson & Henry 2010).

La dendrochronologie, soit l'étude de la croissance annuelle des espèces ligneuses, offre la possibilité de documenter à une plus petite échelle l'impact des différentes variables climatiques sur les espèces végétales. Dans l'Arctique et en milieu alpin, les arbustes prostrés et érigés constituent une source de données intéressantes, bien que difficile à traiter en raison de branches multiples, de cernes de croissance manquants et d'une faible croissance annuelle (Schweingruber 2007). Malgré ces difficultés, une augmentation de la croissance annuelle, attribuée à la hausse récente des températures, a été documentée en milieu alpin dans le nord de la Scandinavie (Bär *et al.* 2008, Hallinger *et al.* 2010) ainsi que dans le Bas-Arctique du nord-ouest de la Russie (Forbes *et al.* 2010). Dans le Haut-Arctique, la température ne semble pas toujours être le facteur

le plus déterminant sur la croissance (Rayback *et al.* 2011). En effet, la croissance de *Cassiope tetragona* varie selon les températures (Rayback & Henry 2006), mais aussi en fonction des précipitations durant la saison de croissance dans l'est de l'Arctique canadien (Rayback *et al.* 2011). La croissance de *Salix arctica* au nord-est du Groenland apparaît plutôt varier en fonction des précipitations hivernales (Schmidt *et al.* 2006). Il semble donc qu'autant les analyses de croissance annuelle que les expériences de réchauffement expérimental tendent à montrer que les espèces répondent de manière particulièrement complexe dans les environnements pauvres du Haut-Arctique.

Plusieurs études ont démontré une augmentation du couvert arbustif dans le Bas-Arctique (voir entre autres : Sturm *et al.* 2001; Forbes *et al.* 2010; Hallinger *et al.* 2010). Bien que les analyses de INDV (Bhatt *et al.* 2010) et les expériences de réchauffement expérimental (Walker *et al.* 2006) appuient cette tendance pour le Haut-Arctique, peu de validations sur le terrain permettent de corroborer l'hypothèse selon laquelle l'augmentation du couvert arbustif est un phénomène pan-arctique. Le Haut-Arctique couvre environ 20 % des territoires terrestres en milieu arctique (CAVM 2003). La classification de Bliss et Matveyeva (1992) distingue trois types de végétation : les semi-déserts (couvert vasculaire de 5 % à 20 %), les déserts polaires (couvert vasculaire < 5 %) et les oasis. Dans les semi-déserts, le couvert de bryophytes et de lichens varie de 20 % à 80 %, tandis que dans les déserts polaires, il diminue jusqu'à des valeurs de 0,1 % et 1 % (Bliss *et al.* 1984). Les oasis sont des îlots productifs dont la présence est généralement liée à l'accessibilité en eau durant la saison de croissance (Bliss & Svoboda 1984). Ces écosystèmes riches ne représentent qu'environ 6 % du territoire dans l'archipel arctique canadien (Bliss 1977) et ils se trouvent généralement en bordure des glaciers et dans les zones où l'infiltration d'eau est importante (Bliss & Matveyeva 1992). Ainsi, l'humidité du sol et l'établissement d'un couvert de croûte biologique (Bliss & Gold 1994; Bliss & Gold, 1999) à l'instar de la température, semblent des éléments critiques à la survie des espèces végétales (Oberbauer & Dawson 1992). En effet, les plantes arctiques sont bien adaptées au froid (Chapin 1983) et la sécheresse est le facteur de mortalité le plus important chez les plantules durant l'été dans le Haut-Arctique (Bell & Bliss, 1980). S'il y a lieu, les effets

des changements climatiques sur la végétation du Haut-Arctique devraient tout particulièrement être observable dans les zones semi-désertiques qui couvrent ~50 % du territoire dans le Haut-Arctique (Bliss & Matveyeva 1992) puisque le potentiel d'augmentation du couvert est d'autant plus important qu'il y a de sols nus.

Le saule arctique est une des espèces végétales les plus nordiques et le seul arbuste à former des cernes de croissance au nord du 80^e parallèle. Cette plante dioïque à feuilles décidues présente une distribution arctique-alpine et circumpolaire (Porsild 1957). Elle est très tolérante au stress et n'adopte jamais de port érigé (Argus *et al.* 1999). Dans la plupart des habitats, elle produit de nombreux chatons abondamment fleuris (Argus *et al.* 1999). La présence d'aigrettes sur les graines permet la dispersion par le vent sur de longues distances et contribue à en faire une plante colonisatrice efficace (Stocklin & Baumler 1996). Le taux de germination des graines en laboratoire, pour des échantillons récoltés dans le Haut-Arctique, varie grandement d'une étude à l'autre, allant de 2 %-8 % (Dawson & Bliss 1989) à 63 %-94 % (Jones 1995). Selon Jones (1995) les graines de saules arctiques ne nécessitent pas de scarification pour germer. En effet, il a obtenu de meilleurs taux de germination en faisant germer des graines, préalablement conservées au frais, à la fin de la saison de croissance durant laquelle elles ont été récoltées, plutôt qu'en les conservant à 2°C ou -5°C pendant 5 mois (Jones 1995). Par ailleurs, l'utilisation d'outil génétique a confirmé l'efficacité de la reproduction sexuée par la présence d'un taux d'hétérozygotie élevé (Steltzer *et al.* 2008). La formation de racines adventives sur les branches permet à l'espèce de se reproduire par croissance clonale (Argus *et al.* 1999). Dans les peuplements denses, les individus s'entremêlent et il devient impossible de les distinguer. Cependant, une fois récoltés, les plants issus de graines se distinguent des clones par leur collet racinaire droit.

Dans l'Arctique, les espèces du genre *Salix* constituent une part importante de la diète du caribou et du bœuf musqué tout au long de l'année et plus spécifiquement, une des principales sources de nourriture au printemps (Larter & Nagy 2004). Le bois du saule arctique est formé de cernes de croissance semi-poreux bien définis et délimités par une ou plusieurs rangées de cellules rectangulaires en coupe perpendiculaire

(Schweingruber 1990). Le potentiel dendrochronologique de l'espèce est reconnu depuis les années 1960 (Beschel & Webb 1963; Wilson 1964; Savile 1979; Woodcock & Bradley 1994) cependant, ce n'est qu'avec l'arrivée récente de nouveaux outils qu'il a été possible de surmonter les difficultés associées à l'analyse des cernes de croissance étroits, manquants et incomplets (Schmidt *et al.* 2006; Schmidt *et al.* 2010a). Considérant la répartition actuelle des espèces, le saule arctique est une des espèces les plus susceptibles d'affecter le développement du couvert arbustif dans le Haut-Arctique, et ce autant en raison de la croissance des individus déjà établis que de l'établissement de nouveaux individus.

CHAPITRE 2

CONTRIBUTION OF SHRUB COLONIZATION ON NEWLY DEGLACIATED LANDSCAPES TO THE 'GREENING' OF THE HIGH ARCTIC

Running title: Shrub colonization in the High Arctic

Authors:

Noémie Boulanger-Lapointe^{1,2}, Esther Lévesque^{1,2}, Stéphane Boudreau^{2,3}, Greg Henry⁴
and Niels Martin Schmidt⁵

¹ Département de Chimie-Biologie, Université du Québec à Trois-Rivières,
Trois-Rivières, QC, G9A 5H7, Canada

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

³ Département de biologie, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6, Canada

⁴ Department of geography, University of British Columbia, Vancouver, BC, V6T 1Z4,
Canada

⁵ Department of Bioscience, Aarhus University, P.O. Box 358, Frederiksborgvej 399,
4000 Roskilde, Denmark

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

Keywords: Arctic tundra, climate change, High Arctic, *Salix arctica*, Glacier foreland,
shrub colonization.

Primary research article

Abstract

Modification of plant abundance and distribution, especially shrubs, has been predicted by warming experiments and confirmed by aerial photography analyses and land based observations in the Low Arctic. In the High Arctic, even though satellite image analyses suggest an increase in NDVI and warming experiments have had a positive effect on shrub cover, little is known about natural system responses. The arctic willow (*Salix arctica* Pall.) is a structuring species in these harsh environments that could induce noticeable vegetation cover changes, either by increased growth of established individuals and/or by colonization of new sites. Population size structure, seedling count and ageing were pursued on five semi-desert sites and two glacier forelands distributed in three locations in Canada (Resolute Bay, Alexandra Fjord and Sverdrup Pass) and one in Northeast Greenland (Zackenbergl). Size distribution showed that recruitment was stronger on proglacial landscape even though seedling establishment was also common in some semi-desert sites. In addition, ageing of large individuals collected on the semi-desert sites through dendrochronological analyses of over 200 willows established by seed, point to discrete colonization events associated to the melting of permanent snow pack. We propose that increased NDVI recorded in the High Arctic might be explained by shrub colonization of newly deglaciated areas, rather than by the increase in cover and productivity of pre-established plant communities.

Introduction

Shrub cover increase is expected to be one of the major consequences of climate change on Arctic terrestrial ecosystems. Although this phenomenon has been documented in Low Arctic and Alpine regions (see among others Sturm *et al.* 2001; Forbes *et al.* 2010; Hallinger *et al.* 2010) limited information is currently available for the prostrate woody species of the High Arctic. For this region covering nearly 20% of Arctic vegetated landscapes (CAVM 2003), predictions of plant community response to climate change rely mainly on the results of remote sensing (Bhatt *et al.* 2010) and experimental warming studies (Walker *et al.* 2006).

Arctic temperatures have been increasing at twice the global average in the last few decades (ACIA 2004) and ecosystems are already being affected (Post *et al.* 2009). The Low and Western Arctic regions, where most changes in vegetation have been recorded, have been experiencing the greatest absolute increase in temperatures since the 1980's (Bhatt *et al.* 2010). These regions are also predicted to be the most affected by global warming in the next century (Serreze *et al.* 2000; ACIA 2004). In the High Arctic, absolute increase in the Summer Warmth Index is relatively low but associated to high percentages of change due to generally low temperatures. Globally, best available precipitations records for the 20th century suggest that there has been an increase in winter precipitation at high latitudes yet accompanied by an overall decrease in snow cover (Serreze *et al.* 2000). However, regionally since 1995 in the northeastern region of the Canadian High Arctic, air temperatures have raised and growing season lengthened, while there has been no major change in precipitation or snow free date (Hudson & Henry 2009). At Zackenberg, in Northeast Greenland, there has also been a general increase in mean annual temperature, but coupled to an increase in winter precipitations (Buus-Hinkler *et al.* 2006) with negative impacts on plant growth (Schmidt *et al.* 2006).

Satellite derived normalized difference vegetation index (NDVI) analyses in the Canadian Arctic found a general increase of this index through time with a greater response in the transition zone between High and Low Arctic (Jia *et al.* 2009). These results are in agreement with ground-based observations along the North American Transect (Epstein *et al.* 2008), which link plant biomass to Summer Warmth Index across all arctic vegetation types. NDVI is used as a proxy of vegetation productivity based mainly on the correspondence between zone and/or time of high NDVI with warm temperatures (Jia *et al.* 2009; Bhatt *et al.* 2010) and high biomass (Hope *et al.* 1993; Boelman *et al.* 2003). However, even if precautions are taken to diminish their influence, NDVI data remain sensitive to pixel size and the effect of bare ground, soil moisture and disturbances (e.g. human activities, grazing, landslides, etc; Walker *et al.* 2009). Pan-arctic trends in NDVI can partly be explained by soil development processes and nutrient and moisture regimes associated to time since ice retreat after the last glacial maximum (Raynolds & Walker, 2009). Nevertheless, the end of the Little Ice

Age (LIA), around 1850, defined the beginning of plant colonization for large areas of the High Arctic previously covered with permanent snow (Wolken *et al.* 2008). On these newly deglaciated substrates, plant colonization can occur rapidly (Jones and Henry 2003; Moreau *et al.* 2005), even when long-distance seed dispersal is required (Brochmann *et al.* 2003; Alsos *et al.* 2007). In fact, because arctic floras are well adapted to the cold climate (Chapin 1983), short growing seasons and low soil moisture remain the most plausible limitations to biomass accumulation, seed production and successful seedling establishment (Billings 1987; Svoboda & Henry 1987).

Plant growth in the High Arctic is less sensitive than in the Low Arctic and Alpine regions to both short (Arft *et al.* 1999) and long-term warming experiments (Walker *et al.* 2006). The lack of responsiveness at high latitudes has been linked to short and cold growing season (Svoboda & Henry 1987), low soil nutrient availability (Tolvanen *et al.* 2001) and limited soil moisture and species diversity (Walker *et al.* 2006). Globally, warming experiments suggest that deciduous shrubs and graminoids are the most sensitive groups to increased temperatures (Walker *et al.* 2006). However, heterogeneous responses across vegetation types have been found in both Zackenberg (Schmidt *et al.* unpublished) and Alexandra Fjord valley lowland (Hudson & Henry 2010). Klady *et al.* (2011) found warming experiment to affect sexual reproduction significantly in a polar oasis but not in the adjacent semi-desert habitat at Alexandra Fjord, Ellesmere Island. They suggested that the importance of temperature decreases relative to plant habitat beyond some abiotic and/or biotic threshold. This hypothesis could explain both the poor response of the High Arctic and environmentally constrained plant communities at lower latitudes.

During summers 2009 and 2010, we investigated the potential contribution of the arctic willow (*Salix arctica* Pall) to the suggested pan-arctic increase in shrub cover in response to climate change (Sturm *et al.* 2001). At seven sites in High Arctic Canada and Greenland, we documented population size structure and seedlings establishment, changes in cover and frequency through time as well as timing of establishment of large individuals. With these data, we aim to understand the establishment pattern and

population dynamics of one of the very few and most wide spread shrub species in the High Arctic.

Materials and methods

Study species

The long-lived deciduous and dioecious prostrate shrub *Salix arctica* Pall. has an arctic-alpine distribution, is ubiquitous and stress-tolerant (Porsild 1957). In most habitats, it produces numerous and densely flowered catkins (Argus *et al.* 1999). Plumes, attached to the seeds, allow effective wind dispersal, a vital attribute of early pioneer plant species (Stocklin & Baumler 1996). Rates of seed germination under controlled conditions highly differ from one study to the other, ranging from 2-8 % (Dawson & Bliss 1989) to 63-94 % (Jones 1995) for High Arctic samples. Long-term warming experiment had no impact on the species reproductive effort (investment in reproductive tissues) but reproductive success (percentage of germination) increased with increasing temperatures (Klady *et al.* 2011). Clonal growth also contributes to the species propagation and is achieved through the formation of adventitious roots on low branches (Argus *et al.* 1999). In dense populations, branches intermingle, impeding recognition of single individuals. Nevertheless, individuals established by seed can be distinguished from clones by the characteristic form of their main root. The dendrochronological potential of the semi-porous rings of this shrub species (Schweingruber 1990) was recognized several years ago (Beschel & Webb 1963; Wilson 1964; Savile 1979; Woodcock & Bradley 1994). However, cross-dating difficulties due to an important number of missing or incomplete rings have limited ecological interpretations until recently (Schmidt *et al.* 2006; Schmidt *et al.* 2010a).

Study sites

The study was conducted in the Canadian Arctic Archipelago (2009) and on the Northeast coast of Greenland (2010) during July and August (Fig. 2.1). We studied intensively seven sites within four regions, namely from South to North: Resolute (R), Zackenberg (Z), Alexandra Fjord (Dome: A-D; Glacier foreland: A-G) and Sverdrup

Pass (Valley: S-V; Plateau: S-P; Glacier foreland: S-G) (Table 2.1). In addition, we did a general plant survey on a richer granitic portion of the Dome (A-D being on a dolomitic substrate) at Alexandra Fjord (hereafter called A-D add.). We hypothesize that if major changes in High Arctic landscape productivity are to occur it will do so through infilling of presently low plant cover areas by either increased growth of established individuals and/or by increased recruitment. We therefore chose in each region areas where low cover vegetation, corresponding to the semi-desert definition of Bliss and Matveyeva (1992; vascular cover 5 %-20 %), is dominated by arctic willow. The sites also fit into bioclimatic subzones B and C, which are respectively dominated by prostrate and hemiprostrate dwarf shrubs (CAVM 2003; Table 2.1). The intensive study sites were divided in two types; relatively stable semi-deserts and recently deglaciated forelands. Even though the glacier forelands have a low plant cover, they are located at the margin of polar oasis ecosystems and are characterized by directional-replacement succession (Svoboda & Henry 1987; Jones & Henry 2003; Breen & Lévesque 2006). Peak in species richness occurred within the first 20-30 years of deglaciation on the Twin glacier foreland (A-G; Jones & Henry 2003) while it increased continuously over time along the Teardrop glacier foreland (S-G; Breen & Lévesque 2006). Climate of the Canadian sites is characterized by continental conditions due to the presence of sea ice throughout most of the year (Aiken *et al.* 2003). At Zackenberg, influence of a constant weak sea breeze blowing in summer from south to southeast creates milder conditions (Hansen *et al.* 2008). Frequent summer fog limits solar radiation at Resolute (Aiken *et al.* 2003).

Field sampling and laboratory analyses

On the intensive semi-desert sites (all sites but A-G, S-G and A-D add.), sampling and measurements were conducted in three 100 m² random plots (10 m*10 m), whereas the same measurements were done on the glacier forelands in 200 m² plots (40 m*5 m; 5 and 14 plots at S-P and S-A, respectively) located parallel to the glacier front at several distances (0 m, 12 m, 24 m, etc) and corresponding to a known retreat period (for more details on the retreat measurements of the glaciers at these sites see Jones & Henry 2003 and Breen & Lévesque 2006). A physical description of the sites (elevation, drainage, slope) was completed and biological crust cover was evaluated within eight random

70 cm*70 cm quadrats per plot on the intensive study sites and in 25 random quadrats at A-D add. In mid-July, we collected 2 random soil cores (6 cm diameter per 10 cm depth) per plot on the Canadian semi-desert intensive study sites after three days without rain, except for S-V. Soil samples were weighed wet to 0.01 g and then oven-dried (< 70 °C) to constant mass to determine gravimetric soil moisture content. For the species characterization, we assessed population size structure and cover before collecting large individuals within the plots.

At sites Z, A-G, S-V and S-P, each individual (or clumps) were measured along two perpendicular axes to evaluate crown surface. In most cases, individuals were distinguished, however bigger clumps sometimes had two or three individuals intermingled. Because of time constraints, at sites R, A-D and S-G, willows were measured in a subsection of overall plot (≥ 12.25 % of the plot area), in 70 cm*70 cm quadrats distributed at 2 m interval in the plot (25 and 100 quadrats were measured in the semi-desert and the glacier foreland plots, respectively). To obtain a general assessment of population size structure, we divided individuals into 20 cm² size classes. Seedlings (individuals < 0.25 cm²) are included within the first size class (< 20 cm²). Survival of young individuals was inferred using the ratio of individuals from the first (< 20 cm²) to the second (20-40 cm²) size class.

In 2010 at Zackenberg, we evaluated more accurately seedling survival through the observation of growth scars. All the seedlings in the plot were counted and attributed to a specific age class (newly established, 1yr old, 2yr old and more). No more than three age classes could be distinguished because scars are too close after two years preventing accurate dating in the field.

In 2009, arctic willow cover was measured in each of the three semi-desert plots using eight randomly placed 70 cm*70 cm quadrats and following Domin-Krajina modified cover classes (Lévesque 1996). These classes were also used to assess willow cover in 25 random 70 cm*70 cm quadrats at A-D add. On the glacier forelands, the species cover was calculated from individual size measurements. In order to document possible

change in cover, we searched through archived data to find the best comparable records. Past cover data directly comparable with 2009 sampling were extracted from Bergeron (1988) as well as from a complete unpublished dataset from Lévesque (1997), Jones (1997) and Breen (2006; Table 2.2). Along the glacier forelands (A-G and S-G), the section at A-G sampled in 2009 represents a subsection of that sampled in 1995 (Jones 1997) and that sampled at S-G was a subsection of that completed in 2004 (Breen 2006). At Resolute, the only available record presented qualitative data derived from occurrence observations (Arkay 1972). At Zackenberg, repeated frequency analyses using Böcher-modified Raunkiær method between 2000 and 2010 along the ZERO line (a transect extending from sea level to 600 m alt., see Schmidt *et al.* 2010b) provided the best comparable records for the plant community studied (unpublished data).

We used dendrochronological analyses to identify the period of establishment of larger individuals, which gives some insights on the age of the populations. After completing all field measurements, 10 willows with a root collar of significant diameter (> 1 cm) were collected in each semi-desert plot for a total of 30 individuals per site. Individuals were chosen in order to cover most of the plot area and the range of size with root collar diameter > 1 cm. For minimal age determination, samples were boiled and one thin section (15-20 μm) of the root collar and one of the larger branches were cut with a microtome. The sections were then stained with a 1 % solution of safranin and subsequently mounted on slides using a low viscosity-mounting medium. When dried, slides were digitalized using a camera mounted on a binocular microscope. Growth rings were counted and measured on at least two radii using LignoVision program (RINNTECH 2001-2004). Cross-dating within individuals (all radii of the root collar and bigger branch) was pursued to enhance age determination accuracy using Dendro program (Centre d'études nordiques 2009).

Data treatment and statistical analyses

Changes in species cover between past and current records were tested with Student t-tests on Arcsin transformed data in polar semi-deserts (sites A-D, A-D add., S-V and S-P) and with pooled cover from several distances for each year at the glacier forelands.

For both A-G and S-G, we performed an ANCOVA on log transformed cover data for both years based on distance from the glacier in 2009 as a covariate. Finally, we tested the strength of recruitment at S-G using an ANCOVA on log transformed cover data with date since ice retreat and year of sampling. Statistical analyses were performed using R (CRAN 2011).

Because of field constraints, many plant demography studies use size distribution as a proxy of population age structure (Lefkovitch 1965). In this research, this inference has not been used because, even if correlations between age and surface cover area were significant for most of the sites ($p < 0.05$), corresponding adjusted- R^2 values were low (Table 2.3). However, dendrochronological analyses showed that small individuals ($< 200 \text{ cm}^2$) were always younger than 30 years old; we therefore assumed that this portion of the size distribution (Fig. 2.2, left of dotted line) represented young individuals that could be used as an index of recruitment rate within each site.

Results

Physical description

Fine particle ($< 2 \text{ mm}$) content vary greatly from one site to the other ranging from 16 % to 94 %, while moisture content in that portion of the soil ranged from 8 % to 33 % (Table 2.4). Running water was present on the glacier forelands (A-G and S-G) for the entire growing season. Of the semi-desert sites, two (R and Z) appeared to be fed by surrounding snow patches at the beginning of the growing season but had dried out by mid-August. Moisture supplies on the remaining sites (A-D, S-V and S-P) relied on *in situ* snowmelt as well as scarce precipitations. Biological crust was present on all sites but only abundant on S-G, R and A-D add.

Population size structure and seedling study

According to the prevalence of small ($< 200 \text{ cm}^2$) or large individuals ($> 200 \text{ cm}^2$), study sites can be sorted in two categories (Fig. 2.2). Populations dominated by large individuals were found in Sverdrup Pass semi-deserts (group 1: S-V and S-P). They had

no individual of a seedling size ($< 0.25 \text{ cm}^2$) and few ($< 7 \%$) small individuals ($< 200 \text{ cm}^2$; Fig. 2.2). In contrast, all the other sites (group 2) had numerous small individuals ($> 68 \%$). This was especially true for the glacier forelands where $> 90 \%$ of all individuals (90 % and 99 % for AF-G and S-G, respectively) are small. For this group, size class structures presented a sharp decline between the first ($< 20 \text{ cm}^2$) and the second (20-40 cm^2) classes. According to our data, survival between these classes was greater on the glacier forelands (S-G: 21 %; AF-G: 30 %) than on all the semi-desert sites (A-D: 13 %; R: 9 %; Z: 4 %). Overall, group 2 size distributions strongly suggest regular natality and declining rate of mortality with increasing age (Philipp *et al.* 1990). Contrastingly, the predominance of large individuals suggested poor recruitment and higher seedlings mortality currently than in the past at Sverdrup Pass semi-desert sites (group 1).

A sharp drop in individual density between the first and the second age classes is better understood when compared to the seedling recruitment study performed at Zackenberg in 2010. By the end of July 2010, we observed on average 0.83 seedlings of the year per m^2 , only 0.02 seedlings of the preceding year per m^2 and 0.15 seedlings over 2 years old per m^2 .

Cover, frequency and density analyses

Direct comparisons of past vegetation records with current data did not indicate any significant change in arctic willow cover at semi-desert sites A-D, S-V and S-P, but did at A-D add. and on both glacier forelands (A-G and S-G; Fig. 2.3). For Resolute, Arkay (1972) reported the arctic willow as ‘common’ within the studied area, however numerical data were not included in the thesis preventing any quantitative comparison with present cover. At Zackenberg, frequency remained stable between 2000 and 2010, ranking 5 to 4 on a scale from 0 to 30, which corresponds to low-density population fairly homogenous through time (Böcher & Bentzon 1958).

Along both glacier forelands, willow cover increased significantly with time since ice retreat ($p < 0.001$, ANCOVA; Fig. 2.4 and 2.5). Cover also increased significantly

between past and 2009 records for both A-G ($p < 0.001$; ANCOVA; Fig. 2.4) and S-G ($p < 0.05$ ANCOVA; Fig. 2.5). The most striking increase was observed in a section opened to colonization since 1970, where willow cover increased from 4.6 % in 2004 to 27.2 % in 2009. Globally, willow cover was more important along the S-G than A-G foreland. In addition, on S-G foreland, there was no change in the recruitment strength ($p > 0.05$, ANCOVA), when comparing arctic willow density in 2004 and 2009 at different time since ice retreat.

Dendrochronological analyses

Dendrochronological analyses gave minimal age estimates for sampled individuals that, after cleaning and cutting, appeared to be established by seed and had a distinguishable root collar (not decayed, rotten or missing). Year of establishment histograms show number of individuals established per five years intervals at each site (Fig. 2.6). At both Sverdrup Pass sites, large individual's year of establishment suggest colonization events between 1850 and 1950. In comparison, establishment at R, A-D and Z occurred mainly after 1950. We recorded the oldest *Salix arctica* (over 270 years old) on Sverdrup Pass plateau site.

Discussion

Factors controlling recruitment

This research provides a first description of arctic willow population dynamics in High Arctic Canada and Greenland. The presence of seedlings on a majority of the studied sites emphasizes the importance of sexual reproduction and its crucial role in Arctic species distribution. Our results are also in line with other studies that have demonstrated that seed production and long distance dispersal occurred and contributed significantly to colonization of new sites and to the observed high level of genetic diversity in the Arctic (Cain *et al.* 2000; Alsos *et al.* 2007). For the arctic willow, previous studies at Alexandra Fjord (Jones 1995; Jones & Henry 2003) and Zackenberg (Jensen & Rasch 2010) directly documented the availability and viability of arctic willow seeds for these sites and genetic studies have shown that long distance dispersal

is effective and frequent throughout the species range (Steltzer *et al.* 2008). We provided direct ground-based observations of that recruitment, which is however associated to low survival in the first years after establishment.

The importance of survival of newly established individuals for population expansion is known for many trees (Fritts 1976) and tundra plant species (Wager 1938; Cooper *et al.* 2004; Graae *et al.* 2011). Through the observation of low cover plant community in Greenland, Wager (1938) concluded that seedling survival must be critical since even if numerous seedlings established, vegetation remains sparse. Other studies reinforced that view by documenting good seed availability and no strong association between seed germinability and seedling density in the field (Cooper *et al.* 2004; Graae *et al.* 2011). The later studies stress the importance of suitable microsite availability rather than biotic factors to explain vegetation distribution in the High Arctic (Cooper *et al.* 2004; Graae *et al.* 2011). In accordance with those findings, we observed that survival in the first years is highest on the glacier forelands where running water is present throughout the growing season. On the other hand, the density of young individuals is explained by a combination of the time during which the substrate was available for recruitment as well as moisture supplies and abundance of biological soil crust (Breen & Lévesque 2006; Bliss & Gold 1994). Compared to the semi-desert sites (Fig. 2.3), arctic willow cover on the glacier forelands was very low. This is due to the small size of few young willow recruits near the glacier margin, which increased in time (Fig. 2.4 and Fig. 2.5) especially at S-G. In general, higher willow cover at S-G than A-G highlight differences in microsites availability previously recorded (Jones & Henry 2003; Breen & Lévesque 2006). Similarly, the presence of numerous young individuals at Resolute seems associated with water supply from snowbank seepage and crust cover.

Since we only aged seedlings over one growing season at one site, it is difficult to determine whether decreasing seedlings was associated with a difference in establishment between years or with strong mortality in the first year after establishment. However, similar age structure was found for *Salix polaris* seedlings on Svalbard (Nakatsubo *et al.* 2010) and general seedlings survival studies found 50 % mortality or

more in the first five years for other tundra plant species (Wager 1938; Cooper *et al.* 2004; Graae *et al.* 2011). Hence, we are confident that differences in density of newly established and one year old seedlings are associated with strong mortality.

On the other hand, in this study, four of the seven study sites (Z, S-V, S-P and S-G) are affected by the activity of large herbivores (i.e. muskox: Raillard & Svoboda 2000; Berg *et al.* 2008). If grazing and trampling probably constrain established plant spreading (poor fit for large individuals), it does not seem to have a major impact on recruitment. In fact, the highest density of seedlings was recorded on the margin of S-G, a region grazed by muskox especially during springtime (Raillard & Svoboda 2000).

Change in cover, frequency and density

Results of warming experiment studies predicted that deciduous shrubs are, along with graminoids, the most responsive groups to increased temperatures. However, in our study, we observed no change in the cover or frequency of *Salix arctica*, in the semi-desert sites where it is dominant. Nevertheless, changes in the species cover were observed on the glacier forelands as well as on the additional granitic site on the Dome (A-D add.). The observation of different responses on adjacent sites indicates that environmental factors other than temperature must limit plant growth and expansion. This is in accordance with Klady *et al.* (2011) who proposed that there must be a threshold after which temperature no longer has a strong impact on plant growth and reproduction. Indeed, sites where willow cover increased have more regular water supply than none-responsive semi-desert zones. Water is available for the areas of the glacier forelands benefitting from ice melting during the entire growing season. The different responses between the dolomitic (A-D) and granitic (A-D add.) portion of the Dome, are probably also associated to moisture supply but indirectly through soil fine particle content (Lévesque 1997) and water holding capacity that favor greater crust cover on A-D add. (Bliss *et al.* 1984).

Colonization events

Establishment year of large individuals revealed two major colonization scenarios related to snow cover during the Little Ice Age (~1600-1850). The first applies to Sverdrup Pass Valley and Plateau where the finding of very old individuals indicates that the area was snow free and colonization occurred during the LIA. Most of collected willows on these sites established near the turn of the 20th century, a period during which conditions were milder and permanent snow melted as a response to increasing temperatures (Serreze *et al.* 2000). For the other sites, the lack of individuals over 100 years old may be due to permanent snow cover or constraints by prevailing adverse conditions in the years preceding establishment. Mapping of Alexandra Fjord region by Sverdrup's expedition revealed that A-D was covered with snow in 1898-1899 (Sverdrup, 1904), validating our second scenario for this site. For Resolute and Zackenberg, changes in permanent snow and glaciers during that period are unknown. However, the proximity of permanent snow patches (personal observation), as well as general increase in snow extent records during LIA for Northeast Greenland (Christiansen 1998) and Cornwallis Island (Wolken *et al.* 2008), suggest that population build up might be associated with the end of LIA. The lack of recent recruitment at S-V and S-P raised the question of whether population establishment and expansion would be associated to increased temperature or more generally to the release of new favorable microsites supplied in melt water following the retreat of permanent ice. In that sense, S-V and S-P populations may be relics of former snow flush communities, eventually at risk of disappearing because of drought and associated lack of recruitment. Even though the finding of really old samples is a question of chance and *in situ* conditions, we are confident that older individuals would have been found on the other sites if they were available for colonization during LIA.

In the context of accelerated glacier thinning (Arendt *et al.* 2002; Kohler *et al.* 2007), some authors suggested that glacier retreat might explain large increases in NDVI recorded in the High Arctic (Raynolds & Walker 2009; Bhatt *et al.* 2010). Our results are in accordance with these findings and emphasize that colonization on glacier forelands is part of plant communities' recovery following the end of LIA. Nevertheless, we did not find an acceleration of colonization processes on the glacier forelands.

On the other hand, the assumption that arctic willow is the shrub species most likely to increase growth and colonization in semi-desert habitat is based on actual species composition. The potential for this species to propagate in harsh environments comes from an impressive plasticity and stress tolerance combined with high seed production (Argus *et al.* 1999) and, as it has been shown in our study, seedling establishment. However, new comers with erect growth form might outcompete it by shading. For example, *Betula nana*, which for the moment reaches its northern limit at Zackenberg, became the dominant species in warming and fertilization experiments in northern Alaska (Chapin *et al.* 1995). It has been suggested that this species has morphological traits giving it a competitive advantage and enabling it to be flexible and responsive to environmental changes (Arft *et al.* 1999).

In the long term, climate changes will surely modify species distribution and communities' composition; tree line has been further North during the Holocene and could move again (Bigelow *et al.* 2003). However, at the scale of hundreds of years, plants responses are affected by the buffering effects of compensatory physiological mechanisms and interactions among plants (Chapin & Shaver 1996; Wipf *et al.* 2006) as well as environmental limiting factors, especially in extreme environments (Hudson & Henry 2010; Klady *et al.* 2011). On the contrary, the effect of increased temperatures on the physical environment, notably glaciers and permafrost, is much more direct and rapid (Walker *et al.* 2009; Bhatt *et al.* 2010). Our results suggest that *Salix arctica* population expansion is associated with local melting of snow patches and glaciers, because even if establishment is rather common survival remains low where water is a limiting factor, i.e. in most of the High Arctic (Bliss *et al.* 1984). Recent NDVI analyses

suggest increases of High Arctic vegetation productivity (Bhatt *et al.* 2010), however local conditions causing such increases remain mostly unknown. Our results suggest that areas newly available for colonization are changing more rapidly than relatively stable dryer habitats. Further studies of colonization processes, survival and sustained growth will be critical to assess how High Arctic vegetation is reacting to climate change.

Acknowledgements

Special thanks to Warwick Vincent, Christian Bay and Claudia Baittinger for their advices and help in the field, to Sylvie Ferland and Laurianne Bonin for laboratory assistance as well as to Katie Breen and Glenda Fratton for access to data from their theses. This work was made possible by financial support of the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, the Northern Scientific Training Program, the Centre d'études nordiques and ArcticNet. Logistical support for the field work has been provided in Canada by the Polar Continental Shelf Project (Publication number XXX) and the Royal Mounted Police, and at Zackenberg by the Department of Bioscience, Aarhus University.

Tables

Table 2.1: Intensive study sites classification, climatic and physical characterization. Study areas are located in four distinct regions three in Canada (Resolute, Alexandra Fiord and Sverdrup Pass) and one in Greenland (Zackenberg). In Alexandra Fiord and Sverdrup Pass, respectively two (A-D and A-G) and three (S-V, S-P and S-G) zones were sampled.

Sites Zones	Coordinates	Habitat	Bioclimatic subzone †	Altitudes (m)	Mean T (°C) JJA	Mean T (°C) annual	Mean annual ppt. (mm)
Resolute Bay (R)	74°42'N 94°53'W	Semi-desert	B	40	2.7	-16.4	150
Zackenberg (Z)	74°30'N 21°30'W	Semi-desert	C	430	3.1	-10	214
Alexandra Fjord	78°52'N 75°50'W				3.8*	-19.7*	100-200*
Dome (A-D)		Semi-desert	C	465	-	-	-
Glacier (A-G)		Foreland	C	~130	-	-	-
Sverdrup Pass	79°08'N 79°44'W				3.8*	-19.7*	100-200*
Valley (S-V)		Semi-desert	C	210	-	-	-
Plateau (S-P)		Semi-desert	C	461	-	-	-
Glacier (S-G)		Foreland	C	332-315	-	-	-

† Bioclimatic subzones as defined in the Circumpolar Arctic Vegetation Map (CAVM 2003).

*Meteorological data from closest station located at Eureka, Nunavut.

Table 2.2: Archive datasets information for all sites, sampling date and methodology used. Detailed protocols for each site can be found in listed references.

Site	Sampling date	Methodology
Resolute (R) ¹	1970	Presence/absence and biomass in random quadrats
Zackenbergl (Z) ²	2000 2005	Frequency analyses using Böcher-modified Raunkiær method
A.F. Dome (A-D) ³	1992	Cover and frequency in random quadrats
A.F. Glacier (A-G) ⁴	1992	Cover in random quadrats at several distances from glacier
A.F. additional ³	1992	Cover and frequency in random quadrats
Sverdrup valley (S-V) ⁵	1986	Cover and frequency in random quadrats
Sverdrup plateau (S-P) ³	1990	Cover and frequency in random quadrats
Sverdrup glacier (S-G) ⁶	2001	Cover in random quadrats at several distances from glacier

¹ Arkay 1972, ² Schmidt *et al.* 2010b, ³ Lévesque 1997, ⁴ Jones 1997, ⁵ Bergeron 1988, ⁶ Breen 2006.

Table 2.3: Correlations (P value and adjusted R^2) between age and size for studied sites where arctic willow dendrochronological analyses were completed in 2009 and 2010. Numerous individuals were intermingled at S-V and S-P preventing correlations with all aged individuals.

Sites	n	P -value	Adjusted R^2
Resolute (R)	30	0.0186	0.2305
Zackenbergl (Z)	30	0.0012	0.3884
A.F. Dome (A-D)	29	0.0005	0.3465
Sverdrup Valley (S-V)	17	0.7555	-0.0596
Sverdrup Plateau (S-P)	19	0.1566	0.0624

Table 2.4: Soil fine particles (< 2 mm) content (%), gravimetric water content (%) in the soil fine portion, biological soil crust cover (%) and external water supply sources for the seven intensive study site and A-D add. Soil samples were taken in mid-July after three days without rain, except at S-V.

Sites Zones	Fines (%)	Gravimetric w. c. (%)	Biol. soil crust cover (%)	Water supply
Resolute Bay (R)	16	33	15.8	Snowpatch
Zackenberg (Z)	n.a	n.a.	<1	Snowpatch
Alexandra Fjord				
Dome (A-D)	55	13	3.0	None
Dome (A-D add.)	n.a	n.a	44	None
Glacier (A-G)	n.a	n.a	<1	Glacier
Sverdrup Pass				
Valley (S-V)	94	8	<1	None
Plateau (S-P)	43	8	<1	None
Glacier (S-G)	63*	36*	45	Glacier

* Data from Breen 2006

Figure captions

- Figure 2.1** Location of study sites in High Arctic Canada and Greenland. Map modified from Circumpolar Arctic Vegetation Region - Bioclimate subzones map (CAVM 2003).
- Figure 2.2** Surface cover density histogram from 0 cm² to 2000 cm² for the seven study sites in High Arctic Canada and Greenland. Portion left of dotted line represents young individuals (< 200 cm²). Note that scales on the y-axis differ for each plot.
- Figure 2.3** Arctic willow mean cover and associated standard error for 2009 and previous records for the semi-desert and the glacier foreland sites. Numbers over the bars indicate years between records. * Significant ($p < 0.05$) two-side t-test on Arcsin transformed cover data.
- Figure 2.4** Arctic willow mean cover in 1995 and 2009 at several distances from Twin glacier margin, Alexandra Fjord (A-G), Ellesmere Island. Glacier margin in 2009 at 0 m.
- Figure 2.5** Arctic willow mean cover in 2004 and 2009 at several distances from Teardrop glacier margin, Sverdrup Pass (S-G), Ellesmere Island. Glacier margin in 2009 at 0 m.
- Figure 2.6** Year of establishment of arctic willows at study sites in Canada and Greenland.

Figures

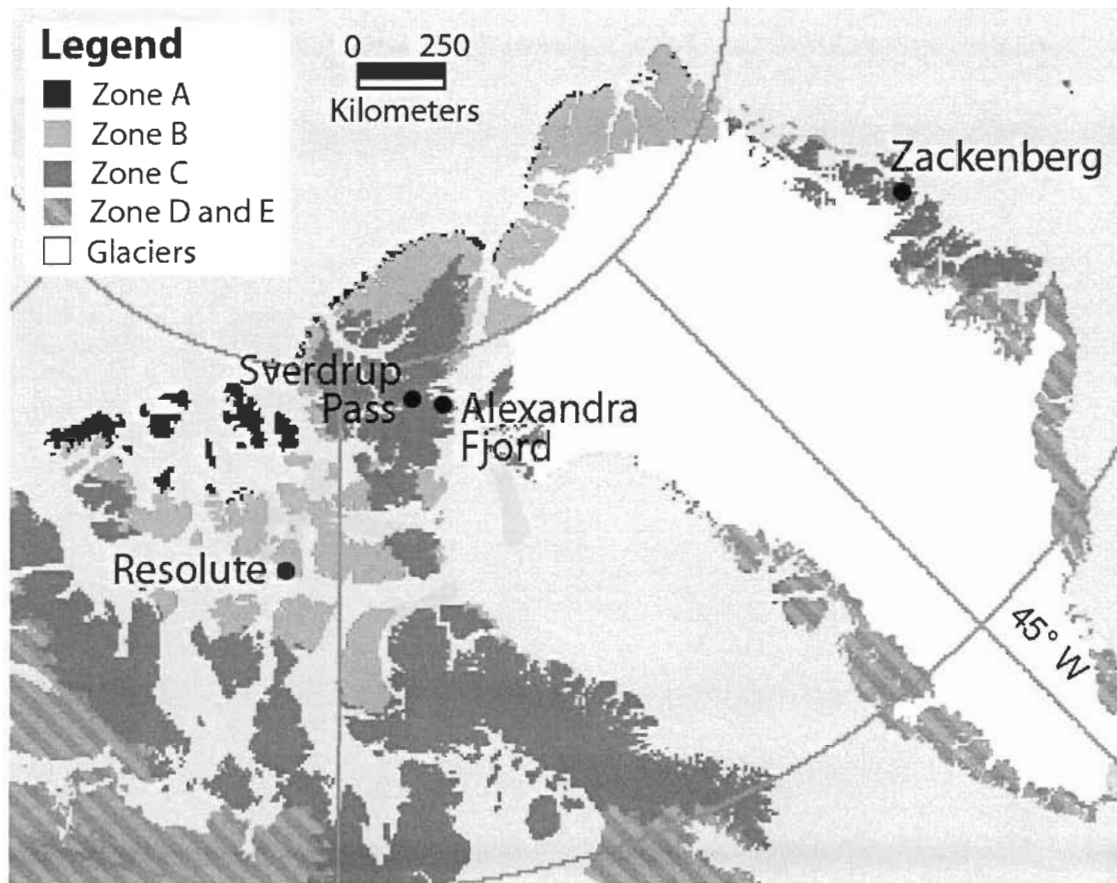


Figure 2.1 Location of study sites in High Arctic Canada and Greenland. Map modified from Circumpolar Arctic Vegetation Region - Bioclimate subzones map (CAVM 2003).

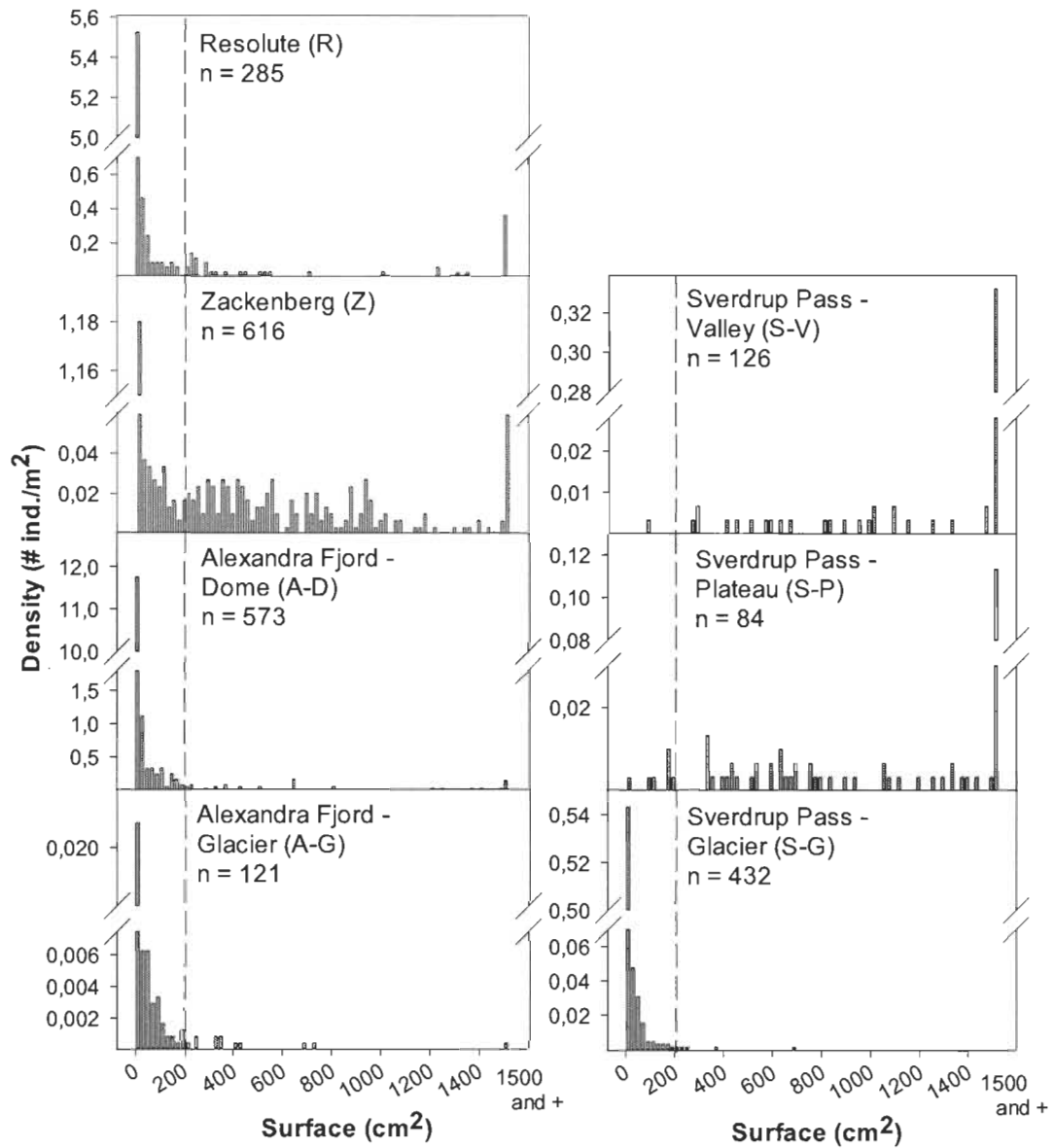


Figure 2.2 Surface cover density histogram from 0 cm^2 to 2000 cm^2 for the seven study sites in High Arctic Canada and Greenland. Portion left of dotted line represents young individuals ($< 200 \text{ cm}^2$). Note that scales on the y-axis differ for each plot.

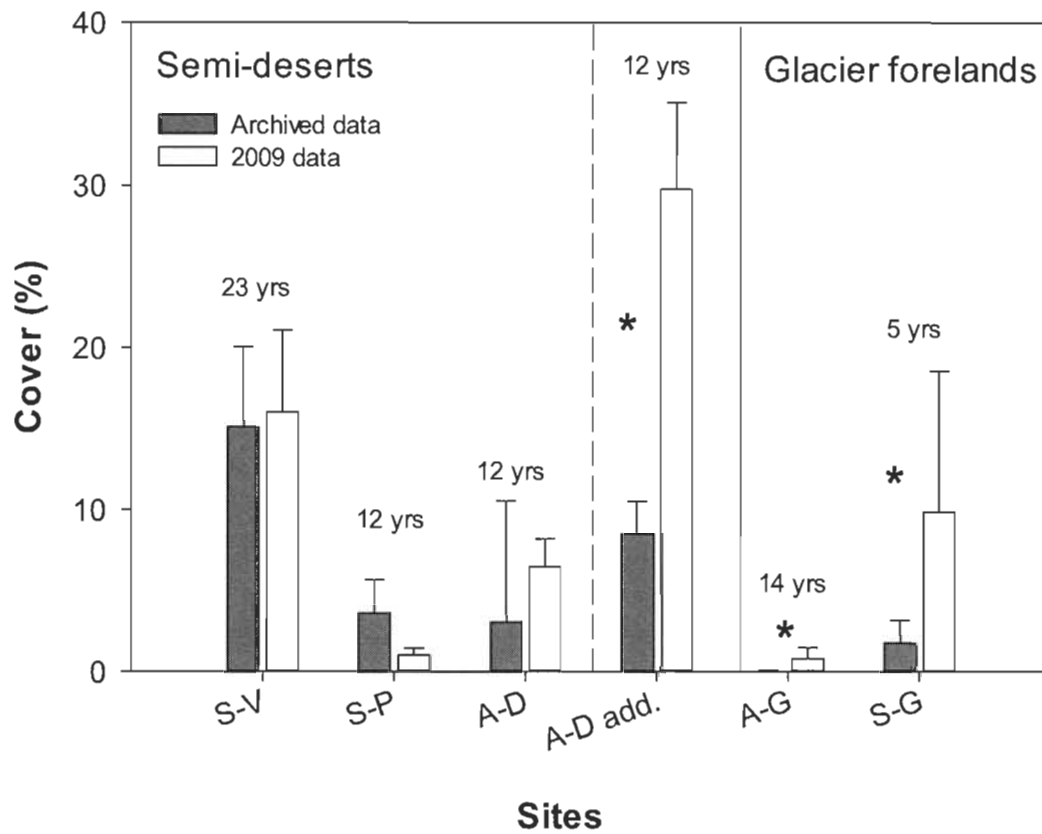


Figure 2.3 Arctic willow mean cover and associated standard error for 2009 and previous records for the semi-desert and the glacier foreland sites. Numbers over the bars indicate years between records. * Significant ($p < 0.05$) two-side t-test on Arcsin transformed cover data.

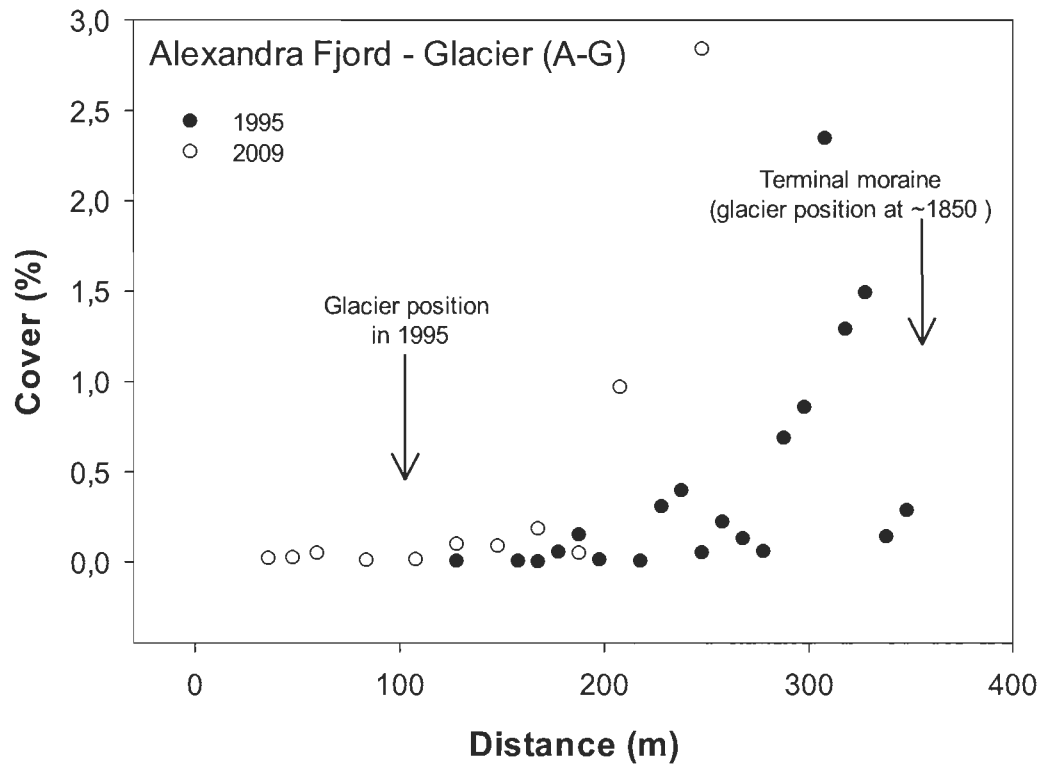


Figure 2.4 Arctic willow mean cover in 1995 and 2009 at several distances from Twin glacier margin, Alexandra Fjord (A-G), Ellesmere Island. Glacier margin in 2009 at 0 m.

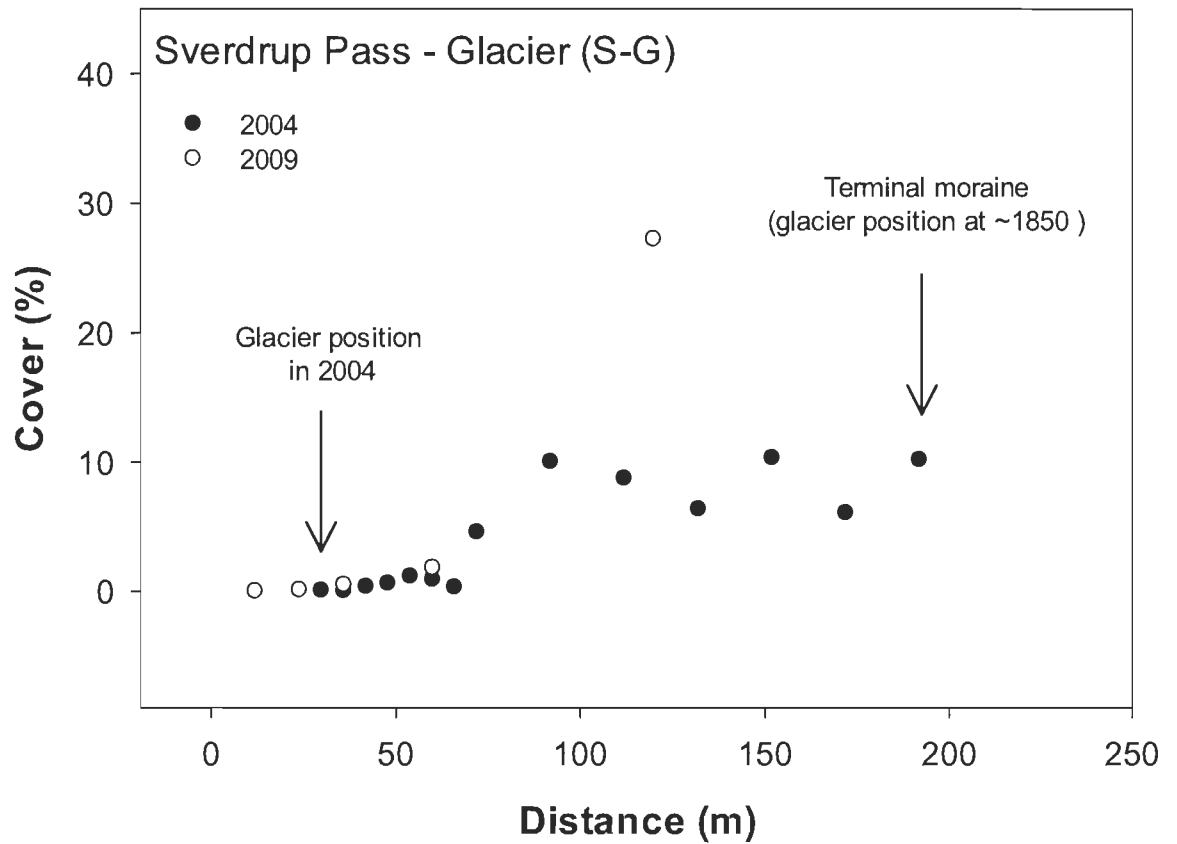


Figure 2.5 Arctic willow mean cover in 2004 and 2009 at several distances from Teardrop glacier margin, Sverdrup Pass (S-G), Ellesmere Island. Glacier margin in 2009 at 0 m.

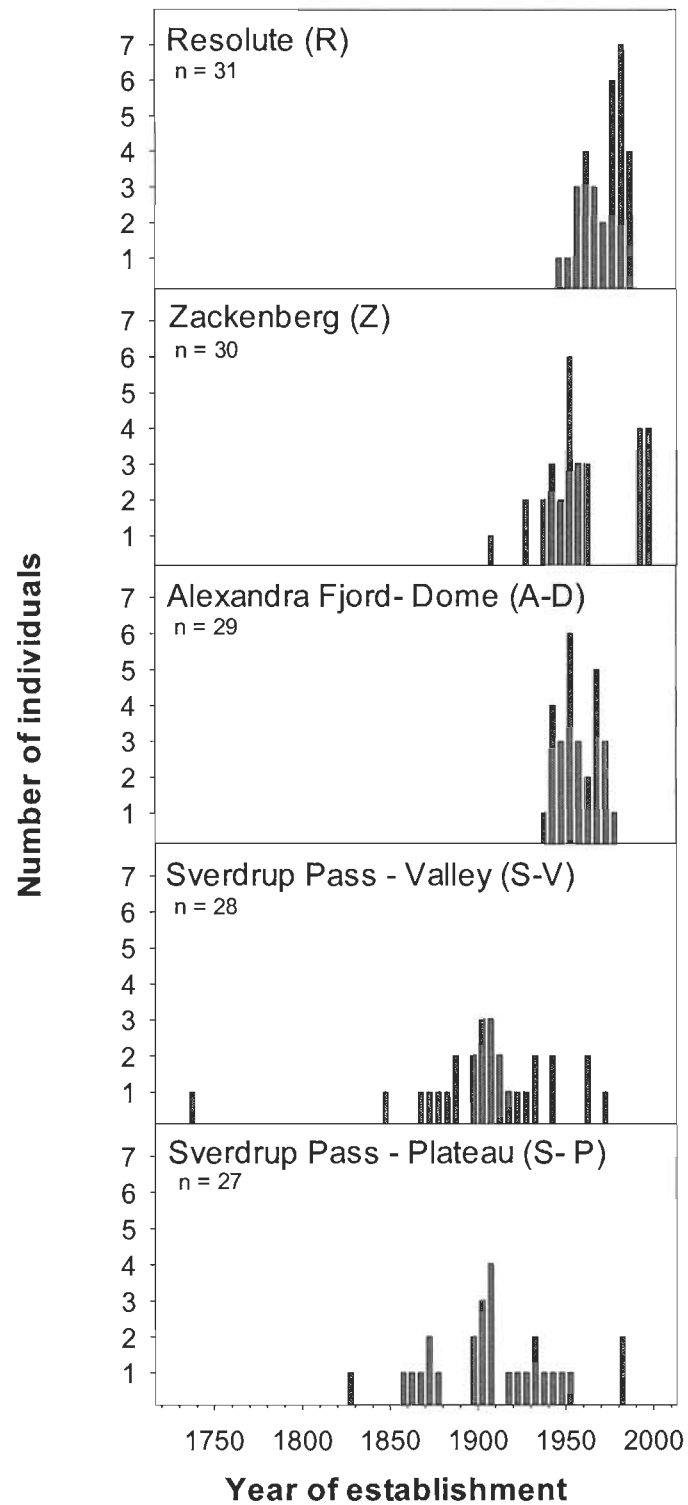


Figure 2.6 Year of establishment of arctic willows at study sites in Canada and Greenland.

BIBLIOGRAPHIE

- ACIA (2004) *Arctic climate impact assessment: Impacts of a warming Arctic*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Aiken SG, Dallwitz MJ, Consaul LL *et al.* (2003) *Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval*. Disponible à: www.mun.ca/biology/delta/arctic/ (Consulté en juin 2011).
- Alsos IG, Eidesen PB, Ehrich D *et al.* (2007) Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science*, **316**, 1606-1609.
- Arendt AA, Echelmeyer KA, Harrison WD *et al.* (2002) Rapid wastage of Alaska glaciers and their contribution to rising sea level. *Science*, **297**, 382-386.
- Arft AM, Walker MD, Gurevitch J *et al.* (1999) Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, **69**, 491-511.
- Argus GW, Mcjannet CL, Dallwitz MJ (1999) *Salicaceae of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, illustrations, identification and information retrieval. Version: 2nd November 2000*. Disponible à: www.mun.ca/biology/delta/arctic/ (Consulté en juin 2011).
- Arkay KE (1972) *Species distribution and biomass characteristics of the terrestrial vascular flora, Resolute N.W.T.* Mémoire de maîtrise, McGill University, Montréal, 174 pp.
- Bär A, Pape R, Brauning A *et al.* (2008) Growth-ring variations of dwarf shrubs reflect regional climate signals in alpine environments rather than topoclimatic differences. *Journal of Biogeography*, **35**, 625-636.
- Bell KL, Bliss LC (1980) Plant reproduction in a High Arctic environment. *Arctic and Alpine Research*, **12**, 1-10.
- Berg TB, Schmidt NM, Hoye TT *et al.* (2008) High Arctic plant-herbivore interactions under climate influence. *Advances in Ecological Research*, **40**, 275-298.

- Bergeron JF (1988) *Plant communities of Sverdrup Pass (79°N), Ellesmere Island, N.W.T., Canada*. Mémoire de maîtrise, University of Toronto, Toronto.
- Bergeron JF, Svoboda J (1989) Plant communities of Sverdrup Pass, Ellesmere Island, NWT. *The Muskox*, **37**, 76-85.
- Beschel RE, Webb D (1963) Growth ring studies on arctic willows. *Dans: Axel Heiberg Research Reports: Preliminary Report 1961–1962*. (ed. Muller F). 189-198. McGill University, Montréal.
- Bhatt US, Walker DA, Reynolds MK *et al.* (2010) Circumpolar Arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline. *Earth Interactions*, **14**, 8, doi: 10.1175/2010ei315.1.
- Bigelow NH, Brubaker LB, Edwards ME *et al.* (2003) Climate change and Arctic ecosystems: 1. Vegetation changes north of 55 degrees N between the last glacial maximum, mid-Holocene, and present. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, **108**, 8170, doi: 10.1029/2002jd002558.
- Billings WD (1987) Constraints to plant-growth, reproduction, and establishment in arctic environments. *Arctic and Alpine Research*, **19**, 357-365.
- Bliss L, Matveyeva N (1992). Circumpolar arctic vegetation. *Dans: Arctic Ecosystems in a Changing Climate: An Ecophysiological Perspective*. (eds Chapin FS, Jefferies RL, Reynolds JF *et al.*). 59-89. Academic Press, San Diego.
- Bliss LC (1977) *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a High Arctic ecosystem*. University of Alberta Press, Edmonton.
- Bliss LC, Gold WG (1994) The patterning of plant-communities and edaphic factors along High Arctic coastline - Implications for succession *Canadian Journal of Botany-Revue canadienne de botanique*, **72**, 1095-1107.
- Bliss LC, Gold WG (1999) Vascular plant reproduction, establishment, and growth and the effects of cryptogamic crusts within a polar desert ecosystem, Devon Island, NWT, Canada. *Canadian Journal of Botany-Revue canadienne de botanique*, **77**, 623-636.
- Bliss LC, Svoboda J (1984) Plant communities and plant production in the Western Queen Elizabeth islands. *Holarctic Ecology*, **7**, 325-344.

- Bliss LC, Svoboda J, Bliss DI (1984) Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic. *Holarctic Ecology*, **7**, 305-324.
- Böcher TW, Bentzon MW (1958) Density determination in plant communities. *Oikos*, **9**, 35-56.
- Boelman NT, Stieglitz M, Rueth HM *et al.* (2003) Response of NDVI, biomass, and ecosystem gas exchange to long-term warming and fertilization in wet sedge tundra. *Oecologia*, **135**, 414-421.
- Bouyoucos GJ (1962) Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agriculture Journal*, **54**, 464-465.
- Breen K (2006) *Le rôle des croûtes biologiques dans la succession des plantes vasculaires sur un terrain proglaciaire dans le Haut-Arctique canadien*. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières.
- Breen K, Lévesque E (2006) Proglacial succession of biological soil crusts and vascular plants: biotic interactions in the High Arctic. *Canadian Journal of Botany-Revue canadienne de botanique*, **84**, 1714-1731.
- Brochmann C, Gabrielsen TM, Nordal I *et al.* (2003) Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon*, **52**, 417-450.
- Buus-Hinkler J, Hansen BU, Tamstorf MP *et al.* (2006) Snow-vegetation relations in a High Arctic ecosystem: Inter-annual variability inferred from new monitoring and modeling concepts. *Remote Sensing of Environment*, **105**, 237-247.
- Cain ML, Milligan BG, Strand AE (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**, 1217-1227.
- Callaghan TV, Bjorn LO, Chernov Y *et al.* (2004) Effects on the function of arctic ecosystems in the short and long term perspectives. *Ambio*, **33**, 448-458.
- Cappelen J, Jørgensen BV, Laursen EV *et al.* (2001) The observed climate of Greenland, 1958 – 99 - with climatological standard normals, 1961–90. Copenhagen. Danish Meteorological Institute, 152 pp.
- CAVM (2003) *Circumpolar Arctic vegetation map. Conservation of Arctic flora and fauna (CAFF) Map No. 1*. U.S. Fish and Wildlife Service.

- Centre d'études nordiques (2009) *Dendro program, version 1.0.18*. Université Laval, Québec, Canada.
- Chapin FS (1983) Direct and indirect effects of temperature on arctic plants. *Polar Biology*, **2**, 47-52.
- Chapin FS, Shaver GR (1996) Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology*, **77**, 822-840.
- Chapin FS, Shaver GR, Giblin AE *et al.* (1995) Response of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, **76**, 694-711.
- Christiansen HH (1998) 'Little Ice Age' nivation activity in northeast Greenland. *Holocene*, **8**, 719-728.
- Cooper EJ, Alsos IG, Hagen D *et al.* (2004) Plant recruitment in the High Arctic: Seed bank and seedling emergence on Svalbard. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 115-124.
- CRAN (2011) *R: A Language and Environment for Statistical*, version 2.14. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Dawson TE, Bliss LC (1989) Patterns of water-use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica* - The physiological-basis for habitat partitioning between the sexes. *Oecologia*, **79**, 332-343.
- Dormann CF, Woodin SJ (2002) Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology*, **16**, 4-17.
- Elberling B, Tamstorf MP, Michelsen A *et al.* (2008) Soil and plant community-characteristics and dynamics at Zackenberg. *Advances in Ecological Research*, **40**, 223-248.
- Environnement Canada (2010) *Archives nationales de données climatiques et météorologiques pour le Canada*. Disponible à: www.climat.meteo.gc.ca (Consulté en juillet 2011).
- Epstein HE, Walker DA, Raynolds MK *et al.* (2008) Phytomass patterns across a temperature gradient of the North American arctic tundra. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, **113**, G03s02, doi: 10.1029/2007jg000555.

- Forbes BC, Fauria MM, Zetterberg P (2010) Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, **16**, 1542-1554.
- Fritts HC (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Graae BJ, Ejrnaes R, Lang SI *et al.* (2011) Strong microsite control of seedling recruitment in tundra. *Oecologia*, **166**, 565-576.
- Geological Survey of Canada (1964) *Northeastern Ellesmere Island, District of Franklin, Geology, Map 1148A, sheet 340 and 120*. Geological Survey of Canada, Department of Mines and Technical Surveys.
- Groisman PY, Easterling DR (1994) Variability and trends of total precipitation and snowfall over the United States and Canada. *Journal of Climate*, **7**, 184-205.
- Hallinger M, Manthey M, Wilmking M (2010) Warm summers and winter snow cover benefit shrub expansion into alpine tundra. *New Phytologist*, **186**, 890-899.
- Hill GB, Henry GHR (2011) Response of High Arctic wet sedge tundra to climate warming since 1980. *Global Change Biology*, **17**, 276-287.
- Hansen BU, Sigsgaard C, Rasmussen L *et al.* (2008) Present-day climate at Zackenberg. *Advances in Ecological Research*, **40**, 111-149.
- Hope AS, Kimball JS, Stow DA (1993) The relationship between tussock tundra spectral reflectance properties and biomass and vegetation composition. *International Journal of Remote Sensing*, **14**, 1861-1874.
- Hudson JMG, Henry GHR (2009) Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008. *Ecology*, **90**, 2657-2663.
- Hudson JMG, Henry GHR (2010) High Arctic plant community resists 15 years of experimental warming. *Journal of Ecology*, **98**, 1035-1041.
- IPCC (2007). Summary for Policymakers. *Dans: Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Solomon S, Qin D, Manning M *et al.*). Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Jensen L, Rasch M (2010) Zackenberg Ecological Research Operations, 15th Annual Report, 2009. National Environmental Research Institute, Aarhus University.

- Jia GSJ, Epstein HE, Walker DA (2009) Vegetation greening in the Canadian arctic related to decadal warming. *Journal of Environmental Monitoring*, **11**, 2231-2238.
- Jones GA, Henry GHR (2003) Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *Journal of Biogeography*, **30**, 277-296.
- Jones GA (1997) *Primary plant succession on the Twin glacier foreland, Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canadian High Arctic*. Mémoire de maîtrise, University of British Columbia, Toronto, 140 pp.
- Jones MH (1995) *Experimental investigations into effects of climate change on High Arctic plants*. Thèse de doctorat, University of Alberta, Edmonton.
- Kattenberg A, Giorgi F, Grassl H *et al.* (1996). Climate models: Projections of future climate. *Dans: Climate change 1995. The science of climate change. Contribution of working group I to the Second Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (eds Houghton JT, Meira Filho LG, Callander BA *et al.*). pp. 289–357. Cambridge University Press, Cambridge.
- Klady RA, Henry GHR, Lemay V (2011) Changes in High Arctic tundra plant reproduction in response to long-term experimental warming. *Global Change Biology*, **17**, 1611-1624.
- Koerner RM, Fisher DA (1990) A record of Holocene summer climate from a Canadian High Arctic ice core. *Nature*, **343**, 630-631.
- Kohler J, James TD, Murray T *et al.* (2007) Acceleration in thinning rate on western Svalbard glaciers. *Geophysical Research Letters*, **34**, L18502, doi: 10.1029/2007gl030681.
- Labine C (1994) Meteorology and climatology of the Alexandra Fiord lowland. *Dans: Ecology of a polar oasis: Alexandra Fiord, Ellesmere Island, Canada* (eds Svoboda J & Freedman B). pp. 23-29. Captus Press, Toronto.
- Larter NC, Nagy JA (2004) Seasonal changes in the composition of the diets of Peary caribou and muskoxen on Banks Island. *Polar Research*, **23**, 131-140.
- Lefkovitch LP (1965) The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, **21**, 1-18.

- Lemke P, Ren J, Alley RB *et al.* (2007). Observations: Changes in snow, ice and frozen ground. *Dans: Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* (eds Solomon S, Qin D, Manning M *et al.*). Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Lévesque E (1996) Minimum area and cover-abundance scales as applied to polar desert vegetation. *Arctic and Alpine Research*, **28**, 156-162.
- Lévesque E (1997) *Plant distribution and colonisation in extreme polar deserts, Ellesmere Island, Canada.* Thèse de doctorat, University of Toronto, Toronto, 331 pp.
- Mckeague JA (1978) *Manual on soil sampling and methods of analysis. Second edition.* Canadian Society of Soil Science, Ottawa.
- Molau ULF, Mølgaard P (1996) *International Tundra Experiment Manual, Second Edition.* Danish Polar Center, Copenhagen.
- Moreau M, Laffly D, Joly D *et al.* (2005) Analysis of plant colonization on an arctic moraine since the end of the Little Ice Age using remotely sensed data and a Bayesian approach. *Remote Sensing of Environment*, **99**, 244-253.
- Muc M, Freedman B, Svoboda J (1989) Vascular plant communities of a polar oasis at Alexandra Fiord, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany-Revue canadienne de botanique*, **67**, 1126-1136.
- Nakatsubo T, Fujiyoshi M, Yoshitake S *et al.* (2010) Colonization of the polar willow *Salix polaris* on the early stage of succession after glacier retreat in the High Arctic, Ny-Alesund, Svalbard. *Polar Research*, **29**, 385-390.
- Oberbauer SF, Dawson TE (1992). Water relations of Arctic vascular plants. *Dans: Arctic ecosystems in a changing climate: An ecophysiological perspective.* (eds Chapin FS, Jefferies RL, Reynolds JF *et al.*). Academic Press, San Diego.
- Philipp M, JB, Mattsson O *et al.* (1990) A quantitative approach to the sexual reproductive biology and population structure in some arctic flowering plants: *Dryas integrifolia*, *Silene acaulis* and *Ranunculus nivalis*. *Meddelelser om Grønland, Bioscience*, **34**, 1-60.
- Porsild A (1957) *Illustrated Flora of the Canadian Arctic Archipelago.* Minister of Northern Affairs and National Ressources, Ottawa.

- Post E, Forchhammer MC, Bret-Harte MS *et al.* (2009) Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, **325**, 1355-1358.
- Post E, Pedersen C (2008) Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 12353-12358.
- Raillard M, Svoboda J (2000) High grazing impact, selectivity, and local density of muskoxen in Central Ellesmere Island, Canadian High Arctic. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **32**, 278-285.
- Rayback SA, Henry GHR (2006) Reconstruction of summer temperature for a Canadian High Arctic site from retrospective analysis of the dwarf shrub, *Cassiope tetragona*. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **38**, 228-238.
- Rayback SA, Lini A, Henry GHR (2011) Spatial variability of the dominant climate signal in *Cassiope tetragona* from sites in Arctic Canada. *Arctic*, **64**, 98-114.
- Raynolds MK, Walker DA (2009) Effects of deglaciation on circumpolar distribution of arctic vegetation. *Canadian Journal of Remote Sensing*, **35**, 118-129.
- RINNTECH (2001-2004) *LignoVision, version 1.36*. Heidelberg, Germany
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM *et al.* (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, **126**, 543-562.
- Savile DBO (1979) Ring counts in *Salix arctica* from northern Ellesmere Island. *Canadian Field-Naturalist*, **93**, 81-82.
- Schmidt NM, Baittinger C, Forchhammer MC (2006) Reconstructing century-long snow regimes using estimates of High Arctic *Salix arctica* radial growth. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **38**, 257-262.
- Schmidt NM, Baittinger C, Kollmann J *et al.* (2010a) 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.

- Schmidt NM, Berg TB, Meltofte H (2010b) *BioBasis, Conceptual design and sampling procedures of the biological monitoring programme within Zackenberg Basic*. National Environmental Research Institute, Department of Arctic Environment, Aarhus University, Roskilde.
- Schofield WB, Cody WJ (1955) Botanical investigations on coastal southern Cornwallis Island, Franklin District, N.W.T. *The Canadian Field Naturalist*, **69**, 116-128.
- Schweingruber FH (1990) *Anatomie europäischer Holzer: Ein Atlas zur Bestimmung europäischer Baum- Strauch- und Zwergstrauchholzer*. Paul Haupt, Stuttgart.
- Schweingruber FH (2007) *Wood Structure and Environment*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin.
- Serreze MC, Walsh JE, Chapin FS *et al.* (2000) Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. *Climatic Change*, **46**, 159-207.
- SITI (2011) *Système d'information taxonomique intégré*. Gouvernement du Canada. Disponible à: www.cbif.gc.ca/ (Consulté en juillet 2011).
- Steltzer H, Hufbauer RA, Welker JM *et al.* (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**, G03s10, doi: 10.1029/2007jg000503.
- Stocklin J, Baumler E (1996) Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 45-56.
- Sturm M, Racine C, Tape K (2001) Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, **411**, 546-547.
- Sturm M, Schimel J, Michaelson G *et al.* (2005) Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *Bioscience*, **55**, 17-26.
- Sverdrup O (1904) *New land - four years in the Arctic regions. Translated from the Norwegian by Ethel Harriet Hearn*. Longmans, Green and Co, London.
- Svoboda J, Henry GHR (1987) Succession in marginal arctic environments. *Arctic and Alpine Research*, **19**, 373-384.

- Tolvanen A, Schroderus J, Henry GHR (2001) Age- and stage-based bud demography of *Salix arctica* under contrasting muskox grazing pressure in the High Arctic. *Evolutionary ecology*, **15**, 443-462.
- Tremblay B, Lévesque E, Boudreau S (en révision) Recent expansion of erect woody vegetation in the Canadian Eastern Arctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*.
- van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR *et al.* (2004) Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology*, **10**, 105-123.
- Vincent WF, Fortier D, Lévesque E *et al.* (en révision) Extreme ecosystems and geosystems in the Canadian High Arctic: Ward Hunt Island and vicinity. *Ecoscience*, **18**.
- Wager HG (1938) Growth and survival of plants in the arctic. *Journal of Ecology*, **26**, 390-410.
- Walker DA, Leibman MO, Epstein HE *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 MD, Wahren CH, Hollister RD *et al.* (2006) Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 1342-1346.
- Wilson J (1964) Annual growth of *Salix arctica* in the High Arctic. *Annals of Botany*, **28**, 71-76.
- Wipf S, Rixen C, Mulder CPH (2006) Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology*, **12**, 1496-1506.
- Wolken GJ, England JH, Dyke AS (2005) Re-evaluating the relevance of vegetation trimlines in the Canadian Arctic as an indicator of Little Ice Age paleoenvironments. *Arctic*, **58**, 341-353.

- Wolken GJ, England JH, Dyke AS (2008) Changes in late-Neoglacial perennial snow/ice extent and equilibrium-line altitudes in the Queen Elizabeth Islands, Arctic Canada. *Holocene*, **18**, 615-627.
- Woodcock H, Bradley RS (1994) *Salix arctica* (Pall.): Its potential for dendroclimatological studies in the High Arctic. *Dendrochronologia*, **12**, 11-22.
- Yeomans JC, Bremner JM (1988) A rapid and precise method for routine determination of organic carbon in soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **19**, 1467–1476.

ANNEXE 1

DESCRIPTION DES RÉGIONS À L'ÉTUDE

Durant les mois de juillet et août 2009 et 2010, cinq sites d'études situés dans le Haut-Arctique canadien et groenlandais ont été visités. En raison des contraintes de longueur de l'article, chacun des sites n'a pu y être décrits de manière adéquate. Ils seront donc présentés plus en détail dans cette section selon leur latitude, du sud vers de nord.

Resolute

Resolute est le site d'étude le plus au sud (74°42'N, 94°53'O), il est situé en bordure du lac Char, près de Resolute Bay sur l'île de Cornwallis (Fig. A1.1). Le climat de cette région se caractérise par une très faible luminosité et de fréquents épisodes de brouillard (Aiken *et al.* 2003). La température moyenne de juin à août est de 2,7 °C et la moyenne des précipitations annuelles est de 150 mm (1948-2010; Environnement Canada 2010). L'île est composée en majeure partie de roches sédimentaires carbonatées datant du paléozoïque (Schofield & Cody 1955). Plus spécifiquement, les parcelles d'études ont été distribuées aléatoirement sur le delta formé par la fonte du banc de neige permanent surplombant la colline au nord-est du lac (Arkay 1972).

Zackenberg

La station de recherche de Zackenberg (74°30'N, 21°30'O) est située dans la partie nord-est du Groenland. Elle se situe dans une portion relativement riche du territoire entre la côte fraîche et brumeuse et l'intérieur des terres arides. Elle est bordée au nord et à l'ouest par une série de collines et de montagnes et au sud par un fjord. À l'est, la vallée s'étend jusqu'à la côte située à environ 40 km. Les données météorologiques de référence pour ce site proviennent de la station de Daneborg située à environ 25 km à l'est. La température moyenne de juin à août est de 3,1°C et la moyenne des précipitations annuelles est de 180 mm (Cappelen *et al.* 2001).



Figure A1.1 Bordure du lac Char, île de Cornwallis, Nunavut, Canada. La zone d'étude se situe sur le delta formé sous le banc de neige permanent (photo prise le 28 juin 2009).



Figure A1.2 Site d'étude situé sur le *Fell-Field*, Zackenberg, Groenland (photo prise le 29 juillet 2010).

En plus d'un site semi-désertique, le *Fell-field* (Z-F; Fig. A1.2), trois autres communautés végétales ont été échantillonnées : un plateau d'ablation (Z-A), des combes à *Salix arctica* (Z-S) et des bruyères à *Cassiope tetragona* (Z-C). Chacune de ces communautés végétales est présentée plus en détail dans l'annexe 1. Tous les sites reposent sur un substrat rocheux dominé par du grès (Elberling *et al.* 2008).

Alexandra Fjord

Alexandra Fjord (78°52'N, 75°50'O) est une vallée d'origine glaciaire située sur la côte est, au centre de l'île d'Ellesmere. Fermée au sud par le glacier Twin et au nord par l'océan Arctique; elle est bordée de pentes abruptes et elle s'étend sur environ 8 km (Jones & Henry 2003). La vallée est considérée comme une oasis polaire et elle présente un couvert végétal continu sur pratiquement toute sa superficie (Muc *et al.* 1989). Les données météorologiques de références pour ce site proviennent de la station située à Eureka. La température moyenne enregistrée entre juin et août est de 3,8 °C (1947-2010; Environnement Canada 2010) avec des moyennes annuelles de précipitations de 100 mm à 200 mm (Rayback & Henry 2006). Une étude menée entre 1980 et 1988 (Labine 1994), a démontré que les températures moyennes pour le mois de juillet sont légèrement plus élevées à Eureka comparativement à Alexandra Fjord, mais les températures moyennes annuelles, ainsi que la somme des degrés-jours sans gel ($T > 0$) sont plus élevés à Alexandra Fjord (respectivement de 5 °C à 6 °C et de 4 % à 41%). Les parcelles d'étude ont été établies face au front glaciaire (A-G), situé dans le fond de la vallée, et sur le Dome (A-D), un plateau qui surplombe l'ouest de la vallée (465 m d'altitude; Fig. A1.3). Le Dome est composé de roche granitique, mais il présente à son extrémité nord-ouest un dépôt de roche sédimentaire dolomitique. Le site d'étude principal (A-D) se situe sur la portion dolomitique du Dome, toutefois des relevés de végétation ont aussi été effectués sur la portion granitique (A-D add.) afin d'évaluer l'influence du substrat sur le couvert végétal.



Figure A1.3 Localisation des deux zones d'études, le Dome (D) et le front glaciaire (G) à Alexandra Fjord, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada (photo prise le 8 juillet 2009).



Figure A1.4 Localisation des trois zones d'étude, la vallée (V), le plateau (P) et le front glaciaire (G) à Sverdrup Pass, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada (photo prise le 18 juillet 2009).

Sverdrup Pass

Sverdrup Pass (79°08'N, 79°44'O), comme Alexandra Fjord, est une vallée glaciaire qui contient des zones d'oasis polaire exceptionnellement productives et riches en espèces (Bergeron & Svoboda 1989). La vallée traverse le centre de l'île d'Ellesmere d'est en ouest sur une étendue d'environ 75 km (Lévesque 1997). Les données météorologiques de référence sur cette région, comme celles pour Alexandra Fjord, proviennent de la station située à Eureka. Selon les données météorologiques récoltées en 1986 et 1987, les températures moyennes à Sverdrup Pass sont généralement plus élevées qu'à Eureka de 1°C à 3°C (Bergeron 1988). Les sites d'études ont été choisis à proximité du glacier Teardrop dans des zones relativement pauvres de la vallée, soit le front glaciaire (S-G), un champ de saules dans le fond de la vallée (S-V) et un plateau situé à une altitude de 461 m (S-P; Fig. A1.4). Le front glaciaire (S-G) est constitué de roches granitiques, tandis que les deux autres sites (S-V et S-P) sont situés sur des dépôts dolomitiques de surface.

Lac A

Le Lac A (83°00'N, 75°23'O) se situe à quelques kilomètres de la côte nord de l'île d'Ellesmere. La présence de collines à la périphérie du lac crée un microclimat plus humide et favorable à la croissance végétale. Alert, situé à environ 170 km à l'Est du site d'étude, est la station météorologique d'Environnement Canada de référence pour ce site (Vincent *et al.* en révision). La température moyenne de juin à août est de 1,3 °C et les précipitations annuelles moyennes de 155 mm (1951-2010; Environnement Canada 2010). Les données collectées à la station météorologique du Lac A (réseau SILA) entre 2005 et 2007 montrent que les températures durant la saison de croissance sont légèrement plus froides qu'à Alert, mais le nombre de jours sans gel y est sensiblement le même. Toutes les conditions semblent réunies pour que l'augmentation des températures prévues par les scénarios de changements climatiques (IPCC 2007) stimule la productivité végétale de manière significative sur ce site, lui conférant le statut d'oasis polaire (Vincent *et al.* en révision). Les parcelles d'étude ont été disposées sur la bordure nord-est du lac (Fig. A1.5), un delta alluvial composé de lave andésitique et basaltique (Geological survey of Canada 1964).



Figure A1.5 Site d'étude en bordure du lac A, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada (photo prise le 5 juillet 2009).

ANNEXE 2

CARACTÉRISATION DES PARCELLES D'ÉTUDE SEMI-DÉSERTIQUES (10 M*10 M) ÉCHANTILLONNÉES EN 2009 ET 2010 DANS LE HAUT-ARCTIQUE CANADIEN ET GROENLANDAIS

Les six prochaines pages présentent la description physique détaillée, la pierrosité (pourcentage de recouvrement du sable, < 0,4 cm; du gravier, 0,5 cm-5 cm; et des pierres, diamètre > 5 cm) ainsi que le couvert de croûte biologique, de mousse et de plantes vasculaires pour chacune des trois parcelles des sites semi-désertiques. Toutes les mesures de couvert ont été effectuées à l'aide des classes d'abondance modifiées de Domin-Kajina (Lévesque 1996) dans 7 quadrats de 70 cm*70 cm disposés aléatoirement dans chacune des parcelles. Sur les sites canadiens, deux carottes de sols (6 cm de diamètre par 10 cm de profondeur) ont été récoltées par parcelle (une en milieu ouvert et une autre sous un couvert de saule) après 3 jours consécutifs sans pluie, excepté à Sverdrup Pass - Vallée. Le pH a été mesuré à l'aide du CaCl₂ (Mckeague 1978), la mesure du carbone organique suit méthode décrite dans Yeomans et Bremner (1988) et le pourcentage de sable, de limon et d'argile a été évalué à l'aide de la méthode de l'hydromètre (Bouyoucos 1962).

Resolute Bay, île de Cornwallis, Nunavut, Canada

Parcelles	1	2	3
Caractéristiques générales			
Date	30/06/2009	31/07/2009	31/07/2009
Latitude	74°42.317'	74°42.367'	74°42.288'
Longitude	94°52.894'	94°53.081'	94°52.809'
Élévation (m)	40	41	43
Lithologie	Calcaire	Calcaire	Calcaire
Pente (%)	2	2	7
Orientation	SSE	SSE	E
Piérosité			
Pierre (%)	0,0	12,0	4,5
Gravier (%)	74,6	70,0	57,5
Sable (%)	4,7	0,1	6,9

Resolute Bay (suite)

Parcelles	1	2	3
Sols			
1. Milieu ouvert			
pH	6,85	7,70	7,42
C.O. (%)	1,11	0,62	1,22
Sable (%)	36	30	47
Limon granuleux (%)	10	16	6
Limon fin (%)	24	29	20
Argile (%)	30	25	27
Classe texturale	Loam argileux	Loam	Loam sablo-argileux
2. Sous les saules			
pH	7,38	7,15	7,25
C.O. (%)	2,06	1,45	2,67
Sable (%)	33	47	42
Limon granuleux (%)	11	7	11
Limon fin (%)	28	20	23
Argile (%)	28	26	25
Classe texturale	Loam argileux	Loam sablo-argileux	Loam
Végétation (% recouvrement)			
Plantes vasculaires	21,36	20,94	20,13
Mousse	2,64	4,44	4,13
Croûte biologique	2,5	6,25	38,75

Zackenbergl, Groenland

Parcelles	1	2	3
Caractéristiques g�n�rales			
Date	29/07/2010	29/07/2010	29/07/2010
Latitude	74°30.396'	74°30.411'	74°30.375'
Longitude	20°28.147'	20°28.065'	20°27.974'
�l�vation	429	436	435
Lithologie	Granite	Granite	Granite
Pente	17	15	15
Orientation	SO	SO	SO
Sol			
Pierre	6,5	7,1	3,3
Gravier	22,5	22,5	29,5
Sable	52,5	38,5	48,0
V�g�tation (% recouvrement)			
Plantes vasculaires	4,43	7,88	6,23
Mousse	0,05	0,9	0,08
Cro�te biologique	0	0	0,15

Alexandra Fjord – Dome, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada

Parcelles	1	2	3
Caractéristiques générales			
Date	22/07/2009	22/07/2009	22/07/2009
Latitude	78°51.733'	78°51.776'	78°51.687'
Longitude	75°54.032'	75°54.139'	75°53.762'
Élévation (m)	540	540	540
Lithologie	Dolomie	Dolomie	Dolomie
Pente (%)	4	4	2
Orientation	O	O	E
Sol			
Pierre (%)	26,0	55,8	37,5
Gravier (%)	20,0	12,8	27,8
Sable (%)	35,0	13,9	16,5
Milieu ouvert			
pH	7,23	7,42	7,30
C.O. (%)	0,90	2,74	2,06
Sable (%)	35	27	36
Limon granuleux (%)	34	23	27
Limon fin (%)	20	31	24
Argile (%)	11	19	13
Classe texturale	Loam limoneux	Loam limoneux	Loam limoneux
Sous les saules			
pH	7,22	7,36	7,48
C.O. (%)	3,08	1,29	2,46
Sable (%)	44	67	35
Limon granuleux (%)	17	9	19
Limon fin (%)	22	10	26
Argile (%)	17	14	20
Classe texturale	Loam	Loam sableux	Loam
Végétation (% recouvrement)			
Plantes vasculaires	7,13	8,19	7,81
Mousse	0	0,06	0
Croûte biologique	0,94	4,81	3,25

Sverdrup Pass – Vallée, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada

Parcelles	1	2	3
Caractéristiques générales			
Date	17/07/2009	17/07/2009	19/07/2009
Latitude	79°08.664'	79°08.641'	79°08.641'
Longitude	79°41.106'	79°41.590'	79°41.590'
Élévation (m)	210	210	210
Lithologie	Calcaire	Calcaire	Calcaire
Pente (%)	1	2	3
Orientation	SSE	SSE	SEE
Sol			
Pierre (%)	0,5	0,2	3,8
Gravier (%)	1,8	1,4	0,5
Sable (%)	69,1	66,3	75,0
Milieu ouvert			
pH	8,02	6,44	7,97
C.O. (%)	0,69	1,12	0,87
Sable (%)	78	74	77
Limon granuleux (%)	6	3	4
Limon fin (%)	5	10	7
Argile (%)	11	13	12
Classe texturale	Loam sableux	Loam sableux	Loam sableux
Sous les saules			
pH	7,78	7,61	6,8
C.O. (%)	1,82	3,16	17,55
Sable (%)	79	78	72
Limon granuleux (%)	4	2	8
Limon fin (%)	6	6	11
Argile (%)	11	14	9
Classe texturale	Loam sableux	Loam sableux	Loam sableux
Végétation (% recouvrement)			
Plantes vasculaires	13,81	27,19	9,06
Mousse	0	0	0
Croûte biologique	0	0	0

Sverdrup Pass – Plateau, île d'Ellesmere, Nunavut, Canada

Parcelles	1	2	3
Caractéristiques générales			
Date	18/07/2009	18/07/2009	18/07/2009
Latitude	79°08.195'	79°08.177'	79°08.137'
Longitude	79°37.153'	79°36.931'	79°36.937'
Élévation (m)	461	461	461
Lithologie	Granite	Granite	Granite
Pente (%)	4	6	2
Orientation	S	S	Cuvette
Sol			
Pierre (%)	6,9	5,1	15,0
Gravier (%)	48,8	57,5	43,8
Sable (%)	32,5	24,2	12,5
Milieu ouvert			
pH	7,52	7,67	7,68
C.O. (%)	0,64	0,57	0,67
Sable (%)	50	52	54
Limon granuleux (%)	26	22	24
Limon fin (%)	11	13	9
Argile (%)	13	13	13
Classe texturale	Loam	Loam sableux	Loam sableux
Sous les saules			
pH	7,51	7,51	7,48
C.O. (%)	0,58	0,63	1,01
Sable (%)	59	59	65
Limon granuleux (%)	18	18	18
Limon fin (%)	11	10	5
Argile (%)	12	13	12
Classe texturale	Loam sableux	Loam sableux	Loam sableux
Végétation (% recouvrement)			
Plantes vasculaires	0,56	3,28	2,88
Mousse	0	0,06	0
Croûte biologique	0	0,11	0

Annexe 3 (suite)

Espèces	Resolute n = 24		Zackenber n = 30		AF-Dome n = 24		SP-Valley n = 24		SP-Plateau n = 24	
	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.
<i>Lesquerella arctica</i> (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats.							0,29	0,25		
<i>Luzula nivalis</i> (Laest.) Beurling	0,17	0,73								
<i>Minuartia rubella</i> (Wahlenb.) Hiern.	0,26	0,26	0,18	0,12						
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill							0,02	0,10		
<i>Papaver radicum</i> Rottb.	0,39	0,50	0,03	0,08	0,08	0,19				
<i>Pedicularis hirsuta</i> L.					0,02	0,10				
<i>Poa abbreviata</i> R. Br.	0,52	0,44					0,23	0,36	0,1	0,32
<i>Poa glauca</i> Vahl			0,33	0,38						
<i>Polygonum viviparum</i> L.	0,02	0,10	0,18	0,28						
<i>Potentilla</i> sp.			0,42	0,42						
<i>Saxifraga caespitosa</i> L.	0,07	0,17								
<i>Saxifraga cernua</i> L.	0,02	0,10	0,05	0,10						
<i>Saxifraga flagellaris</i> Willd. ex Sternb.	0,04	0,14								
<i>Saxifraga nivalis</i> L.	0,09	0,19								
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.	1,54	2,13	0,02	0,06	0,94	0,94			0,5	1,62
<i>Salix arctica</i> Pall.	15,54	29,79	4,13	5,22	6,44	8,57	16,02	24,66	1,00	2,19
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.			0,03	0,14						
<i>Silene sorensenis</i> (Boivin) Bocquet			0,06	0,11						
<i>Silene uralensis</i> ssp. <i>uralensis</i> (Rupr.) Bocquet	0,28	0,25								
<i>Stellaria longipes</i> Goldie	0,17	0,24								

ANNEXE 4

ÉTUDE DE LA FERTILITÉ DES GRAINES DE SAULES ARCTIQUES RÉALISÉE SUR LE DOME À ALEXANDRA FJORD (ÎLE D'ELLESMERE, CANADA) ET DANS QUATRE COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES À ZACKENBERG (GROENLAND) DURANT L'ÉTÉ 2010

Objectifs

Déterminer la fertilité de graines de saules arctique en provenance de différents sites dans le Haut-Arctique canadien et groenlandais.

Méthodologie

Sur chacun des sites semi-désertiques, à l'exception du Lac A, et sur tous les sites à Zackenberg, 30 chatons ont été récoltés aléatoirement. Ils ont été séchés sur le terrain et conservés au réfrigérateur jusqu'au moment des manipulations. Les graines ont alors été débarrassées de leurs aigrettes, placées sur deux papiers filtres dans des vases de pétris et imbibées d'eau distillée par groupes de 100 (Dawson & Bliss 1989). Les pétris scellés ont été placés en cabinet de germination sous des conditions semblables à celles du milieu naturel, soit 24 h de lumière à 10 °C. Tous les deux jours, les pétris étaient examinés, de l'eau était ajoutée au besoin et la présence de graines ayant amorcées leur germination était noté. Les échantillons sont demeurés en chambre de germination jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de germination de nouvelles plantules, soit ~15 jours. Par la suite, les pétris ont été ouverts et le décompte des plantules a été effectué.

Résultats et discussion

Les tests de germination ont permis de démontrer que les graines étaient fertiles sur très peu des sites d'étude (Tableau A4.1). En fait, seulement les graines du plateau d'ablation et du *Fell-Field* à Zackenberg ont germé avec des taux respectifs de 10,0 % et de 0,1 %. Ces sites sont pourtant ceux qui de manière générale présentent le plus faible couvert végétal, mais aussi le plus faible couvert de saule arctique parmi les sites pour lesquels ont été faits les tests de germination. Des graines provenant d'un plus grand

nombre de sites et récoltées sur plusieurs années devraient cependant être testées afin de confirmer cette tendance.

Tableau A4.1

Résultats des tests de germination pour les graines récoltées sur le Dome à Alexandra Fjord (île d'Ellesmere, Canada) et dans quatre communautés végétales à Zackenberg (Groenland) durant l'été 2010

Sites	Nombre de graines totales	Nombre de graines germées
Alexandra Fjord		
Dome	900	0
Zackenberg		
Plateau d'ablation	900	92
<i>Fell-Field</i>	900	1
Bruyère à <i>Cassiope</i>	900	0
Combes à <i>Salix</i>	530	0

ANNEXE 5

ÉTUDE DE L'ÉTABLISSEMENT ET LA SURVIE DES PLANTULES DE SAULE ARCTIQUE À ZACKENBERG, GROENLAND

Objectifs

- 1) Déterminer parmi quatre communautés végétales, là où l'établissement du saule arctique est le plus fréquent.
- 2) Évaluer la structure d'âge des plantules dans chacune des communautés végétales

Méthodologie

L'échantillonnage a eu lieu dans quatre communautés végétales typiques de la vallée de Zackenberg, soit le plateau d'ablation (Z-A), le *Fell-Field* (Z-F), la bruyère à *Cassiope* (Z-C) et les combes à *Salix* (Z-S). Tous comme pour les sites semi-désertiques (voir chapitre 2), ces sites ont été étudiés à l'aide de 3 parcelles de 10 m*10 m disposées aléatoirement. Le couvert végétal a été évalué à l'aide de l'échelle A des classes d'abondance modifiées de Domin-Krajina (Lévesque 1996) à l'intérieur de 10 quadrats de 70 cm*70 cm positionnés aléatoirement dans chacune des parcelles.

Sur le plateau d'ablation et le *Fell-Field*, les 3 parcelles de 10 m*10 m ont été entièrement ratissées à la recherche de plantules, c.a.d. les individus $< 0,25 \text{ cm}^2$. Dans la bruyère à *Cassiope* et les combes à *Salix*, les plantules ont été dénombrées et datées dans 10 quadrats de 25 cm*25 cm disposés aléatoirement dans chacune des parcelles (Fig. A5.1). La datation des plantules a été faite sur le terrain par l'observation des cicatrices annuelles de croissance. En raison de la petitesse des plantules, seulement trois groupes d'âge ont pu être distingués soit : de l'année, un an et deux ans et plus (Fig. A5.2).



Figure A5.1 Dénombrement des plantules dans la bruyère à *Cassiope*, Zackenberg, Groenland (photo prise le 18 juillet 2010).



Figure A5.2 Semis de saule arctique par classe d'âge; a. De l'année, b. Deux ans, c. Trois ans et plus.

Résultats et discussion

L'étude des plantules dans quatre communautés végétales à Zackenberg a d'abord permis de démontrer qu'il y en a bel et bien une grande quantité qui s'établissent dans cette région. Le taux d'établissement le plus élevé a été mesuré dans les combes à *Salix* où la densité moyenne était de 100,80 plantules/m² (Tableau A5.1). La bruyère à *Cassiope* présentait aussi un nombre non négligeable de plantules (25,46 plantules/m²), alors que ce nombre diminuait fortement pour le *Fell-Field* (1,00 plantules/m²), tandis qu'une seule plantule a été inventoriée sur le plateau d'ablation. Cette dernière était âgée de plus de cinq ans et sa survie semblait associée à la présence d'un minuscule caillou lui offrant une protection minimale. Les communautés qui présentaient le plus de plantules de l'année (Z-S et Z-C) sont aussi celles où le niveau d'humidité, le couvert vasculaire ainsi que la richesse spécifique étaient les plus élevés (Tableau A5.2).

La présence d'une forte diminution de la densité de plantules entre le premier et le deuxième groupe d'âge porte à croire que la plupart des recrues meurent durant la première année de croissance (Tableau A5.1). Le rapport du nombre de plantules de l'année précédente sur le nombre de plantules de l'année permet une estimation du taux de survie, cependant la portée de cette mesure est limitée, puisque le taux de recrutement de l'année précédente est inconnu. Néanmoins, il est intéressant de noter que la survie était environ deux fois plus élevée à Z-C qu'à Z-S (18 % et 8 %, respectivement). La durée plus courte de la saison de croissance dans les combes à *Salix*, en raison de la présence de neiges tardives, pourrait ainsi être un facteur contraignant la survie des plantules. À l'appui, la croissance des plantules était plus avancée à Z-C que Z-S au moment de l'échantillonnage (observations personnelles).

Durant cette étude, il a été possible de confirmer que les plantules de l'année provenaient de graines produites l'année précédente, puisqu'elles s'étaient établies avant que les chatons de l'année en cours ne soient ouverts. Par ailleurs, à la mi-août, dans toutes les communautés échantillonnées, de nombreuses plantules de l'année n'avaient pas encore produit leurs premières feuilles (présence de cotylédons seulement). Les premières neiges étant tombées en 2010 durant la dernière semaine d'août, cette

observation suggère, tout comme le faible taux de survie à Z-S, que la durée de la saison de croissance est un facteur limitatif sur la survie dans la première année.

Les résultats des tests de germination (Annexe 5) démontrent qu'en 2010, les graines les plus fertiles provenaient du plateau d'ablation (taux de germination de 10 % pour Z-A, 0,1 % pour Z-F et nul pour les autres communautés). Les communautés qui présentaient le plus de plantules ne seraient donc pas, selon ces résultats, celles où les graines les plus fertiles sont produites. Il serait cependant nécessaire de poursuivre les tests de germination sur plusieurs saisons afin de distinguer l'effet de la saison de croissance de tendances plus générales.

Tableau A5.1

Densité (# individus/ m²) et survie de plantules de saule arctique par groupe d'âge et par site, pour les quatre communautés végétales échantillonnées en 2010 à Zackenberg, Groenland

Sites	Densité (# individus/ m ²)			Survie 1 ^{ière} année (%)
	1	Âge 2	3 et +	
Plateau d'ablation (Z-A)	0,00	0,00	trace	n.a.
<i>Fell-field</i> (Z-F)	0,83	0,02	0,15	2
<i>Bruyère à Cassiope</i> (Z-C)	14,40	2,53	8,53	18
<i>Combes à Salix</i> (Z-S)	87,33	6,80	6,67	8

Tableau A5.2 : Couvert des plantes vasculaires dans les parcelles d'établissement (10 m*10 m) échantillonnées en 2010 à Zackenberg, Groenland. Les noms d'espèces suivent la classification de Porsild (1957) et ont été validés à partir du système d'information taxonomique intégré (SITI 2011).

Sites Espèces	Z-A n = 30		Z-F n = 30		Z-C n = 30		Z-S n = 30	
	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.
<i>Alopecurus magellanicus</i> Lam.					0,03	0,09	0,13	0,20
<i>Anthoxanthum monticola</i> (Bigelow) Veldkamp					0,01	0,05		
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.					0,23	0,24	0,01	0,05
<i>Arenaria pseudofrigida</i> (Ostenf. & Dahl) Steffen			0,03	0,09				
<i>Arnica alpina</i> (L.) Olin			0,12	0,31				
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.					0,06	0,11		
<i>Carex nardina</i> Fr.			0,04	0,15				
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don					61,67	17,96	0,15	0,65
<i>Cerastium arcticum</i> Lange			0,12	0,13	0,01	0,05		
<i>Draba</i> sp.	0,01	0,05	0,03	0,08	0,01	0,04		
<i>Draba arctica</i> J. Vahl	0,01	0,05						
<i>Draba subcapitata</i> Simm.			0,02	0,06				
<i>Dryas octopetala</i> L.	0,73	1,97	0,28	0,88	0,29	0,70	0,93	3,26
<i>Festuca vivipara</i> (L.) Sm.			0,14	0,13				
<i>Huperzia selago</i> var. <i>selago</i> (L.) Bernh. ex Mart. & Schrank					0,06	0,11		
<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori	0,05	0,15						
<i>Luzula confusa</i> Lindeb.					0,65	1,36	0,46	0,72

Tableau A5.2 (suite)

Espèces	Z-A		Z-F		Z-C		Z-S	
	n = 30		n = 30		n = 30		n = 30	
Sites	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.	x	é.t.
<i>Luzula nivalis</i> (Laest.) Beurling					0,12	0,17	0,03	0,14
<i>Lycopodium annotinum</i> L.							0,34	0,73
<i>Minuartia rubella</i> (Wahlenb.) Hiern.			0,18	0,12				
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill							0,03	0,09
<i>Papaver radicum</i> Rottb.			0,03	0,08	0,03	0,14		
<i>Pedicularis hirsuta</i> L.					0,04	0,15	0,08	0,17
<i>Poa abbreviata</i> R. Br.	0,03	0,14						
<i>Poa arctica</i> R. Br.					0,04	0,09	0,48	0,43
<i>Poa glauca</i> Vahl			0,33	0,38				
<i>Polygonum viviparum</i> L.			0,18	0,28	0,11	0,13	2,33	4,39
<i>Potentilla</i> sp.	0,02	0,06	0,42	0,42			0,01	0,05
<i>Salix arctica</i> Pall.	0,38	1,38	4,13	5,22	10,43	4,67	57,83	23,41
<i>Salix herbacea</i> L.							0,05	0,27
<i>Saxifraga cernua</i> L.			0,05	0,10				
<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.			0,02	0,06				
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.			0,03	0,14			0,15	0,65
<i>Silene sorensenis</i> (Boivin) Bocquet	0,03	0,08	0,06	0,11				
<i>Stellaria longipes</i> Goldie					0,03	0,09	0,08	0,17
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.					0,02	0,06		