UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX INFLUENÇANT LA CROISSANCE ET LA RÉGÉNÉRATION DU BOULEAU JAUNE (*BETULA ALLEGHANIENSIS* BRITTON) PRÈS DE SA LIMITE NORDIQUE DE RÉPARTITION

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
MARC-ANTOINE GUITARD

MARS 2015

AVANT-PROPOS

Conformément aux exigences du programme de maîtrise en biologie, ce mémoire comprend un article rédigé en anglais, portant sur une étude visant à déterminer les facteurs environnementaux qui contrôlent la répartition nordique du bouleau jaune dans l'est du Canada, ainsi qu'une introduction et une conclusion générale. Cet article a été soumis et approuvé à la revue scientifique « *Canadian Journal of Forest Research* ».

Je tiens à remercier Yves Bergeron qui a su tenir le cap dans ces longues années qui m'ont été nécessaires à terminer la rédaction de ce mémoire. Yves, ta persévérance a finalement porté fruit et je t'en suis très reconnaissant. Je souhaite dédier ce mémoire à Bernhard Denneler, qui a été mon codirecteur de maitrise durant les premières années de mes études de maitrise. Il était non seulement un bon professeur pour moi, mais aussi un très bon ami. Je voudrais remercier également Igor Drobyshev, Hugo Asselin et Aurélie Genries qui, par leur travail, ont rendu possible la rédaction et l'approbation de l'article scientifique. Et enfin, merci à la Chaire industrielle en aménagement forestier durable CRSNG-UQAT-UQAM pour le soutien financier .

Je voudrais spécialement remercier mon épouse Jennifer pour ta patience et ton soutien dans les derniers mois. Ce n'était pas facile avec deux petits enfants à la maison, mais nous avons réussi. Je l'ai enfin fini cette maîtrise-là!

TABLES DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS ii

LISTE DES FIGURES v

LISTE DES TABLEAUX vii

RÉSUMÉ viii

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

1.1. Problématique 1

1.2. État des connaissances 2

1.2.1. Caractéristiques de reproduction 2

1.2.2. Sols et substrat de germination 3

1.2.3. Compétition 4

1.2.4. Précipitations 5

1.2.5. Température 6

1.2.6. Perturbation 9

1.3. Objectifs de l'étude et hypothèses de travail 10

CHAPITRE II

ENVIRONMENTAL CONTROLS OF THE NORTHERN DISTRIBUTION LIMIT OF YELLOW BIRCH IN EASTERN CANADA 12

2.1. Abstract 14

2.2. Résumé 15

2.3. Introduction 16

2.4. Material and Methods 20

2.4.1. Study area 20

2.4.2. Site selection and field sampling 21

2.4.3. Soil analyses 23

2.4.4. Statistical analysis of yellow birch regeneration 23

2.4.5. Dendrochronological analyses of yellow birch growth 24

2.4.6. Climate data 26
2.5. Results 29
2.6. Discussion 44
2.6.1. Yellow birch regeneration and growth along a latitudinal gradient 45
2.6.2 Speculation on site- vs. domain-level effects on regeneration and growth 48
2.7 Conclusion 51
2.8 Acknowledgements 52
2.9 References 53
CHAPITRE III
CONCLUSION GÉNÉRALE 61
BIBLIOGRAPHIE POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE 69

LISTE DES FIGURES

Figure Page

2.1 Location of the study sites (black squares). The inset shows the yellow birch range 19

2.2. Distribution of seedling and sapling densities along a latitudinal gradient in western Quebec. Dashed lines represent limits of bioclimatic domains (SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch). Note that for the sake of presentation clarity, the X axis reflects the relative positions of sites and limits, and not their exact latitudes.... 36

2.3 Age structure of yellow birch seedling populations at three sites, each within a different bioclimatic domain (SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch). Solid and dashed lines represent fitted exponential and power functions, with respective R^2 values indicated below site names 37

2.4 Calculation of the site dryness index as the first principal component (PC1) of selected soil properties (A), and its change along latitude (B). SOL = thickness of the soil organic layer. 38

2.5 Relationship between site factors and yellow birch regeneration as revealed by principal component analysis. (A) Structure of principal components (PC) 1 and 2, explaining 65.2% of the total variance in the dataset. (B) Variation in site PC scores along latitude. Regression R^2 are given for each analysis. Solid and dashed lines represent regressions with PC1 and PC2, respectively. (C) Relationship between regeneration density and PCs. Abbreviations: Lat = latidude; CEC = total cation exchange capacity; TotDensity = total density of canopy trees; MAge_YB = mean age of yellow birch population; Deadwood = surface area of decomposing deadwood; SiteDIndex = site dryness index (see Fig. 2.4 and *Methods* section); BAA_YB = total basal area of yellow birch 39

2.6 Age-related increase in yellow birch growth rate in three bioclimatic domains (northern-most domain divided into southern and northern parts; SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch) for the first 50 years of growth. Data for each graph was obtained by aggregating all single-tree BAI chronologies for a zone and calculating average BAI increments along cambial age gradient. Bars represent +/- 1 SD from respective average value. Data is fitted by linear regression (thick dark line). Values of *b* coefficient (regression slope), R^2, and total number of trees (*n*) are given for each zone. Only cores with the pith or sufficiently close to it (number of estimated rings between the

oldest measured ring and the pith < 15 years) were used for this analysis 41

2.7 Response function analysis of climate effects on yellow birch growth in three bioclimatic domains (northern-most domain divided into southern and northern parts; SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch). DC, DDays, and GSL are average summer Monthly Drought Index, degree-days above 5ºC, and length of the growing season, respectively. Snow refers to the total amount of solid precipitation for the period March through May. The prefix *p* indicates variables for the previous calendar year. Bars represent values of response coefficients and vertical lines a 95% confidence envelop around each coefficient. Significant ($p < 0.05$) response coefficients are indicated by dark-grey color 42

2.8. Relationship between drought impact on yellow birch growth and drought intensity in the northern part of the balsam fir – paper birch domain. The drought impact is expressed as response function coefficient between summer drought code (DC) and residual sub-regional chronology in 10-year moving periods over 1955-2003. A complete set of bioclimatic variables (see Fig. 7) was included in each response function analysis. 43

2.9 Yellow birch growth response to drought along latitude. Response to drought is represented by the *b* coefficient of the linear regression between DC (drought code) and growth index. Shown are regressions between latitude and (A) raw *b* coefficients (R^2 = 62.0%) , and (B) *b* coefficients adjusted for the differences in both soil conditions and age of yellow birch population (R^2 = 6.3%). Labels in (A) indicate site codes and respective R^2, in %, of the regression between DC and growth index. Black and white dots indicate non-significant and significant ($p < 0.05$) *b* coefficients, respectively. The vertical dashed line refers to the northern limit of yellow birch distribution in western Quebec. 44

2.10 Long-term geographical distribution of the August drought code (DC) values for an area in eastern Canada. Map was produced in BioSim software package (Regniere and Bolstad, 1994), using daily climate station data for the period 1950-2010. 51

LISTE DES TABLEAUX

Tableau Page

2.1 Studied site properties and relative importance (a mean of relative basal area and relative density) of canopy tree species. The stands are aligned according to their latitude, from the southernmost sites (left) to the northernmost sites (right). SM-YB – sugar maple – yellow birch domain, BF-YB – balsam-fir – yellow birch domain, and BF-WB – balsam fir – white birch domain. BA at the variable names indicates yellow birch (*Betula alleghaniensis*). CEC – total cation exchange capacity of the mineral soil. SOL – thickness of soil organic layer..... 27

2.2 Mean age of yellow birch trees (± standard deviation) in the sampled stands and mean age of trees in surrounding stands within a 500 m radius from the centre of the sampled stand. Data for surrounding stands are shown only for the balsam fir – paper birch bioclimatic domain. Fire year of the surrounding stands refers to fires observed at and around the sites since 1922, according to maps provided by the Quebec Ministry of Natural Resources. 33

2.3 Details of multiple regression analyses of yellow birch regeneration density as a function of site-level factors. YB = yellow birch, SOL = thickness of the soil organic layer, and AIC = Akaike information criterion. Bold font indicates significant factors ($p < 0.05$). 34

2.4 Mean age of yellow birch trees (± standard deviation) in the sampled stands and mean age of trees in surrounding stands within a 500 m radius from the centre of the sampled stand. Data for surrounding stands are shown only for the balsam fir – paper birch bioclimatic domain. Fire year of the surrounding stands refers to fires observed at and around the sites since 1922, according to maps provided by the Quebec Ministry of Natural Resources.. 35

2.5 Details of multiple regression analyses of yellow birch regeneration density as a function of site-level factors. YB = yellow birch, SOL = thickness of the soil organic layer, and AIC = Akaike information criterion. Bold font indicates significant factors ($p < 0.05$).. 40

RÉSUMÉ

La température et le régime hydrique semblent être les deux principaux facteurs qui influencent la distribution des plantes au niveau du globe. À l'est de l'Amérique du Nord, on observe une transition entre deux grandes zones de végétation, la forêt boréale et la forêt tempérée, qui serait principalement due à la différence de résistance aux températures minimales hivernales entre les espèces de ces deux zones. Au niveau des espèces individuelles, la correspondance exacte entre la limite de répartition nordique et les conditions climatiques limitantes peut être modifiée par l'interaction avec d'autres facteurs comme les régimes de perturbation, la disponibilité en habitats propices, la compétition ou une combinaison de ces facteurs. Le réchauffement climatique prévu pour le prochain siècle va probablement avoir un sérieux impact sur les conditions climatiques qui limite la répartition nordique des espèces. Si nous voulons évaluer les conséquences de celui-ci sur la limite nordique d'une espèce, nous devons d'abord connaître les facteurs qui déterminent sa limite actuelle. Cette étude propose d'examiner trois facteurs potentiels qui pourraient déterminer la limite nordique du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) : la disponibilité d'habitats propices au-delà de la limite nordique actuelle, le climat limitant la survie et le climat limitant la reproduction sexuée. Ces trois facteurs ont été étudiés sur un gradient latitudinal entre 46º 45' et 48º 45' N à l'ouest du Québec. Une caractérisation de l'habitat, de la régénération et de la croissance radiale du bouleau jaune a été effectuée dans quatorze sites situés dans des peuplements de bouleau jaune.

Une grande variabilité dans l'abondance de régénération a été observée entre les différents peuplements dans toute l'aire d'étude. La densité des semis était corrélée positivement à l'âge des bouleaux jaunes de la canopée et avec l'indice de sécheresse du sol. Aucune corrélation significative n'a été trouvée avec la latitude ou la température, mais les sites les plus au nord avait une très faible densité de semis. Aucune diminution n'a été observée dans la croissance des arbres de la canopée sur le gradient sud-nord. Malgré l'absence de corrélation significative, certains résultats semblent indiquer que la régénération et non la survie et la croissance des individus matures est limitée par les conditions climatiques près de la limite de répartition du bouleau jaune. Une étude plus approfondie de la régénération dans les peuplements les plus nordiques serait nécessaire pour vérifier l'effet limitant des températures froides sur la régénération.

Mots clés : limite nordique, régénération, croissance, bouleau jaune, régime de perturbation changement climatique

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1. Problématique

Notre planète est présentement dans une période de réchauffement climatique. La température moyenne dans l'hémisphère nord lors du 20e siècle a probablement connu la plus grande augmentation pour un siècle durant le dernier millénaire (Houghton *et al*. 2001). Si l'on maintient la tendance actuelle d'émission de gaz à effet de serre, la température mondiale moyenne pourrait augmenter de 1.4 à 4.8°C entre 2005 et 2100 (Collins *et al*. 2013). Au Québec, les modèles climatiques projettent une augmentation médiane des températures de 5 à 9°C en hiver et de 2 à 3.5°C en été pour la fin du siècle (Logan *et al.* 2011). Les facteurs climatiques, tels que la température et le régime hydrique, contrôlent en grande partie la répartition et la croissance des différentes espèces de plantes au niveau du globe (Woodward 1987). Le réchauffement climatique pourrait affecter particulièrement la limite nordique des espèces, car les conditions limitantes liées aux températures froides vont probablement être repoussées vers les pôles. Les études paléoécologiques donnent plusieurs évidences de changement de répartition des espèces dans les régions tempérées de l'hémisphère nord suite à des changements climatiques à grande échelle durant l'Holocène et d'autres périodes plus anciennes (Larocque *et al*. 2000; Miller *et al*. 2008; Bradshaw *et al* . 2010).

Le bouleau jaune est une espèce dont la limite nordique correspond environ à l'isotherme de températures annuelles moyennes de 2°C (Burns et Honkala 1990). C'est l'une des espèces feuillues avec la plus grande valeur économique dans l'est de l'Amérique du Nord (Burns et Honkala 1990). Le bouleau jaune est également une des espèces feuillues qui a un impact important sur la structure des peuplements

forestiers à la limite entre les biomes tempéré et boréal (Little 1971). Le réchauffement climatique actuel a le potentiel de faire migrer la limite de répartition du bouleau jaune vers le nord. Chez plusieurs espèces d'arbres des forêts tempérées, la résistance au froid hivernal semble être le facteur principal qui contrôle leur répartition nordique (Sakai et Weiser 1973; Woodward 1987; 1990; Arris et Eagleson 1989; Flannigan et Woodward 1994). La correspondance exacte entre la limite de répartition nordique et les conditions climatiques peut cependant être modifiée par l'interaction avec d'autres facteurs comme les régimes de perturbation, la disponibilité en habitats propices ou la compétition. (Sakai et Weiser 1973; Woodward 1987; Desponts et Payette 1992; Meilleur *et al.* 1997; Flannigan et Bergeron 1998; Tremblay *et al,* 2002; Graignic *et al*. 2014). Pour prédire l'impact qu'auront les changements climatiques sur le bouleau jaune à sa limite nordique actuelle, il est important de comprendre les facteurs climatiques et non climatiques limitants ces différents stades de vie. Dans cette étude, les facteurs qui ont le potentiel de modifier la limite nordique du bouleau jaune et les effets du climat sur la croissance et la reproduction du bouleau jaune près de sa limite nordique seront documentés.

1.2. État des connaissances

1.2.1. Caractéristiques de reproduction

Le bouleau jaune atteint sa maturité sexuelle à l'âge de 10 à 40 ans (Robitaille et Roberge 1981) et l'âge de 70 ans est considéré comme optimal pour la production de graines (Erdmann 1990). Les bonnes années de graines ont lieu habituellement à des intervalles de 2 à 3 ans, mais la fréquence des bonnes ou très bonnes années varie dans le temps et selon les régions (Burton *et al.* 1969; Godman et Mattson 1976; Solomon et Leak 2002). Le bouleau jaune peut produire entre 2.5 et 12.4 millions de graines par hectare dans les bonnes années de production et jusqu'à 89 millions par

hectare dans une année d'excellente production (Gilbert 1965; Gross et Harnden 1968). Au Canada, la majeure partie des graines tombent avec le temps froid du mois d'octobre (Burton *et al*. 1969). Les graines sont dispersées par le vent et peuvent être transportées jusqu'à 400m sur de la neige glacée (Burton *et al.* 1969). Les graines de bouleau jaune qui atteignent le sol peuvent germer l'année suivant leur production ou être incorporées dans la banque de graines (Houle 1992). Leur période de viabilité d'environ 2 ans est relativement courte (Houle 1992). Les peuplements de bouleaux jaunes semblent en grande partie dépendants de la production de graines viables pour leur maintien à long terme, car la reproduction végétative n'est pas fréquente comme chez d'autres espèces feuillues (Tremblay *et al*. 2002). Les semis et les gaules de bouleau jaune se reproduisent par rejets de souche lorsqu'ils sont coupés, mais les plus grosses tiges n'en produisent que très peu (Solomon et Blum 1967; Perala 1974).

1.2.2. Sols et substrat de germination

Le bouleau jaune croît sur une grande variété de sols. Au Michigan et au Wisconsin, il est retrouvé sur des tills glaciaires, des sables délavés, des dépôts lacustres, des dépôts de loess minces et des sols résiduels dérivés de grès, de calcaire, et de roches métamorphiques et ignées (Post *et al.* 1969). La croissance du bouleau jaune est affectée par la fertilité et la texture du sol, le drainage, la profondeur d'enracinement, l'élévation et l'exposition de la pente (Erdmann 1990). Le bouleau jaune atteint sa croissance optimale sur les loams fertiles bien drainés et les loams sableux avec un drainage moyen dans les ordres podzolique et régosolique et sur des terrains plats ou de pentes faibles (Gilbert 1965).

Les jeunes semis de bouleau jaune sont par contre très dépendants des conditions du lit de germination pour leur survie (Winget et Kozlowski 1965). Le lit de germination idéal semble être un sol possédant une bonne humidité où le sol minéral est mélangé à la matière organique en décomposition (Goodmann et Krefting 1960; Tubbs 1969;

Perala et Alm 1990). Cependant dans les peuplements fermés, une grande majorité des semis se développent sur les petits monticules et les troncs en décomposition (Winget et Kozlowski 1965). Cette préférence serait due à la grande quantité d'éléments nutritifs dans ces microsites et à la mince couche de litière (Ruel *et al*. 1988). Les jeunes semis meurent rapidement lorsqu'ils se développent sur une litière épaisse comme celles des feuilles d'érable, car leurs radicules ne peuvent la traverser (Burton *et al.* 1969).

1.2.3. Compétition

Pour survivre et croitre jusqu'à la canopée, les bouleaux jaunes juvéniles ont besoin de suffisamment de lumière. L'intensité de lumière pour leur croissance optimale s'élève à environ 45% du plein soleil (Logan 1965; Tubbs 1969; Houle et Payette 1990). Leur survie et leur croissance à long terme sont menacées à moins de 10% de la lumière totale (Kobe *et al.* 1995). Kobe *et al*. (1995) ont observé que la mortalité juvénile du bouleau jaune diminue très rapidement avec l'augmentation de l'intensité lumineuse et que cette mortalité est minimale dès que l'intensité lumineuse atteint 15 % de la lumière totale. Le bouleau jaune est généralement considéré comme intermédiaire dans sa tolérance à l'ombre et son habileté compétitive (Baker 1949; Forcier 1975; Kobe *et al.* 1995). Il est plus tolérant à l'ombre que les autres espèces de bouleaux indigènes comme le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh), mais moins que plusieurs espèces qui lui sont généralement associées comme l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) et la pruche (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.) (Gilbert 1965). Dans les forêts mixtes situées dans le sud du Québec, la présence d'espèce comme l'érable à sucre et le hêtre qui sont capables d'intercepter la lumière efficacement limite la régénération du bouleau jaune aux sols perturbés et aux trouées (Winget et Kozlowski 1965). Cependant, dans les forêts mixtes situées plus au nord, l'érable à sucre et le hêtre sont

moins abondants ou absents ce qui donne une canopée relativement plus ouverte et une communauté de semis plus ubiquiste (Bouchard *et al.* 2005). Au Témiscamingue, situé dans la partie sud de notre aire d'étude, Bouchard *et al*. (2005) ont observé dans une forêt non perturbée que même si la densité de gaules de bouleau jaune est relativement faible (59 tiges/ha), les arbres matures peuvent persister plus de 200 ans dans la canopée et que l'accession occasionnelle de gaules à la canopée serait suffisante pour maintenir la population.

1.2.4. Précipitations

Pendant les premières années, les semis de bouleau jaune sont très vulnérables à la sécheresse (Linteau 1948). L'humidité du lit de germination pourrait être plus importante pour la croissance et la survie des jeunes semis que la disponibilité de lumière (Burton *et al.* 1969). Au niveau historique, Jackson et Booth (2002) ont étudié le rôle de la variabilité climatique de la fin de l'Holocène dans l'expansion du bouleau jaune dans la région à l'ouest des Grands Lacs. Ils suggèrent que l'expansion du bouleau jaune durant cette période pourrait être liée à une augmentation des précipitations qui aurait amélioré le taux de survie des semis du bouleau jaune. Les semis de bouleaux jaunes de deux à trois ans étant très sensibles à des périodes de sécheresse (Goodman et Krefting 1960; Hatcher 1966; Houle 1994).

Il a été démontré que le manque de précipitations a un effet important sur la variation de la croissance d'un arbre (Fritts 1976). Durant un été sec, l'eau peut être assez déficiente pour limiter la division cellulaire et les processus d'élargissement des cellules (Fritts 1976). Cependant, les précipitations sont habituellement plus contraignantes à la survie d'une espèce dans les régions arides qui correspondent souvent dans l'hémisphère nord à la limite sud des espèces (Woodhouse et Meko 1997; Crernaschi *et al*. 2006).

Les quantités de précipitations brutes peuvent ne pas refléter adéquatement la quantité d'eau qui est réellement accessible aux arbres. L'indice de sécheresse utilisé entre autres pour la prédiction du risque des feux de forêt au Canada est un indice qui prend en compte les températures, le temps de l'année, la latitude et l'accumulation des précipitations sur une longue période. Il permet d'estimer le contenu en eau retenu par la couche d'humus du sol forestier (Turner 1972). Cet indice peut donc être un bon indicateur de la disponibilité en eau pour les arbres.

1.2.5. Température

Puisque cette étude porte sur la limite nordique du bouleau jaune, nous examinerons en particulier les effets potentiels des températures froides sur le cycle de vie de du bouleau jaune.

En premier lieu, les températures froides ont le potentiel de limiter la production de graines viables. Ceci peut être expliqué en partie par la résistance au froid relativement faible des bourgeons floraux par rapport aux bourgeons végétatifs chez plusieurs espèces (Sakai et Weiser 1973). La viabilité des graines semble être affectée par les conditions météorologiques durant la pollinisation, la fertilisation et le développement des graines (Erdmann 1990). La distribution du tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata* Mill.), par exemple, est liée à la sensibilité au froid de son tube pollinique (Pigott et Huntley 1980; 1981). Tremblay *et al.* (2002) ont également démontré l'effet de la latitude et des conditions climatiques, notamment des gelées printanières, sur la production de samares des populations nordiques d'érable rouge. Les gelées sévères qui se produisant durant la floraison diminuent significativement le nombre de samares viables (Tremblay *et al*. 2002). Chez le bouleau jaune, une étude sur la production de graines sur un gradient d'altitude dans le New Hampshire a montré une diminution de la production de graines avec l'augmentation de l'altitude qui est probablement liée à la diminution des températures (O'Donoghue 2004).

Les températures froides peuvent aussi limiter la croissance des arbres de plusieurs façons. Premièrement, la température du cambium qui est relié directement à celle de l'air peut être directement un facteur limitant par son contrôle de la respiration et des processus d'assimilation (Fritts 1976). Les effets directs de la température sur la croissance radiale sont plus souvent observés au début de la saison de croissance lorsque des températures anormalement froides peuvent causer un délai dans le lever de la dormance (Fritts 1976). La saison de croissance écourtée qui en résulte favorisera un cerne plus étroit. Une fois la période de croissance débutée, toute période de températures très froides près de 0°C peut limiter la croissance, mais au fur et à mesure que les températures augmentent d'autres facteurs comme les précipitations deviennent normalement plus limitants (Fritts 1976). À de hautes latitudes ou altitudes où la saison de croissance potentielle est courte et la température des plantes peut-être basse alors que le cambium est encore actif, la croissance radiale peut être grandement réduite à n'importe quel moment durant la saison de croissance (Fritts 1976). À l'exception de ces sites extrêmement froids, l'activité cambiale à la fin de l'été peut cesser à cause de conditions internes bien avant que les températures soient assez froides pour limiter les processus d'assimilation et de division cellulaire (Fritts 1976). Cet effet des températures froides sur l'activité cambiale semble être une des principales causes de l'écotone entre la forêt boréale et la toundra (Grace *et al*. 2002) mais n'est habituellement pas associé à la limite entre la forêt boréale et tempérée.

La température peut aussi affecter indirectement la croissance d'un arbre en lui causant des blessures par le gel. Le niveau de tolérance au gel est sujet à un cycle périodique durant l'année (Sakai 1970). Les arbres des forêts tempérées et boréales ont une résistance maximum au gel pendant l'hiver et minimum pendant l'été (Sakai 1970). Cette résistance est acquise par un processus graduel d'endurcissement au froid à l'automne et est perdue par le processus inverse au printemps (Calmé *et al.* 1994). Ainsi, les blessures causées par le froid peuvent se produire sous des

conditions climatiques différentes selon le temps de l'année, comme les gelées tardives au printemps et hâtives à l'automne ou des froids sévères à l'automne, à l'hiver et au printemps (Sakai 1970; Sakai et Weiser 1973; Calmé *et al.* 1994). Si les températures durant la saison de croissance descendent suffisamment pour geler le tissu cambial, celui-ci peut-être endommagé, ce qui affectera grandement l'anatomie et la croissance subséquente de l'anneau (Fritts 1976). Les températures hivernales peuvent aussi avoir un impact sur la croissance des arbres. Certaines études montrent une relation positive entre les températures hivernales et la croissance radiale de l'été suivant chez certaines espèces (Tardif *et al*. 2001; Pederson *et al*. 2004). Pederson *et al* (2004) ont supposé que cette relation pouvait être contrôlée par une augmentation des blessures aux racines avec une diminution de la température. Les températures hivernales froides peuvent aussi causer une embolie dans les cellules du xylème lors du dégel au printemps ce qui force l'arbre à produire de nouveaux tissus pour le transport de l'eau (Sperry *et al*. 1994; Pederson *et al*. 2004). Pour remplacer ces tissus endommagés, l'arbre utilise de l'énergie qu'il aurait pu utiliser pour la croissance.Plusieurs études ont démontré que la plupart des espèces qui composent les forêts décidues tempérées du nord-est de l'Amérique du Nord affichent une tolérance au gel dans les cellules de parenchymes du xylème de leurs tiges qui varient entre -41 °C et -47 °C (George *et al*. 1974; Ishikawa et Sakai 1982; Gusta *et al.* 1983). Cette température est moins élevée que chez la plupart des espèces de feuillus présentes en forêt boréale comme le bouleau blanc et le tremble. Plusieurs auteurs suggèrent donc que c'est la différence de résistance aux températures froides hivernales entre les espèces tempérées et boréales qui pourrait expliquer la transition entre ces deux types de végétations dans l'est de l'Amérique du Nord (George *et al.* 1974; Marchand 1987; Arris et Eagleson 1989). Pour le bouleau jaune, George *et al.* (1974) ont déterminé expérimentalement cette tolérance au gel à environ -44 °C, mais cette valeur peut varier légèrement selon les arbres de -41.2 °C à -46.2 °C.

À l'extrême les blessures aux tissus causées par le gel peuvent aller jusqu'à causer la mort des individus (Sakai et Weiser 1973; Calmé *et al.* 1994). Il est généralement reconnu que les semis ont une tolérance au froid moins grande que les arbres matures (Sakai et Larcher 1987; Hoffman *et al.* 2014). Les semis de bouleau jaune semblent toutefois avoir une relativement bonne tolérance au froid quand on les compare à d'autres espèces d'arbres des forêts tempérées de l'est de l'Amérique du Nord comme l'érable à sucre et le chêne rouge (Calmé *et al.* 1994). Calmé *et al*. 1994 ont enregistré un taux de 100 % de survie des jeunes semis de bouleau jaune comparé à 50 % de survie pour les semis d'érable à sucre lors d'un hiver où les températures minimales ont atteint -33°C. C'est la tolérance au froid des racines du bouleau jaune qui semble plus limitante car l'on a enregistré une mortalité d'environ 2/3 de la masse racinaire chez des semis à racine nue exposés à des températures de -33°C pendant 1 heure (Calmé *et al*. 1994). Les arbres matures peuvent aussi être tués par le froid (Hoffman *et al.* 2014). Par exemple, on a attribué le rétrécissement de l'aire de répartition du mélèze laricin (*Larix laricina)* dans le nord du Canada durant une période de refroidissement climatique des années 60 et 70 à une mortalité sévère des individus matures (Payette et Lajeunesse 1980)

1.2.6. Perturbation

Chez certaines espèces, la correspondance exacte entre la limite de répartition nordique et les conditions climatiques peut être modifiée par l'interaction avec les régimes de perturbation par le feu. Par exemple, la répartition nordique du pin rouge (*Pinus resinosa*) ne semble pas être déterminée directement par le climat, mais plutôt par le régime de feu (Flannigan et Bergeron 1998). À sa limite nordique, celui-ci est restreint à certaines îles et aux rives des lacs à cause de la protection que ce type d'habitat offre contre les grands feux intenses qui surviennent sur le reste du territoire (Bergeron et Brisson 1990).

Les semis et gaules de bouleau jaune sont tués par les feux de faible intensité (Erdmann 1990). Les arbres matures de bouleau jaune peuvent potentiellement survivre à des feux de faible ou moyenne intensité (Martin 1959; Perala 1987), mais sont probablement vulnérables à des feux de plus forte intensité en raison de la faible épaisseur de l'écorce (Erdmann 1990)

1.3. Objectifs de l'étude et hypothèses de travail

L'objectif général de ce projet de recherche est de documenter les facteurs qui pourraient limiter la répartition nordique du bouleau jaune. Cet objectif peut être subdivisé en deux sous objectifs :

- Évaluer les relations entre les facteurs climatiques (température, précipitation, indice de sécheresse, nombre de degrés-jours de croissance au-dessus de 5 °C) et le taux d'accumulation de biomasse du bouleau jaune le long d'un gradient latitudinal entre 46º 45' et 48º 45' N dans l'ouest du Québec.;
- Évaluer les changements dans la dynamique de reproduction du bouleau jaune en relation avec la latitude sur un gradient latitudinal allant de 46º 45' et 48º 45' N dans l'ouest du Québec.

Nous proposons deux hypothèses concernant les facteurs potentiels du contrôle de la distribution nordique du bouleau jaune. Notre première hypothèse est que la croissance du bouleau jaune est de plus en plus contrôlée par les températures froides vers le nord. Les températures hivernales froides peuvent causer des blessures par le gel aux tissus de l'arbre et potentiellement affecter négativement l'accumulation de biomasse et ultimement la mort de celui-ci (Tardif *et al*. 2001; Pederson *et al*. 2004). Notre deuxième hypothèse est que le succès reproducteur du bouleau jaune diminue avec la latitude, car il est de plus en plus limité par les conditions climatiques près de sa limite nord. La régénération pourrait être affectée par une faible production de

graines viables et un faible succès d'établissement des jeunes semis de première année en raison des gelées tardives plus fréquentes au printemps et à l'été. Le succès de la régénération du bouleau jaune pourrait aussi être affecté par les températures froides hivernales causant une mortalité accrue des jeunes semis vers le nord en raison de leur moins grande tolérance au froid comparé aux arbres plus âgés.

CHAPITRE II

ENVIRONMENTAL CONTROLS OF THE NORTHERN DISTRIBUTION LIMIT OF YELLOW BIRCH IN EASTERN CANADA

***Published in Canadian Journal of Forest Research. 2014. 44(7): 720-731.**

Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in Eastern Canada

Igor Drobyshev[1,2*#], Marc-Antoine Guitard[3#], Hugo Asselin[1], Aurélie Genries[1] & Yves Bergeron[1]

1. Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec, J9X 5E4, Canada
   I.D. Igor.Drobyshev@uqat.ca / H.A. Hugo.Asselin@uqat.ca /
   A.G. Aurelie.Genries@univ-montp2.fr / Y.B. Yves.Bergeron@uqat.ca

2. Southern Swedish Forest Research Centre, Swedish University of Agricultural Sciences, P.O. Box 49, 230 53 Alnarp Sweden, Igor.Drobyshev@slu.se

3. Ministry of Environment, Bathurst Regional Office, New Brunswick, Canada
   Marc-Antoine.Guitard@gnb.ca

* Igor Drobyshev is the corresponding author:
Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)
445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, Québec J9X 5E4, Canada
Igor.Drobyshev@uqat.ca / Igor.Drobyshev@slu.se
phone +1 819 762 0971 ext. 2057 // fax +1 (819) 948 2055
contribution of the 2 first authors are equivalent
Running head Yellow birch at its northern limit

2.1. Abstract

To evaluate environmental controls of yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) distribution at its northern distribution limit in eastern Canada, we analysed abundance, age structure, biomass accumulation rate, and growth sensitivity to climate of this species at 14 sites along a 200-km latitudinal gradient spanning three bioclimatic domains and reaching frontier populations of this species in western Quebec. We observed a large variability in seedling density across domains and presence of sites with abundant yellow birch regeneration within all three bioclimatic domains. Seedling density was positively correlated to the mean age and the abundance of yellow birch trees in the canopy, while sapling density was positively associated with dryer habitats. Growth patterns of canopy trees showed no effect of declining temperatures along the south-north gradient. Environmental controls of birch distribution at its northern limit were realized through factors affecting birch regeneration and not growth of canopy trees. At the stand scale, regeneration density was strongly controlled by local site conditions, and not by differences in climate among sites. At the regional scale, climate variability could be an indirect driver of yellow birch distribution, affecting disturbance rates and, subsequently, availability of suitable sites for regeneration.

2.2. Résumé

Afin d'évaluer les facteurs environnementaux contrôlant la distribution du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) à sa limite nord de distribution dans l'est du Canada, nous avons analysé l'abondance, la structure d'âge, le taux d'accumulation de biomasse et la sensibilité de la croissance au climat de cette espèce, dans 14 sites répartis le long d'un gradient latitudinal de 200 km, ce dernier couvrant trois domaines bioclimatiques et atteignant les populations les plus à l'ouest du Québec. Nous avons observé une grande variabilité au niveau de la densité de plantules entre les domaines, ainsi que la présence de sites avec une régénération abondante du bouleau jaune dans chaque domaine bioclimatique. La densité de plantules était corrélée positivement à l'âge moyen et à l'abondance des bouleaux jaunes mâtures dans la canopée, alors que la densité de gaulis était positivement associée aux habitats plus secs. Les patrons de croissance des arbres mâtures n'ont pas montré d'effet négatif de la température le long du gradient sud-nord. Les facteurs contrôlant la distribution du bouleau à sa limite nord comprenaient des facteurs affectant la régénération du bouleau, mais pas la croissance des arbres mâtures. À l'échelle du peuplement, la densité de régénération était fortement contrôlée par les conditions locales de site, et non par les différences climatiques entre les sites. À l'échelle régionale, la variabilité climatique pourrait indirectement contrôler la distribution du bouleau jaune en affectant la fréquence des perturbations et, conséquemment, la disponibilité de sites propices à la régénération.

2.3. Introduction

Future climatic variability will likely affect growth and distribution of tree species along various environmental gradients. Paleoecological studies provide abundant evidence of shifts in species distributions in temperate and boreal regions of the northern hemisphere as a result of large-scale climate changes over the Holocene and earlier periods (Larocque *et al*. 2000, Miller *et al*. 2008, Bradshaw *et al.* 2010). Climate change might affect the geographical position of biomes as well as single tree species, especially at mid and high latitudes (Prentice *et al*. 1992, Harrison *et al*. 1995).

The effects of climatic conditions on tree growth vary across species' distribution limits. For example, in the Northern Hemisphere, the role of temperature is often considered to increase towards colder parts of species' ranges usually corresponding to higher latitudes or elevations (Gedalof and Smith 2001, Wang *et al*. 2002, Pederson *et al*. 2004), whereas precipitation constrains tree growth in arid regions, corresponding to species' southern distribution limits (Woodhouse and Meko 1997, Crernaschi *et al*. 2006). However, other patterns are also common, e.g., with temperature control of growth being detected only at northern distribution limits (Cook *et al.* 1998, Tardif *et al*., 2001), across whole distribution ranges (Cook and Cole 1991, D'Arrigo *et al*. 2004), or being mediated by site conditions (Drobyshev et al. 2010). Such large variability in the factors controlling geographical distributions calls for species-specific analyses that will yield more accurate data to model potential species' responses to future climate (Kirilenko *et al*. 2000, Iverson *et al*. 2008, Prasad *et al*. 2013)..

In eastern Canada, mean temperature and total precipitation are projected to increase by the mid-21st century (Elia and Côté 2010). Winters are expected to become warmer and wetter, while summers are projected to become drier than today. We

might therefore expect that such changes will give room for northward expansion of deciduous species and cause a retreat of coniferous species to higher latitudes. Much of the recent research, both in North American and Eurasian biomes, has focused on direct negative effect of climate change on coniferous species (Bergh *et al*. 1998, Asselin and Payette 2005, Driscoll *et al*. 2005, Carnicer *et al.* 2011, Houle *et al*. 2012). Empirical studies quantifying the response of deciduous, and especially, hardwood species are limited, although they are consistent in their prediction of northward expansion of these species under expected climate change (Goldblum and Rigg 2005, McKenney *et al*. 2011).

This study is an attempt to fill this knowledge gap by evaluating current and potential effects of climatic variability on the growth and distribution of yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton). Besides its high economic value (Erdman 1990, Houle 1998), this tree is an important component of three forest cover types common in Eastern North America, namely the Hemlock-Yellow Birch, Sugar Maple-Beech-Yellow Birch, and Red Spruce-Yellow Birch cover types (Erdmann 1990). Yellow birch typically grows on well-drained soils up to 49.5º N and, from a biogeographical perspective, represents one of the most northerly distributed hardwoods with significant contribution to the forest structure at the border between temperate and boreal biomes (Little 1971). In western Quebec, yellow birch is present in the canopy of both temperate deciduous and mixed forests, extending its range to the north into the boreal balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) – paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) bioclimatic domain. Its abundance has been reported to decline at the regional level due to an increase in the proportion of shade-tolerant species (primarily *Acer* spp.) during the 20th century (Woods 2000, Nolet *et al.* 2001). Yellow birch is considered a semi-shade tolerant species (Baker 1949, Kobe *et al.* 1995), several studies suggesting 45% light intensity as optimum conditions for growth of undercanopy trees (Erdmann 1990, Houle and Payette 1990, Perala and Alm 1990, Houle 1992).

In this study we aimed to provide baseline information on the possible effect of climate on performance of yellow birch populations at the species' northern distribution limit. Previous research indicated that wind (Lorimer 1977, Kneeshaw and Prevost 2007, Gasser *et al.* 2010) and insect oubreaks (Bouchard *et al.* 2006) can cause the formation of canopy gaps providing recruitment opportunities for yellow birch. These studies focused on the central part of the species' range in Eastern North America. In contrast to these works, we specifically focused on marginal populations of yellow birch, whose dynamics could be driven by factors different from those controlling the species' abundance in the centre of its range. We therefore elected to analyze a reasonably wide range of factors possibly controlling yellow birch abundance and evaluated regeneration and growth patterns along gradients of environmental conditions. Particularly, we used field surveys to study the abundance and age structure of birch regeneration, and a range of dendrochronological methods to analyze biomass accumulation rate and growth sensitivity to climate along a 200 km latitudinal gradient in western Quebec, Canada (Fig. 2.1). We tested the following hypotheses: (1) the northern distribution limit of yellow birch is controlled by regeneration failure and prohibitively low biomass accumulation rates due to low temperatures, and (2) growth sensitivity to temperature increases with latitude, reflecting an increasingly colder climate towards the north. Finally, we discuss our results in the context of direct and indirect climatic effects (e.g., changes in the forest fire regime) on the future of yellow birch distribution in eastern North America.

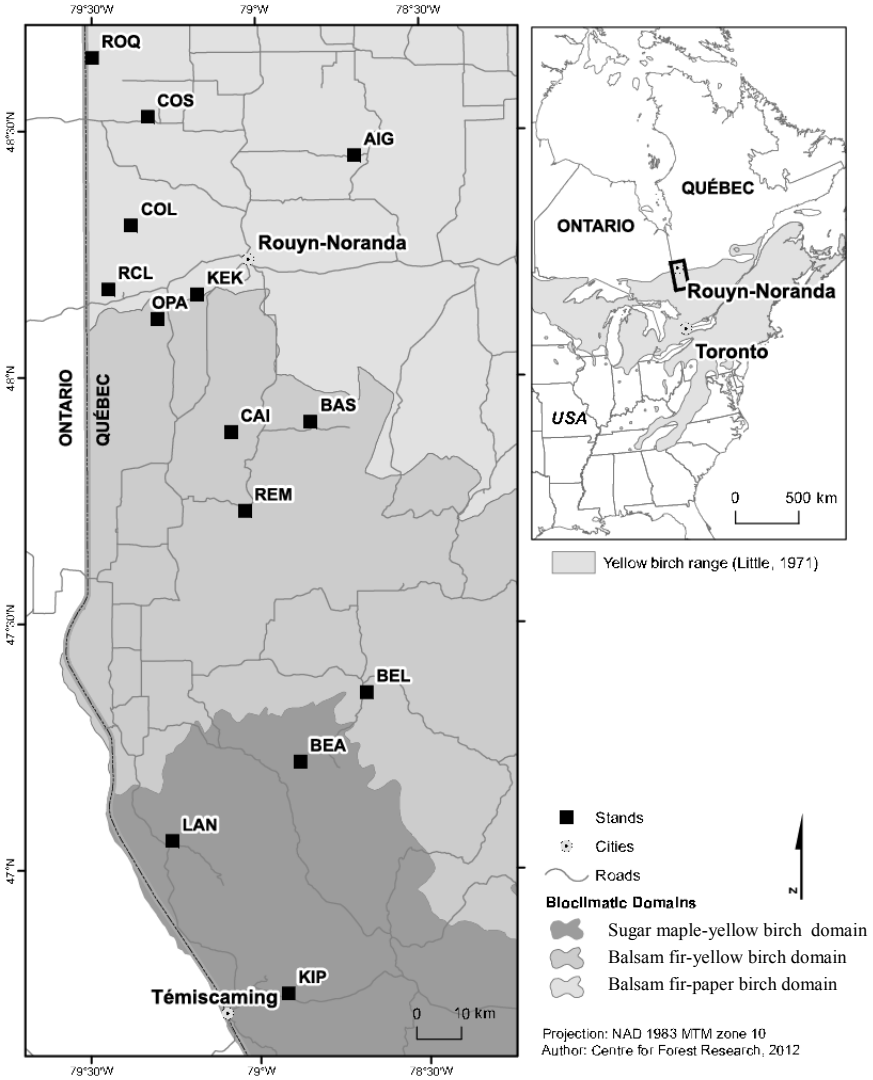

Fig. 2.1 Location of the study sites (black squares). The inset shows the yellow birch range.

2.4. Material and Methods

2.4.1. Study area

The study was carried out at the border between Quebec and Ontario (Canada), encompassing the area between 46º 45’ N and 48º 45’ N and between 78º 00’ W and 79º 30’ W (Fig. 2.1). The continental climate of the area is characterized by cold winters and warm summers. Cold arctic air masses dominate the area during winter and dry tropical air masses tend to take over during summer. Average annual temperature varies between 3.1º C (site KIP) and 1.0º C (site ROQ). January is the coldest month with the average minimum temperature ranging between -14.9º C (site KIP) and -19.2º C (site ROQ). July is the warmest month with little variation in average maximum temperatures across sites (20.0º C at site KIP and 19.1º C at site ROQ). However, length of the growing season, i.e., the period with temperatures above 5º C, reveals large variability across the study area: 167 days at site KIP and on average 140 days at the three northernmost sites. This corresponds to a change in growing degree days (GDD) between 1352 and 1135. Total annual precipitation reaches its maximum value at site BEL (770 mm) and its lowest value at site OPA (683 mm). On average, about 32% of precipitation falls during the summer months. The topography of the area is mostly flat, with low hills. Mean altitude is between 300 and 400 m a. s. l. A proportion of the area is overlaid by thick organic deposits, overlying clay deposits (Soil Classification Working Group 1998).

The area covers three bioclimatic domains: the sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) – yellow birch domain, the balsam fir – yellow birch domain, and the balsam fir – paper birch domain (Saucier *et al.* 2003). Forest fires are an important natural disturbance across the study area. The current fire cycle is estimated to be around 360 years, which is significantly longer than in previous centuries (around 100 years prior

to 1850). The most recent period of increased fire activity occurred at the beginning of the 20th century (1910-1920, Bergeron *et al.* 2004).

2.4.2. Site selection and field sampling

Field surveys from the Quebec Ministry of Natural Resources (Ministère des Ressources naturelles du Québec) and additional reconnaissance helped locate 14 forest stands (0.1 to 3 ha in size) at the northern limit of yellow birch distribution in western Quebec (Fig. 2.1). To represent changes in climatic and forest conditions along a gradient of decreasing yellow birch abundance, we sampled stands in three bioclimatic domains: three sites within the sugar maple – yellow birch domain (sites KIP, LAN, and BEA, Fig. 2.1), five sites within the balsam fir – yellow birch domain (sites BEL, REM, CAI, BAS, and OPA) and six sites within the balsam fir – paper birch domain (sites KEK, CLI, COL, COS, ROQ, and AIG). For the two southern domains site selection was based on (1) identification of stands on ecoforestry maps (Berger 2008) where yellow birch exceeded 20% of the total basal area, and (2) using this set of stands to randomly select those within 2 km from the nearest forestry road. We did not use natural disturbance (e.g., windthrow, insect outbreaks or forest fires) as a selection criteria for sites to avoid any *a priori* assumptions concerning site history. However, we excluded from sampling the sites which exhibited signs of human disturbance. For the northern-most bioclimatic domain (balsam fir – paper birch domain), we sampled all yellow birch sites that were identified at the limit of species' distribution, avoiding any filtering and pre-selection procedures.

Yellow birch was present in the forest canopy of all selected stands, although its contribution to overall canopy composition varied (Table 2.1). At each site, we established three randomly-located 400 m^2 (20 m x 20 m) plots. We recorded density of yellow birch seedlings (< 2 cm DBH) and saplings (2 cm ≤ DBH < 8 cm), and

density and DBH of all canopy trees (≥ 8 cm) at each plot. Yellow birch seedlings were recorded as soon as we could observe cotyledon leaves, which developed in one year old plants. Smaller plots (100 m^2) were established at the three northernmost stands (COS, AIG, and ROQ) due to their small size (~ 0.1 ha).

In one stand of each bioclimatic domain, we collected yellow birch seedlings within a randomly selected 100 m^2 plot and their age was estimated by counting terminal bud scars and through crossdating of tree rings. We selected a subset of sites for reconstruction of seedling age structure to evaluate temporal variability in birch regeneration. To ensure sufficient replication in statistical analyses, we selected sites with abundant and similar amounts of yellow birch regeneration within each of the bioclimatic domains (sites KIP, BEL, CLI). None of these sites had signs of significant herbivory, which has been shown to impact yellow birch recruitment (e.g., Kern *et al.* 2012). Sampling only one site per bioclimatic domain prevented us from analysing within-domain variability in regeneration age structure. However, stands with sufficient regeneration levels to warrant statistical analyses were rare in the study area and it was thus impossible to have replicates inside each bioclimatic domain.

We estimated mean stand age by dating the pith of 20 canopy yellow birch trees, which were randomly selected and cored at breast height in each stand. In the northern sites the number of sampled trees was limited by the availability of yellow birch trees, with a low of 17 trees. The number of rings missing at the pith was estimated with the help of a pith locator (Applequist 1958). In addition, we used the sampled yellow birch trees to obtain the mean and maximum ages of yellow birch populations and as a source of data for dendrochronological analyses (see below). At each plot, we estimated the ground area covered by large woody debris at advanced decomposition stages (stages 3 and 4, after Saucier 1994), which present a favorable substrate for yellow birch regeneration (Winget and Kozlowski 1965). We estimated

the percentage of canopy openness in the four corners of each plot following Saucier (1994) and calculated an average percentage of canopy openness for each plot.

2.4.3. Soil analyses

We conducted particle size analysis to determine the texture of the mineral soil. Three samples were taken from the upper 10 cm of mineral soil at each site. In the laboratory the samples were mixed together, air dried, and sieved through a 2 mm grid. We used the hydrometer method to quantify soil texture (Topp 1993). Other portions of soil samples were mixed together and sieved through a 4 mm grid, and oven-dried at 40°C for 60 hours. Cation concentration, total carbon (C, %), total nitrogen (N, %), total sulphur (S, %), total phosphorus (P, %) and pH in $CaCl_2$ were estimated following established protocols (Laganière *et al.* 2010). Soil analyses were performed at the Laurentian Forestry Centre, Québec, Québec (Natural Resources Canada, Canadian Forest Service).

2.4.4. Statistical analysis of yellow birch regeneration

The effect of various site factors on yellow birch regeneration density was analyzed in two ways. First, based on our hypotheses and following a review of the relevant literature, we selected a set of independent variables representing stand structure and age, soil texture and nutrient content. We then ran multiple linear regression analyses against log-normalized seedling and sapling densities as dependent variables. We used a combination of backward and forward stepwise selection aimed at minimising the Akaike Information Criterion (AIC) value, with the CRAN R function *step* (Hastie and Pregibon 1992, Venables and Ripley 2002). As an alternative approach taking into consideration possible autocorrelation in some factors and the low ratio between number of observations (N_{sites} = 14) and factors (12) we ran principal component analysis (PCA) on the original set of factors and then used PCs as

predictors in a multiple regression against normalized seedling and sapling densities. We also calculated partial semi-correlations for each of the independent variables used in the analysis to evaluate unique contribution of a variable to regeneration variability.

Analysis of seedling age structure followed the approach proposed by Hett and Loucks (1976) and assumed constant-over-time probability of mortality if the age structure could be approximated by an exponential function, and decreasing-over-time mortality if a power function provided a better fit. We used the following linear transformation to assess coefficients:

$\mathrm{Log}_e (y) = \mathrm{Log}_e (y_0) - b\, x$ for the exponential model, and

$\mathrm{Log}_e (y) = \mathrm{Log}_e (y_0) - b\, \mathrm{Log}_e (x)$ for the power model, where

y is the number of seedlings in any age class x, y_0 is initial recruitment (i.e., the density of seedlings in the youngest age class), and b is the mortality rate.

To represent the soil water availability, we developed a site dryness index, by first conducting a PCA on selected soil properties, and then using the loadings on the first principal component as a factor (Site Dryness Index) in analyses. The selected soil properties were thickness of the soil organic layer, percentages of sand, silt, and clay in the mineral soil (*B* horizon), and percentage of stone in the mineral soil.

2.4.5. Dendrochronological analyses of yellow birch growth

Tree-ring samples were mounted on wooden supports, polished with 600-grid sand paper and crossdated using the visual pointer year method (Stokes and Smiley 1968). Crossdated samples were measured using scanned images and CooRecorder & CDendro software package ver. 7.3 (Larsson 2010). Dating was statistically validated

with the COFECHA program (Holmes 1999). Measurements from two radii were averaged for each tree prior to analyses.

To evaluate differences in absolute growth among sites we developed cambial age chronologies, representing the growth trend as a function of cambial age of sampled trees. This method, used as part of the Regional Curve Standardization algorithm (Briffa *et al.* 1992, Esper *et al.* 2002), is useful for extracting long-term growth patterns while minimizing both the effects of climate conditions specific to a particular time period and the influence of site histories on growth patterns. Cambial age chronologies were developed for each bioclimatic domain and fitted with a linear function. We estimated statistical significance of differences in regression coefficient (b) values using a bootstrap method (Efron and Tibshirani 1993). To better represent biomass accumulation dynamics we converted tree-ring increments into basal area increments (BAI) using tree diameter data. We limited this analysis to the first 50 years of the trees' lifespan to specifically focus on initial growth rates and to avoid non-linearity associated with age-related decline in biomass production. Similar to the analysis of cambial age chronologies, we tested for differences in BAI among bioclimatic zones by comparing regression coefficients b (slope) in linear regressions between annual BAIs and time. For these analyses we separated the northern balsam fir – paper birch domain into two sub-domains to reflect uneven distribution of sites within this domain.

For the analyses of growth sensitivity to climate, we detrended the crossdated series with the ARSTAN program (Cook and Krusic 2005). We used a smoothing spline that preserved 50% of the variance at a wavelength of 32 years to detrend the time series and to maximize high-frequency (annual) variability in the record. In cases where the smoothing spline did not fit the empirical data, a negative exponential function was used. We computed chronology index by dividing the original chronology values by the values supplied by the spline. To remove natural

persistence (temporal autocorrelation) in growth patterns, we modeled each tree-ring curve as an autoregressive process with the order selected by the first-minimum Akaike Information Criterion (AIC, Akaike 1974). We used ARSTAN residual chronologies to analyze climate-growth relationships at each site. We used the CRAN R package *bootRes* (Biondi and Waikul 2004, Zang and Biondi 2012) to run response function analyses of the site residual chronologies (dependent variables) and climate variables (independent variables, see next sub-section) and provided bootstrap-derived confidence intervals.

2.4.6. Climate data

For dendroclimatic analyses we used climate data generated in BioSIM 10.2.2.3, a set of spatially-explicit bioclimatic models (Régnière and Bolstad 1994, Régnière 1996). For each sampling site we used BioSim to interpolate data from the five closest weather stations and adjusted for differences in latitude, longitude, and elevation between weather stations and site location. The climate variables included monthly mean temperature (°C), monthly total precipitation (mm), monthly total snowfall (mm), and total growing degree-days (> 5°C). Additionally, we used seasonal Drought Code (DC) estimates, calculated from monthly DCs (MDC) from May to August. The MDC was developed to capture moisture content of deep and compact organic layers of the forest floor (Turner 1972). The density of meteorological stations was low during the first half of the 20th century. The mean distance between the stations and the sampling sites decreased since that time (from 400 km to less than 100 km). We therefore limited analyses to the period 1950-2009.

Table 2.1 Studied site properties and relative importance (a mean of relative basal area and relative density) of canopy tree species. The stands are aligned according to their latitude, from the southernmost sites (left) to the northernmost sites (right). SM-YB – sugar maple – yellow birch domain, BF-YB – balsam-fir – yellow birch domain, and BF-WB – balsam fir – white birch domain. BA at the variable names indicates yellow birch (*Betula alleghaniensis*). CEC – total cation exchange capacity of the mineral soil. SOL – thickness of soil organic layer.

Parameters / Species	SM-YB			BF-YB					BF-WB					
	Kip	Lan	Bea	Bel	Rem	Cai	Bas	Opa	Kek	Cli	Col	Aig	Cos	Roq
Latitude (°N)	46.75	47.06	47.22	47.36	47.73	47.89	47.91	48.12	48.17	48.18	48.31	48.45	48.53	48.65
Longitude (°W)	78.93	79.27	78.88	78.68	79.04	79.08	78.84	79.30	79.18	79.45	79.38	78.7	79.36	79.50
Altitude (m)	262	292	315	352	344	300	285	285	315	360	295	345	267	262
Canopy Openness, %	9	28	33	24	8	26	16	17	20	10	55	45	25	48
Total basal area (m^2 ha^{-1})	23.13	28.68	27.37	27.29	24.21	27.24	32.95	42.4	37.27	37.42	7.19	17.62	17.94	21.02
Total tree density (stems ha^{-1})	650	650	667	408	717	450	517	550	1000	367	308	725	500	975
Basal area BA (m^2 ha^{-1})	16.49	6.25	15.24	16.37	12.93	18.48	16.01	14.44	12.10	18.04	3.96	4.20	5.22	4.32
Mean age BA, years	155	152	148	162	211	130	146	135	114	134	100	60	81	61
Deadwood area , m^2	0.75	2.91	1.05	2.11	1.75	2.14	0.56	2.22	0.97	0.36	0.57	0.53	0.63	0.30
Site dryness index	1.1	0.98	-0.6	0.52	0.99	0.16	-0.42	0.79	-1.17	0.72	-1.43	0.98	-1.13	-1.5
CEC	21.16	12.87	31.33	22.54	21.51	16.68	17.56	21.13	39.92	19.31	26.26	27.59	27.21	29.75
SOL, cm	4.3	9.2	15.0	13.3	8.3	12.3	6.3	12.0	12.7	15.3	12.5	6.5	9.0	12.0
Abies balsamea	6.8	23.6	16.7	5.2	4.4	18.2	28.7	37.6	18.4	20.8	24.9	5.7	30.1	53.2
Acer pensylvanicum	0.7													
Acer rubrum			9.2	1.1	3.4	4.9	2.7		10.1	1.3				
Acer saccharum	14.5	1.4		4.5	6.0					5.5				

Acer spicatum										4.6				
Betula alleghaniensis	31.8	27.0	28.3	39.6	58.3	45.2	42.9	38.5	16.7	35.9	36.9	23.9	16.7	15.4
Betula papyrifera			13.6		10.9			2.1	9.5	5.2	5.9	14.0	18.9	20.1
Fraxinus nigra	2.77			1.1					24.9		1.8	36.1	2.5	
Picea glauca		10.3	4.0	7.2	10.9	14.6	16.8	12.1	11.2	25.7		16.1		
Picea mariana	0.7								0.6		10.5		8.6	
Pinus strobus		5.01												
Populus balsamifera											10.3			
Populus tremuloides									5.1					11.4
Prunus pensylvanica									3.5		5.5	4.3	3.8	
Prunus virginiana										1.2				
Thuja occidentalis	6.5	32.7	.3	41.4	6.0	17.2	8.9	9.7			3.9		19.4	
Tsuga canadensis	36.3													
Sorbus decora											0.3			

2.5. Results

At the northern limit of its range in western Quebec yellow birch grows in mixed stands (Table 2.1) on relatively well drained (Table 2.2) and moderately rich soils (Table 2.3). Balsam fir, white spruce (*Picea glauca* Moench.), and eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) were common canopy trees in the studied sites (Table 2.1). Relative importance of yellow birch in the canopy was at least 25% in the two southern temperate domains, and at least 15 % in the northernmost boreal domain. Canopy composition of the sampled stands represented the zonal differences in vegetation cover with hardwoods (predominantly *Acer* spp.) being typical in the canopies of the southern part of the transect, while paper birch and black spruce (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) increased in abundance northward. Latitude was significantly negatively correlated with yellow birch basal area (r = -0.68), total stand basal area (-0.70), and mean age of canopy yellow birch trees (-0.68).

In ten out of 14 sites (71%) the maximum age of yellow birch trees exceeded 200 years and in five cases (36%) it was very close or above 300 years (Table 2.4). Our field surveys and data from ecoforestry maps (Berger 2008) revealed large impact of forestry operations in the surrounding stands in the two southerly located bioclimatic domains, which precluded estimation of natural maximum and average age of surrounding stands. However, such estimates were possible for stands in the paper birch – balsam fir domain, where both average and maximum ages of yellow birch stands were higher than those of the surrounding stands.

Yellow birch regeneration abundance varied considerably across sites within each of the bioclimatic domains, but did not show a clear latitudinal pattern (Fig. 2.2). The highest densities of yellow birch seedlings and saplings, recorded within a site, were observed in the northernmost balsam fir – paper birch bioclimatic domain. It was also the only domain where some sites were devoid of yellow birch seedlings (the three northernmost sites of the transect: AIG, COS, and ROQ). This pattern was not

mirrored by sapling densities, as each domain included sites devoid of yellow birch saplings.

The age structure of birch regeneration revealed dominance of seedlings ranging in age from 1 to 4 years in all bioclimatic domains (Fig. 2.3). In all bioclimatic domains, each represented by one site, age distribution showed a variation in cohort densities, suggesting uneven establishment rates. The most pronounced peak was observed at site BEL seven years prior to sampling (corresponding to calendar years 1998-1997). In the balsam fir – paper birch and sugar maple – yellow birch bioclimatic domains the power function better fit the seedling age distribution than the negative exponential function, although in the first case the difference in R^2 values was marginal (0.42 vs. 0.36). The pattern was inverse in the balsam fir – yellow birch domain. For both functions, R^2 values declined with increasing latitude. Seedling mortality rate over the first five years of growth did not differ significantly among bioclimatic domains ($p > 0.30$). Mortality rates, expressed as the slope (b) of the linear regression between age class density (y) and age (x), were -1.27, -0.41, and -1.83 for the sugar maple – yellow birch, balsam fir – yellow birch, and balsam fir – paper birch bioclimatic domains, respectively.

As we were interested in understanding changes in water availability across sites, we developed a simple site dryness index, taking into consideration soil gravimetric composition, thickness of the soil organic layer, and percentage of stones in the mineral soil (Fig. 2.4A). PC1 accounted for 57.1% of total variability and was used as a site dryness index. Site soil conditions became increasingly humid towards the north (Fig. 2.4B).

PCA using site variables revealed that PC1 (accounting for 51.0 % of the total variability) reflected increased canopy openness and soil cation exchange capacity with latitude, both being inversely related to basal area and age of yellow birch, total

stand basal area, amount of deadwood, and site dryness index (Fig. 2.5A). PC2, explaining a lesser portion of the variability (14.2 %), predominantly differentiated xeric and humid sites. Only PC1 showed a clear linear relationship with latitude (Fig. 2.5B).

Regressing PCs against yellow birch regeneration density showed that seedling density was mainly related to PC1, while sapling density was related to PC2 (Fig. 2.5C). More mature stands with higher amounts of yellow birch in the canopy and deadwood favored seedling establishment, while younger northern sites on more open and nutrient rich sites tended to have lower seedling densities. Dryer sites exhibited higher sapling density than more nutrient rich and moist sites.

Multiple regression analyses showed a strong correlation between seedling density and mean age of a yellow birch population (Table 2.5). It was the only factor retained by the AIC maximizing algorithm with R^2 and AIC being 43% and 61.3, respectively. In the multiple regression analysis of sapling density, six factors were selected, while only the positive effect of the site dryness index was statistically significant ($p < 0.05$). Two of the factors were marginally significant ($p < 0.10$): sapling density showing a tendency to decline with increased yellow birch basal area and to increase with increased age of yellow birch canopy trees. The R^2 for saplings was higher (73.8%) than for seedlings (42.5%) indicating that the overall variability in sapling density was better predicted by the studied factors.

Analysis of yellow birch cambial chronologies showed no difference among bioclimatic domains with respect to BAI during the first 50 years of tree growth (Fig. 2.6). We observed the highest absolute values of the *b* coefficient, indicating the highest rate of growth increase with cambial age in the northernmost bioclimatic domain, although it did not significantly differ from values obtained from the other domains. In all four geographical zones, linear regressions of BAI against time well fitted the growth patterns (R^2 between 82 and 95%).

Response function analysis of residual chronologies showed a general lack of significant associations between yellow birch growth and climate (Fig. 2.7). The only significant coefficient was obtained for summer drought code (DC) of the current year in the northern part of the balsam fir – paper birch bioclimatic domain. To check for a possible spurious nature of this pattern, we calculated response function coefficients between DC and yellow birch chronology for this domain using 10-year moving segments over the same time period. Response function coefficients obtained in this way were then regressed against average values of DC for respective decades. By doing so we hypothesized that if summer drought limited yellow birch growth, decades with more pronounced drought conditions on average would exhibit more negative values of response coefficient between DC and growth. In line with this assumption, DC decadal average was negatively correlated with the value of response function coefficients, accounting for 23 % of the variability in response coefficients (Fig. 2.8).

To further explore growth sensitivity to summer drought, we regressed DC against site yellow birch chronologies and evaluated dynamics of the resulting *b* coefficients along latitude (Fig. 2.9). DC and growth showed increasingly negative relationship with latitude (Fig. 2.9A), the effect being largely observed north of the limit of continuous yellow birch distribution (after Little 1971). After controlling for site dryness and age of the yellow birch populations, the effect largely disappeared with only 6.3% of the variability being accounted for (Fig. 2.9B).

Table 2.2 Granulometric properties of the mineral soil in the studied sites.

Site ID	Clay	Sand	Silt
KIP	1.20	95.5	3.20
LAN	1.50	93.25	5.25
BEA	9.25	73.26	17.49
BEL	3.50	91.75	4.75
REM	6.50	89.5	4.00
CAI	6.75	83.01	10.24
BAS	10.99	75.51	13.49
OPA	4.50	91.50	4.00
KEK	34.23	54.77	10.99
CLI	4.25	90.75	5.00
COL	33.73	55.27	10.99
AIG	1.75	92.50	5.75
COS	29.74	59.27	10.99
ROQ	34.23	54.27	11.49

Table 2.3 Chemical properties of the mineral soil in the studied stands. Values for C, N, and S are total estimates given in %. pH is estimated in $CaCl_2$. Phosphorus estimate is given in mg/kg and estimates for other elements – in cmol(+)/kg.

Site ID	C	N	S	pH	P	K	Ca	Mg	Mn	Al	Fe	Na	CEC
KIP	7.63	0.41	0.07	4.10	3.37	0.15	3.74	0.74	0.06	20.28	2.52	0.08	27.59
LAN	1.78	0.09	0.02	3.73	51.68	0.10	0.88	0.45	0.06	13.57	2.45	0.05	17.56
BEA	3.44	0.22	0.04	4.12	15.62	0.18	0.86	0.24	0.02	28.71	1.25	0.07	31.33
BEL	1.77	0.07	0.02	4.00	10.81	0.07	0.40	0.16	0.01	19.79	2.08	0.03	22.54
REM	3.04	0.17	0.03	3.74	31.69	0.13	0.22	0.13	0.06	13.82	2.28	0.03	16.68
CAI	4.04	0.26	0.04	3.69	4.12	0.19	1.43	0.55	0.11	14.08	2.93	0.03	19.31
BAS	5.33	0.38	0.05	4.20	22.32	0.57	8.45	1.96	0.18	13.18	1.86	0.06	26.26
OPA	2.73	0.18	0.02	4.26	4.57	0.24	6.33	1.44	0.01	17.69	1.43	0.08	27.21
KEK	5.86	0.36	0.05	4.62	4.15	0.57	11.66	3.00	0.01	23.24	1.27	0.16	39.92
CLI	1.83	0.07	0.01	3.54	31.37	0.10	0.23	0.2	0.01	9.71	2.59	0.02	12.87
COL	2.76	0.11	0.00	3.66	18.84	0.11	0.34	0.26	0.06	16.81	3.53	0.03	21.13
AIG	3.61	0.23	0.03	4.37	5.50	0.32	7.61	1.80	0.02	18.46	1.45	0.09	29.75
COS	1.65	0.06	0.01	4.10	8.60	0.13	0.49	0.08	0.03	19.18	1.22	0.02	21.16
ROQ	3.53	0.18	0.04	3.82	2.84	0.10	0.73	0.36	0.01	18.15	2.11	0.03	21.51

Table 2.4 Mean age of yellow birch trees (± standard deviation) in the sampled stands and mean age of trees in surrounding stands within a 500 m radius from the centre of the sampled stand. Data for surrounding stands are shown only for the balsam fir – paper birch bioclimatic domain. Fire year of the surrounding stands refers to fires observed at and around the sites since 1922, according to maps provided by the Quebec Ministry of Natural Resources.

Site	Yellow birch, mean ± SD / max	Surrounding stands, mean / max / fire year
sugar maple – yellow birch domain		
KIP	155 ± 46 / 288	
LAN	151 ± 61 / 317	
BEA	148 ± 55 / 272	
balsam-fir – yellow birch domain		
BEL	162 ± 66 / 285	
REM	210 ± 60 / 322	
CAI	130 ± 45 / 220	
BAS	145 ± 33 / 185	
OPA	134 ± 50 / 245	
balsam fir – paper birch domain		
KEK	114 ± 66 / 241	60.16 / 70 / 1944
CLI	133 ± 37 / 231	65 / 70
COL	100 ± 50 / 177	15.31 / 30
AIG	60 ± 20 / 101	47.41 / 50 / 1951
COS	81 ± 14 / 90	36.6 / 50 / 1944 & 1938
ROQ	61 ± 20 / 97	12.6 / 20

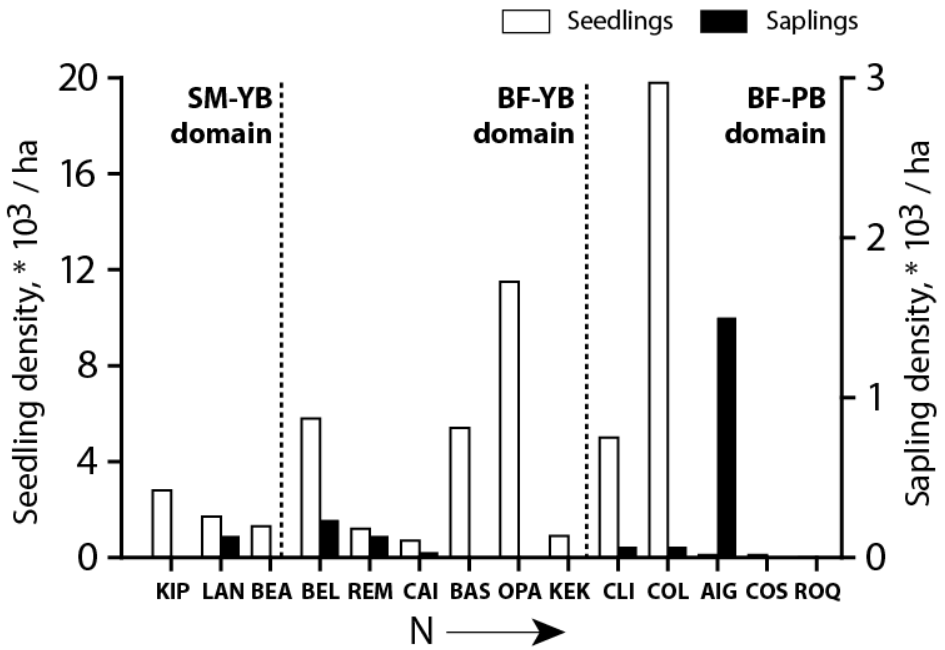

Fig. 2.2 Distribution of seedling and sapling densities along a latitudinal gradient in western Quebec. Dashed lines represent limits of bioclimatic domains (SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch). Note that for the sake of presentation clarity, the X axis reflects the relative positions of sites and limits, and not their exact latitudes.

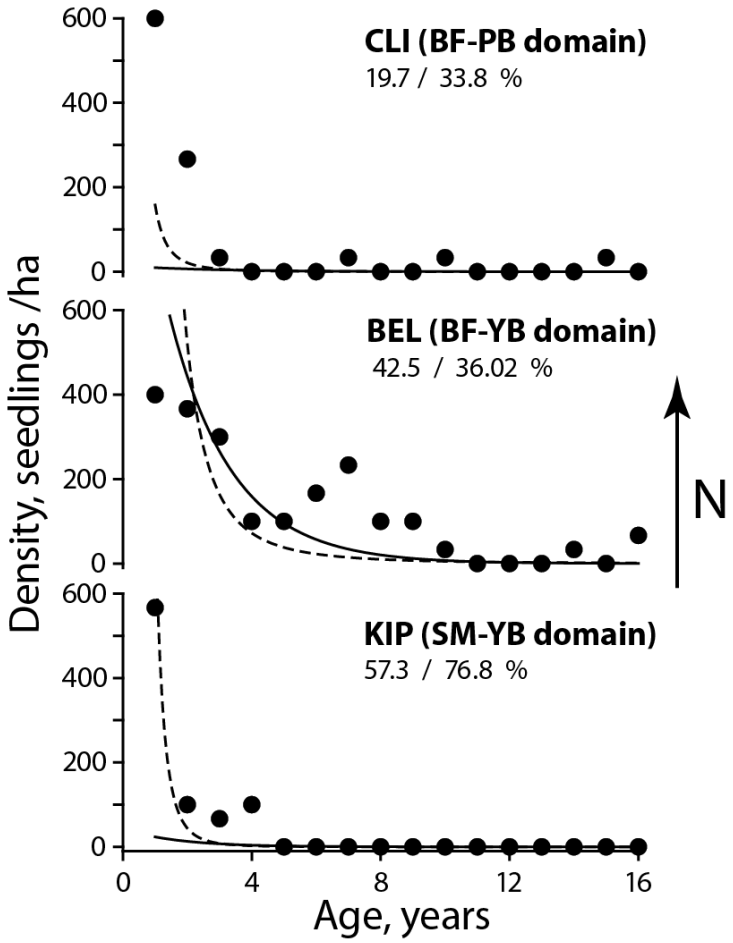

Fig. 2.3 Age structure of yellow birch seedling populations at three sites, each within a different bioclimatic domain (SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch). Solid and dashed lines represent fitted exponential and power functions, with respective R^2 values indicated below site names.

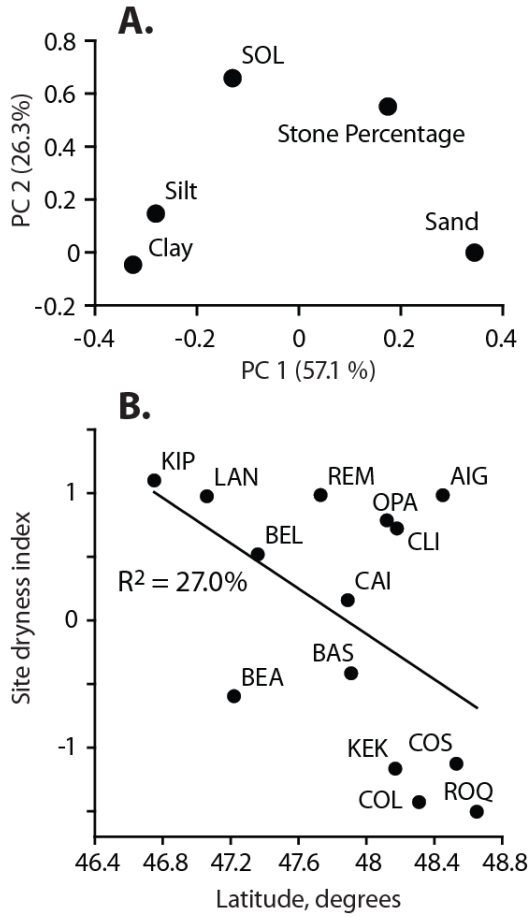

Fig. 2.4. Calculation of the site dryness index as the first principal component (PC1) of selected soil properties (A), and its change along latitude (B). SOL = thickness of the soil organic layer.

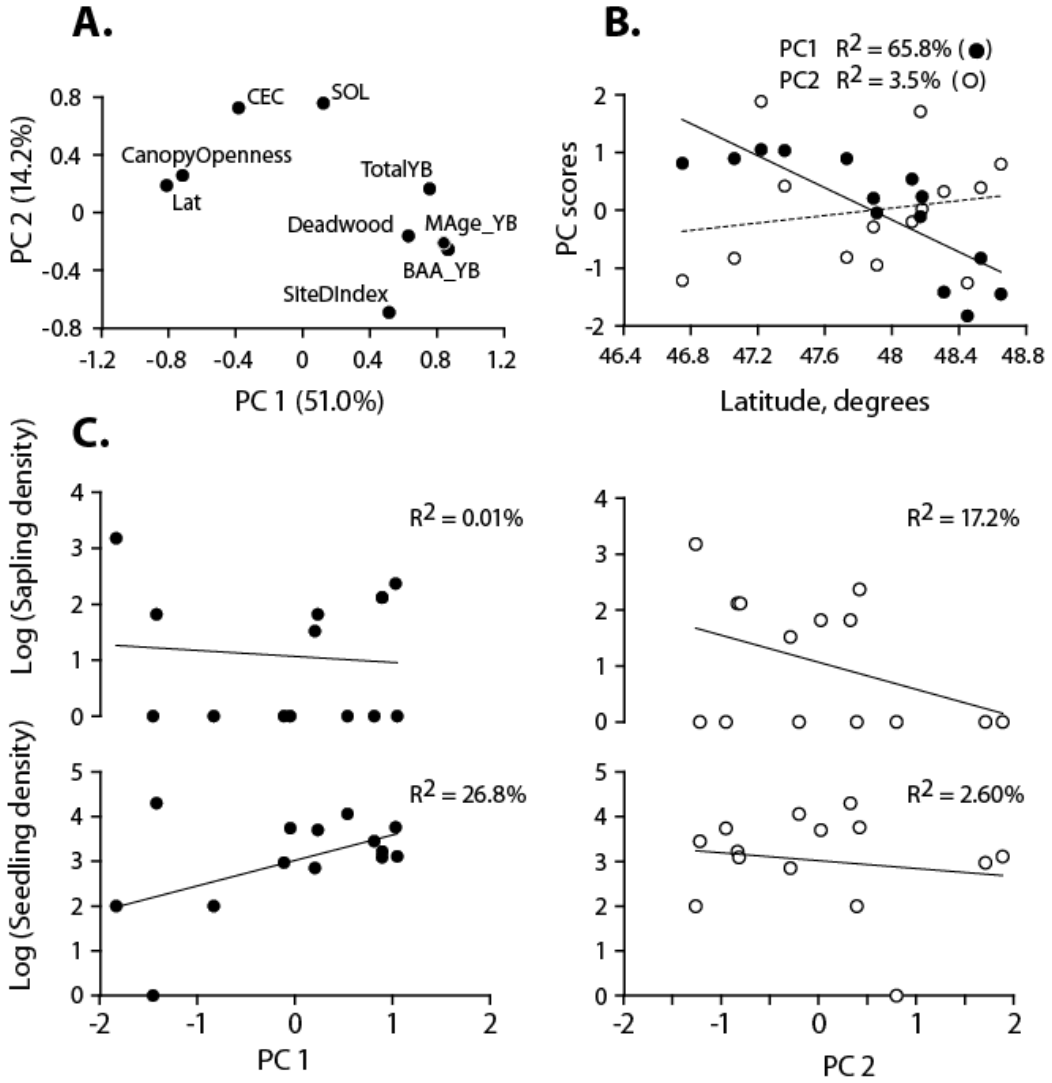

Fig. 2.5 Relationship between site factors and yellow birch regeneration as revealed by principal component analysis. (A) Structure of principal components (PC) 1 and 2, explaining 65.2% of the total variance in the dataset. (B) Variation in site PC scores along latitude. Regression R^2 are given for each analysis. Solid and dashed lines represent regressions with PC1 and PC2, respectively. (C) Relationship between regeneration density and PCs. Abbreviations: Lat = latidude; CEC = total cation exchange capacity; TotDensity = total density of canopy trees; MAge_YB = mean age of yellow birch population; Deadwood = surface area of decomposing deadwood; SiteDIndex = site dryness index (see Fig. 2.4 and *Methods* section); BAA_YB = total basal area of yellow birch.

Table 2.5 Details of multiple regression analyses of yellow birch regeneration density as a function of site-level factors. YB = yellow birch, SOL = thickness of the soil organic layer, and AIC = Akaike information criterion. Bold font indicates significant factors ($p < 0.05$).

Variables	Estimate	Std. Error	t value	*p*
Seedlings				
Incercept	1.084	1.872	0.579	0.573
Mean Age YB	**0.046**	**0.014**	**3.257**	**0.007**
Adjusted R^2 = 42.5 % / F statistics = 10.61 / *p* = 0.052 / AIC = 61.82				
Saplings				
Intercept	-0.917	3.559	-0.258	0.804
Canopy Openness	0.060	0.050	1.206	0.267
Basal Area YB	-0.089	0.043	-2.087	0.075
Total Basal area	-0.025	0.015	-1.696	0.134
Mean Age YB	0.049	0.023	2.116	0.072
Site dryness index	**2.768**	**0.619**	**4.475**	**0.003**
SOL	0.227	0.150	1.515	0.174
Adjusted R^2 = 73.8 / F statistics = 8.32 / *p* = 0.005 / AIC = 194.5				

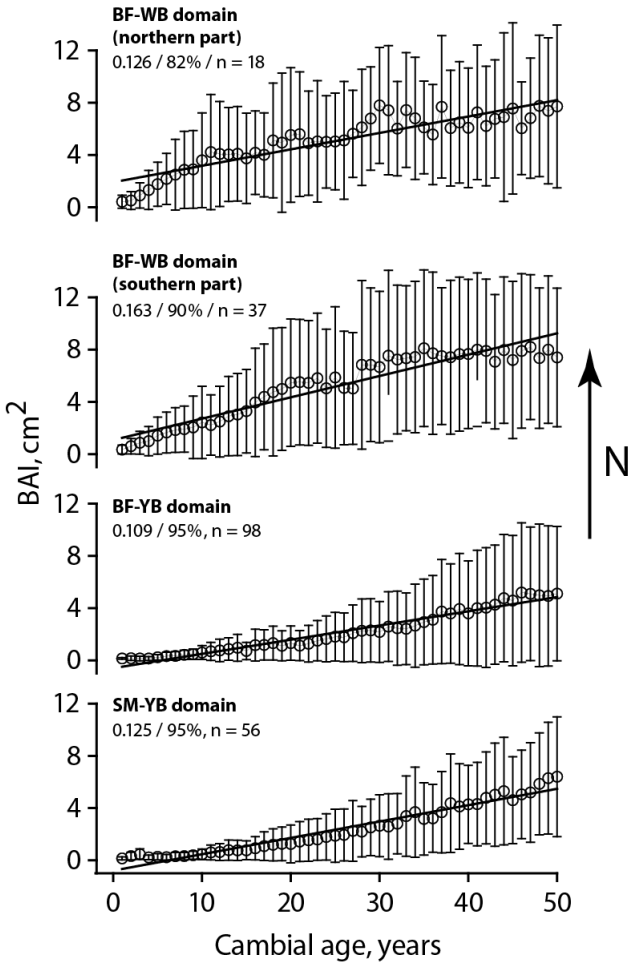

Fig. 2.6 Age-related increase in yellow birch growth rate in three bioclimatic domains (northern-most domain divided into southern and northern parts; SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch) for the first 50 years of growth. Data for each graph was obtained by aggregating all single-tree BAI chronologies for a zone and calculating average BAI increments along cambial age gradient. Bars represent +/- 1 SD from respective average value. Data is fitted by linear regression (thick dark line). Values of *b* coefficient (regression slope), R^2, and total number of trees (*n*) are given for each zone. Only cores with the pith or sufficiently close to it (number of estimated rings between the oldest measured ring and the pith < 15 years) were used for this analysis.

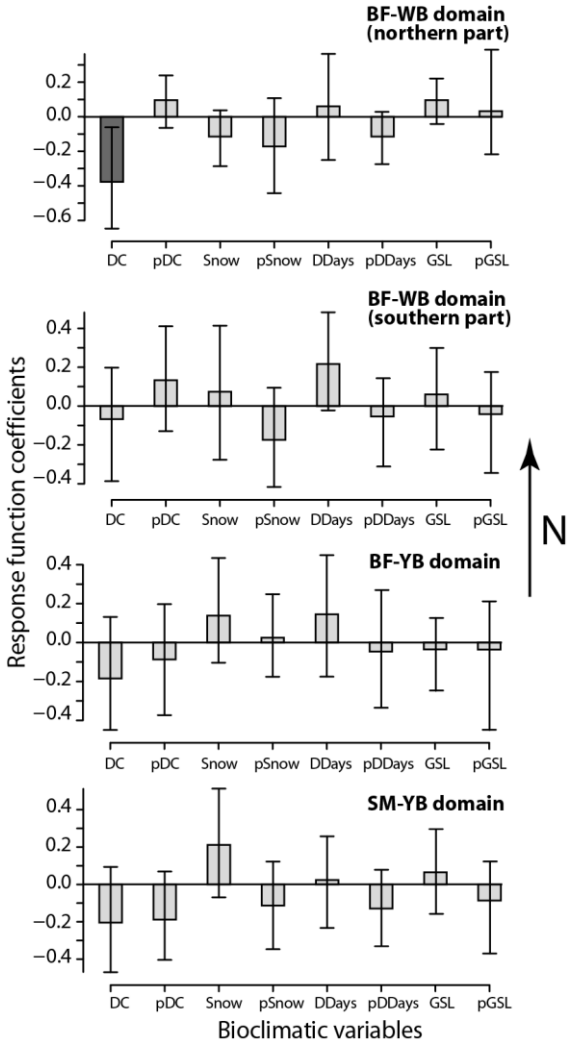

Fig. 2.7 Response function analysis of climate effects on yellow birch growth in three bioclimatic domains (northern-most domain divided into southern and northern parts; SM = sugar maple, BF = balsam fir, PB = paper birch). DC, DDays, and GSL are average summer Monthly Drought Index, degree-days above 5ºC, and length of the growing season, respectively. Snow refers to the total amount of solid precipitation for the period March through May. The prefix *p* indicates variables for the previous calendar year. Bars represent values of response coefficients and vertical lines a 95% confidence envelop around each coefficient. Significant ($p < 0.05$) response coefficients are indicated by dark-grey color.

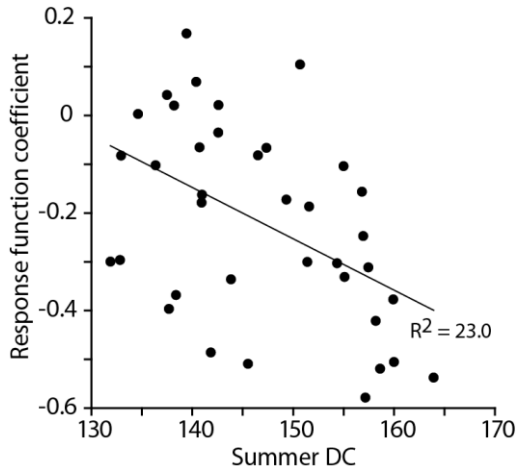

Fig. 2.8 Relationship between drought impact on yellow birch growth and drought intensity in the northern part of the balsam fir – paper birch domain. The drought impact is expressed as response function coefficient between summer drought code (DC) and residual sub-regional chronology in 10-year moving periods over 1955-2003. A complete set of bioclimatic variables (see Fig. 7) was included in each response function analysis.

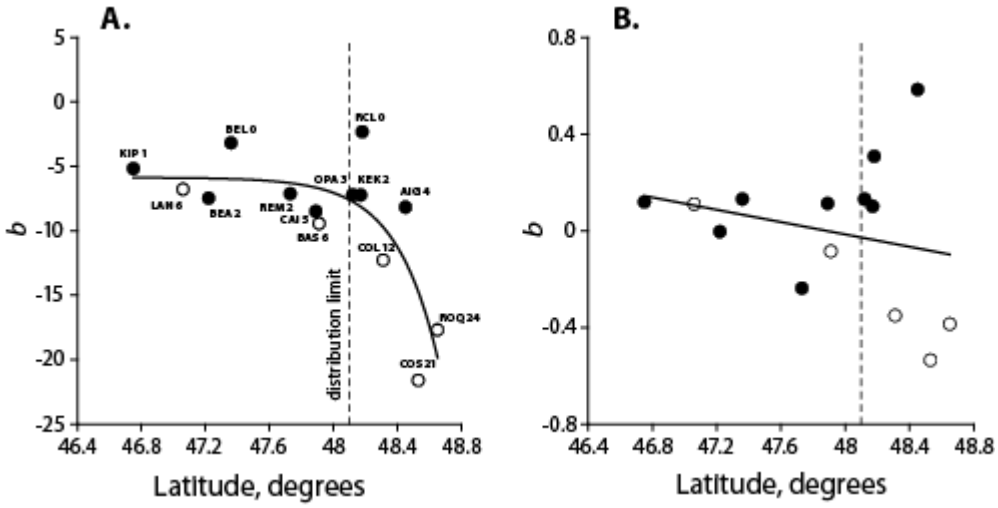

Fig 2.9 Yellow birch growth response to drought along latitude. Response to drought is represented by the *b* coefficient of the linear regression between DC (drought code) and growth index. Shown are regressions between latitude and (A) raw *b* coefficients (R^2 = 62.0%) , and (B) *b* coefficients adjusted for the differences in both soil conditions and age of yellow birch population (R^2 = 6.3%). Labels in (A) indicate site codes and respective R^2, in %, of the regression between DC and growth index. Black and white dots indicate non-significant and significant ($p < 0.05$) *b* coefficients, respectively. The vertical dashed line refers to the northern limit of yellow birch distribution in western Quebec.

2.6. Discussion

Yellow birch is an important deciduous component of temperate mixedwoods in eastern North America and identification of factors controlling its geographical distribution should advance our understanding of the vegetation dynamics in the transition zone between temperate and boreal forests. Although several studies have already addressed the dynamics of deciduous tree species at their northern distribution limit (e.g., Tremblay *et al.* 1996, Tremblay *et al.* 2002, Tardif *et al.* 2006), to the best of our knowledge this is the first study to simultaneously address regeneration and growth of a hardwood species along a latitudinal gradient stretching from mixed temperate forests to the species frontier populations in Eastern North America.

2.6.1. Yellow birch regeneration and growth along a latitudinal gradient

Availability of sites with conditions suitable for yellow birch establishment within a bioclimatic domain appears more important than a direct effect of climate in controlling the abundance of yellow birch across the study area. Support for this view comes from large variability in seedling densities within bioclimatic domains, no significant difference in seedling mortality rates between domains, and presence of sites with abundant regeneration in each domain.

Seedling density increased with increased total basal area, age and basal area of canopy yellow birch, and amount of deadwood at late decomposition stages. Due to pronounced autocorrelation among site properties and similarity in their variability along the latitudinal gradient (Fig. 2.5A), it was difficult to assess the contribution of single factors in controlling seedling density. However, step-wise regression analyses indicated that mean age of yellow birch trees was the most important variable, suggesting that low seedling density may be related to insufficient seed rain. Yellow birch seeding starts at the age of 10 to 40 years (Robitaille and Roberge 1981), but seeding does not reach its regular level until approximately 70 years in the central part of the species' range (Erdmann 1990). Although mean age of birch population in the canopy exceeded 40 years at all studied sites (Table 2.1), the three sites with the lowest seedling densities also had the lowest age of yellow birch trees (< 100 years), pointing to insufficient seed rain as a causal factor. However, seedling density should not probably be considered as a temporally stable measure of regeneration success. A previous study of yellow birch recruitment in the sugar maple – yellow birch bioclimatic domain suggested that seedling establishment varies considerably among years (Houle 1998). Yellow birch populations are maintained almost exclusively by sexual reproduction and do not rely on sprouting as do other hardwood species in the region (Tremblay *et al.* 2002). Seed availability and seedling survival are therefore crucial for yellow birch recruitment. Although no seeding data were available over

the study area, a study along an elevational gradient in New Hampshire has demonstrated a decline in seed productivity with increasing altitude (O'Donoghue 2004), pointing to a potential role of temperature that would likely also be found along a latitudinal gradient.

Experimental studies have demonstrated the importance of deadwood for yellow birch regeneration (Ruel *et al.* 1988, Houle 1992), a pattern also shown for other deciduous species in mixed forests (e.g., Houle 1992, Mcgee and Birmingham 1997). The amount of deadwood at late decomposition stages might be another factor facilitating establishment of yellow birch seedlings due to improved nutrient conditions and lower seedling mortality on such microsites. However, in our study, strong autocorrelation in the properties of the studied sites, namely strong and positive correlation between deadwood abundance and the age of yellow birch, complicated evaluation of the role of deadwood in seedling abundance variability across sites. Both regression analyses and semi-partial correlation analyses suggested that the effect of deadwood abundance was clearly less important than the age effect in controlling seedling density (semi-partial correlations of 0.046 and 0.310, respectively).

Presence of mature yellow birch trees appeared crucial to explain seedling abundance (Fig. 2.5A), reflecting a pattern reported earlier (Houle 1998). PC1, representing the main mode of variability in site-level factors and being strongly dependent on latitude (Fig. 2.5B), was largely a product of the abundance of mature yellow birch trees associated with more open habitats. Soil conditions and site dryness index had a lesser effect on seedling abundance.

Similar to variability in seedling density, sapling density did not reveal a clear latitudinal pattern (Fig. 2.2). Saplings were more abundant at the dryer sites (Fig. 2.4b, Table 2.3), indicating that the rich and moist clayey soils of western Quebec

might limit the northward expansion of yellow birch. Research done in more central parts of the yellow birch distribution have documented the importance of canopy gaps and, generally, moderate light levels for successful recruitment into the canopy (White *et al.* 1985, Payette *et al.* 1990, Catovsky and Bazzaz 2000). In our study, however, canopy openness was poorly linked to sapling abundance, probably because it was low at a majority of sites (71% of sites with openness below 30%).

Growth patterns of canopy trees showed no effect of declining temperatures along the south-north gradient. Considering trees at the early stage of their lifespan (up to 50 years old), we observed no decline in growth rates towards the north (Fig. 2.6). This result was obtained by combining site-level data within each of the bioclimatic domains, which minimized possible effects of individual site histories. Change in degree-days across the bioclimatic domains had, therefore, no effect on the initial rates of biomass accumulation. We observed the same pattern in the response function analysis of growth sensitivity to annual climate (Fig. 2.7): none of the seasonal variables representing the temperature regime was significantly related to inter-annual growth variability. Instead, a trend towards increased sensitivity to summer drought was observed within the paper birch – balsam fir domain. This was, however, likely an age-related effect, as the pattern disappeared when accounting for differences in age between sites. In addition, the summer aridity gradient in this part of the temperate zone is not south-north, but rather east-west oriented and reflects a decline in summer precipitation with increasing distance from the Atlantic Ocean (Fig. 2.10). A large decline in the R^2 of the linear regression between latitude and effect of summer aridity on growth, observed when accounting for age differences, implied a lower capacity of the root system of younger trees to supply water during the growing season.

Amount of summer warmth may not be a limiting factor for the growth of yellow birch and other deciduous species at their northern distribution limits in Eastern

Canada. Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), and white and northern red oak (*Quercus alba* L. and *Q. rubra* L.) showed decreased growth with increasing summer temperatures, apparently reflecting a negative effect of drought on biomass production (Tardif *et al.* 2006, 2011). In the case of yellow birch, we only obtained a negative correlation at the very limit of the studied gradient, likely due to a dryer summer climate in the north. It should be noted that this effect was observed despite a northward trend for site conditions to become increasingly humid (Fig. 2.4B).

2.6.2. Speculation on site- vs. domain-level effects on regeneration and growth

Our results suggest that environmental controls of birch distribution at its northern limit are realized through factors affecting birch regeneration and not growth of canopy trees. Results further suggested that at sites where yellow birch was present, regeneration density was strongly controlled by local conditions and not by among site differences in climate. Frequency of sites with favorable substrates and available seed sources appear to be crucial in defining yellow birch abundance at the border of the two northern bioclimatic domains (balsam fir – yellow birch and balsam fir – paper birch domains). Main lines of evidence for this conclusion were similarity in regeneration density and age structure (on sites with similar canopy composition), and lack of difference in growth rate of young (< 50 years) canopy trees between the two domains.

It follows that regional abundance of yellow birch at its northern limit is likely not directly related to the species' climatic tolerance, but to factors controlling habitat availability at the landscape scale. In this context, history of the studied landscape and its disturbance regime could be an important driver of yellow birch distribution, directly affecting the availability of favorable habitats. Fire is the primary natural disturbance agent in the northern part of the studied region (Bergeron *et al.* 2004).

We therefore propose that, at the regional scale, the yellow birch distribution limit may be closely linked to regional fire regimes, affecting seed and habitat availability. In the southern domains (balsam fir – yellow birch and sugar maple – yellow birch domains), yellow birch was likely maintained by a disturbance regime characterized by canopy gaps and infrequent fires of moderate size and intensity (Grenier *et al.* 2005). Such fires frequently left untouched habitats, where yellow birch regenerated in canopy gaps, providing seed source to the surrounding landscape. This was supported by the observation that in the vast majority (88%) of yellow birch stands in the two southern bioclimatic domains the maximum age of sampled trees exceeded 200 years (Table 2.2), implying that at least some of the yellow birch trees were located in local fire refugia. In the northern-most domain (balsam fir – paper birch) yellow birch stands were younger, reflecting a higher rate of forest disturbance (Boulanger *et al.* 2013). However, in line with our assumption of yellow birch benefiting from fire refugia, maximum ages of birch trees were older than fire dates in all stands where fire data were available (Table 2.2).

In the northern mixedwoods, the current paucity of yellow birch in the canopy of the balsam fir – paper birch bioclimatic domain might be related to larger and more severe fires in the past (Bergeron *et al.* 2004), which would likely have reduced yellow birch regeneration possibilities. In particular, more severe and larger fires benefit conifer species with serotinous cones such as black spruce and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), rather than species depending on post-disturbance "survivors" such as red pine (*P. resinosa*) and deciduous trees (*Betula* spp., *Populus* spp., *Acer* spp.). Especially important in this context is a trend towards an increase in average fire size to the north, which may not be matched by the seed dispersal capacity of yellow birch (Perala and Alm 1990). In addition, although being morphologically monoecious, yellow birch may be a functionally dioecious species (Patterson and Bunce 1931). Thus, the isolation of yellow birch in relation to other individuals of the same species might affect the production of viable seeds. The

observation that the three northernmost sites of the transect were devoid of seedlings suggests that climatic conditions at the northern fringe of the gradient may limit seed productivity, effectively preventing yellow birch from expanding outside of frontier stands.

The current fire cycle in the studied transitional zone is estimated between 360 (Bergeron *et al.* 2004) and 750 years (Boulanger *et al.* 2013), which is longer than the cycle prior to 1850 (about 100 years, Bergeron and Archambault 1993). However, recent climate models indicate that fire activity will increase in the future (Flannigan *et al.* 2005, Bergeron *et al.* 2006), which in the long run might limit yellow birch occupation and cause a southward retreat of the current limit between the two northern bioclimatic domains. Remaining yellow birch stands will then increasingly reflect a legacy of past longer fire cycles rather than the current climate settings. Alternatively, a decline in fire activity and an increase in the relative importance of canopy gap disturbances would likely provide better regeneration opportunities for yellow birch. Such a change in disturbance regime, coupled with general warming of the climate (DesJarlais *et al.* 2010), could trigger a northward movement of the northern limit of the balsam fir – yellow birch domain. However, considerable northward expansion of yellow birch appears unlikely due to the scarcity of sites with coarse till, a preferred substrate for yellow birch establishment, in the Clay Belt and Hudson Bay lowlands.

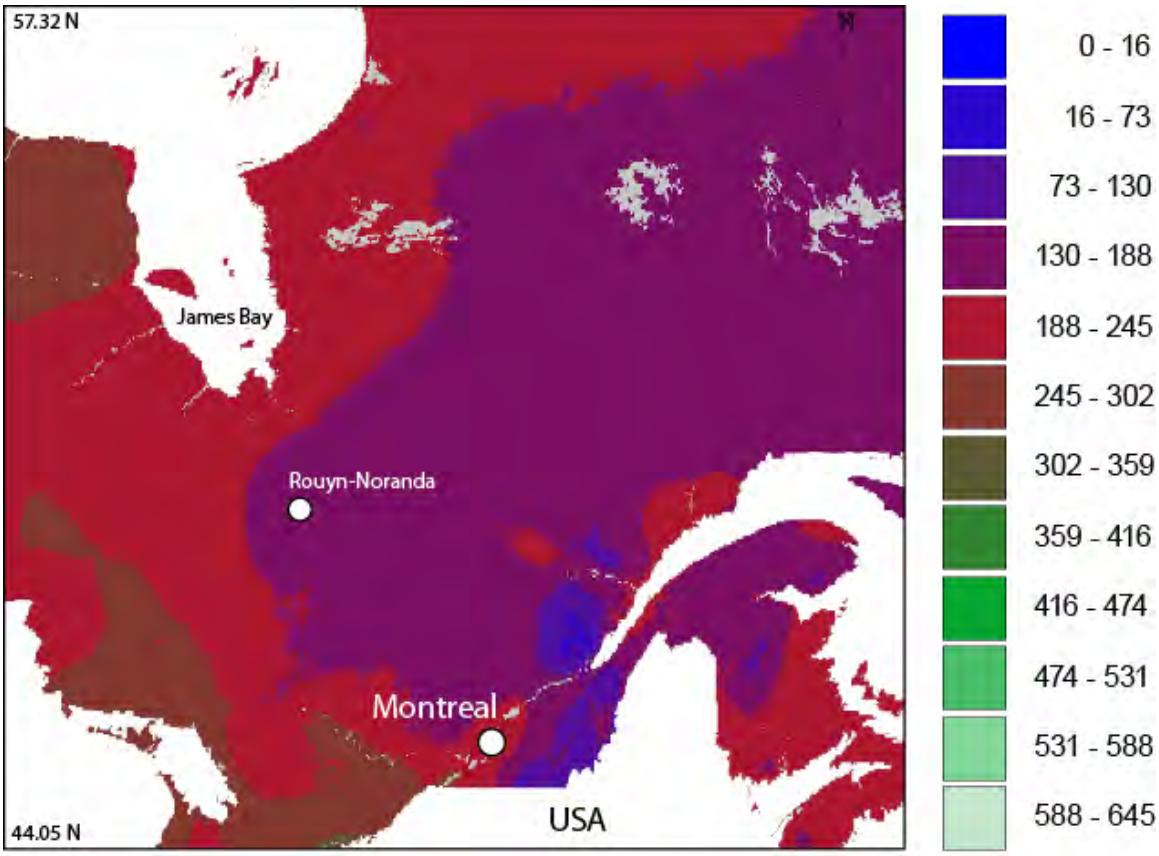

Fig 2.10 Long-term geographical distribution of the August drought code (DC) values for an area in eastern Canada. Map was produced in BioSim software package (Regniere and Bolstad, 1994), using daily climate station data for the period 1950-2010.

2.7. Conclusion

Temporally complex and spatially heterogeneous factors control the northern limit of yellow birch distribution in eastern Canada. Our results did not support hypotheses of direct climate control of yellow birch growth and reproduction, which would argue against rapid and widespread climatically-driven changes in abundance, as predicted elsewhere (e.g., McKenney *et al.* 2011). Instead, our results suggest that indirect effects of climate variability, through disturbance-dependent changes in seed and habitat availability, are likely important drivers of the presence and abundance of

yellow birch at the geographical scale of bioclimatic domains, whereas site characteristics appear fundamental in controlling variability of yellow birch abundance within a domain.

Our data, together with reconstructions of historical disturbance histories in boreal mixedwoods (Bergeron *et al.* 2004), point to the important role of regional vegetation history and, specifically, wildfire activity in shaping the current pattern of yellow birch distribution across the landscape. In this respect, the natural history of yellow birch might be similar to that of other tree species for which a strong link between natural disturbances and distribution dynamics has been suggested: balsam fir (Ali *et al.* 2008), jack pine (Asselin *et al.* 2003), red pine (Bergeron and Brisson, 1990) and oaks (*Quercus alba* and *Q. rubra*, Tardif *et al.* 2006) in eastern Canada, and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Scandinavia (Bradshaw *et al.* 2010). Adopting a long temporal perspective therefore appears an important prerequisite for the analysis of species' distribution limits. Finally, our results call for careful examination of the advantages and disadvantages of the methods used to decipher and model such dynamics, and also highlight the value of using multiple proxies of species performance (such as regeneration data and long growth chronologies).

2.8. Acknowledgements

Financial support for the study was provided by the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management (Y.B.). The study was realized within the frameworks of the Nordic-Canadian network on forest growth research, supported by the Nordic Council of Ministers (grant # 12262 to I.D.), and of the Swedish-Canadian network for cooperation in forestry research, supported by the Swedish Foundation for International Cooperation in Research and Higher Education STINT (grant # IB2013-5420 to I.D.).

2.9. References

Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control 16:716-723.

Ali, A.A., Asselin, H., Larouche, A., Bergeron, Y., Carcaillet, C., and Richard, P.J.H. 2008. Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. Holocene 18:693-703.

Applequist, M.B. 1958. A simple pith locator for use with off-centre increment cores. Journal of Forestry 56: 141.

Asselin, H. and Payette, S. 2005. Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Quebec, Canada. Global Ecology and Biogeography 14:307-313.

Asselin, H., Payette, S., Fortin, M.-J., and Vallée, S. 2003. The northern limit of *Pinus banksiana* Lamb. in Canada: explaining the difference between the eastern and western distributions. Journal of Biogeography 30:1709-1718.

Baker, F. S. 1949. A revised tolerance table. Journal of Forestry 47:179-181.

Berger, J.-P. (coordinator) 2008. Norme de stratification écoforestière. Quatrième inventaire écoforestier. 62 pp. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec.

Bergeron, Y. and Archambault, L. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Quebec and its relation to global warming since the end of the "Little Ice Age". Holocene 3:255-259.

Bergeron, Y. and Brisson, J. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species range. Ecology 71:1352-1364.

Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., and Kafka, V. 2004b. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in Northwestern Quebec. Ecology 85:1916-1932.

Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C.R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, È., Leduc, A., Le Goff, H., Lesieur, D., and Logan, K. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class

structure and natural disturbance-based management. Canadian Journal of Forest Research 36:2737-2744.

Bergh, J., McMurtrie, R. E., and Linder, S. 1998. Climatic factors controlling the productivity of Norway spruce: A model-based analysis. Forest Ecology and Management 110:127-139.

Biondi, F. and Waikul, K. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. Computers and Geosciences 30:303-311.

Bouchard, M., Kneeshaw, D., and Bergeron, Y. 2006. Tree recruitment pulses and long-term species coexistence in mixed forests of western Quebec. Ecoscience 13:82-88.

Boulanger, Y., Gauthier, S., Gray, D.R., Le Goff, H., Lefort, P., and Morissette, J. 2013. Fire regime zonation under current and future climate over eastern Canada. Ecological Applications 23:904-923.

Bradshaw, R., Kito, N., and Giesecke, T. 2010. Factors influencing the Holocene history of*Fagus*. Forest Ecology and Management 259:2204-2212.

Briffa, K.R., Jones, P.D., Bartholin, T.S., Eckstein, D., Schweingruber, F.H., Karlen, W., Zetterberg, P., and Eronen, M. 1992. Fennoscandian summers from AD 500: Temperature changes on short and long timescales. Climate Dynamics 7:111-119.

Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., and Penuelas, J. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108:1474-1478.

Catovsky, S. and Bazzaz, F.A. 2000. The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stands. Journal of Ecology 88:100-112.

Cook, E.R., Nance, W.L., Krusnic, P.J., and Grissom, J. 1998. Modelling the differential sensitivity of loblolly pine to climate change using tree rings. The productivity and sustainability of southern forest ecosystems in a changing environment. Ed. by S. Fox and R. Mickler, Springer, New York.

Cook, E.R. and Cole, J. 1991. On predicting the response of forests in Eastern North-America to future climatic change. Climatic Change 19:271-282.

Cook, E.R. and Krusic, P.J. 2005. Program ARSTAN. A tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics. Tree-Ring Laboratory, Lamont Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades, NY.

Crernaschi, M., Pelfini, M., and Santilli, M. 2006. *Cupressus dupreziana*: a dendroclimatic record for the middle-late Holocene in the central Sahara. Holocene 16:293-303.

D'Arrigo, R.D., Kaufmann, R.K., Davi, N., Jacoby, G.C., Laskowski, C., Myneni, R.B., and Cherubini, P. 2004. Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory, Canada. Global Biogeochemical Cycles 18:1-7.

DesJarlais, C., Allard, M., Bélanger, D., Blondlot, A., Bouffard, A., Bourque, A., Chaumont, D., Gosselin, P., Houle, D., Larrivée, C., Lease, N., Pham, A.T., Roy, R., Savard, J.P., Turcotte, R., and Villeneuve. 2010. Learning to adapt to climate change. Ouranos, Consortium on Regional Climatology and Adaptation to Climate Change, Montreal, QC.

Driscoll, W.W., Wiles, G.C., D'Arrigo, R.D., and Wilmking, M. 2005. Divergent tree growth response to recent climatic warming, Lake Clark National Park and Preserve, Alaska. Geophysical Research Letters, 32.

Drobyshev, I., Simard, M., Bergeron, Y., and Hofgaard, A. 2010. Does soil organic layer thickness affect climate-growth relationships in the black spruce boreal ecosystem? Ecosystems 13:556-574.

Efron, B. and Tibshirani, R.J. 1993. An introduction to the bootstrap. Chapman and Hall / CRC, New York.

Elia, R. and Côté, H. 2010. Climate and climate change sensitivity to model configuration in the Canadian RCM over North America. Meteorologische Zeitschrift 19:325-339.

Erdmann, G. G. 1990. *Betula alleghaniensis* Britton. Yellow birch. Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods. Ed. by R.M. Burns and B.H. Honkala, pp. 133-147. USDA Forest Service Agricultural Handbook. Washington, DC.

Esper, J., Schweingruber, F.H., and Winiger, M. 2002.1300 years of climatic history for Western Central Asia inferred from tree-rings. Holocene 12:267-277.

Flannigan, M.D., Logan, K.A., Amiro, B.D., Skinner, W.R. and Stocks, B.D. 2005. Future area burned in Canada. Climatic Change 72:1-16.

Gasser, D., Messier, C., Beaudet, M., and Lechowicz, M.J. 2010. Sugar maple and yellow birch regeneration in response to canopy opening, liming and vegetation control in a temperate deciduous forest of Quebec. Forest Ecology and Management 259:2006-2014.

Gedalof, Z. and Smith, D.J. 2001. Dendroclimatic response of mountain hemlock *Tsuga mertensiana* in Pacific North America. Canadian Journal of Forest Research 31:322-332.

Goldblum, D. and Rigg, L.S. 2005. Tree growth response to climate change at the deciduous-boreal forest ecotone, Ontario, Canada. Canadian Journal of Forest Research 35: 2709-2718.

Grenier, D.J., Bergeron, Y., Kneeshaw, D., and Gauthier, S. 2005. Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Timiskaming, Quebec, Canada. Canadian Journal of Forest Research 35:656-666.

Harrison, S.P., Kutzbach, J.E., Prentice, I.C., Behling, P.J., and Sykes, M.T. 1995. The response of Northern Hemisphere extratropical climate and vegetation to orbitally induced changes in insolation during the last interglaciation. Quaternary Research 43:174-184.

Hastie, T.J. and Pregibon, D. 1992. Chapter 6. Statistical models in S. Generalized linear models. Ed. by J.M. Chambers and T.J. Hastie, Wadsworth and Brooks/Cole.

Hett, J.M. and Loucks, O.L. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Journal of Ecology 64:1029-1044.

Holmes, R. L. 1999. Dendrochronological Program Library DPL. Users Manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA, http://www.ltrr.arizona.edu/pub/dpl/.

Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in the Tantaré Ecological Reserve, Quebec. Journal of Ecology 80:611-623.

Houle, G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: Spatial inconsistency in time. Ecology 79:807-818.

Houle, G. and Payette, S. 1990. Seed dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest of north-eastern North-America. Journal of Ecology 78:677-690.

Houle, D., Richard, P.J., Ndzangou, S.O., and Richer-Laflèche, M. 2012. Compositional vegetation changes and increased red spruce abundance during the Little Ice Age in a sugar maple forest of north-eastern North America. Plant Ecology 213: 1027-1035.

Iverson, L., Prasad, A., and Matthews, S. 2008. Modeling potential climate change impacts on the trees of the northeastern United States. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change 13:487-516.

Kern, C.C., Reich, P.B., Montgomery, R.A., and Strong, T.F. 2012. Do deer and shrubs override canopy gap size effects on growth and survival of yellow birch, northern red oak, eastern white pine, and eastern hemlock seedlings? Forest Ecology and Management 267:134-143.

Kirilenko, A.P., Belotelov, N.V. and Bogatyrev, B.G. 2000. Global model of vegetation migration: incorporation of climatic variability. Ecological Modelling 132:125–133.

Kneeshaw, D.D. and Prevost, M. 2007. Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. Canadian Journal of Forest Research 37:1534-1544.

Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A., and Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications 5:517-532.

Larocque, I., Bergeron, Y., Campbell, I.D., and Bradshaw, R.H.W. 2000. Vegetation changes through time on islands of Lake Duparquet, Abitibi, Canada. Canadian Journal of Forest Research 30:179-190.

Larsson, L.-Å. 2010. Cybis dendro dating program v. 7.3. Cybis Elektronik and Data AB.

Little, E.L. 1971. Atlas of United States trees, volume 4, minor Eastern hardwoods. Rep. Miscellaneous Publication 1342. U.S. Department of Agriculture. 17 p., 230 maps.

Lorimer, C.G. 1997. The presettlement forest and natural disturbance cycle of Northeastern Maine. Ecology 58:139-148.

Mcgee, G. and Birmingham, J. 1997. Decaying logs as germination sites in northern hardwood forests. Northern Journal of Applied Forestry 14:178-182.

McKenney, D.W., Pedlar, J.H., Rood, R.B., and Price, D. 2011. Revisiting projected shifts in the climate envelopes of North American trees using updated general circulation models. Global Change Biology 17:2720-2730.

Miller, P.A., Giesecke, T., Hickler, T., Bradshaw, R.H.W., Smith, B., Seppa, H., Valdes, P.J., and Sykes, M.T. 2008. Exploring climatic and biotic controls on Holocene vegetation change in Fennoscandia. Journal of Ecology 96:247-259.

Nolet, E., Forget, E., Bouffard, D., and Doyon, F. 2001. Reconstitution historique du dynamisme du paysage forestier du bassin de La Lièvre au cours du 20ième siècle. 114 pp. Institut québécois d'aménagement de la forêt feuillue, Ripon, QC, Canada.

O'Donoghue, B. 2004. Seed germination and seedling survival of balsam fir, heart-leafed paper birch, yellow birch, and red spruce along an elevational gradient on Mt. Moosilauke, NH. Master's Thesis . Antioch New England Graduate School.

Patterson, C.F. and Bunce, A.C. 1931. Rapid methods of determining the percentages of fertility and sterility in seeds of the genus *Betula*. Science Agriculture 11:704-708.

Payette, S., Filion, L., and Delwaide, A. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns - the Tantaré Ecological Reserve, Quebec. Canadian Journal of Forest Research 20:1228-1241.

Pederson, N., Cook, E.R., Jacoby, G.C., Peteet, D.M., and Griffin, K.L. 2004. The influence of winter temperatures on the annual radial growth of six northern range margin tree species. Dendrochronologia 22:7-29.

Perala, D.A. and Alm, A.A. 1990. Reproductive ecology of birch - a review. Forest Ecology and Management 32:1-38.

Prasad, A.M., Gardiner, J.D., Iverson, L.R., Matthews, S.N., and Peters, M. 2013. Exploring tree species colonization potentials using a spatially explicit simulation model: implications for four oaks under climate change. Global Change Biology 19:2196-2208.

Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., and Solomon, A.M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. Journal of Biogeography 19: 117-134.

Régnière, J. 1996. Generalized approach to landscape-wide seasonal forecasting with temperature-driven simulation models. Environmental Entomology 25:869-881.

Régnière, J. and Bolstad, P. 1994. Statistical simulation of daily air temperature patterns in eastern North America to forecast seasonal events in insect pest management. Environmental Entomology 23:1368-1380.

Robitaille, L. and Roberge, M. 1981. La sylviculture du bouleau jaune au Québec. Revue Forestière Française 33:105-112.

Ruel, J.-C., Loustau, D., and Pineau, M. 1988. Relationship between microtopography, forest floor characteristics and tree species distribution in a yellow birch stand. Canadian Journal of Forest Research 18:1196-1202.

Saucier, J.-P. 1994. Le point d'observation écologique. Ministère des Ressources naturelles du Québec. 116 pp.

Saucier, J.-P., Grondin P., Robitaille, A., and Bergeron J.-F. 2003. Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs.

Soil Classification Working Group 1998. The Canadian system of soil classification. Third edition. Agriculture and Agri-Food Canada, Ottawa, Ontario, Canada.

Stokes, M.A. and Smiley, T.L. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Tardif, J., Brisson, J., and Bergeron, Y. 2001. Dendroclimatic analysis of *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, and *Tsuga canadensis* from an old-growth forest, southwestern Quebec. Canadian Journal of Forest Research 31:1491-1501.

Tardif, J.C., Conciatori, F., Nantel, P., and Gagnon, D. 2006. Radial growth and climate responses of white oak *Quercus alba* and northern red oak *Quercus rubra* at the northern distribution limit of white oak in Quebec, Canada. Journal of Biogeography 33:1657-1669.

Topp, G.C. 1993. Soil water content. Soil sampling and methods of analysis. Ed. by M.R. Carter, pp. 541-557. Canadian Society of Soil Science, Lewis Publishers, Boca Raton, FL.

Tremblay, M.F., Mauffette, Y., and Bergeron, Y. 1996. Germination responses of northern red maple *Acer rubrum* populations. Forest Science 42:154-159.

Tremblay, M.F., Bergeron, Y., Lalonde, D., and Mauffette, Y. 2002. The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple *Acer rubrum* L. populations at the northern limit of the species range. Journal of Biogeography 29:365-373.

Turner, J.A. 1972. The drought code component of the Canadian Forest Fire Behaviour System. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.

Venables, W.N. and Ripley, B.D. 2002. Modern applied statistics with S, 4th edition. Springer, New York.

Wang, L., Payette, S., and Bégin, Y. 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. Canadian Journal of Forest Research 32:477-486.

White, P.S., MacKenzie, M.D., and Busing, R.T. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian forests. Grand Forks, ND USA.

Winget, C. and Kozlowski, T. 1965. Yellow birch germination and seedling growth. Forest Science 11:386-392.

Woodhouse, C.A. and Meko, D. 1997. Number of winter precipitation days reconstructed from southwestern tree rings. Journal of Climate 10: 2663-2669.

Woods, K.D. 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. Ecology 81:110-126.

Zang, C. and Biondi, F. 2012. Dendroclimatic calibration in R: The *bootRes* package for response and correlation function analysis. Dendrochronologia 31:68-74.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre première hypothèse sur les facteurs limitants de la répartition nordique du bouleau jaune est que la croissance du bouleau jaune est de plus en plus contrôlée par les températures froides vers le nord. Les températures hivernales froides causent des blessures par le gel aux tissus de l'arbre. Ces blessures pourraient affecter la croissance de l'arbre et causer sa mort si les blessures sont trop importantes. Lorsqu'on prend en compte l'âge cambial de l'arbre, nous n'avons trouvé aucune diminution de la croissance du bouleau jaune vers le nord de notre aire d'étude (Fig 2.6). L'analyse de fonction réponse entre les chronologies résiduelles de croissance du bouleau jaune et les variables climatiques (Fig 2.7) montrent seulement un effet significatif avec l'indice de sécheresse. Aucun effet ne semble présent pour les variables de températures. Ceci suppose que la diminution des températures vers le nord n'a pas d'impact important sur la croissance des bouleaux jaunes matures. Georges *et al.* (1974) ont calculé expérimentalement le niveau de résistance au gel des cellules de parenchymes du xylème du bouleau jaune entre -41.2°C et -46.2°C selon les arbres. Des températures aussi basses sont possibles dans une bonne partie de l'aire d'étude puisque les stations météorologiques de Belleterre et de Ville-Marie qui sont situées à environ 150 km au sud des peuplements les plus nordiques de bouleau jaune ont déjà enregistré des températures de -50°C (Environnement Canada 2008). Les températures inférieures à -46.2°C sont toutefois très peu fréquentes et de courte durée dans toutes les stations météorologiques de l'aire d'étude (Environnement Cananda 2008). Il est donc possible que ces températures ne soient pas présentes suffisamment longtemps pour causer des blessures assez importantes aux bouleaux jaunes pour affecter leur croissance ou causer la mort des arbres. En

résumé, les températures ne semblent donc pas être assez froides même à la limite nordique du bouleau jaune pour limiter la croissance et la survie des arbres matures.

Notre deuxième hypothèse portait sur la diminution du succès reproducteur du bouleau jaune vers le nord. Le succès de régénération pourrait premièrement être affecté par une diminution de la production de graines viables et une diminution du taux de survie des jeunes semis lors du premier printemps et été suivant la germination. Nous n'avons pas documenté pour cette étude la quantité de graines viables produites, mais seulement le nombre de jeunes bouleaux jaunes présents dans chaque site. Dans des conditions optimales, les semis de bouleau jaunes peuvent croitre jusqu'à 50 cm en 3 mois ce qui correspond environ à la durée de la saison de croissance dans notre territoire d'étude (Clausen 1973). On peut donc supposer qu'une importance proportion des bouleaux jaune de moins de 50 centimètres sont des semis de première année. Ce nombre de semis de première année reflète indirectement la production de graines viables. L'abondance de régénération de bouleau jaune varie considérablement entre les sites dans toute l'aire d'étude et ne montre pas une tendance claire avec la latitude (Fig 2.2). Ceci pourrait être en partie expliqué par la grande importance des caractéristiques non climatiques de chaque site sur le succès d'établissement des jeunes bouleaux jaunes. Selon nos données, la densité de semis dans un site augmente avec une augmentation de la surface terrière totale, de l'âge, de la surface terrière des bouleaux jaunes et de la quantité de débris ligneux avec un niveau de décomposition avancée (Fig 2.5A). Toutefois, l'âge moyen des bouleaux jaunes est le seul facteur pour lequel nous avons pu démontrer que cette relation est significative. Le bouleau jaune atteint une production régulière de graines seulement à partir de l'âge d'environ 70 ans (Erdmann 1990) et dans une forêt non aménagée il atteint sa maturité, selon sa hauteur maximale, vers l'âge de 120 à 150 ans. Plusieurs des peuplements inventoriés n'ont pas encore atteint l'âge de maturité et de production régulière de graines ce qui a pu contribuer à renforcer le lien entre l'âge des bouleaux jaunes et la densité de semis. Les peuplements âgés ont aussi

habituellement une plus grande quantité de débris ligneux avec un niveau élevé de décomposition. Même si nous n'avons pas trouvé de lien significatif avec les débris ligneux dans notre étude, Winget et Kozlowski (1965) ont déjà démontré que dans les peuplements fermés la majorité des semis de bouleau jaune se développent sur les petits monticules et les troncs en décomposition. Malgré l'absence de lien significatif entre la régénération et la latitude, la quasi-absence de jeunes semis de moins de 50 cm dans les trois peuplements les plus nordiques de l'étude semble suggérer un effet limitant des températures à ces sites. Dans les peuplements AIG, COS et ROQ, nous avons répertorié seulement un semis de moins de 50 cm dans chacun des peuplements. Cette très faible abondance de jeunes semis semble démontrer un échec de la production de graines viables et/ou une mortalité hâtive des semis de première année. Un échec dans la production de graines de bouleau jaune peut être causé par des gelées tardives au printemps qui surviennent lorsque les fleurs de bouleaux jaunes sont ouvertes (Erdmann 1990). Les gelées tardives peuvent aussi causer la mortalité des jeunes semis de bouleau jaune (Linteau 1948). Les 2 stations météorologiques situées le plus près des sites de ROQ, COS et AIG ont au moins une journée de gel en juin dans 78% et 85% des années entre 1971 et 2000 (Environnement Canada 2008). La faible abondance des jeunes semis pourrait être en partie causée par le jeune âge des bouleaux jaunes dans les peuplements en questions, mais tous les peuplements ont des arbres assez âgés pour produire des graines (Robitaille et Roberge 1981). Le site de COL qui est situé légèrement au sud des trois sites précédents a quant à lui une grande quantité de jeunes semis de moins de 50 cm de hauteur. Ceci démontre que dans les peuplements près de la limite nordique du bouleau jaune la production de graines viables est possible certaines années. Toutefois même s'il a une quantité importante de jeunes semis de moins de 50 cm, le site de COL ne compte aucun semis de plus de 50 cm. Ceci pourrait indiquer une grande variabilité dans la production de graines viables d'une année à l'autre selon les conditions climatiques présentes durant la formation des graines. O'Donoghue (2004) a déjà démontré une diminution de la production de graines de bouleau jaune avec l'augmentation de

l'altitude dans le New Hampshire ce qui pourrait indiquer une diminution de la production de graines avec une diminution des températures. Un suivi sur quelques années sur chaque site serait nécessaire pour voir si les données sur la production de jeunes semis se maintiennent dans le temps ou est variable d'une année à l'autre. Il se peut que la production de graines viables et l'établissement des jeunes semis soit possibles aux moins certaines années mêmes jusqu'à la limite extrême nord de distribution du bouleau jaune, mais que la fréquence des années d'échec de la production de graines augmente vers le nord. Cette augmentation de la fréquence des années d'échec de la production de graines a été observée chez l'érable à sucre et l'érable rouge près de leur limite nordique (Tremblay *et al.* 2002; Graignic *et al.* 2013). Puisque le bouleau jaune est une espèce qui dépend d'une grande production de graines pour profiter des petites perturbations ponctuelles dans le paysage, une production moins stable et fréquente de graines le rend moins capable de profiter de ces troués aléatoires avant que les autres espèces prennent le dessus.

Le succès reproducteur du bouleau jaune pourrait aussi être diminué par la sensibilité des jeunes semis de bouleaux jaunes aux températures hivernales froides en raison de leur moins grande tolérance au froid que les individus plus âgés. Nous n'avons pas trouvé de relation significative entre l'abondance de semis et la latitude, mais les quatre sites les plus au nord on seulement des jeunes semis de moins de 50 cm qui sont probablement des semis de moins d'un an qui n'ont pas encore passé un hiver. On a peut-être atteint un point critique où les températures minimales extrêmes causent une mortalité importante des semis. Calmé *et al*. (1994) a étudié la résistance des semis de bouleau jaune aux températures hivernales froides. Les semis de bouleaux jaunes ont eu un taux de survie de 100 % lors d'un hiver où les températures ont atteint -33°C. Il faudrait faire une étude avec des températures allant jusqu'à -50°C qui peuvent être présentes dans ce secteur (Environnement Canada 2008). On suggère que les semis ont une moins grande tolérance au froid que les arbres matures (Sakai et Larcher 1987; Hoffman *et al*. 2014), mais les études sont

pour la plupart faites sur des semis de moins d'un an et il serait intéressant de savoir à quel âge les semis atteignent une tolérance au froid similaire aux arbres matures.

Cette étude n'a pas permis de confirmer qu'un facteur climatique en particulier cause la limite nordique du bouleau jaune, mais permet de cibler les facteurs qui ont le plus de potentiel d'influencer cette limite. La limite extrême nord du bouleau jaune semble causée par le faible succès reproducteur et non par les effets des températures froides sur la croissance et la mortalité des arbres matures. Il faudrait cependant faire un suivi à plus long terme de la production de graines et de survie des semis dans les peuplements près de la limite nordique pour confirmer cette hypothèse.

L'abondance des peuplements de bouleaux jaunes dans le paysage diminue bien au sud de sa limite nordique. Le changement dans cette abondance est reflété par la transition entre le domaine de la sapinière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau blanc qui est située plus de 50 km au sud du peuplement de bouleau jaune le plus nordique connu. Il semble donc exister des facteurs qui limitent la prolifération des peuplements de bouleau jaune dans le paysage avant d'atteindre sa limite nordique. Nos résultats démontrent que les facteurs non climatiques, tel que l'âge moyen des bouleaux jaunes (Mage_BA), la quantité de débris ligneux (Deadwood et l'indice de sécheresse du sol (SiteDIndex), sont plus significatifs pour le succès reproducteur du bouleau jaune que le climat. L'indice de sécheresse du sol qui a été développé pour cette recherche prend en compte plusieurs caractéristiques du sol tel que l'épaisseur de la couche organique, le pourcentage de sable, limon et argile dans l'horizon B et le pourcentage de roches dans le sol minéral. En premier lieu, le lien positif trouvé entre l'abondance de gaulis et l'indice de sécheresse du sol pourrait expliquer en partie cette diminution de l'abondance des peuplements de bouleau jaune. La limite entre le domaine de la sapinière à bouleau jaune et la sapinière à bouleau blanc correspond environ à la limite sud de la grande ceinture d'argile créée par les lacs proglaciaires Barlow et Ojibway. La dominance de dépôt argileux avec un faible indice de

sécheresse du sol (Fig 2.4) dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc pourrait donc être un facteur limitant pour la régénération du bouleau jaune dans ce secteur. Le régime de perturbation change également entre le domaine de la sapinière à bouleau jaune et celui de la sapinière à bouleau blanc. Les peuplements de bouleau jaune semblent se limiter dans la majorité du territoire d'étude à des habitats refuges qui n'ont pas été touchés par les plus récents feux sur le territoire. Cette déduction est supportée par l'âge moyen des bouleaux jaunes qui est plus élevé que l'âge du dernier feu dans tous les peuplements répertoriés où les données de feu sont disponibles (Table 2.4). Les recherches ont démontré que le bouleau jaune dépend beaucoup des troués dans la canopée avec un niveau de lumière modérée pour un recrutement réussi jusqu'à la canopée (White *et al.* 1985; Payette *et al.* 1990). Dans le domaine de la sapinière a bouleau jaune, le régime de perturbation est caractérisé par des troués et des feux peu fréquents d'intensité et de grandeur modérée (Grenier *et al.* 2005). Ce type de régime de feu laisse une bonne quantité d'habitats non touchés ou les bouleaux jaunes peuvent se régénérer et fournir une bonne source de graines au paysage environnant. Dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc, le régime de perturbations est plutôt caractérisé par des feux plus grands et plus fréquents (Boulanger *et al*. 2003). Ce type de régime de feu laisse moins de refuges non touchés par le feu qui permettent la régénération du bouleau jaune dans les trouées. La diminution de la quantité de sites propices à la régénération du bouleau relié à la prédominance des sols argileux et au régime de feu présent dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc semble donc être un facteur important dans la diminution de l'abondance des peuplements de bouleau jaune vers le nord.

D'un point de vue d'aménagement forestier, le bouleau jaune a donc le potentiel de croitre efficacement à sa limite nordique. Il y a aurait donc un potentiel d'établir des peuplements de bouleau jaune en plantant des semis qui sont déjà assez âgés pour résister aux températures hivernales froides. Un facteur potentiellement limitant à la

régénération du bouleau jaune dans le nord de l'aire d'étude est le type de coupe forestière effectué sur le territoire. Un effort pourrait être fait pour répertorier les peuplements de bouleau jaune près de sa limite nordique et exiger des coupes sélectives propices au bouleau jaune dans les secteurs avoisinants.

Même si nous n'avons pas trouvé d'effet significatif des températures sur la croissance et le succès reproducteur du bouleau jaune, nos résultats semblent tout de même porter certains indices d'un effet des températures sur la régénération dans les sites les plus nordiques. Une étude plus exhaustive de la reproduction dans ces sites pourrait avoir des résultats dans ce sens. Si un effet significatif des températures sur la reproduction est trouvé dans les sites plus nordiques, le réchauffement climatique actuel a le potentiel d'améliorer la régénération du bouleau en diminuant la fréquence des gelés au printemps et à l'été et en diminuant la fréquence des températures froides hivernales extrêmes qui semblent causer la mort des jeunes semis. Le réchauffement climatique pourrait aussi occasionner une diminution de la fréquence des années avec un échec dans la production de graines viables et d'établissement des jeunes semis. Cette amélioration de la régénération pourrait augmenter la distribution du bouleau jaune dans le paysage et permettre son établissement plus au nord. L'effet bénéfique de l'augmentation de la température sur la régénération pourrait cependant être diminué si l'augmentation des températures est accompagnée d'une augmentation de l'indice de sécheresse en été. Certains modèles climatiques prévoient une augmentation de 10 à 22 unités de l'indice de sécheresse dans le sud du Québec d'ici la fin du siècle (Logan *et al.* 2011). Notre étude n'a pas trouvé d'effet significatif des précipitations et de l'indice de sécheresse, mais ceci est probablement dû au fait que toute notre aire d'étude était située dans une zone avec des précipitations relativement abondantes. Les précipitations annuelles dans l'aire de répartition du bouleau jaune varient de 1270 mm dans l'est et 640mm dans l'ouest (Erdmann 1990) alors que les précipitations annuelles moyennes dans notre aire d'étude varient seulement entre 683 mm et 770 mm. L'augmentation de l'indice de sécheresse en été pourrait tout de

même augmenter le taux de mortalité des jeunes semis de bouleau jaune en raison de leur faible tolérance à la sécheresse (Linteau 1948). La réponse du bouleau jaune au réchauffement climatique pourrait également être affectée par son interaction avec le régime de feu. Certaines études prédisent une augmentation de l'activité de feu dans le futur (Flannigan *et al.* 2005; Bergeron *et al.* 2006) ce qui pourrait limiter la présence du bouleau jaune dans le paysage et possiblement causer son retrait vers le sud. Par contre si le réchauffement climatique cause une diminution de l'activité de feu par des précipitations plus abondantes, cela pourrait augmenter le succès reproducteur du bouleau jaune et possiblement permettre son expansion vers le nord.

BIBLIOGRAPHIE POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE

Arris, L.L. et Eagleson, P.S. 1989. Evidence of a physiological basis for the boreal-decidous forest ecotone in North America. Vegetatio 82: 55-58.

Baker, F.S. 1949. A revised tolerance table. Journal of Forestry 47: 179-181.

Bergeron, Y. et Brisson, J. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species range. Ecology 71: 1352-1364.

Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C.R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, È., Leduc, A., Le Goff, H., Lesieur, D., et Logan, K. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. Canadian Journal of Forest Research 36:2737-2744.

Bouchard, M., Kneeshaw, D., et Bergeron, Y. 2005. Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. Forest Ecology and Management 204: 297-313.

Boulanger, Y., Gauthier, S., Gray, D.R., Le Goff, H., Lefort, P., et Morisette, J. 2013. Fire regime zonation under current and future climate over eastern Canada. Ecological Applications 23: 904-923.

Bradshaw, R., Kito, N., et Giesecke, T. 2010. Factors influencing the Holocene history of*Fagus*. Forest Ecology and Management 259:2204-2212.

Burns, R.N, et Honkala, B.H. 1990. Sylvics of North America, Vols. 1 and 2. USDA Forest Agricultural Handbook. 654p.

Burton, D.H., Anderson, H.W., et Riley, L.F. 1969. Natural regeneration of yellow birch in Canada. *Dans* Proceedings, Birch Symposium. Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, PA. pp. 55-73.

Calmé, S., Bigras, F.J., Margolis, H.A., et Hébert, C. 1994. Frost tolerance and bud dormancy of container-grown yellow birch, red oak and sugar maple seedlings. Tree Physiology 14: 1313-1325.

Clausen, K.E., 1973. Genetics of yellow birch. USDA Forest Service, Research Paper WO-18. Washington, DC. 28 p.

Collins, M., R. Knutti, J. Arblaster, J.-L. Dufresne, T. Fichefet, P. Friedlingstein, X. Gao, W.J. Gutowski, T. Johns, G. Krinner, M. Shongwe, C. Tebaldi, A.J. Weaver and M. Wehner. 2013. Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Crernaschi, M., Pelfini, M., et Santilli, M. 2006. Cupressus dupreziana : a dendroclimatic record for the middle-late Holocene in the Sahara. Holocene 16: 293-303.

Desponts, M. et Payette, S. 1992. Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. Canadian Journal of Botany 70: 1157-1167.

Environnement Canada. 2008. Normales climatiques au Canada 1971-2000. http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/normals_documentation_e.html?docID=1971.

Erdmann, G.G. 1990. Yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton). Da*ns* Sylvics of North America Vol.2: Hardwoods. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. pp. 290-322.

Flannigan, M.D. et Bergeron, Y. 1998. Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. Journal of Vegetation Science 9: 477-482.

Flannigan, M.D., Logan, K.A., Amiro, B.D., Skinner, W.R. et Stocks, B.D. 2005. Future area burned in Canada. Climatic Change 72: 1-16.

Flannigan, M.D. et Woodward, F.I. 1994. Red pine abundance: current climatic control and responses to future warming. Canadian Journal of Forest Research 24: 1166-1175.

Forcier, L.K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurence of climax tree species. Science 189: 808-809.

Fritts, H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, New York.

George, M.F., Burke, M.J., Pellet, H.M., et Johnson, A.G. 1974. Low temperature exotherms and woody plant distribution. Hortscience 9: 519-522.

Gilbert, A.M. 1965. Yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton). *Dans* Sylvics of forest trees of the United States. U.S. Departement of Agriculture, Washington, DC. pp. 104-109.

Goodman, R.M. et Krefting, L.W. 1960. Factors important to yellow birch establishment in Upper Michigan. Ecology 41: 18-28.

Godmann, R.M. et Mattson, G.A. 1976. Seed crops and regeneration problems of 19 species in northeastern Wisconsin. Research Paper NC-123. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN.

Grace, J., Berninger, F., et Nagy, L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. Annals of Botany 90: 537-544.

Graignic, N., Tremblay, F et Bergeron, Y. 2014. Geographical variation in reproductive capacity of sugar maple (*Acer saccharum* Marshall) northern peripheral populations. Journal of Biogeography. 41: 145–157.

Grenier, D.J., Bergeron, Y., Kneeshaw, D., et Gauthier, S. Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Temiskaming, Quebec, Canada. Can. J. For. Res. 35: 656-666.

Gross, H.L. et Harnden, A.A. 1968. Dieback and abnormal growth of yellow birch induced by heavy fruiting. Information Report 0-X-79. Canadian Departement of Forestry, Forest Research Laboratory, Ontario Region, Sault Ste. Marie, ON.

Gusta, L.V., Tyler, N.J., et Chen, T.H.H. 1983. Deep undercooling in woody plants growing north of the -40°C isotherm. Plant Physiology 72: 122-128.

Hatcher, R.J. 1966. Yellow birch regeneration on scarified seedbeds under small canopy openings. Forestry Chronicle 42,350-358.

Hoffman, M., Jager, M., et Bruelheide, H. 2014. Relationship between frost hardiness of adults and seedling of different tree species. iForest 7: 282-288.

Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., van der Linden, P.J., Xiaosu, D., Maskell, K., et Johnson, C.A. 2001. Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of Working Group I to the third assessment report of the

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Houle, G. et Payette, S. 1990. Seed dynamics of Betula alleghaniensis in a deciduous forest of north-eastern North America. Journal of Ecology 78: 677-690.

Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea, Acer saccharum* et *Betula alleghaniensis* in the Tantaré Ecological Reserve, Québec. Journal of Ecology 80: 611-623.

Houle, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species-Acer rubrum, Acer saccharum, Betula alleghaniensis and Fagus grandifolia. Journal of Ecology 82, 39-53.

Ishikawa, M. et Sakai, A. 1982. Characteristics of freezing avoidance in comparison with freezing tolerance: a demonstration of extraorgan freezing. *In* Plant Cold Hardiness and Freezing Stress: Mechanisms and crop implications, Vol. 2. Academic Press, New York. pp. 325-340.

Jackson, S.T. et Booth, R.K. 2002. The role of Late Holocene climate variability in the expansion of yellow birch in western Great Lakes. Diversity and Distributions 8, 275-284.

Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A.Jr., et Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications 5: 517-532.

Larocque, I., Bergeron, Y., Campbell, I.D., and Bradshaw, R.H.W. 2000. Vegetation changes through time on islands of Lake Duparquet, Abitibi, Canada. Canadian Journal of Forest Research 30:179-190.

Linteau, A. 1948. Factors affecting germination and early survival of yellow birch (Betula lutea Michx.) in Québec. Forestry chronicle 24: 27-86.

Little, E.L. 1971. Atlas of United States trees, volume 4, minor Eastern hardwoods. Rep. Miscellaneous Publication 1342. U.S. Department of Agriculture. 17p., 230 maps.

Logan, K.T. 1965. Growth of tree seedlings as affected by light intensity I. White birch, yellow birch, suger maple and silver maple. Publication 1121. Departement of Forestry of Canada, Ottawa, Canada.

Logan, T., Charron, I., Chaumont, D., et Houle, D. 2011. Atlas des scénarios climatiques pour la forêt québecoise. Ouranos et MRNF. 55p + annexes.

Marchand, D. 1987. Life in the cold: an introduction to winter ecology. Univ. Press of New England, Hanover, N.H.

Martin, N. D. 1959. An anaylsis of forest succession in Algonquin Park, Ontario. Ecological Monographs. 29(3): 187-218.

Meilleur, A., Brisson, J., et Bouchard, A. 1997. Ecological analyses of the northernmost population of pitch pine (*Pinus rigida*). Canadian Journal of Forest Research 27: 1342-1350.

Miller, P.A., Giesecke, T., Hickler, T., Bradshaw, R.H.W., Smith, B., Seppa, H., Valdes, P.J., et Sykes, M.T. 2008. Exploring climatic and biotic controls on Holocene vegetation change in Fennoscandia. Journal of Ecology 96:247-259.

O'Donoghue, B. 2004. Seed germination and seedling survival of balsam fir, hearth-leafed paper birch, yellow birch, and red spruce along an elevation gradient on Mt. Moosilauke, NH. Master's Thesis. Antioch New England Graduate School.

Payette, S., Fillion, L., et Delwaide, A. 1990. Disturbance regime of cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns – the Tantare ecological reserve, Quebec, Canadian Journal of Forest Research 20: 1228-1241.

Payette, S. et Lajeunesse, R. 1980. Les combes a neiges de la rivière aux Feuilles (Nouveau-Québec): indicateurs paléoclimatiques holocène. Géographie physique et Quaternaire 34: 209-220.

Pederson, N., Cook, E.R., Jacoby, G.C., Peteet, D.M., et Griffin, K.L. 2004. The influence of winter temperatures on the annual radial growth of six northern range margin tree species. Dendrochronologia 22: 7-29.

Perala, D.A. 1974. Growth and survival of northern hardwood sprouts after burning. Research Note NC-176. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN.

Perala, D. A. 1987. Regenerating the birches: ecology and cultural requirements. St. Paul, MI: University of Minnesota. 215 p. Thesis.

Perala, D.A. et Alm, A.A. 1990. Reproduction Ecology of Birch: A Review. Forest Ecology and Management 32: 1-38.

Pigott, C.D. et Huntley, J.P. 1980. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. II. History in north-west England. New Phytologist 84: 145-164.

Post, B.W., Carmean, W.H., et Curtis, R.O. 1969. Birch soil-site requirements. *Dans* Proceedings, Birch Symposium. USDA Forest Service. Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, PA. pp. 95-101.

Robitaille, L. et Roberge, M. 1981. La sylviculture du bouleau jaune au Québec. Revue forestière française 33: 105-112.

Ruel, J.-C., Lousteau, D., et Pineau, M. 1988. Relations entre la microtopographie, les caractéristiques de la couverture morte et la répartition des essences dans un érablière a bouleau jaune. Canadian Journal of Forest Research 18: 1196-1202.

Sakai, A. 1970. Freezing resistance in willows from different climates. Ecology 51: 485-491.

Sakai, A. et Larcher, W. 1987. Frost survival of plants. Springer Verlag, Berlin.

Sakai, A. et Weiser, C.J. 1973. Freezing resistance of trees in North America with reference to tree regions. Ecology 54: 118-126.

Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M., Eaststalk, S.E.1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. Ecology 75: 1736-1752.

Solomon, D.S. et Blum, B.M. 1967. Stump sprouting of four northern hardwoods. Research Paper NE-79. U.S Departement of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, PA.

Solomon, D.S. et Leak, W.B. 2002. Modeling the regeneration of northern hardwoods with FOREGEN. Research paper NE-719. U.S. Departement of Agriculture. Forest Service. Northern Forest Experiment Station, Newton Square, PA.

Tardif, J., Brisson, J., et Bergeron, Y. 2001. Dendroclimatic analysis of Acer saccharum, Fagus grandifolia, and Tsuga canadensis from an old-growth forest, southwestern Québec. Canadian Journal of Forest Research 31: 1491-1501.

Tremblay, F., Bergeron, Y., Lalonde, D., et Maufette, Y. 2002. The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. Journal of Biogeography 29: 363-373.

Tubbs, C.H. 1969. The influence of light, moisture, and seedbed on yellow birch regeneration. Research paper NC-27. USDA Forest Service, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN.

White, P.S., MacKenzie, M.D., et Busing, R.T. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian forests. Grand Forks, ND USA.

Winget, C.H. et Kozlowski, T.T. 1965. Yellow birch germination and seedling growth. Forest Science 11: 386-392.

Woodhouse, C.A. et Meko, D. 1997. Number of winter precipitation days reconstructed from southwestern tree rings. Journal of Climate 10: 2663-2669.

Woodward, F.I. 1987. Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Woodward, F.I. 1990. The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences 326: 585-593.