

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET DES STRESS CLIMATIQUES, BIOTIQUES ET DU RÉGIME HYDRIQUE
SUR LA MORTALITÉ DE L'ÉPINETTE NOIRE EN FORÊT BORÉALE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

CHANTAL MOULIN VÉZINA

AVRIL 2021

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.10-2015). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je veux remercier en premier lieu mes directeurs de recherche, Dan Kneeshaw et Louis De Grandpré. Ils m'ont permis de mener un projet de A à Z, m'ont transmis la passion pour l'écologie de puis mes débuts en 2013. Avec leur support, leur patience et leurs bons conseils, ils m'ont permis de me dépasser, tout en restant intègre. J'aimerais également remercier mes assistants-terrain, Étienne Maurice et Jérémie Mailler-Bizier, puis les collègues du Centre de Foresterie des Laurentides. Un merci spécial aux membres du labo Kneeshaw : Alexandre Villiard, Geneviève Lajoie, Marylou Meyer, Catherine Couture, David Grenier-Héon et Pierce McNie pour n'en nommer que quelques uns. J'aimerais remercier les professionnels en dendrochronologie qui ont permis à ce projet d'être mené en bonne et due forme: Jacques Tardif, France Conciatori et Martin Girardin. J'aimerais spécialement remercier Dave Gervais, Stéphane Bourassa et Danielle Charron pour le support terrain. J'aimerais remercier les organismes ayant contribué financièrement à la réalisation de ce projet, soit le Service Canadien des Forêts, les Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) et le Centre d'Études de la Forêt (CEF). Merci également aux réviseurs qui ont permis de finir ce marathon en beauté. Finalement, j'aimerais remercier ma famille et mes amis de m'avoir soutenu et encouragé tout au long de mon cheminement.

DÉDICACE

À mon père, qui m'a appris que le rire vient à
bout de bien des maux.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	ix
RÉSUMÉ	x
INTRODUCTION	1
0.1 Problématique.....	1
0.2 Résilience, vulnérabilité, seuil et prédisposition	7
0.3 Variables influençant la mortalité.....	9
0.4 Stress et interactions	12
0.5 Importance du projet.....	20
0.6 Objectifs.....	22
0.7 Hypothèses.....	22
Chapitre 1 Influence of climatic and biotic stresses on black spruce mortality in Quebec's boreal forest	25
ABSTRACT	26
1.1 Introduction.....	27
1.2 Methods	30
1.2.1 Study areas	30
1.2.2 Field sampling methods	33
1.2.3 Tree-ring analysis methods	35
1.2.4 Assassin climate stress periods	37
1.2.5 Detection of growth regime shifts and stress events.....	39
1.2.6 Analyses of tree growth and intra annual climate relationships	39
1.2.7 Testing the influence of past stress impacts on tree vigour	40

1.3	Results	42
1.3.1	Identification of stress periods	42
1.3.2	Mortality distribution	44
1.3.3	Objective 1 : Identification of tree growth decline events	45
1.3.4	Objective 2: Assess the effect of intra-annual climate components incidence on growth.....	47
1.3.5	Objective 3: Evaluate stress history effect on recent tree vigour.....	50
1.4	Discussion.....	54
1.4.1	Growth regime shifts trends according to tree groups	54
1.4.2	Climatic drivers of growth	56
1.4.3	Effect of stress legacies on recent vigor.....	58
1.5	Conclusion.....	59
	CONCLUSION.....	61
2.1	Contribution de l'étude.....	61
2.2	Résultats saillants.....	62
2.3	Limites de l'étude et recommandations.....	64
	APPENDIX A Principal component analysis (Hellinger-transformed data).....	67
	APPENDIX B Residuals chronologies by tree groups, for a 32 year spline	68
	APPENDIX C Map of spruce budworm outbreaks frequency from 1967 to 1992 (MFFP).....	69
	APPENDIX D Linear mixed model selection	70
	APPENDIX F Correlation between NPP and tree groups	73
	BIBLIOGRAPHIE	75

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 1 Location of the 230 study sites across the black spruce feathermoss bioclimatic domain.....	31
Figure 2 Maximal monthly temperature, minimal monthly temperature and total monthly precipitation for both regions examined in this study.....	33
Figure 3 Methodological and statistical framework of the study.....	35
Figure 4 Proportion of variance explained by PC1.....	37
Figure 5 Tree growth index for each tree group, according to region, drainage type and living status.	43
Figure 6 Frequency distribution of tree mortality for both regions, according to drainage type.	44
Figure 7 Simulated net primary productivity (NPP) using StandLeap for both regions based on climate.....	45
Figure 8 Percentage of negative declines for tree groups (Abitibi in orange, North Shore in blue), according to their living or dead status.....	46

Figure 9	Bootstrapped correlation coefficients within <i>Picea mariana</i> 's tree groups chronologies.	49
Figure 10	Fitted linear relationships from mixed-effect modelling for mean BAI growth.	53

LISTE DES TABLEAUX

Table	Page
Table 1 Facteurs de stress climatiques	13
Table 2 Set of candidate models estimating <i>Picea mariana</i>	41
Table 4 Model parameter estimates of the best linear mixed-effects models for Abitibi and the North Shore tree vigour in 2004.	52

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

BAI	<i>Basal Area Increment</i> (accroissement en surface terrière)
DBH	<i>Diameter Breast Height</i> (diamètre à hauteur poitrine)
GAMM	<i>Generalized Additive Mixed Effects Models</i> (modèle mixte additif généralisé)
NPP	<i>Net Primary Production</i> (production primaire nette)
PCA	<i>Principle Component Analysis</i> (analyse en composante principale)
SBW	<i>Spruce Budworm</i> (tordeuse de bourgeons de l'épinette)
SPEI	<i>Standardized Precipitation Evapotranspiration Index</i> (indice de précipitations et d'évapotranspiration normalisé)
TGI	<i>Tree Growth Index</i> (indice de croissance d'arbre)
VPD	<i>Vapor Pressure Deficit</i> (déficit en pression vapeur)

RÉSUMÉ

Des épisodes de mortalité associés au stress hydrique ont été rapportés dans plusieurs biomes forestiers au cours des dernières décennies. La résilience des forêts est incertaine dans un contexte où la fréquence et la sévérité des sécheresses sont en hausse et exacerbent la mortalité causée par les épidémies d'insectes ravageurs. L'influence du type de site sur la capacité des arbres à répondre aux stress simples ou multiples est à ce jour mal comprise. Notre étude vise donc à déterminer le rôle des stress biotiques (insectes), climatiques (sécheresses), hydriques (régime xérique ou mésique) et de leurs interactions sur la mortalité de l'épinette noire en forêt boréale. Nous supposons que (1) les arbres des stations xériques vont subir plus de déclin durant les périodes de stress climatiques, et que par conséquent, (2) les arbres dans la région de l'Abitibi, sont plus vulnérables à la sécheresse que ceux de la région plus humide de la Côte-Nord, et cela en raison de (3) l'historique de stress qui prédispose les arbres à la mortalité. Nous avons échantillonné 60 paires d'arbres morts et vivants, dans deux types de régimes hydriques dans la pessière à mousses en Abitibi et sur la Côte-Nord. Le plan expérimental est inspiré de l'épidémiologie, une approche encore peu utilisée pour étudier la mortalité des arbres. Les analyses dendrochronologiques révèlent que le climat est le principal moteur des variations de croissance. L'effet de la sécheresse estivale nuit aux arbres en Abitibi, alors que sur la Côte-Nord, la sécheresse printanière stimule la croissance. Le stress causé par les épidémies de tordeuses de bourgeons de l'épinette est négligeable dans les deux régions. Finalement, l'effet des stress climatiques passés persiste sur la vigueur jusqu'à 30 ans après l'événement. Cette étude contribue à la compréhension de l'effet des stress sur les arbres à différentes échelles, dans un contexte de changements climatiques.

Mots clés : écologie forestière, dendroécologie, *Picea mariana*, déficit hydrique, historique de stress

INTRODUCTION

0.1 Problématique

Le dépérissement des forêts d'Amérique du Nord a été rapporté suite à des stress climatiques dans différents types d'écosystèmes forestiers (Allen et al. 2010; Anderegg et al. 2012). La sensibilité des forêts nordiques aux conditions de sécheresse s'est manifestée par un déclin de vitalité (Peng et al. 2011; Mamet et al. 2015). En effet, plusieurs épisodes de sécheresse ont modifié le paysage dans les dernières décennies, dont ceux ayant affecté les peupleraies dans l'ouest de l'Amérique du Nord en 2001-2002 (Kljun et al. 2006; Worrall et al. 2013). Le risque de sécheresses sévères et étendues dans temps continu d'augmenter (Williams et al. 2013). Ces conditions climatiques entraînant un stress hydrique sur les arbres modifient également l'écologie des insectes. Les évènements de sécheresses sont d'ailleurs souvent précurseurs de périodes épidémiques (Berg et al. 2006; Hicke et al. 2006). Les changements observés dans les écosystèmes boréaux suggèrent que les forêts deviennent davantage vulnérables aux épidémies d'insectes, en réponse à l'augmentation de la température et du stress hydriques (McNulty et Aber, 2001; Berg *et al.*, 2006). La succession ou la superposition de multiples stress exerce une pression sur les forêts, qui a le potentiel d'entraîner le dépérissement ou la mortalité épisodiques de peuplements, hors du cadre de sénescence naturelle (Allen et al. 2010). Ce type de mortalité est différent des perturbations naturelles qui entraîne le renouvellement rapide des peuplements comme

les feux (Gauthier et Vaillancourt, 2008), ou comme certains insectes ravageurs, tel que le dendroctone de l'épinette et du pin dans l'Ouest Canadien (Bentz et Mullins; Bentz *et al.*, 2010).

La mortalité de type diffuse implique des interactions complexes et il importe de distinguer les seuils de vulnérabilité des arbres aux facteurs naturels (Anderegg *et al.* 2015a). La mortalité est l'un des processus les plus difficiles à prédire dans la dynamique forestière et comporte souvent une chaîne de causes à effets (Dobbertin, Baltensweiler et Rigling, 1998; Manion, 1981). La mortalité des arbres, associée à l'augmentation des températures et de la sécheresse, a le potentiel d'altérer rapidement les écosystèmes forestiers (Allen *et al.* 2010). Mieux comprendre le rapport des arbres à leurs facteurs de stress est pertinent pour l'évaluation des impacts potentiels d'un changement de climat, notamment le changement de type de couvert forestier, des écosystèmes associés et de leur rétroaction sur le climat (Keane *et al.* 2001; Burkett *et al.* 2005).

Au Québec, la dynamique forestière naturelle est régie par les feux et les épidémies de ravageurs forestiers. La tordeuse de bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.); TBE), est un des insectes défoliateurs les plus importants de la forêt boréale et subboréale (Maclean, 1980; Campbell, MacLean et Bergeron, 2008). Cette perturbation biotique peut entraîner une mortalité variable selon le milieu et les répercussions sur la forêt québécoise sont notoires. Les superficies touchées au Québec par l'épidémie en cours s'élevaient à 9 608 488 ha en 2019 (MFFP 2019).

Les principaux foyers d'infestations au Québec, où le développement initial des populations d'insectes atteint un niveau épidémique, se trouvent dans les régions

d'Abitibi-Témiscaminque, du Lac-Saint-Jean, de la Côte-Nord et dans la péninsule gaspésienne (MacLean et al. 1984). Pour les quatre dernières épidémies, la TBE a eu un impact modéré sur la dynamique des peuplements, à l'exception des deux épidémies les plus récentes (Bouchard and Pothier 2010; MFFP 2019). Ces épidémies ont engendré un taux de mortalité important, laissant de jeunes peuplements équiens et peu d'arbres matures résiduels. Qui plus est, l'épidémie des années 50 n'est pratiquement pas visible dans plusieurs régions, dont le nord du Maine (Fraver et al. 2007) et la Côte-Nord, alors que des taux de défoliation importants ont été rapportés au nord du lac Saint-Jean (Morin et Laprise, 1989) et plus à l'Ouest en Abitibi (Morin, Laprise et Bergeron, 1992). Les épidémies n'ont donc pas la même répartition dans le temps et l'espace et les patrons épidémiques sont complexes et encore mal compris (Bouchard et al. 2007). Chacune des épidémies a eu des effets différents, à des localisations différentes et a engendré de la mortalité par trouée ou à vaste échelle (Forest, Kneeshaw et Bergeron, 1998; Bouchard, Kneeshaw et Messier, 2007).

Les interactions dans le temps et l'espace de ces différents stress liés aux insectes et au climat exercent une pression sur la résistance et la résilience des arbres. Des seuils de vulnérabilité non-prévisibles peuvent être franchis lorsque des stress thermiques plus intenses favorisent le développement initial des populations d'insectes. Ces coups de chaleurs n'expliquent pas à eux seuls la mortalité : le stress hydrique ressenti dépend de la résilience initiale de l'essence et de ses conditions de croissance initiales (Anderegg et al. 2015a). La sécheresse peut toutefois rendre les arbres plus vulnérables à la défoliation ou plus susceptibles à des attaques mortelles subséquentes par des insectes perceurs ou des pathogènes latents (Anderegg et al. 2015a). Aussi, la

physiologie des arbres et des insectes répond différemment aux stress climatiques, ce qui ajoute une couche de variabilité au processus de mortalité.

Les cas de mortalité rapportés à l'échelle régionale illustrent bien la vulnérabilité de plusieurs écosystèmes forestiers à l'élévation des températures et au stress hydrique (Allen et al. 2010). Les changements observés dans les écosystèmes boréaux suggèrent que les forêts deviennent davantage vulnérables aux épidémies d'insectes, en réponse à l'augmentation de la température et aux stress hydriques (Berg et al. 2006).

Le présent projet couvre une bande longitudinale, dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousse, à l'intérieur de l'aire de répartition de la TBE. L'objectif général du projet est d'identifier et comprendre les interactions entre les stress climatiques et biotiques et l'effet du régime hydrique sur l'épinette noire. On cherche plus spécifiquement à comprendre comment la vulnérabilité de cette espèce varie, selon des régimes hydriques mésique ou xérique. Étudier les stress d'arbres matures en milieu naturel permet de mieux comprendre la résilience de ces derniers face à des stress multiples, à des moments précis de leur croissance, en fonction du régime hydrique.

Le processus de mortalité dans la dynamique forestière

La dynamique forestière est régie par les processus de régénération, de croissance et de la mortalité (Franklin, Shugart et Harmon, 1987; Manion, 1991). La mortalité est probablement le mécanisme le plus complexe dans la succession forestière, mais est tout aussi importante pour comprendre la l'évolution et la pérennité des écosystèmes. Au moment de sa mort, un arbre n'a achevé qu'une partie de ses fonctions et de son influence au sein de l'écosystème. Les changements apportés touchent la structure de la du peuplement, la remise en circulation des ressources (lumière, nutriments,

humidité), la création d'éléments structurants (billots et chicots), le stockage des ressources par les organismes décomposeurs, etc (Franklin, Shugart et Harmon, 1987). Sachant que la mortalité des arbres est un processus naturel, le problème se trouve plutôt dans le rapport entre le taux de recrutement (régénération) et le taux de mortalité. Si le taux de mortalité est significativement supérieur au taux de recrutement, la forêt peut être en état de dépérissement. Toutefois, la mort d'un seul arbre représente souvent un point arbitraire dans un continuum, qui fait partie de la sénescence naturelle d'un peuplement forestier. La mort simultanée ou synchrone d'arbres d'une même espèce ou d'une même région peut survenir de façon catastrophique ou entamer un déclin persistant (Franklin, Shugart et Harmon, 1987). Ainsi, un changement dans le taux de mortalité dont la sévérité dépasse la capacité d'adaptation de l'écosystème peut créer un déséquilibre et induire un état de dépérissement.

Au niveau physiologique, deux grandes causes ressortent quant aux mécanismes de mortalité. La première serait la carence en carbone, qui résulte d'un déséquilibre entre la demande en carbohydrates et ce que l'arbre peut fournir, ce qui engendre une incapacité à assumer les demandes osmotiques, métaboliques et de défense (McDowell et al. 2008; McDowell 2011; Palacio et al. 2014).

La deuxième cause concerne l'échec hydraulique, qui implique la perte totale ou partielle des fonctions du xylème par embolisme. Cette perte empêche le transport de l'eau dans le système vasculaire, ce qui réduit la capacité des arbres à fournir les feuilles en eau pour effectuer la photosynthèse, cause la dessiccation des tissus et éventuellement la mort (Brodribb et Cochard, 2009). Il y a d'abord cavitation, qui est le passage à l'état vapeur d'un liquide à température constante, lorsque la pression diminue (Bienaime 2017). L'embolie gazeuse survient ensuite lorsqu'une bulle d'air

dans le xylème (la cavitation) croît par pression négative, obstrue le vaisseau et rompt la continuité hydraulique (Bienaime 2017).

L'interaction des deux mécanismes est également possible. La contrainte hydraulique influe sur l'utilisation des carbohydrates en période de survie. La perte de turgescence dans le phloème limite l'accès aux réserves de carbohydrates, mais le contrôle de la conductance hydraulique de la respiration aide en période de survie (Sevanto et al. 2014). Une étude récente propose que l'échec hydraulique survient la plupart du temps et que la carence en carbone n'est pas universelle (Adams et al. 2017). Quoiqu'il en soit, le sujet continue d'être débattu, mais la résistance à la cavitation est un élément crucial expliquant la résistance d'un arbre à la sécheresse (Cruziat et al. 2002).

La sécheresse saisonnière est le facteur principal causant la cavitation et l'embolie dans le xylème. La dessiccation du sol en période estivale baisse le potentiel hydrique du sol et augmente la résistance hydraulique à l'interface sol-racine. Le potentiel hydrique des feuilles va chuter et la pression négative permettant à la sève brute de monter dans l'arbre va aussi décroître. La cavitation et l'embolisme peuvent alors survenir, mais l'impact sur l'arbre varie selon la durée de la sécheresse. L'embolisme peut alors se dissoudre dans la plante si le potentiel hydrique devient positif à un moment clé. Ce scénario est possible lorsque l'air se dissout dans la sève entourant les bulles, grâce à une pression supérieure à la pression atmosphérique (Cruziat et al. 2002). Pour les conifères, le rétablissement d'une période prolongée de stress hydrique passe par une phase dépendante de la conductance. Le rétablissement maximum du stress de potentiel hydrique exige un compromis correspondant à la perte de 95% du potentiel hydrique foliaire (Brodribb et Cochard, 2009).

0.2 Résilience, vulnérabilité, seuil et prédisposition

La survie des arbres dépend de facteurs comme l'énergie, l'espace pour grandir, la disponibilité de l'eau et des éléments nutritifs, la température, le temps et les capacités génétiques à résister aux stress (Shigo 1986). Le fait que les arbres restent dans une position statique implique qu'un dérèglement des facteurs de survie puisse directement affecter leur résilience. La vulnérabilité des arbres est donc en grande partie modulée par leur résilience et les facteurs prédisposant aux stress.

La résilience peut également être définie comme la capacité d'un écosystème, d'une communauté ou un d'individu à se remettre d'une perturbation et retrouver sa structure et fonction pré-perturbation (Scheffer et al. 2001; Folke et al. 2004). Un stress est une condition réversible et l'impact de ce dernier dépend entre autres des réserves d'énergie. Cette énergie est requise pour construire des cellules, maintenir les fonctions vitales, se reproduire et défendre l'arbre contre les blessures et les infections (Shigo 1986). Dans certains cas, les stress vécus peuvent laisser des traces dans les cernes de croissance 5 ans (Hogg, Barr et Black, 2013) et même jusqu'à 20 ans après l'évènement (Pedersen, 1998; Bigler *et al.*, 2007).

L'impact d'un agent de mortalité dépend souvent du niveau de prédisposition de l'hôte, qui lui dépend de plusieurs facteurs, dont les conditions de croissance, la vitalité, la résilience et un dernier élément qui suscite un intérêt croissant : la fréquence et l'intensité des perturbations passées (Shigo, 1986; Seidl et Rammer, 2014; De Grandpré *et al.*, 2018). Une plus grande fréquence de perturbations est susceptible de réduire la résilience des arbres, épuisant les réserves nécessaires des individus pour surmonter les périodes de stress.

Dans la présente étude, la réponse aux stress sera évaluée à partir de la croissance radiale. L'augmentation récente du taux de mortalité pourrait résulter du dépassement d'un seuil de résistance ou de la résilience, et non d'une relation linéaire à la température (Lloret, Keeling et Sala, 2011).

Le spectre de tolérance d'une espèce aux températures est souvent déduit des limites méridionales et septentrionales de sa répartition géographique (Brooks, Flanagan et Ehleringer, 1998). La résilience d'un individu est également reliée au phénomène de mémoire écologique, qui fait référence au degré d'adaptation des organismes vivants aux stress antérieurs (Peterson 2002). De façon plus globale, c'est l'ampleur de l'influence des expériences passées sur les réponses actuelles et futures des communautés (Padisak 1992). Les plantes ayant fait l'expérience de stress hydriques souffrent moins de dessiccation que les plantes sans stress préalable (Pallardy 2007). Un nombre croissant d'études montrent que les sécheresses ont une incidence sur la mémoire écophysiological (Penuelas *et al.*, 2000; Galiano, Martínez-Vilalta et Lloret, 2011). Des individus qui ne sont pas soumis à un stress hydrique sur une base régulière n'auraient donc pas les défenses physiologiques nécessaires pour y résister (Wambolt 1973). Dans les écosystèmes où la porosité du sol ne permet pas ou peu de rétention d'eau, la végétation sera moins affectée par la sécheresse, car elle y est déjà en grande partie adaptée et une baisse de précipitations (Kljun *et al.* 2006).

Identifier les stress antérieurs qui ont favorisés la résilience des arbres peut aider à anticiper les changements abrupts dans les écosystèmes forestiers (Johnstone *et al.* 2016). Des changements de régime de perturbations vont engendrer de nouveaux

patrons spatiaux de végétation. La résilience des écosystèmes va donc définir l'amplitude du changement de composition (Turner 2010).

Comprendre la notion de seuil est important pour identifier les relations entre les stress biotiques et abiotiques sur la végétation. Par exemple, un arbre peut se remettre d'une embolie partielle, mais le seuil léthal dépend de l'espèce, le type de stress et sur la prédisposition de l'individu (Choat et al. 2012; Bienaime 2017). Les systèmes non-linéaires traversent des transitions abruptes, même lorsque la source de stress est constante et celles-ci surviennent lorsqu'un seuil de stabilité est franchi (Alley et al. 2003). À l'opposé, les systèmes linéaires ont une réponse proportionnelle au stress subit. En parallèle, ces stress hydrique n'expliquent qu'une partie de la mortalité des arbres. Le stress hydrique ressenti dépend de la résilience initiale de l'essence et de ses conditions de croissance initiales (Anderegg et al. 2015a). L'augmentation récente de mortalité sous les tendances climatiques actuelles pourrait être reliée à des éléments spécifiques de résilience, comme la résistance ou la récupération, plutôt qu'à une perte globale de résilience dans le temps (Lloret et al. 2011). De plus, le fait que la physiologie des arbres et des insectes répond différemment aux stress climatiques ajoute une couche de variabilité au processus de mortalité.

0.3 Variables influençant la mortalité

Caractéristiques physiologiques

Les facteurs endogènes qui modulent la résilience des arbres sont variés. La physiologie et la génétique comportent des éléments distincts qui déterminent en partie la réponse de chaque essence aux stress environnementaux. Les réserves d'énergie ont

un rôle important à jouer dans la résistance aux maladies et à l'effet cumulatif de plusieurs sources de blessures, inoffensives individuellement (Shigo 1986).

L'âge de l'arbre a un rôle important à jouer dans la susceptibilité à la mortalité. Dans la plupart des cas, plus un arbre est vieux, plus il est susceptible d'être affaibli par un stress climatique ou biotique (Bergeron et al. 1995; Hennigar et al. 2008). Le diamètre de l'arbre est également un facteur dont l'importance se reflète dans sa capacité mécanique à supporter le poids de la tige (Peterson, 2004; Elie et Ruel, 2005). L'âge, les conditions de croissance initiales et le taux de croissance général d'un individu peuvent également déterminer la tolérance à la sécheresse. Les arbres à croissance rapide, de diamètre plus élevé, sont plus susceptibles de mourir pendant ou à la suite d'une sécheresse. D'une part, l'exposition accrue de leur couronne aux radiations augmente l'évapotranspiration (Nepstad et al. 2007; Bennett et al. 2015). Ils sont également plus enclins à souffrir de cavitation du xylème, en raison de leurs vaisseaux de plus grande taille et de parois plus faibles (West Geoffrey et al. 1999; Hacke et al. 2001; McDowell 2011). La résistance hydraulique des trachéides baisse lorsque le diamètre et la largeur croissent (Pittermann et al. 2006). Aussi, ils sont plus vulnérables aux sécheresses étendues sur une longue période (Mueller et al. 2005). La résistance à l'embolie peut changer selon le milieu auquel l'arbre s'est adapté. Certaines conditions de croissance poussent entre autres les arbres à accroître la densité du bois, qui est corrélée à la résistance à la cavitation via des parois de conduit du xylème plus épais (Hacke et al. 2001). En effet, la structure du bois est étroitement liée au support contre l'implosion par la pression négative dans les canaux transportant la sève. Des arbres issus de milieux xériques sont plus résistants à la sécheresse, donc la pression du xylème peut davantage devenir négative sans cavitation grâce aux parois des conduits du xylème plus épaisses, qui peuvent soutenir une charge interne plus importante (Hacke et al. 2001).

Les arbres de milieux plus secs peuvent maintenir un bon taux de photosynthèse et de conductance stomacale dans des conditions de stress osmotiques modérés, mais leur performance chute lors d'un stress plus sévère et leur réservoir de carbone est souvent limitatif (Tan et al. 1992). Les arbres des sites mésiques sont en général des arbres à croissance plus rapide, donc plus productifs avec une conductance plus optimale. Leur contrôle des stomates est donc moindre, leurs vaisseaux sont plus gros et moins résistants à la cavitation, mais le réservoir de carbone plus important (Sparks et Black, 1999).

Il y a toutefois une variante importante à considérer pour les milieux à drainage rapide : les arbres dont le substrat d'enracinement est un sol sablonneux peuvent avoir accès à l'eau plus profonde avec un système racinaire bien développé. Les arbres poussant sur des sols très minces, voire dénudés, ont également un système racinaire horizontal plus développé, mais dépendant de la microtopographie (craques et cuvettes) pour avoir des réserves d'eau de pluie (Hacke et al. 2000).

Conditions de site

Comprendre les facteurs environnementaux et les conditions de croissance d'un site est essentiel pour évaluer la vulnérabilité d'un peuplement ou d'un individu (Bergeron *et al.*, 1995; Maclean et Mackinnon, 1997). La vulnérabilité des essences d'arbre aux agents de mortalité, comme la TBE, est influencée par les conditions du site et la structure du peuplement (Bergeron et al. 1995; Maclean and Mackinnon 1997). Ces conditions de base déterminent la qualité du substrat de croissance, la quantité de lumière disponible pour produire de la photosynthèse, la pression de la compétition, et la disponibilité d'humidité et des nutriments. D'abord, la densité du peuplement aurait une incidence sur la résilience, car les arbres ayant un système racinaire superficiel, comme l'épinette noire, sont plus vulnérables au stress hydrique lorsqu'ils se trouvent dans des conditions de croissance de peuplement dense (Wambolt 1973). Aussi, une

densité élevée induit souvent une canopée fermée. La disponibilité de la lumière baisse avec la profondeur de la canopée, puis la température se conserve plus avec une canopée fermée via en effet isolant (Holst et al. 2004).

Les stress abiotiques les plus récurrents en latitudes boréales se manifestent souvent sous forme de déficits hydriques (Allen et al. 2010; Williams et al. 2013). Ainsi, les paramètres physiques influençant le régime hydrique jouent un rôle important dans la résilience aux stress externes. La disponibilité ou l'excès d'eau dans le sol est un facteur significatif dans la productivité interannuelle de l'épinette noire au travers le vaste territoire de la forêt boréale canadienne d'Est en Ouest (Girardin et al. 2016b).

Le type de dépôt de surface détermine le type de drainage, donc la disponibilité de l'humidité dans le sol. La nature du dépôt se rapporte à la texture du sol, donc à la capacité de rétention d'eau du site et à l'adaptation au stress hydrique. La granulométrie définit donc la qualité du substrat pour l'enracinement et la capacité de rétention de l'humidité. L'épaisseur du sol est également un paramètre important dans la capacité de rétention d'eau d'un site : plus le sol est mince, moins il y a de potentiel de rétention et plus vite les arbres se trouvent en situation de déficit lorsque les précipitations liquides sont limitées. Le type de dépôt agit donc autant au niveau des propriétés de rétention d'eau des particules de sol, qu'au niveau du potentiel d'enracinement des arbres (Kljun et al. 2006).

0.4 Stress et interactions

Le stress, au sens physique du terme, correspond à une condition réversible causée par un épuisement, un blocage, une perturbation ou le déplacement d'énergie (Shigo 1986).

Si les limites de la tolérance sont dépassées et que la capacité adaptative est surmenée, les conséquences peuvent être permanentes et entraîner la mort (Lichtenthaler 1998).

Stress abiotiques

Un stress climatique diffus ou subi agit sur le régime hydrique, qui une fois perturbé, peut causer des dommages irréversibles aux arbres ou épuiser une partie de leurs réserves d'énergie (Pallardy, 1997). Des facteurs de stress abiotiques peuvent être identifiés dans un contexte de forêt boréale naturelle (Table 1).

Table 1 Facteurs de stress climatiques

Facteurs	Description
Température estivale élevée	Les températures élevées peuvent dénaturer ou désactiver des enzymes et diminuer les sources de carbohydrates par un taux de respiration élevé (Pallardy, 2010).
Basse température	Les basses températures affectent les arbres en limitant l'énergie pour les processus biochimiques, en diminuant la perméabilité des membranes et en augmentant la viscosité du protoplasme des cellules végétales (Pallardy, 2010). Les périodes de gel-dégel hivernales peuvent causer de l'embolie et réduire la conductivité hydraulique des arbres, en particulier pour les feuillues, à cause de la taille plus importante des vaisseaux (Ewers 1985; Sperry and Sullivan 1992). Le gel peut effectivement tuer les cellules via la formation de cristaux de glace intra-cellulaire. Lorsque les plantes sont exposées au gel sur une période étendue, les cristaux formés dans le mur des cellules continuent de grossir pour atteindre le protoplast, causant des dommages irréversibles (Taiz et Zeiger, 1991).

	Les conifères sont moins prônés à l'embolie hivernale (Wang et al. 1992).
Déficit et surplus hydrique	Les fonctions des racines des arbres sont optimales lorsque le contenu en eau du sol est près de la capacité du terrain et déclinent rapidement lorsque le sol est sec ou bien saturé (Linn et Doran, 1984; Skopp, Jawson et Doran, 1990).

La sécheresse et les températures plus élevées ont été identifiées comme les moteurs principaux de la hausse de mortalité récente des arbres en Amérique du Nord (Breshears et al. 2005; Raffa et al. 2008). Les stress climatiques ont donc un effet direct sur le système eau/plante et les conséquences peuvent être irréversibles. Le déficit hydrique survient lorsqu'un faible potentiel hydrique se développe et que la turgescence des cellules chute sous sa valeur maximale (Pallardy 2007). L'état de sécheresse est décrit comme étant une période où l'absence de précipitations est d'une durée suffisante pour entraîner l'épuisement de l'humidité du sol et la réduction de la croissance des plantes (Pallardy 2007). L'état de sécheresse dépend donc de la capacité du sol d'emmagasiner l'eau et le taux d'évapotranspiration, et aussi du type de végétation. Les effets des coups de chaleur et des sécheresses varient selon la physiologie des espèces et les conditions initiales de sites.

Les conditions climatiques en début de croissance déterminent en partie la résilience des arbres. En Alaska, une étude sur les épinettes blanches montre que pour les 90 dernières années, la croissance radiale a diminué avec l'augmentation des températures estivales (Barber, Juday et Finney, 2000). Le stress dû à la sécheresse a affecté de façon disproportionnée les arbres dont la croissance était la plus rapide. Ces résultats

montrent que les arbres poussant dans des conditions de drainage moyennes sont également affaiblis par les stress abiotiques.

Une étude menée dans la région de la Côte-Nord au Québec souligne que des températures printanières sous les moyennes entraînent une réduction de la période de photosynthèse, donc moins de stockage d'énergie pour le sapin baumier et l'épinette noire (De Grandpré et al. 2019). Ainsi, un stress tel que la sécheresse n'aura pas la même incidence selon le moment d'occurrence dans la saison de croissance (D'Orangeville et al. 2018).

La principale variable climatique qui affecte les patrons de mortalité est souvent la disponibilité en eau (Mamet et al. 2015). Une étude pancanadienne montre que le stress hydrique créé par les sécheresses régionales est probablement la raison principale de l'augmentation généralisée du taux de mortalité (Peng et al. 2011). La composition forestière, la taille des arbres, l'élévation, la longitude et latitude passeraient donc tous après le stress hydrique. Une autre étude menée exclusivement sur l'épinette blanche en Saskatchewan et en Alberta montre que la sécheresse surplombe l'âge des individus pour expliquer les variations de croissance (Hogg et al. 2017). L'augmentation de l'intensité et de la fréquence de tels évènements exerce une pression sur les écosystèmes forestiers.

En parallèle, les températures plus élevées ont également un impact sur la capacité de captation du carbone forestier (Barber, Juday et Finney, 2000). Des études en forêt boréale ont d'ailleurs mis en évidence la diminution de la capacité de l'épinette noire à séquestrer le carbone suite au déficit hydrique (Girardin et Tardif, 2005).

Il est possible que les conifères indigènes soient endommagés par des changements de température rapides et extrêmes. Un état de stress peut survenir lors d'un changement rapide de température (Manion 1981). L'épinette rouge a connu un déclin au nord-est des États-Unis dans les années 80, suite à des grands froids précédés d'un climat doux. Les symptômes visuels s'apparentent à un brunissement des aiguilles, suite à la mort du cambium des ramilles (Alden et Hermann, 1971; Manion, 1991) . Des printemps tardifs et des automnes hâtifs sont donc des contextes dans lesquels les arbres sont vulnérables au froid. Les dommages causés par les basses températures à des périodes où la plante n'est pas en dormance se rapportent à la résistance, donc à la physiologie de l'espèce et son stade de développement (Alden et Hermann, 1971; Manion, 1991).

Pour bien comprendre l'influence des stress climatiques sur la vulnérabilité des arbres, il est nécessaire d'inclure les événements climatiques à plus grande échelle dans l'évaluation de la mortalité. Les stress peuvent survenir de façon catastrophique et avoir des conséquences immédiates à une vaste échelle, mais peuvent aussi être diffus dans le temps et l'espace. Ce qui est appelé « background mortality » dans la littérature, ou mortalité diffuse, peut être détectée à l'échelle régionale (van Mantgem et al. 2009; Das et al. 2011). Étudier les mécanismes derrière les variations du taux de mortalité diffuse est important pour comprendre les changements progressifs de structures et de compositions forestières.

Stress biotiques

Les stress biotiques des arbres sont variés, allant du broutement par les cervidés, aux insectes ravageurs, en passant par les pathogènes tels que la carie brune. La présente étude s'attarde plutôt sur les insectes ravageurs indigènes, en raison de leur incidence

sur une vaste échelle spatiale. Les phénomènes climatiques ont un effet déterminant sur le stress hydrique, mais aussi sur les populations d'insectes forestiers. Le réchauffement régional peut augmenter le taux de mortalité en augmentant le déficit hydrique, en favorisant la croissance et la reproduction des insectes et pathogènes ravageurs, ou bien les deux (Raffa et al. 2008). Au Nouveau-Mexique, un an de sécheresse est suffisant pour prédisposer le *pinus edulis* aux insectes ravageurs et augmente la mortalité (Gaylord et al. 2013). Dans les latitudes plus chaudes, le dépérissement de certaines forêts est visible, comme dans le Sud-Ouest des États-Unis, où une sécheresse d'amplitude régionale a favorisé une épidémie d'insectes ravageurs et un haut taux de mortalité de pin (*pinus edulis*) (Breshears et al. 2005). Cette vague de mortalité a eu lieu lors d'une sécheresse atypique.

L'augmentation des températures agit sur deux plans. D'abord, un climat plus clément influe sur la taille des populations au travers la combinaison d'un meilleur taux de survie hivernal, puis d'un taux de maturation plus rapide (Berg et al. 2006). Ensuite, le stress hydrique à l'échelle régionale accroît la vulnérabilité des arbres hôtes matures.

Les changements observés dans les écosystèmes boréaux suggèrent que les forêts deviennent davantage vulnérables aux épidémies d'insectes, en réponse à l'augmentation de la température et du stress hydrique (Berg et al. 2006). Selon une étude menée en Alaska sur le dendroctone de l'épinette, les températures estivales élevées seraient étroitement liées au déclenchement d'une épidémie majeure (Barber, Juday et Finney, 2000). Les insectes ravageurs peuvent rapidement atteindre un niveau épidémique en réponse à l'augmentation de nourriture disponible par les arbres hôtes affaiblis (Breshears et Allen, 2002). Le même portrait se répète pour d'autres populations de scolytes, qui en s'accroissant déciment massivement les arbres affaiblis par la sécheresse (Bentz et al. 2010; Kolb et al. 2016).

Le cas particulier de la tordeuse de bourgeons de l'épinette (TBE)

Les épidémies de la TBE se différencient notamment des autres perturbations naturelles en forêt boréale telles que les feux en engendrant une mortalité sélective des arbres. Son impact sur la productivité forestière diffère également des autres insectes de l'Est de l'Amérique du Nord. Les hôtes principaux de la TBE sont le sapin baumier et l'épinette blanche, puis l'épinette noire et rouge sont des hôtes secondaires (Nealis et Régnière, 2004). L'action répétée de 5 à 10 ans peut engendrer la mort de peuplements, selon l'intensité de l'attaque. Une épidémie de la TBE génère donc une mosaïque de peuplements d'arbres vivants et morts, dont la réponse est différenciée selon l'espèce-hôte (Aakala et al. 2007).

Les épidémies de TBE interagissent également avec les stress climatiques. Les ravageurs s'attaquant au feuillage sont plus dommageables pour les arbres ayant un stress hydrique, en comparaison avec les ravageurs vivants dans le xylème (Jactel et al. 2012). Les épidémies de tordeuse de bourgeons de l'épinette se synchronisent sur une vaste échelle spatiale (Candau, Fleming et Hopkin, 1998) et sont influencées par un gradient de température Nord-Sud (Candau and Fleming 2005). La phénologie des arbres hôtes explique en grande partie la défoliation différenciée par la tordeuse de bourgeons de l'épinette (Greenbank 1963). Par exemple, le débourrement des bourgeons du sapin baumier arrive environ 13 jours avant celui de l'épinette noire, dépendamment des conditions hydriques. Ce léger décalage temporel suffit à rendre le sapin baumier plus vulnérable à la défoliation que l'épinette noire. Aussi, le fait que les pousses de sapin assurent une source de nourriture au moment critique du premier stade gourmand de la TBE assure la survie des larves et augmente ensuite le risque de défoliation chez les autres hôtes présents (Maclean et Mackinnon, 1997).

La fréquence des épidémies tourne autour d'un cycle de 30-40 ans (Boulangier et Arseneault, 2004). Selon une étude menée à l'échelle régionale dans la forêt mixte, les caractéristiques du peuplement (la position dans la pente, la composition et la structure forestière, etc) expliqueraient la variation de la défoliation dans le paysage (Bouchard, Kneeshaw et Bergeron, 2006). Pour l'épidémie ayant débuté dans les années 80, l'élévation était la variable la plus déterminante sur la localisation de la phase de développement initial des épidémies. Ensuite, la composition du peuplement et le degré-jour expliquent davantage les phases d'expansions (Bouchard et Auger, 2014).

Le climat reste un facteur important de synchronisation lors du déclenchement des épidémies. Les populations locales sont soumises à une dynamique complexe qu'on ne retrouve pas à l'échelle régionale et les variations de cette dynamique demeurent mal comprises (Jardon, Morin et Dutilleul, 2003). Des populations avec un même patron cyclique ne varient pas nécessairement à l'unisson, tandis que le climat régional peut synchroniser des populations oscillant indépendamment (Choristoneura, Author et Royama, 1984). La synchronie des populations locales d'épidémies fonctionne par blocs épars sur le territoire, orientés le long d'un axe est-ouest (Williams et Liebhold, 2000). La synchronie spatiale peut aussi être expliquée par les précipitations et températures mensuelles moyennes (Williams et Liebhold, 2000). Par exemple, l'épidémie de 1950 était peu visible sur la Côte-Nord, en partie en raison des températures printanières significativement plus froides que la normale pour la région (Pureswaran et al. 2015). De telles conditions climatiques empêchent l'insecte de compléter son cycle vital.

0.5 Importance du projet

La mortalité des arbres, associée à l'augmentation des températures et la sécheresse, a le potentiel d'altérer rapidement les écosystèmes forestiers (Adams et al. 2010). Les pressions climatiques liées aux infestations d'insectes sont souvent des forces sélectives qui affectent de façon différenciée les espèces d'arbres et altèrent rapidement la taille, l'âge et la structure spatiale des forêts (Anderegg et al. 2012). Le présent projet permettra de mieux comprendre l'effet des interactions entre les stress biotiques et abiotiques dans le processus de mortalité, y distinguer l'effet selon la région et mieux comprendre la réponse de croissance ou de mortalité en fonction des conditions de croissance mésique et xérique (Rich et al. 2008; Allen et al. 2010). Un taux de mortalité plus élevé et non-balancé par la régénération a des implications importantes sur la structure des peuplements et à l'échelle de l'écosystème. La perte d'arbres dominants perturbe le transfert d'énergie et d'eau (Anderegg et al. 2012), en plus de favoriser l'ouverture de la canopée et de réduire la transpiration et l'interception des précipitations. Les forêts nordiques, étant moins adaptées au stress hydrique, sont susceptibles de subir une pression des changements climatiques (Allen et al. 2010).

Perspectives de changements climatiques

Une augmentation de la mortalité reliée à la sécheresse est anticipée dans la prévision des changements climatiques et les forêts devront s'adapter rapidement aux nouvelles conditions de croissances, dont les conséquences écologiques sont inconnues (Rich et al. 2008; Allen et al. 2010; Carnicer et al. 2011). Les impacts de l'élévation des températures sur l'épinette noire vont continuer de s'intensifier avec le réchauffement climatique (Girardin et al. 2016b). Le potentiel hydrique, le taux de photosynthèse et l'utilisation efficace de l'azote sont tous des paramètres qui régulent la tolérance aux sécheresses de l'épinette noire (Patterson, Guy et Dang, 1997). Les prédictions indiquent également que les épidémies d'insectes ravageurs seront grandement

affectées par le réchauffement global (Bale 2002). L'adaptation génétique de ces insectes aux changements de températures a déjà été observée (Balanya et al. 2007). L'expansion de la niche écologique de plusieurs espèces en est également favorisée (Battisti et al. 2006; Pureswaran et al. 2015). Les écosystèmes boréaux sont sujets à l'augmentation de la vulnérabilité aux épidémies d'insectes, en réponse à l'augmentation de la température et du stress hydrique (Berg et al. 2006). Des prévisions effectuées sur les perturbations forestières en Amérique du Nord indiquent des changements plus abruptes que prévu antérieurement (Weed, Ayres et Hicke, 2013). Une connaissance accrue des réponses de mortalité de la végétation ligneuse au climat est essentielle pour appliquer des politiques environnementales autour de la variabilité climatique et des changements globaux (Burkett et al. 2005).

0.6 Objectifs

Global : Évaluer si les épisodes de stress biotiques et abiotiques passés et le régime hydrique ont eu un impact sur la mortalité.

1. Identifier les périodes de déclin de la croissance des arbres, selon le régime hydrique, dans l'histoire récente.
2. Évaluer quelles variables climatiques sont plus fortement associées à la croissance pour la saison de croissance précédente et actuelle.
3. Tester si les stress passés ont un impact persistant sur la vigueur récente des arbres.

0.7 Hypothèses

Les hypothèses sont présentées selon deux scénarios divergents, soit le stress menant à l'adaptation accrue des arbres, donc à la résilience, vs le cumul de stress comme un fardeau menant au déclin de vigueur.

1.1 Hypothèse selon le scénario d'adaptation : À l'échelle locale, les arbres situés dans des conditions de croissance xériques sont moins susceptibles de subir des déclin de croissance liés aux stress climatiques et plus aux stress biotiques.

Les réserves en eau et l'humidité du sol sont étroitement liées à la classe de drainage, le type de dépôt de surface et la profondeur du sol. Le conditionnement soutenu au déficit hydrique entraîne une adaptation physiologique des arbres en milieu xérique. Ainsi, avec un houppier moins abondant en feuillage que les arbres en milieu mésique, ces arbres sont susceptibles de souffrir davantage d'une carence en carbone s'ils sont soumis à la défoliation par la tordeuse de bourgeons de l'épinette.

1.2 Hypothèse selon le scénario de cumul de stress : À l'échelle locale, les arbres situés dans des conditions de croissance xériques sont plus susceptibles de subir des déclin de croissance liés aux stress climatiques.

Les réserves de carbone des arbres en milieu xérique sont plus limitées qu'en milieu mésique. Les stress climatiques et biotiques sont donc susceptibles d'affecter la croissance des arbres dans les milieux secs.

2.1 Hypothèse selon le scénario d'adaptation : L'effet des périodes de sécheresse devrait davantage expliquer la mortalité des arbres sur la Côte-Nord en comparaison à ceux de l'Abitibi.

La région de la Côte-Nord a un climat plus maritime, donc plus de précipitations liquides et solides. Le taux d'humidité décroît progressivement vers l'Ouest de la province et la région de l'Abitibi a une période estivale marquée par des coups de chaleurs plus soutenus. Les arbres pourraient atteindre un seuil de stress hydrique plus rapidement. Avec le même principe d'adaptation aux conditions de croissance, la région soumise à un régime plus maritime devrait être moins adaptée au stress hydrique.

2.2 Hypothèse selon le scénario de cumul de stress : L'effet des périodes de sécheresse devrait davantage expliquer la mortalité des arbres en Abitibi sur la Côte-Nord en comparaison à ceux de l'Abitibi.

La région de l'Abitibi étant davantage soumise à un climat sec et des températures estivales maximales plus élevées, un stress thermique excédant les tendances régionales pourrait affecter la vigueur de façon irréversible.

3.1 Hypothèse selon le scénario de cumul de stress : Les stress passés ont un effet persistant sur la vigueur récente des arbres.

Selon la théorie de la mémoire écologique, les stress de magnitude importante ont le potentiel d'affecter la vigueur des arbres sur plus d'une décennie, le tout modulé par le type de régime hydrique. L'effet des stress climatiques et de la défoliation par la TBE devrait être visible sur la vigueur des arbres 10 ans après l'épidémie.

3.2 Hypothèse selon le scénario d'adaptation: Les stress passés ont un effet temporaire sur la vigueur des arbres.

Les arbres sont bien adaptés à leur milieu de croissance et aux stress biotiques et climatiques qui y sont associés. L'effet d'un événement stressant sur la vigueur serait donc visible que pour un nombre restreint d'années consécutives. Le retour à la vigueur pré-stress serait donc rapide.

CHAPITRE 1

INFLUENCE OF CLIMATIC AND BIOTIC STRESSES ON BLACK SPRUCE MORTALITY IN QUEBEC'S BOREAL FOREST

ABSTRACT

Mortality episodes associated with water stress have been reported in several forest biomes in recent decades. The resilience of forests is uncertain in a context where the frequency and severity of droughts are increasing and exacerbating mortality caused by insect pest outbreaks. The influence of site type on the ability of trees to respond to single or combined stresses is poorly understood to date. Our study therefore aims to determine the role of biotic (insects), climatic (drought), and soil moisture regime (dry and mesic) stresses and their interactions on black spruce mortality in the boreal forest. We hypothesize that (1) trees at dry sites will undergo greater declines during periods of climatic stress, that (2) trees in the western region (Abitibi) are more vulnerable to drought than in the eastern region (North Shore), and that (3) the frequency and intensity of growth declines predispose trees to mortality. We sampled 60 pairs of dead and living trees in two types of soil moisture regimes in the Abitibi and North Shore spruce-moss forest. The experimental design was inspired by epidemiology, an approach that is still little used to study tree mortality. Dendrochronological analyses reveal that large-scale climate is the main driver of growth variations. The effect of summer drought is detrimental to trees in Abitibi, whereas on the North Shore, spring drought stimulates growth. Stress from spruce budworm outbreaks is trivial in both regions. Finally, the effect of past stresses on vigour persists for up to 30 years after the event. This study contributes to the understanding the effect of stresses on trees at different scales, in a context of climate change.

Keywords : forest ecology, dendroecology, *Picea mariana*, water deficit, stress legacy

1.1 Introduction

Recent mortality and die-off episodes in forest biomes have been reported worldwide and especially in northern forests with twice the rate of the global average (Allen et al. 2010; Anderegg et al. 2013; IPCC 2013). This warming is likely to affect the productivity of the boreal forest (Lloyd and Bunn 2007). Large mortality events linked with drought have changed the landscape in the last decades, from aspen stands to evergreen forests (Kljun et al. 2006; Beck et al. 2011; Hogg et al. 2017). These same hot-dry climatic conditions that lead to water stress for trees also modify insect ecology and trigger outbreaks (Powell and Logan 2005; Berg et al. 2006). Stress interactions therefore increase the vulnerability of boreal forests to insect outbreaks, as a result of increasing temperatures (McNulty and Aber 2001; Berg et al. 2006).

Tree adaptation to drought lies generally in hydraulic and stomatal responses. Delayed growth and die-off can occur due to hydraulic malfunctions and deficits in carbon storage (Bréda et al. 2006). Adaptation to periods of high transpiration periods is closely linked to the soil-root system by moisture accessibility and absorption efficiency (Bréda et al. 2006). Root distribution is constrained by soil properties (texture, soil depth, etc.), while development and survival depend on resource availability (water table, oxygen supply, nutrients, etc.) (Eissenstat et al. 2000). For instance, trees growing in moderate drainage conditions could benefit from higher spring temperature, while radial growth would decrease in dry environments. Site drainage heterogeneity changes black spruce vulnerability to climatic stress (Girardin et al. 2016a), in addition to determining the amount of water retention, winter snow depth, spring water deficit, canopy conditions, etc.

Black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) dominates Canadian boreal landscapes, covering 365 Mha of vegetated lands in Canada (Beaudoin et al. 2014). It is currently

recognized that black spruce forests are responding to climate change through an increased capacity to grow and assimilate atmospheric carbon whereas growth declines have been observed for other species (Kurz et al. 2013; Girardin et al. 2014a; Marchand et al. 2019). These positive and negative effects of warming on black spruce growth are likely due to water availability constraints and higher metabolic costs caused by rising temperatures (Girardin et al. 2012). Previous studies on the relationship between black spruce growth and climate have highlighted the negative effect of previous-year summer and autumn temperatures (Marchand et al. 2019).

Insect outbreaks and drought vary in time, space and their complex patterns are being modified by climate change, but unlike fire, mortality due to drought and insects often manifests following a time-lag decline (Gauthier and Vailancourt 2010). One of the most important defoliators in Canadian boreal forest, the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.); SBW), usually kills its host in six years (MacLean 1984). The SBW's effect on secondary host mortality like black spruce has been linked to climatic stress preceding an outbreak (De Grandpré et al. 2019). Spatio-temporal interactions of stress factors, e.g. droughts and insects, thus provide a great challenge to tree resilience, compared to their individual effects (Barber et al. 2000). Vulnerability thresholds can be exceeded when heat waves boost the initial development (Allen et al. 2010; Scheffer et al. 2012). Meanwhile, trees that survive stress but didn't recover to their initial vigour are more vulnerable to contributing factors and may thus decline slowly to their death (Anderegg et al. 2015a). Changes seen in boreal ecosystems suggested that forests are increasingly vulnerable to insect outbreaks, which are closely linked with higher temperatures (Berg et al. 2006). Range expansion and magnitude of severity of forest insects outbreaks are occurring in Europe and North America, including spruce budworm (Logan et al. 2003; Pureswaran et al. 2015). The insect's population is moving North, affecting stands untouched until recently. The long-term viability and vigor of black spruce according to growth conditions remains uncertain and its resilience may be unpredictable.

Ecological site conditions can potentially influence a tree's vulnerability to defoliation, though there is no consensus on this relationship. While (Maclean and Mackinnon 1997) showed that trees on mesic sites were more vulnerable to insect attack, (Dupont et al. 1991) found more mortality on dry or wet sites, compared to mesic sites. Meanwhile, (Bergeron et al. 1995) found that site characteristics such as moisture regime had little effect on SBW caused mortality. Xeric site conditions either had no effect or favored post-insect survival and the opposite has been observed following drought. Greater mortality has been observed following drought on xeric sites than mesic sites for oak species (Elliott and Swank 1994) and pine-oak woodlands (Gea-Izquierdo et al. 2014). The few studies on the effects of interactions between drought and insect herbivory provide equivocal evidence (Kolb et al. 2016). (Itter et al. 2019) suggest increased resistance to drought following forest defoliator thinning, while (De Grandpré et al. 2019) suggest that drought pre-disposes trees to insect induced mortality.

Some of these differences may be due to regional climate, soil conditions and species phenology. Itter et al. (2019) noted longer lag times for drought in western Canada while outbreaks were less severe, the opposite of what was observed in Eastern Canada. If the effects of interactions are robust, we would expect that they would be similar everywhere but modulated by regional differences in environment. On the other hand, if regional differences are more important than a decoupling of relationships would be expected. As global warming and drying is increasing the number of locations affected, as well as the frequency and severity of disturbances and their interactions it is imperative to better understand mortality patterns across sites types and regions following interacting disturbances.

The aim of this study is to investigate the interactions between climatic (water availability) and insect induced stresses and hydric regime on black spruce across and within regions. To address this topic, we conducted a field study of tree mortality/survival in mature black spruce-dominated mature stands, for two types of

soil moisture (drainage). Our objectives were to (1) identify tree growth decline periods in recent history (since 1900), (2) assess which climatic variables are more strongly associated with growth for the previous and current growing season and (3) test if past stresses have a persistent impact on recent tree vigor.

1.2 Methods

1.2.1 Study areas

The study was conducted in two regions of Quebec (Abitibi and the North Shore), in the black spruce feather-moss bioclimatic domain (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Both regions differ in terms of annual and monthly climate conditions (Figure 2). Temperature regime in the western region (Abitibi) is slightly warmer than in the East (North Shore). Their precipitation regime is more contrasted, where the total annual precipitation for the North Shore region ranges from 1100 and 1300 mm, and from 700 to 800 mm for Abitibi (Robitaille and Saucier 1998). The difference in water regime is greater during the winter (Figure 2). The length of the growing season is between 150 to 160 days, about 10 days longer than in the North Shore (Robitaille and Saucier 1998).

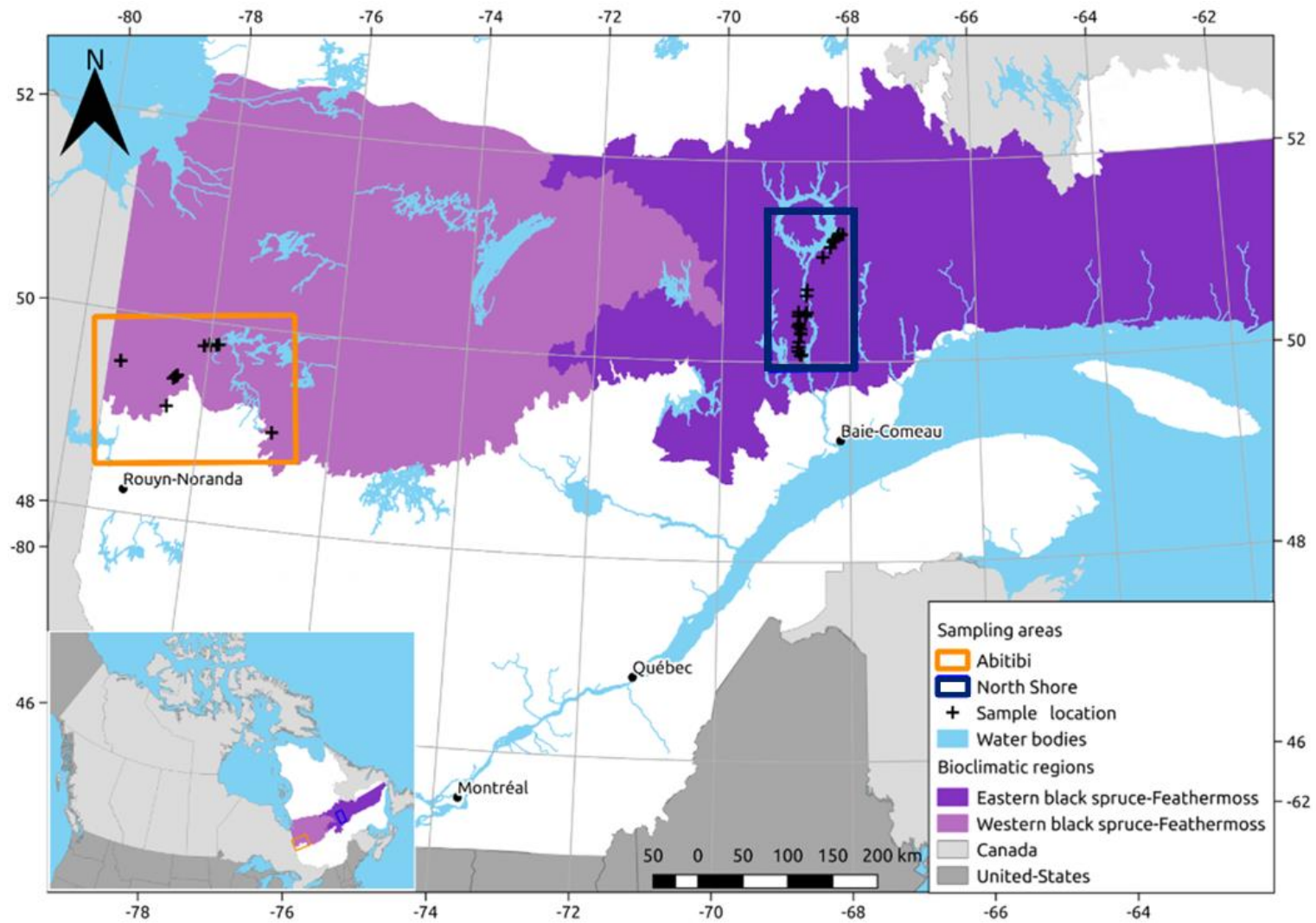


Figure 1 Location of the 230 study sites across the black spruce feathermoss bioclimatic domain.

The Abitibi region is part of the Northern Clay Belt of Quebec, a physiographic region characterized by lacustrine deposits, dispersed till deposits and flat topography (Vincent and Hardy 1977). In the North Shore, topography is moderately rugged and the dominant surface deposit consists of undifferentiated till. Fire is the main natural disturbance in this black spruce-dominated area. The mean fire return interval is much longer in the North Shore (270 years or more) than in Abitibi (105 years), due to maritime and continental conditions (Dansereau 1990; Bouchard et al. 2008). In the Abitibi region, the short fire cycle favors pioneer species such as poplar and birch, or those that are adapted, such as jack pine and black spruce, and disadvantages balsam fir. On the other hand, the longer fire cycle on the North Shore creates favorable conditions for shade-tolerant species such as balsam fir and white spruce, which are the main hosts of the spruce budworm (MFFP 2014).

Both Abitibi and the North Shore are affected by spruce budworm outbreaks and are among the main infestation hot spots in the province of Quebec. For the last five outbreaks (1915–1929, 1946–1959, 1976–1991 and 2006-now) the SBW has had a moderate impact on population dynamics, with the exception of the two most recent outbreaks (1976-1991 and 2006 to now) (Bouchard and Pothier 2010; Boulanger et al. 2012; MFFP 2019). Also, there are regional differences in the severity of outbreaks, for example, the 1950s epidemic was barely present on the North Shore, even if balsam fir stands are more abundant and the proportion of fir in spruce stands is higher. In fact, this regional difference is due to significantly colder than normal spring temperatures in the North Shore (Pureswaran et al. 2015). In the end, there is a possible difference in the impact of stress depending on regional maritime or continental conditions.

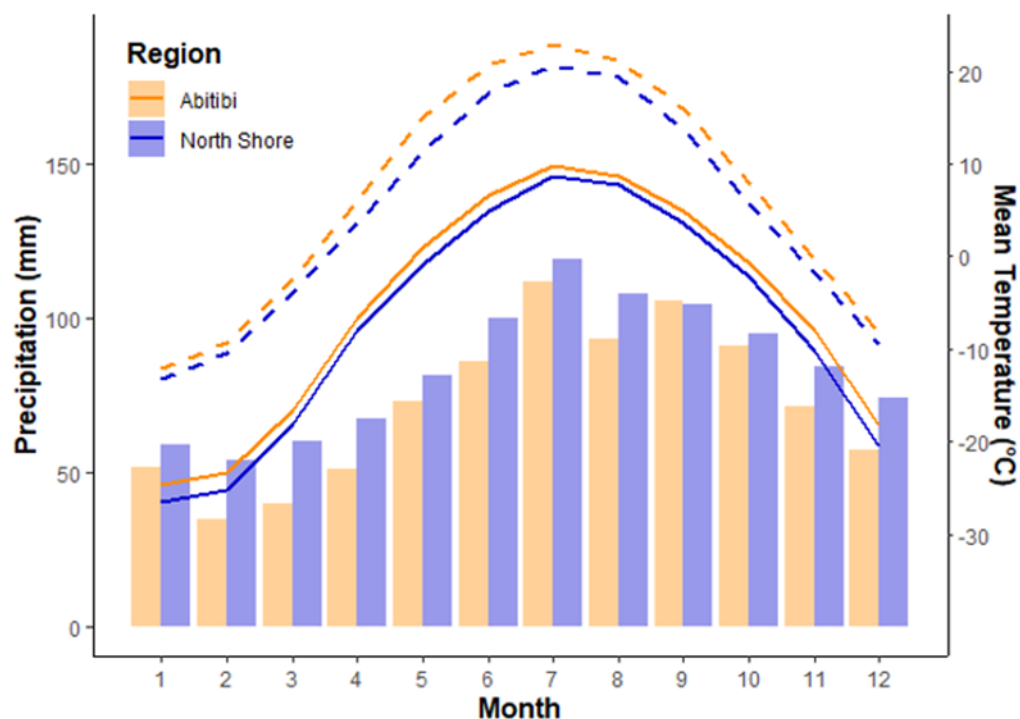


Figure 2 Maximal monthly temperature (dash line), minimal monthly temperature (solid line) and total monthly precipitation (bars; averaged over the period 1981–2018) for both regions examined in this study. Climate data were obtained from (McKenney et al. 2011)

1.2.2 Field sampling methods

In the summer of 2018, we sampled 118 trees in Abitibi and 112 trees in the North Shore (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). As one of the goals was to evaluate whether tree mortality was affected by moisture regime, site selection was stratified based on mesic and xeric growth conditions, according to dominant tree size, mineral soil thickness and understory vegetation composition. Mesic sites were characterized by dominant trees of minimum 15 cm at diameter breast height (DBH), with understory vegetation dominated by moss and herbaceous vegetation and a soil thickness of minimum 5 cm on till or bedrock. Xeric sites had to be dominated by mature trees of minimum 9 cm DBH and were located on the top of hilly topography, with patchy bare

ground. The typical dry stand is low-density, open canopy, non-tree vegetation is dominated by lichens and ericaceous shrubs, the main mode of reproduction is layering and mineral soil thickness is less than 2 cm, directly on bedrock.

In each study region, stands were selected according to the following criteria: (a) dominated by black spruce; (b) mature stands with dead standing trees; (c) light slope ($< 15^\circ$); (d) more than 40 meters away from any open areas like roads or logging and at least 5 meters away from large canopy gaps ($>25 \text{ m}^2$). All stands were of natural origin, without recent major disturbances.

At each site, paired live and dead black spruces trees without major signs of degradation were sampled for tree-ring analysis. We based our design on an epidemiological study design, pairing both healthy and sick subjects to analyse comorbidity. The selection of trees was first determined by dead standing trees of dominant DBH class, then paired with a living tree of the same DBH (difference $< 20\%$), same height, same canopy position and a maximum distance of 15 m from each other, to ensure the most similar growing conditions. For the dead tree samples, we selected snags (standing trees), to avoid mortality caused by windthrow. Based on a study on boreal species snag recruitment, the oldest black spruce snags could stand 30 years after death (Anger 2011).

For each selected tree, DBH was measured and a stem cross-section was sampled at a height of 1 m to avoid heart rot and bark decay. The year of mortality was defined as the last visible formed ring. There may be a 1-3 year lag between the mortality date and actual death, since trees stop growing before photosynthesis stops (Krause and Morin 1995).

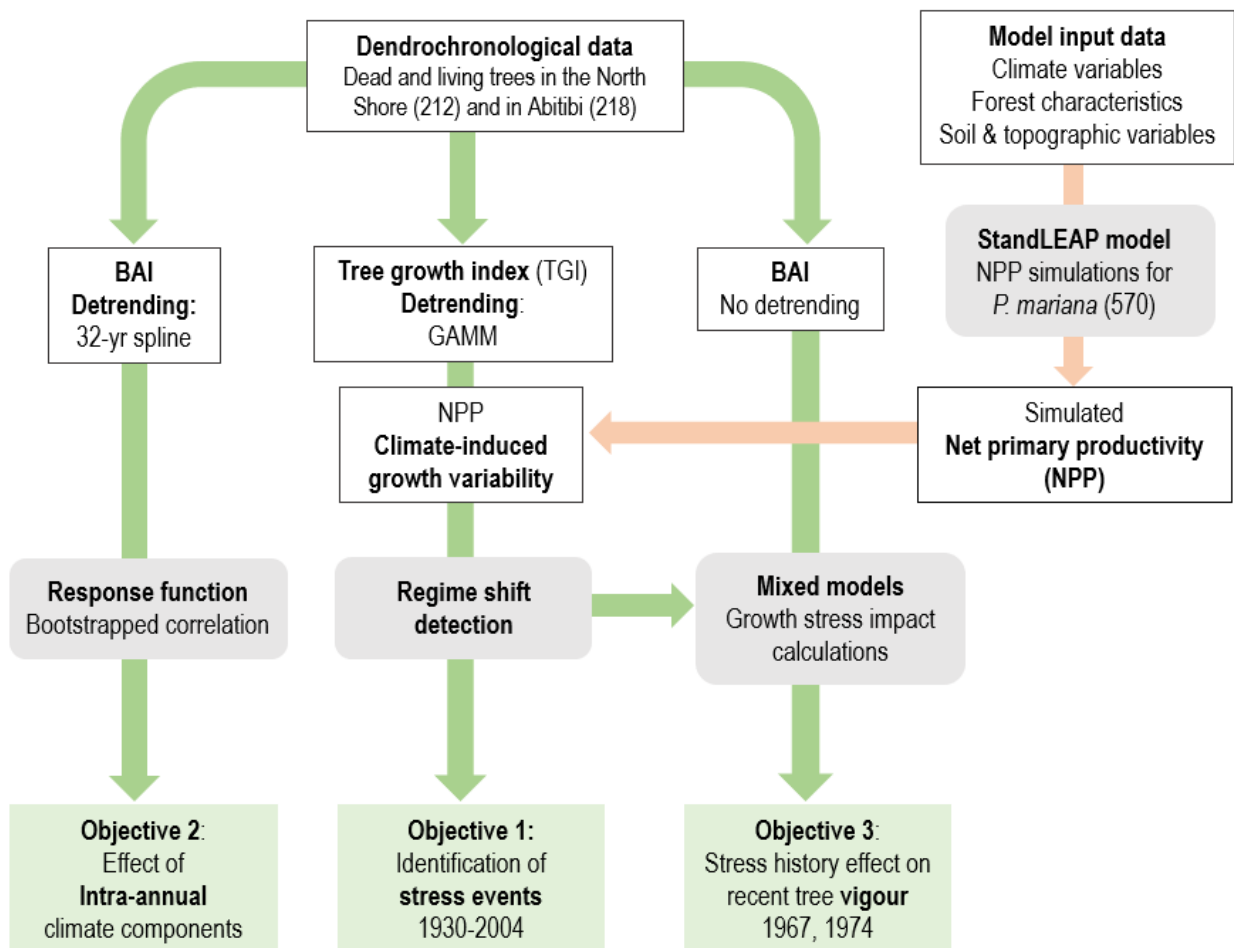


Figure 3 Methodological and statistical framework of the study (adapted from De Grandpré et al. 2019)

1.2.3 Tree-ring analysis methods

All samples ($n=230$) were dried, then sanded with progressively finer grits until individual xylem cells were visible. Samples were then cross-dated using pointer years. For tree ring measurements, we used two radii ($>90^\circ$ from each other) per cross-section. About half of the samples were measured using a high-definition scanner and Cybis' software Coorecorder and CDendro (Larsson 2013). The other half of the samples had a portion of rings that were too narrow for the scanner, so we used a Velmex measuring

system to a precision of 0.01 mm, coupled with Tellervo software (Brewer 2014). The accuracy of the crossdating was then validated using COFECHA (Holmes 1983).

Ring-width measurements of the two radii were averaged and converted to basal area increment (BAI; cm²/year) using the package `dplR` in R (Bunn 2008). For series detrending, we used different methods, according to the study objectives (Figure 3 Methodological and statistical framework of the study (adapted from De Grandpré et al. 2019)). We first used a generalized additive mixed effects models (GAMMs) to detect growth declines and visualize growth synchronicity. This method is rather conservative and removes age and size effects on growth trends. It is then possible to keep stress-related growth declines by fitting a tree-specific model while maintaining low-frequency climate signals (Girardin et al. 2016a; Marchand et al. 2019). We applied a logarithmic transformation to address the skewed distribution of BAI (LBAI). The structure of the model is as follows:

$$\log(\text{Bai}_t) = \log(\text{BA}_{it}) + s(\text{AgeC}_{it}) + (\text{TreeID}_{it}) + \text{corCAR1}_{it},$$

where BAI of tree i at year t , BA is the basal area of tree i at specific year t (BAI cumulated) and AgeC is the cambial age of tree i at year t . We added an autoregressive term, CAR1 (continuous autoregressive correlation of order 1), to consider temporal autocorrelation. Site is considered as a random effect. The 10 first years of growth for each individual were removed, to avoid the “Juvenile Effect”, when growth is not linked to abiotic factors (Loader et al. 2007). Standardized series are subsequently named “tree growth index” (TGI).

In order to meet objective 2, we validated pre-determined tree groups, according to region, drainage type and living status, for a total of eight groups. To do so, we used a 32-year spline, keeping only high frequency signals, to build master chronologies using the detrend function in `DplR` package (Bunn 2008) (Appendix B). We performed principle component analysis (PCA), using the R package ‘`vegan`’, version 2.5-6’ (Oksanen et al. 2019), to visualize possible distinct grouping within tree groups.

No distinct groups of growth-climate responses were identified by the PCA in each region. The common signal explained by the PC1 for each tree group is between 30 and 48%, indicating they were suitable for grouping and that we can go further with climate analysis (Figure 4). The proportion of the PCI explained suggests that common growth trends are higher in Abitibi than in the North Shore. This may be explained by the spatial distribution of the sample, which is less extensive latitudinally. The evolution of those tree groups growth trends on a time scale shows group synchronicity (Figure 4).

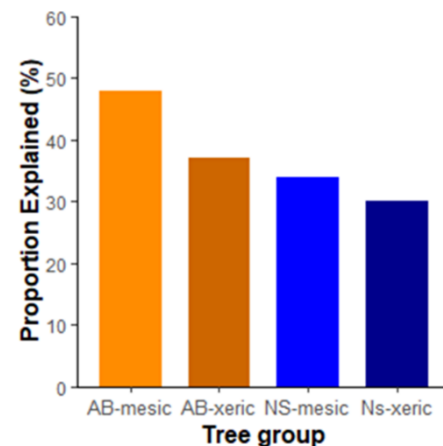


Figure 4 Proportion of variance explained by PC1.

Finally, to meet objective 3 (testing the influence of past stress on recent vigor), we used BAI to calculate the mixed model's variables (Tree vigor and stress impact) (De Grandpré et al. 2019).

1.2.4 Assessing climate stress periods

In order to assess regional growth-climate responses, we compared our observed growth responses to a growth simulation for black spruce, adjusted for each of the sampled regions. We used monthly weather averages for daily maximum and minimum temperatures and annual precipitation to assess climate only growth variability, using the StandLEAP model (version 0.1 SVN) (Raulier et al. 2000; Girardin et al. 2014a, 2016a). The model's climate sensitivity accuracy in predicting NPP has been validated in many studies across Canada's boreal forest (Girardin et al. 2014a, 2016b; De Grandpré et al. 2019). Climatic data were random homogeneous locations in each region interpolated from the closest meteorological stations, as a function of latitude, longitude and elevation of each site using the ANUSPLIN software (Hutchinson et al.

2009; McKenney et al. 2011). A total of 570 random locations, included in a 20 km buffer from sampled trees, were used to generate monthly NPP estimates (1901-2018).

These estimates are based on the Physiological Principles Predicting Growth (3PG) model (Landsberg and Waring 1997). StandLEAP works with photosynthetically active radiation (APAR) and canopy-level gross primary productivity (GPP), using species-specific radiation use efficiency (RUE) coefficients that vary according to environmental factors. NPP is then calculated as the subtraction of the autotrophic respiration from GPP, for a given year and location (Girardin et al. 2016b). We obtained environmental input data from (Beaudoin et al. 2014) and (Mansuy et al. 2014) and used forest composition (% cover), above-ground biomass (Mg/ha), tree density (stems/ha), stand age (years), mineral soil texture (% sand, clay, slit), aspect and slope (degrees). We then used NPP simulations, as an expression of growth, to determine years of climate driven stress on black spruce. We generated one simulated growth curve by region and didn't consider dividing by drainage type, due to the difficulty of distinguishing xeric environments on the whole iteration grid. Correlation between a region's NPP and tree group chronologies ranged between 0.33 and 0.41, which shows that growth variation is similar enough between sampled trees and simulated growth to proceed with analysis (Appendix F).

To assess biotic stress events, we used annual outbreak maps and studies on spruce budworm outbreak spatio-temporal history for each region. Records show defoliation between 1967 and 1992 for the whole province (Appendix C). A study conducted in Abitibi shows that the maximum outbreak duration was from 1974 to 1985 for the northern insect range (black spruce-feather moss domain) (Jardon et al. 2003). On the North Shore, the defoliation period is about the same, though (Bouchard and Pothier 2010; De Grandpré et al. 2019).

1.2.5 Detection of growth regime shifts and stress events

To assess objective 1 i.e. changes in growth regime from TGI, we used the Sequential Regime Shift Detection macro in excel (Shift Detection 3.2) (Rodionov 2006). The software is designed to automatically detect statistically significant shifts in the mean level and the magnitude of fluctuations in time series. We set the significance level to 0.1, the cut-off length window to 6 years and Huber's weight parameter to 1, which pertains to outliers. The software handles the red noise problem with IP4 (Inverse Proportionality with 4 corrections) method, a serial correlation according to sample size. Prewhitening was set with a subsample size of 3 and the shift detection was run from 1901 to tree death or sampling year. We then pooled years according to NPP stress periods. One regime shift detection means that a decline occurred and changed the following vigour (mean growth). A growth decline can occur without detection, meaning that the tree was resilient and recovered completely within the time window specified in the parameters.

1.2.6 Analyses of tree growth and intra annual climate relationships

We determined the growth-climate response of tree groups by using the response function method (Fritts 1976). We performed bootstrapped correlations on standardized chronologies and climate components using the package 'boottrees version 1.2.4' (Zang and Biondi 2013). This method is known to solve the multicollinearity problem of principal components in ordinary least squares regression. We used the monthly mean precipitation, monthly mean minimal and maximal temperature and also a moisture index: Vapor Pressure Deficit (VPD). We used VPD data from the StandLEAP model output, first generated for the NPP. Increased VPD associated with higher temperatures amplifies the effects of drought. We generated the response functions with VPD separately, since the explained variance overlaps with precipitation and temperature.

1.2.7 Testing the influence of past stress impacts on tree vigour

For objective 2, we tested if two important past stress periods have a persistent impact on recent tree vigour. Years of growth stress from the regime detection were pooled by NPP stress periods. Linear mixed-effect models were fitted to each tree BAI, using the `lme` function in the `nlme` package (Pinheiro and Bates 2019). We used a set of candidate models presented in **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** that correspond to our research questions and tested both regions separately. We used mixed-effect models to consider site location and to assess the additive and interactive effects of stress impacts, living status, DBH when vigour is tested and drainage type. All models included tree size effect, in order to control this variable known to modify tree response to various stress, without testing its variations as a hypothesis. We then progressively add all other predictors in order to estimate a different set of coefficients. A model with all predictors means that tree vigour varies with stress impact, living status and drainage type, while a model with an interaction between living status and impact stress would consider that vigour varies differently with stress impacts for living and dead status (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

Within a region, trees were sampled at different sites, for which location based on spatial proximity was included as random intercept to account for spatial growth variation. Past stress impacts periods were chosen according to NPP regional series and regime shift detection output. We checked for data multicollinearity using variance inflation factors and Pearson's correlations. Plots of residuals were used to assess whether model assumptions were met (normality of errors and random effects) and to test for heteroscedasticity. We applied a logarithm transformation on vigour values to meet proper conditions.

Table 2 Set of candidate models estimating *Picea mariana* (BAI growth) at time t as a function of DBH, status (dead or alive) and past stress impacts.

Models	Biological hypothesis
DBH + Drainage	Vigour changes mainly according to drainage class. No effect of past stresses, similar vigour in dead and living trees.
DBH + Drainage + Status	No effect of past stresses, vigour varies with status (live or dead) and drainage type.
DBH + Status + Impact + Drainage	Vigour varies with stress impact, status and drainage type.
DBH + Status * Impact + Drainage	Vigour varies with stress impacts for living and dead status.
DBH + Status + Impact * Drainage	Vigour varies with stress impacts for mesic and dry conditions.
DBH + Impact * (Status + Drainage)	Vigour varies with stress impacts for site moisture and living and dead trees.

1.3 Results

1.3.1 Identification of stress periods

In both Abitibi and North Shore, the Tree Growth Index (TGI) from mesic sites begins to differ from tree growth on xeric sites at the end of the 70s (Figure 5 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). At that point, the SD of the radial growth of living trees SD remains stable, while the synchronization of dead trees decreases, reflecting an important stress event. For xeric sites in Abitibi, this division between the variability in growth of living and dead trees occurs closer to 2000, though all tree growth begins to be less synchronized around 1980. On the North Shore, trees from xeric sites have a similar trend of decline since the mid-80s. The growth of dead trees from mesic environments although starting to differentiate from that of living trees in the 1980s has only a marginally weaker common signal than that of living trees.

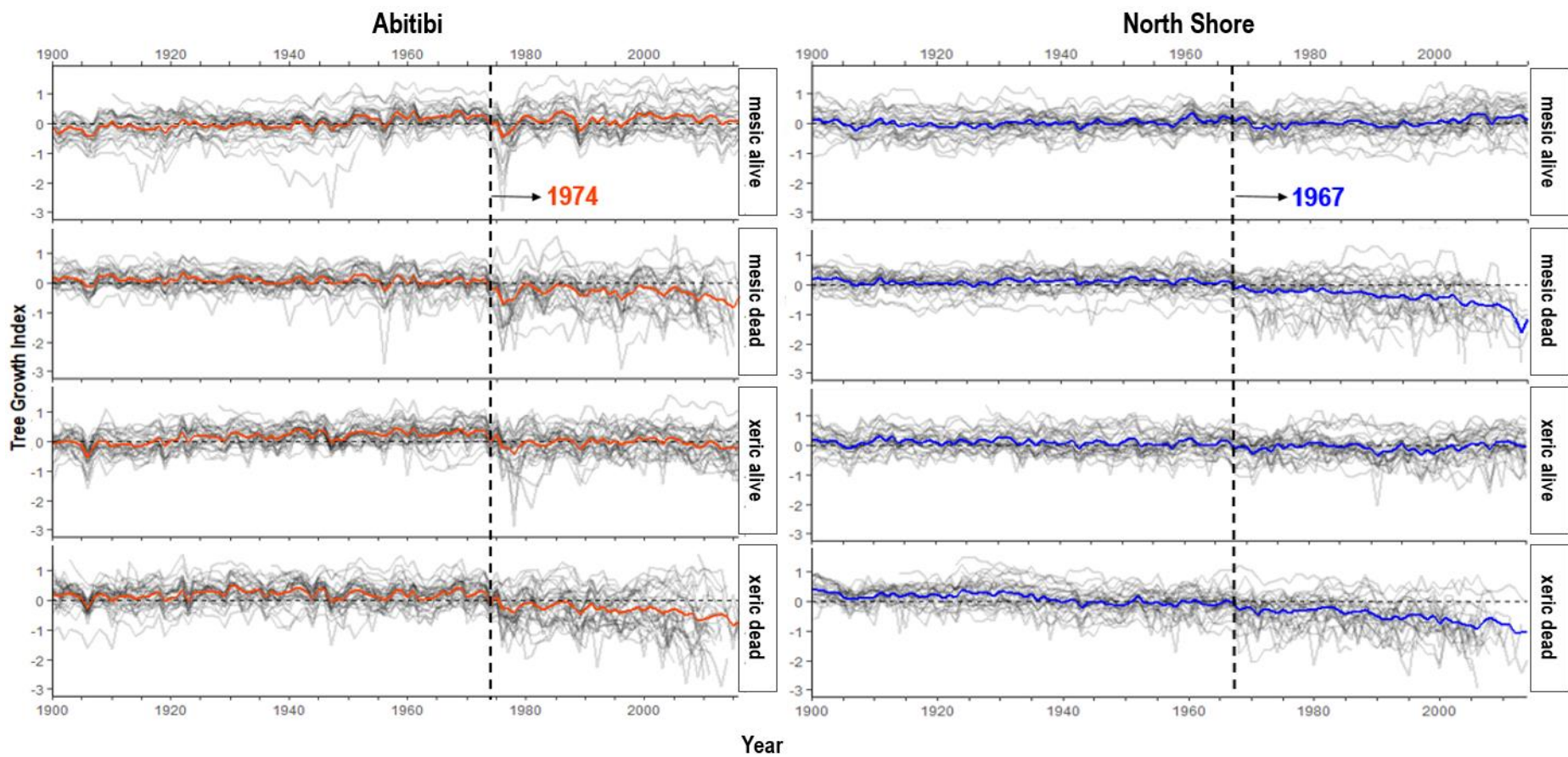


Figure 5 Tree growth index for each tree group, according to region, drainage type and living status. Horizontal dashed line is a coefficient of zero. Vertical dashed line corresponds to the beginning of the decline in growth

1.3.2 Mortality distribution

Mortality in the North Shore region is more extensive over time, whereas in the Abitibi region most mortality is concentrated between 2012 and 2016 (Figure 6). Mortality is also spread out over a longer time period on xeric sites and concentrated over a smaller number of years on mesic sites in Abitibi. However, mortality patterns are similar between drainage types in both regions. In the North Shore, most of the trees established between 1760 and 1860 in the North Shore and between 1820 and 1900 in Abitibi. A peak of mortality is observed in 2009 in the North Shore and between 2012 and 2014 for Abitibi.

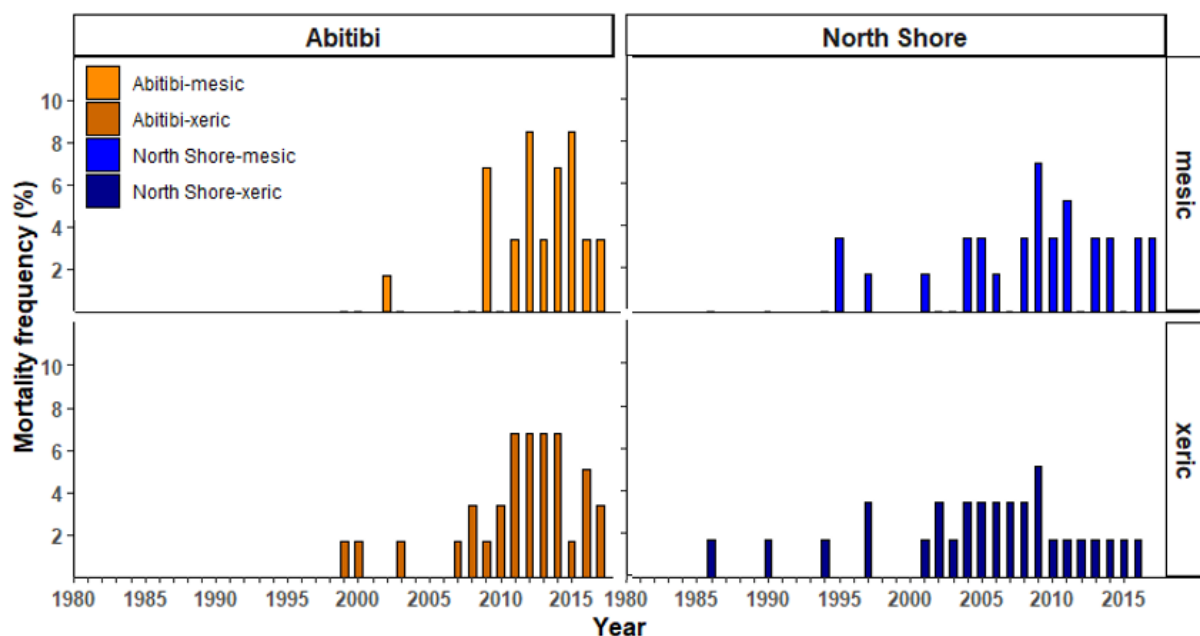


Figure 6 Frequency distribution of tree mortality for both regions, according to drainage type.

Figure 7 shows the simulation of net primary production. This approach allows the visualization of tree growth according to species, climate and soil type for a given area. This provides an accurate picture of growth trends without the influence of biotic stresses. The wide range of growth between 1900 and 1925 may be due to lower quality data. Despite the lack of measured climate data, studies suggest that this period was

cold and dry (Girardin et al. 2016a). We therefore decided to focus on the period from 1930 until now. However, there is a sharp NPP decrease in the NS region between 1967 and 1976. Although the trend is much less important in the Abitibi region, we still observe a decline in NPP during the same period especially during the later phase. Using this approach, we identified the following stress periods: 1943-1948, 1954-1956, 1967-1971, 1974-1976, 1983-1985, 1988-1989 and 1994-1996.

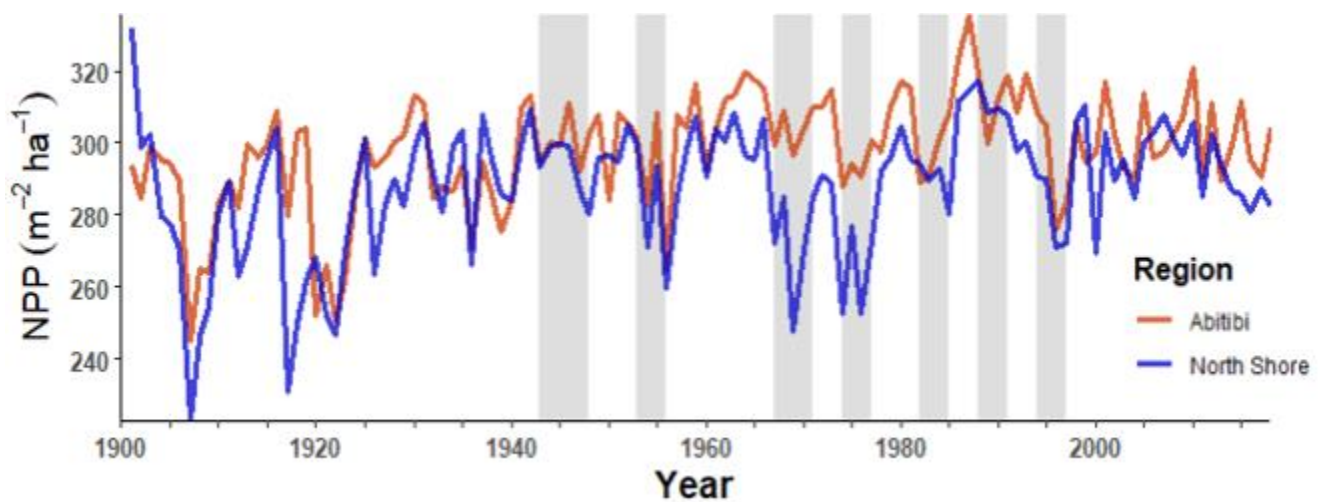


Figure 7 Simulated net primary productivity (NPP) using StandLeap for both regions based on climate. Superimposed in gray are the identified climatic stress periods to be subsequently used in declines analyses. Growth declines are defined as the first year of d

1.3.3 Objective 1 : Identification of tree growth decline events

Based on the actual tree growth and the identification of periods of stress events using the NPP simulation (Figure 7), we ran regime shifts detection on each tree group chronology to identify growth declines from 1900 to now, as described in the methods (Figure 8). The detection of a regime shift means that a decline in growth occurred and subsequent vigour (mean growth) was reduced. A growth decline could occur without detection, meaning that the tree was resilient and recovered completely within the time window used to detect a shift specified in the detection parameters.

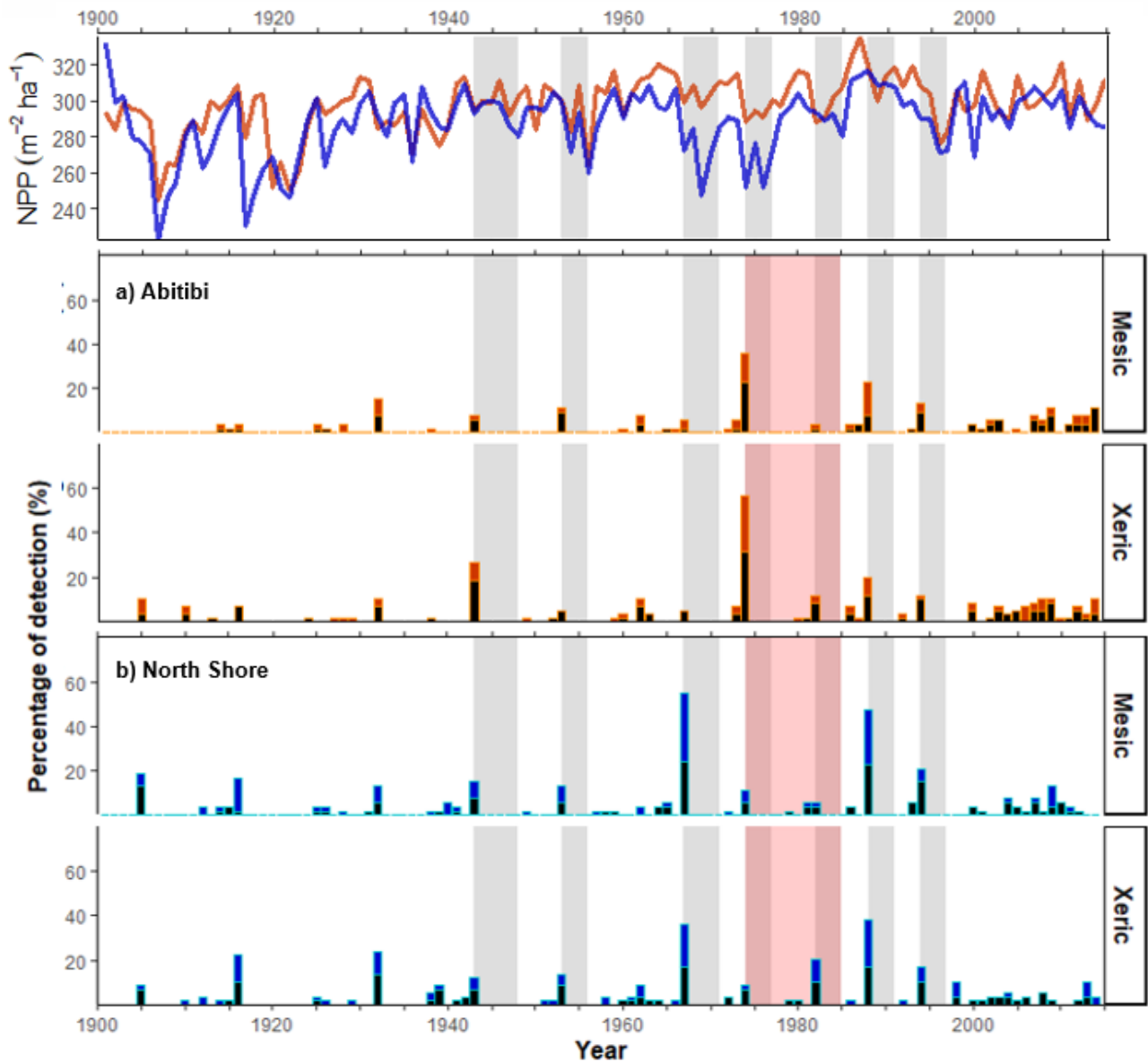


Figure 8 Percentage of negative declines for tree groups (Abitibi in orange, North Shore in blue), according to their living or dead status (stacked bars). The dead trees are the dark part of stacked bars and the light-color part is for living trees. The first graph lines are a recall of the simulated net primary productivity (NPP) for both regions. Superimposed in gray are the climatic stress periods identification and in pink the extensive SBW outbreak period for the area.

Black spruce growth for the last century shows similar patterns between the two regions, though the frequency of declines however differs for some periods. Starting with 1905 and 1916 stresses, the North Shore is more affected, which is consistent with NPP curves. The mid 40s stress had a stronger effect on trees that eventually died in Abitibi on xeric sites, represented by the black part of the stacked columns.

In Abitibi, the focal decline occurred during the 1974-1976 period, where 46.2% of trees recorded declines. The rate of detection of decline for xeric environments is higher than on mesic sites. In this period there is a potential interaction with climatic and biotic stress. The North Shore region has a distinct focal decline for the 1967-1971 period (Figure 8) thus slightly before the main decline in Abitibi. This means that the trees were already growing more poorly than in the past when they entered the mid 70's stress period, where only 20% of trees recorded a decline. The study trees also showed poor resilience to the 1988-1989 stress, especially on the North Shore although declines are evenly shared between dead and living trees. Finally, the 1994-1996 stress affected trees that eventually died by further weakening trees already in decline. At this point, living trees seem to have recovered from past declines, while dead trees enter a mode of constant, desynchronized decline.

1.3.4 Objective 2: Assess the effect of intra-annual climate components incidence on growth

To meet Objective 2, we verified whether growth is driven by a climatic stress occurring during definite months, for the current or the previous year according to tree groups (region, drainage, living status). In Abitibi, growth is inversely correlated to VPD and maximum temperature of the preceding year's growing season. Evapotranspiration in June and July are significantly correlated to the following year's growth, especially in xeric environments. Current year June VPD is also inversely correlated to growth. We also observed a lagged effect of moisture deficit on growth.

Higher minimum temperature in March and April is consistent with better growth for both living and dead trees in mesic environments for dead trees from dry sites in Abitibi.

Meanwhile, trees on the North Shore seem to benefit from dry and warm conditions during May. A negative correlation between growth and current year March and May precipitations is stronger for the region. There's also a positive correlation between dead trees on mesic sites and VPD for current year. Finally, higher minimum temperatures in the previous year's August and October negatively affect the next year's growth.

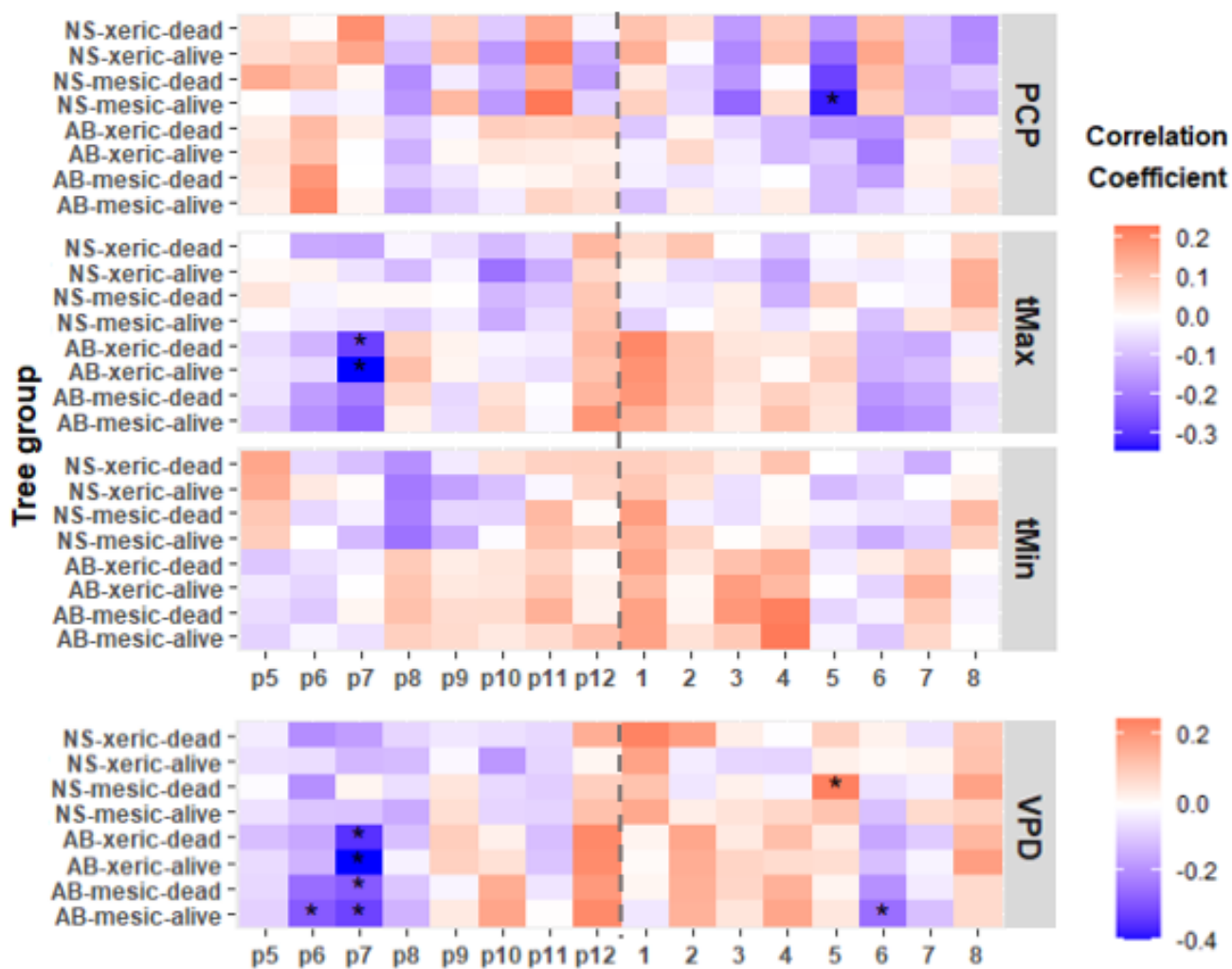


Figure 9 Bootstrapped correlation coefficients with 95% confidence intervals (* = significant at 0.05) within *Picea mariana*'s tree groups chronologies. Climate variables are set by months, starting from May of previous year (p5) to current year August (8). A positive value (red) for the response function statistic for a given month indicates a direct relationship: the greater the climate value, the greater the growth. A negative value (blue) indicates an inverse relationship. The dashed line is the limit between the previous and current growing season.

1.3.5 Objective 3: Evaluate stress history effect on recent tree vigour

The third objective of the study was to test if past stress history has a long-lasting effect on reducing tree vigour, thus evaluating ecological memory. We tested the effect of tree size, drainage type, status of the tree as living or dead when sampled and past stress impacts (as described below) on tree vigour during the 1999-2003 period (Vigour2004). We chose this period for recent vigour because of increasing mortality starting in 2004 (Figure 6). We tested the 1967-1976 stress impact, because this period corresponds to a subsequent change in growth between dead and living, besides a globally lower growth regime in both 1967-1971 and 1974-1976 stress periods (Figure 8). Although the other identified stress periods affected tree growth, they did not lead to differences in growth patterns between the dead and the living. We also chose the 1994-1996 stress impact, which is closer to the tested vigour period and affects more dead trees than living ones. Another element to consider is that the period 1967-1976 also corresponds in part with the beginning of the SBW outbreak (Figure 8).

Model selection shows that vigour in both regions is best explained by the same model which is the full model without interaction terms (Appendix D). In Abitibi, three linear mixed-effects models adjusted for Vigour2004 were determined to be equally good (i.e. $\Delta AICc < 2$), each of those included DBH, drainage, living status and stress impact of 1967-1976 model. The difference between models is in the inclusion of an interaction between the stress impact and the living/dead status or the drainage. We kept the model without interactions based on the comparison of the maximum likelihood of the models with and without interactions, which turns out to be uninformative. On the North Shore, only one model fitted $< 2 AICc$, the same as in Abitibi, including all variables, without interactions.

In both regions, the most recent impact stress (1994-1996) was not included in the three best models, meaning that it has little importance on Vigour2004. The 1967-1976 stress did affect Vigour2004, although the effect is more pronounced for living mesic trees in both regions (Figure 10). The xeric tree group might have experienced an important decline before the 1967-1976 the stress period in both regions.

The effect of the dead/living status remains important: trees sampled dead had a much lower vigour in 2004 and were already in decline. Moreover, tree vigour in 2004 does not increase much with tree size. The addition of drainage as a variable does not have the same effect depending on the region. Large confidence intervals around slope estimates of drainage in the Abitibi model, which include zero, suggest that there was no effect of drainage type on Vigour2004 (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

There is much more variability between sampling sites in Abitibi, whereas it is almost null for the North Shore. For both regions, there is a lot of variance within sites. Also, for all the trees that have an impact of zero, it means that the stress impact had a positive effect on subsequent growth. This is either caused by the preceding stress regime leading to canopy opening for mesic environments, following mature tree mortality.

Table 3 Model parameter estimates of the best linear mixed-effects models for Abitibi and North Shore tree vigour in 2004. Values in parentheses represent the 95% confidence interval.

Fixed effects	Abitibi	North Shore
Intercept	3.79 (2.84, 4.74)	3.77 (2.76,4.77)
<i>DBH</i> ₂₀₀₄	0.06 (0.018, 0.09)	0.07 (0.03,0.12)
Status (live vs. dead)	0.66 (0.4, 0.91)	0.82 (0.55,1.09)
Impact ₁₉₆₇	-0.01 (-0.02, -0.005)	-0.03 (-0.03,-0.02)
Drainage (mesic vs. xeric)	-0.43 (-0.89, 0.02)	-0.72 (-1.12,-0.32)
Sample size	109	97
Residual error	0.66	0.63
Standard deviation of random effect	0.3526867	2.55E-05

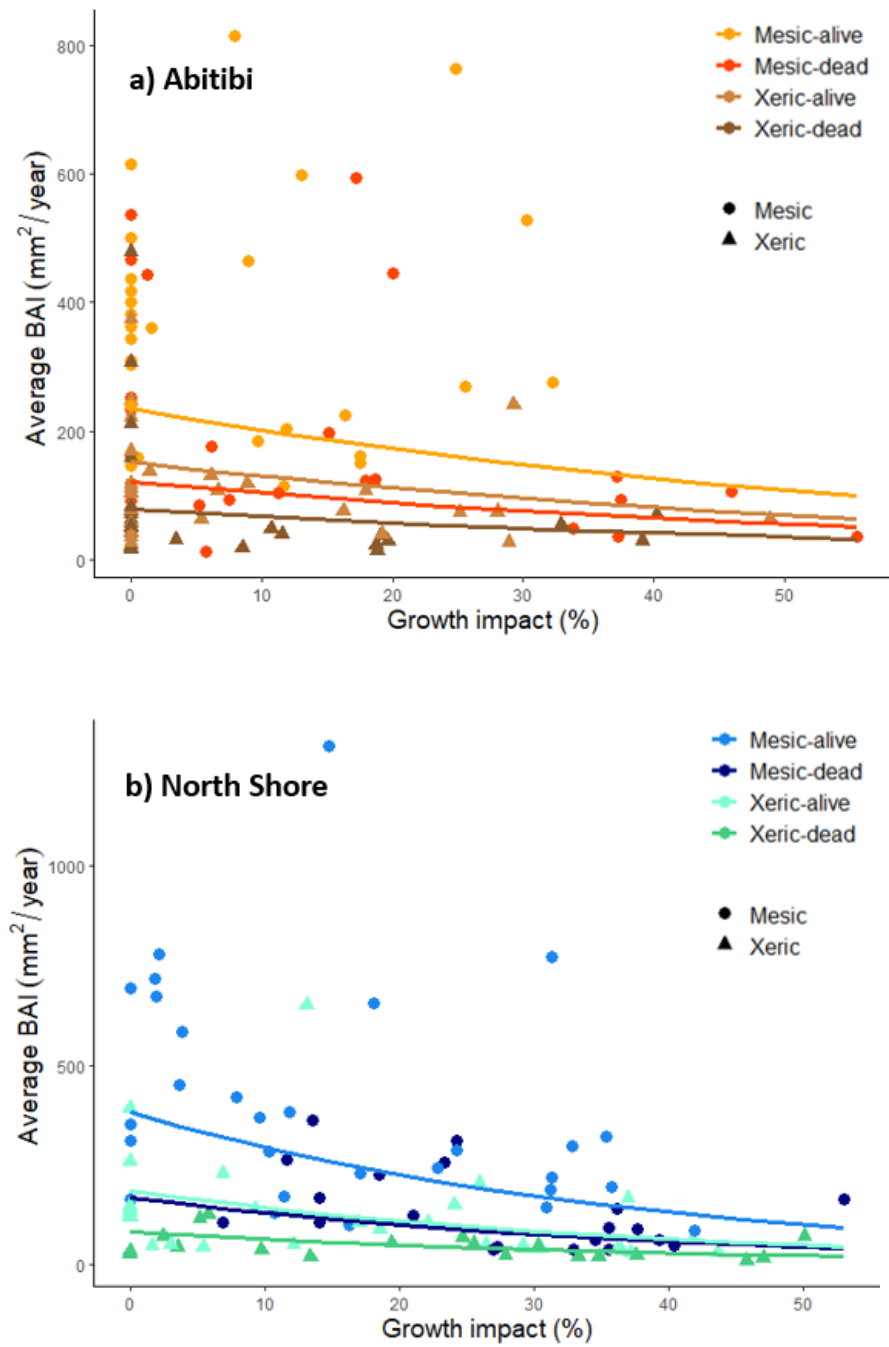


Figure 10 Fitted linear relationships from mixed-effect modelling for mean BAI growth 2000–2004 of live and dead trees and stress impacts of 1967–1976 for a) Abitibi and b) North Shore.

1.4 Discussion

1.4.1 Growth regime shifts trends according to tree groups

Using a tree-ring dataset from a selection of dead and living trees, we document here that large-scale climate components drive the main black spruce growth trends. However, both regions have a distinct focal decline period. This observation is consistent with other research that shows regional differences in response to climatic factors (Payette 2007). From these same growth regimes shifts, dead trees at the time of sampling are desynchronized from living tree growth patterns. Furthermore, the growth of trees that died is characterized by a steady decline, following the local period of climate stress. Others have also observed that trees with lower growth following a stress are more vulnerable and have higher mortality (Suarez et al. 2004). Any factor that causes a growth decline affects a tree's resilience i.e. ability to recover. Recovery failure leads to a slow depletion of carbon reserves that culminates in death (McDowell et al. 2008). Lower vigour combined with subsequent stress is likely to cause a decline in growth that can set a tree on a slow decline to death (Van Mantgem et al. 2003). Following the model proposed by Manion, the climatic stress events identified in our study are mostly inciting factors towards death. The climatic stress events identified in our studies are inciting factors towards death. The distribution of mortality shows that, on the North Shore, stress events act as inciting and possibly contributing factors (Manion 1981). In Abitibi, recent and more condensed mortality shows that the selected stress periods were inciting factors, and the contributing stress events may have occurred after 2000 (Figure 6).

Based on growth decline detections, some stress periods had a local or a large-scale effect. The 1905, 1916 and 1967-1971 stresses affected the North Shore more locally, while the 1974-1976 stress affected much of the Abitibi region. The 1943-1947, 1953-

1956, 1988-1991 and the 1994-1996 stresses were more of a global scale impact as they were observed in both of our study regions (Figure 8). This remaining signal represents large-scale climate drivers, as has been documented in other studies on black spruce (Duchesne et al. 2017).

Despite the sharp signal of climate stress, there was no clear evidence that growth was affected by the last spruce budworm outbreak on the North Shore. Trees were already in a lower growth regime when they entered the mid 70's outbreak period (Jardon et al. 2003). However, the quantitative effect of spruce budworm defoliation stress on tree growth was difficult to assess for all of the sampled trees. In fact, studies on defoliation at the northern limit of the insect range show only one or two years of defoliation, or an oscillation in the presence-absence of the insect (Jardon et al. 2003; Bouchard and Pothier 2010). This temporal pattern is outside the usual epidemic framework of six consecutive years of defoliation (MacLean 1984). The spruce budworm outbreak thus contributed marginally to growth decline and death in the North Shore part of the study. De Grandpré et al. 2019 results for the balsam fir white birch bioclimatic area, just south of our study, show more influence of the insect outbreak.

The map of historical spruce budworm outbreak frequency, based on aerial defoliation surveys, from 1967 to 1992 shows that both regions were subjected to a comparable number of defoliation years (Appendix C). The growth pattern during the peak outbreak (circa 1976) however remains stable on the North Shore, compared to Abitibi where it declined (Figure 5). However, the growth decline occurring around 1974-76 in the western region is consistent with both a peak in defoliation and a climatic stress, as illustrated by the NPP simulations (Figure 7). The effect of defoliation on the growth decline is therefore mitigated and our methods could not quantitatively decouple the biotic effect from climate. In the literature, Kolb et al. (2016) noted that the general

interaction between defoliator outbreaks and climate stress is equivocal. Specifically, in the spruce budworm system, Itter et al. (2019) found no interaction in tree growth reductions between drought and SBW although De Grandpré et al. (2019) proposed that outbreaks caused mortality following climate stress.

While it has been suggested that trees on xeric sites are almost twice as likely to die due to SBW than trees on mesic sites (Dupont et al. 1991), we found no significant vulnerability difference between trees from mesic and xeric environments. Another explanation could be that spruce on xeric sites may not have been defoliated by SBW, considering that sampled sites were in habitat conditions unsuitable to the insect (i.e. low stand density, hilly tops exposed to the wind, absence of main host (balsam fir), limited foliage volume, etc) (Greenbank 1963; Régnière and Nealis 2007; Bouchard and Auger 2014). The weak effects that we observe due to the SBW may be explained by past outbreaks of lower severity or absent in the northern part of the commercial boreal forest (Boulanger et al. 2012) or by the fact that black spruce is more attacked only during severe phases of an outbreak (Bognounou et al. 2017). Our results suggest that although the SBW might have been part of the equation, climate is the main driver of black spruce growth decline in the 1970's period in our two study regions.

1.4.2 Climatic drivers of growth

Our analysis of the climate response is consistent with other research suggesting that drought timing and regional location determine tree growth response (Camarero et al. 2015; D'Orangeville et al. 2018; Huang et al. 2018). Our results suggest that the North Shore benefits from drought during May, while trees in Abitibi suffer from preceding year drought in July. Other studies on conifers reported divergent results on the importance of spring conditions on growth (Tardif et al. 2001; Girardin and Tardif 2005) and showed that drought timing during the growing season determines tree's sensitivity.

Our results suggest that black spruce is favoured by earlier springs only in the eastern part of the province. This is consistent with D'Orangeville et al. 2016 and 2018 who suggested that northeastern Québec may benefit from drier springs. Warm and dry conditions during May accelerate snow melt, soil warming, water table lowering and reduction of waterlogged conditions thus initiating earlier root and bud development and earlier growth (Kannenbergh et al. 2019). Other studies have suggested that colder environments on the North Slope may still experience water deficits when roots are frozen during thaw (Berg and Chapin 1994). Those results are thus related to both temperature and humidity. The lack of relationship to warmer, drier springs in Abitibi may be due to lower precipitation and earlier growing seasons than on the North Shore. Also, there is less snow on the ground in the western site than our eastern North Shore site. In Abitibi, growth is more influenced by the maximum temperatures in July of the previous year than of the current year (Girardin and Tardif 2005; Walker and Johnstone 2014). This may be due to warmer temperatures during the previous growing season resulting in a reduction in photosynthetic tissue, which limits radial growth the following year (Fritts 1972). The one-year lag response of Abitibi trees to drought, has been observed in another dendroecological study suggesting that black spruce growth responds primarily to previous year conditions (Huang et al. 2010).

Drought timing had a different effect depending on the region. In our study, the North Shore benefits from drought during May, while Abitibi suffers from preceding year drought in July. Thus, the observed difference of climatic responses among our eastern and western regions confirms the need to consider regional differences. Others have already suggested that different species will respond differently to climate stresses (Huang et al. 2010; Drobyshev et al. 2013) thus our work takes this a step further by showing that even within the same species there will be differences in response to

climate. Global predictions and models on forest response to climate change must therefore also consider regional variations in response of a given species.

1.4.3 Effect of stress legacies on recent vigor

In line with our assumptions, temporally distant but significant stress events have a lasting and sustained effect on recent tree vigor. The impact of the 1967-1976 stress was greater than the effect of the 1994-1996 stress. The fact that models including an interaction with past stress and living status were slightly inferior to models with an additive effect may result from the small sample size, which provided only limited support for the increased number of parameters. Trees continued to live for thirty years after the stress event. Even the severity of the *coup de grace* event does not explain as much as the recent 1994-1996 event. The ecological memory of black spruce thus seems to be lower than that reported by De Grandpré et al. (2019).

In contrast to our expectations, the past stress impact effect on recent tree vigour does not differ according to drainage type, although moisture limitation is more likely in more elevated and drier sites, like xeric drainage type in our study (e.g. Lloyd and Bunn 2007). Instead of dry sites acting as a predisposing factor as suggested by Manion (1991), the lack of difference between xeric and mesic sites could be explained by an adaptation of trees on xeric sites to moisture availability and topographic position (Walker and Johnstone 2014). In other words, the trees growing on the xeric sites are the result of adaptation of the most competitive mature trees to their environment. A study conducted on balsam fir is consistent with the minimal role of site characteristics on mortality related to SBW outbreak (Bergeron et al. 1995). Also, trees in dry environments may compensate through within tree carbon allocation patterns (Norby et al. 2010; Balducci et al. 2020). Water use efficiency is thus modulated by long-term growth conditions adaptation.

1.5 Conclusion

Considering the soil moisture regime in climatically constrained regions is critical for a better understanding of the effects of climate on tree mortality in the face of global warming. Overall, our study showed that climate in continental (Abitibi) and maritime (North Shore) regions has an important effect on the growth and survival of black spruce. Specifically, large-scale climate patterns through their impact on drought timing affect tree growth. Excess humidity at the beginning of the growing season may delay soil thawing and radial growth, while summer drought reduces the carbon reserves for the following year. Adaptation to local growing conditions may explain why the soil moisture regime does not significantly alter the response of trees to climatic stresses.

Studies on global warming suggest that climate anomalies severity will increase and last longer (Allen et al. 2010). In the boreal forest, the negative impact of rising temperatures has been more prevalent since 1942 for conifer species including black spruce and is more pronounced in the warmer parts of species' ranges (Lloyd and Bunn 2007). This warming threshold beyond which the productivity of black spruce shifts from positive to negative is thus heterogeneous across biomes (Marchand et al. 2019).

Future drought events should be closely monitored, as the black spruce ecosystem is not well-adapted to a sustained summer water deficit at those latitudes. Meanwhile, xeric environments are subject to greater declines in favour of jack pine, a species also favoured by short fire cycles associated with drying conditions. Background mortality rates are predicted to increase and be aggravated by the changing range of pests range (Allen et al. 2010; Anderegg et al. 2015b).

Past climate stresses can also have a lasting effect on tree vigour over time. Stresses that lead to tree decline without full recovery affected the vigour of some trees 30 years later. Stresses that are smaller in scale, but which occurred as recently as 5 years earlier, have a smaller impact on tree conditions. The contribution of biotic stress from insect pests on growth decline in our study remains marginal. While both regions are in SBW hotspots, the effect of light defoliation in the insect's northern range is unclear. Black spruce is also recognised as a secondary host that undergoes little mortality following SBW defoliation (Hennigar et al. 2008). Further research is needed to assess the effect of future SBW outbreaks effect on tree resilience in the northern range, as changing climate is expected to result in more favourable conditions for the insects population growth in the north (Régnière et al. 2012).

CONCLUSION

2.1 Contribution de l'étude

Le but de cette étude est d'analyser l'effet des interactions entre le climat et les stress induits par la tordeuse de bourgeons de l'épinette (TBE) et le régime hydrique sur l'épinette noire dans les régions de l'Abitibi et de la Côte-Nord. Peu d'études ont distingué l'effet du type de drainage sur la réponse de croissance dans la pessière à mousses avec des données de validation terrain. Le type de drainage peut être un facteur prédisposant à la mortalité, sur sites xériques les arbres poussent dans un milieu difficile qui peut les prédisposer à mourir lors d'un événement de stress comme une sécheresse ou une attaque d'insectes. Pour aborder cette problématique, nous avons mené une étude dendroécologique sur des arbres morts et vivants dans les peuplements matures dominés par l'épinette noire, pour deux types de régime hydriques (mésique et xérique). Souvent les chercheurs évaluent l'effet proximal, c'est-à-dire qui mène directement à la mortalité d'un arbre. On reconnaît qu'il peut y avoir des facteurs qui affaiblissent les arbres et les mettent sur une piste vers la mortalité mais ces facteurs et la durée de leur effets sont rarement étudiés. Notre étude est unique car elle évalue divers facteurs biotiques et abiotiques, l'influence du 'timing' des événements et la durée de leur influence. Individuellement ces facteurs sont rarement étudiés, mais ensemble nos résultats font une contribution. D'autres études ont également suggérées que le taux et les causes de mortalité peuvent varier selon la région d'étude mais beaucoup de recherche se fait dans une seule région nous avons aussi évalué pour une même espèce les effets de type de drainage, de la durée du temps qu'un stress peut

inciter les arbres à mourir et l'influence des facteurs climatiques d'une même espèce dans deux régions

L'approche méthodologique est novatrice pour répondre à ces questions car on a utilisé des analyses dendrochronologiques combinées avec une simulation de croissance de l'épinette noire pour les deux régions, à l'aide de données climatiques et écoforestières interpolées. Ces simulations nous ont permis d'identifier des périodes de croissance plus faibles, excluant tout stress biotique. Nous avons ensuite utilisé un logiciel de détection des changements de régime séquentiel, qui nous a permis de visualiser l'ampleur des déclin pour les périodes identifiées précédemment pour chaque région (Rodionov 2004).

Pour évaluer le rôle des variables climatiques à l'échelle intra-annuelle, nous avons utilisé des fonctions réponse, *i.e.* des corrélations amorcées sur des chronologies standardisées et des composantes du climat (Fritts 1972). Pour évaluer si les stress passés précédemment identifiés ont un effet sur la vigueur récente des arbres on a utilisé des modèles linéaires mixtes dans une technique inspirée d'un article récent (De Grandpré et al. 2019).

2.2 Résultats saillants

Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que le climat continental (Abitibi) et maritime (Côte-Nord) a un effet important sur la réponse climatique de l'épinette noire et sa résilience future. En retour, le climat à grande échelle a un impact sur le moment de la sécheresse et son effet sur la croissance. Une trop grande humidité au début de la saison de croissance peut entraver le dégel du sol et la croissance radiale (D'Orangeville et al. 2016), tandis que la sécheresse estivale réduit les réserves de carbone pour l'année suivante. Les arbres de l'Est de la province sont plus susceptibles de souffrir d'un manque de carbone causé par une saison de croissance raccourcie et un retard dans

l'état de dormance. Dans l'Ouest, des périodes de chaleur prolongées dépassant les capacités de résistance des arbres peuvent constituer un problème pour les réserves de glucides pour la croissance de l'année prochaine (Hartmann et al. 2013). Ce stress lié à la sécheresse affecte directement la croissance en réduisant la turgescence des cellules, ce qui affecte le métabolisme et l'élargissement des cellules (Hacke et al. 2001; Levanič et al. 2011). L'épinette noire serait donc de plus en plus sujette aux limitations en eau pendant les mois d'été car les précipitations ne seront pas suffisantes pour compenser le réchauffement (Girardin et al. 2014b). L'adaptation aux conditions de croissance locales garantit donc que le régime d'humidité ne modifie pas de manière significative la réponse aux stress climatiques.

Les stress passés de grande envergure peuvent avoir un effet durable sur la vigueur des arbres au fil du temps. Les stress sévères peuvent entraîner un déclin prolongé des arbres sans retour à la vigueur antérieure ont une incidence sur la vigueur des arbres 30 ans plus tard. Un stress d'une moins grande envergure, même si plus récent e.g. ayant lieu à peine 5 ans auparavant, aura moins d'incidence sur l'état des arbres. Notre étude montre donc que les effets d'un stress peuvent durer très longtemps, ce qui supporte la théorie de la spirale de la mort proposée par Manion (1981).

Dans notre étude, la contribution du stress des ravageurs au déclin de la croissance reste marginale. Bien que les deux régions soient des foyers épidémiques pour la TBE, la défoliation dans le nord de l'aire répartition de l'insecte n'a pas été forte et constituait davantage un facteur supplémentaire qu'un facteur décisif à la mort. Cependant il faut se rappeler que les arbres tués directement par la TBE ont déjà pu disparaître du système car mon échantillonnage est 25 ans après la fin de l'épidémie. La réponse de la forêt aux ravageurs pourrait aussi s'empirer dans le temps si les conditions pour l'insecte deviennent favorables avec les changements climatiques (Regnière et al. 2012, Pureswaran et al. 2016)

Les études sur le réchauffement global suggèrent que les anomalies climatiques seront plus graves et prolongées dans le temps (Allen et al. 2010). Dans la forêt boréale, l'impact négatif de la hausse des températures est plus important depuis 1942 pour les espèces de conifères, y compris l'épinette noire, et est plus prononcé dans les parties les plus chaudes de l'aire de répartition des espèces, comme l'indique nos résultats pour l'Abitibi (Lloyd et Bunn 2007). Ce seuil de réchauffement, au-delà duquel la productivité de l'épinette noire passe de positive à négative, est donc hétérogène d'un biome à l'autre (Marchand et al. 2019).

Les futures sécheresses devraient être surveillées de près car la durée de leurs effets peut être longue et si la fréquence des événements augmentent le taux de mortalité peut augmenter. Allen et al. (2010) prétend que des tels effets sont observables dans beaucoup d'autres régions de la planète où le taux de mortalité a augmenté. En attendant, les environnements xériques sont sujets à des déclin plus importants en faveur du pin gris une espèce résiliente aux sécheresses et aussi favorisé par le cycle court des incendies.

Les précipitations neigeuses tardives au printemps affecteront la pessière à mousses en réduisant la croissance des épinettes, puis les sécheresses extrêmes dans les années suivantes pourraient mener à la mort. En plus de la mort intrinsèque suite aux sécheresses ou autre stress, les arbres déjà affaiblis seront plus vulnérables à la succession de stress (Anderegg et al. 2013). Des arbres affaiblis seront également plus vulnérables à la progression de l'aire de répartition des insectes ravageurs qui vient des écosystèmes situés plus au sud (Allen et al. 2010 ; Anderegg et al. 2015b).

2.3 Limites de l'étude et recommandations

Pour avoir une idée plus claire de l'intensité de défoliation par la TBE lors de l'épidémie des années 70 dans les secteurs à l'étude, il serait à propos d'analyser les

cernes de croissance des principaux arbres-hôtes (sapin baumier et épinette blanche) des peuplements adjacents surtout s'il y a des bases de données des arbres morts à travers les dernières décennies. Cette analyse supplémentaire permettrait de confirmer ou d'infirmer l'occurrence de défoliation et de mieux identifier l'influence des épidémies sur la dynamique de la forêt boréale du nord. Aussi, avec un plus grand effectif, on serait davantage en mesure de déterminer s'il y a une interaction entre l'effet des stress passés et le statut mort/vivant des arbres. Il serait également possible de tester plus de variables, tel que le taux de croissance juvénile, qui a un effet important sur la longévité (Bigler and Veblen 2009). Finalement, dans un souci d'homogénéité de dépôts de surface pour évaluer l'effet du type de drainage, seules les stations sur till ont été échantillonnées pour la catégorie mésique. Les dépôts argileux, abondants en Abitibi, sont donc sous-représentés dans l'étude.

Au niveau des méthodes dendrochronologiques, une autre approche à explorer serait d'évaluer les stress et décrire les déclin de la croissance des arbres à l'aide de caractéristiques anatomiques des cernes de croissance. Il pourrait s'agir de la teinte des parois des cellules, la densité du bois, la taille du lumen, le margo et le torus, le nombre de connections intracellulaires ou bien encore de la présence de canaux résinifères traumatiques (Schweingruber 1988; Wimmer and Grabner 1997). De nombreux conifères produisent ces canaux de résine à la suite d'un dommage physique du xylème ou d'un stress hydrique. Cela pourrait également être un outil utile pour identifier le moment de l'événement de stress au cours de la saison de croissance. Pendant la sécheresse, les plantes ferment leurs stomates pour éviter une perte d'eau excessive qui pourrait entraîner une défaillance hydraulique ou un flétrissement (Sperry et al. 1998). La fermeture des stomates inhibe la photosynthèse, ce qui entraîne un bilan carbone négatif qui pourrait causer la formation de canaux résinifères traumatiques si la sécheresse persiste et si la disponibilité du carbone devient insuffisante (Wimmer and Grabner 1997; McDowell et al. 2011). Ces recherches plus ciblées permettraient

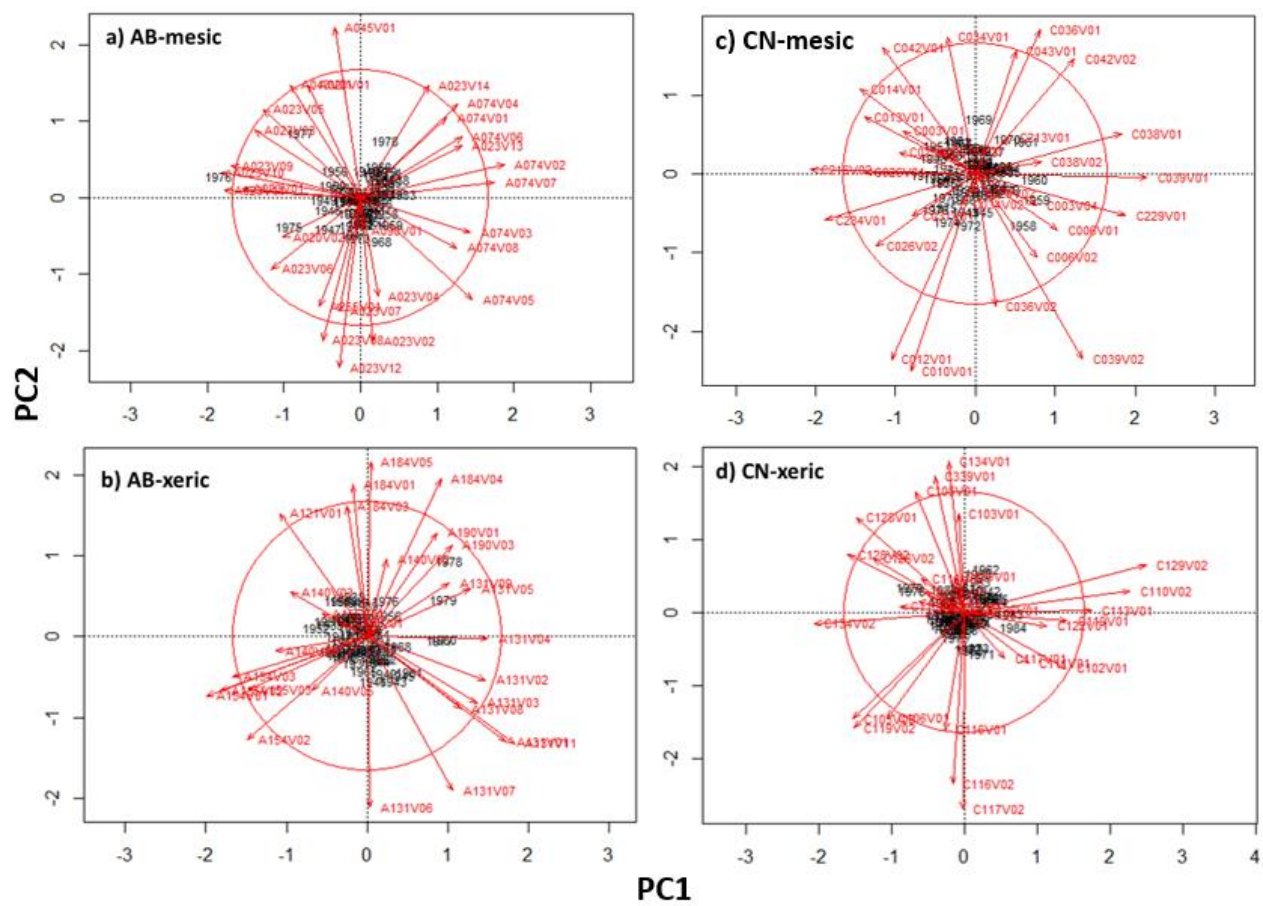
d'avoir une meilleure compréhension de la vulnérabilité des écosystèmes forestiers à la limite nordique des forêts attribuables.

Dans un contexte d'aménagement écosystémique, il serait à propos d'ajuster le calcul de possibilité forestière à la mortalité de fond sujette à changer. Les pratiques forestières concernant la forêt résiduelle et la densité de rétention de bouquets prévue pourrait considérer la vulnérabilité des arbres en plus de l'effet de bordure pour assurer un maintien des tiges vivantes sur pied de diamètre appréciable, plusieurs années après les opérations. Du point de vue de la gestion de risque, l'effet de l'augmentation de la mortalité de fond entraîne l'augmentation du bois mort au sol, donc du combustible qui est important lors de la saison des feux de forêt. Dans une région comme l'Abitibi, l'augmentation de la sévérité des feux est un réel enjeu pour les échecs de régénération, le changement de composition forestière et le rajeunissement des forêts, couplé avec la coupe forestière.

En résumé, notre étude fait une contribution à nos connaissances en montrant que le moment d'occurrence et la durée des événements de stress passés ont une grande influence sur la vigueur des épinettes noires et donc leur probabilité de survie. Nos résultats peuvent aussi avoir des incidences pour les forestiers en montrant que même si des arbres survivent un événement de stress ils peuvent être plus vulnérable à la mortalité et donc que le risque de perte de volume peut être accrue dans un avenir avec des stress plus fréquents de grande envergure.

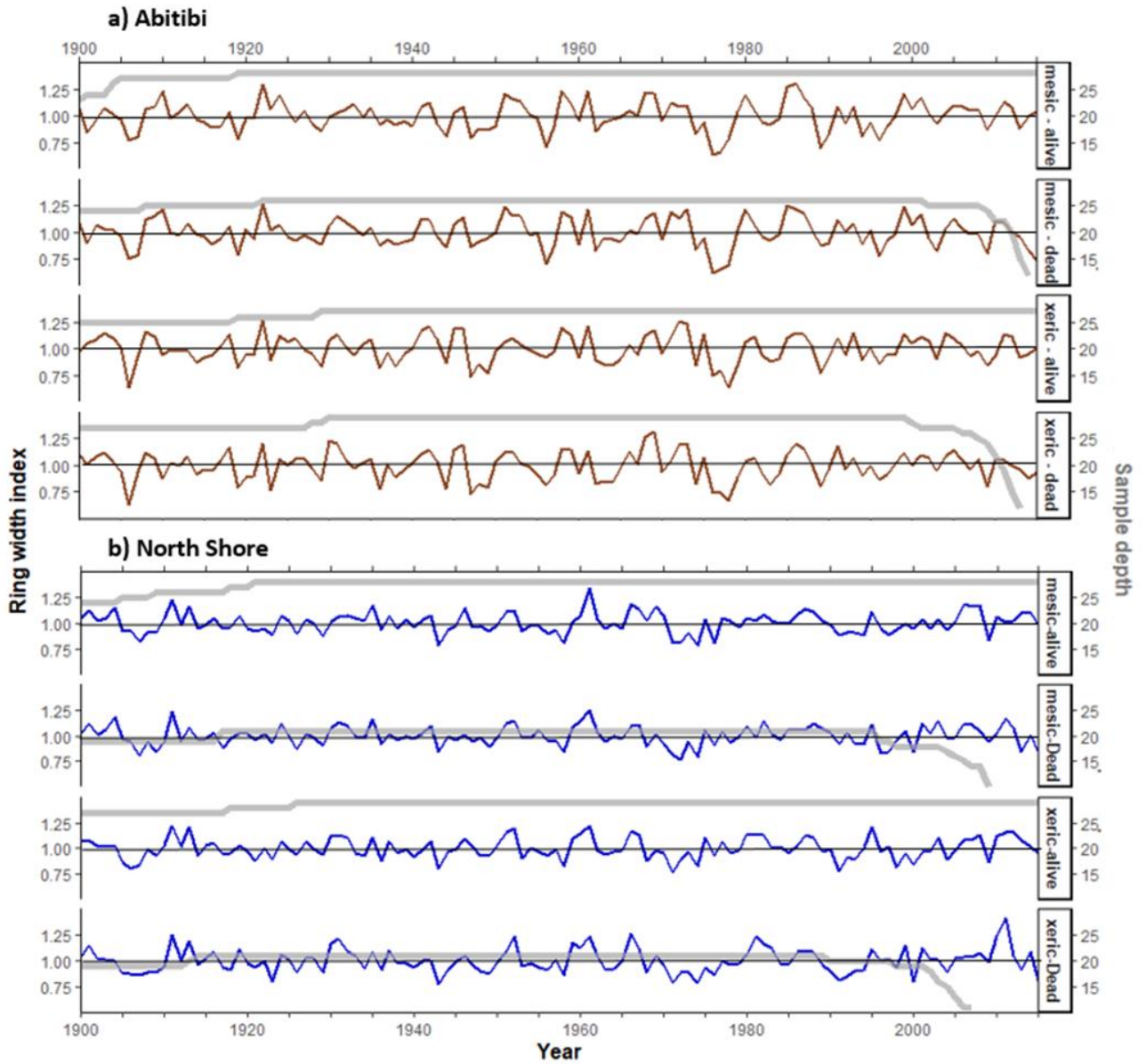
APPENDIX A

PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (HELLINGER-TRANSFORMED DATA)



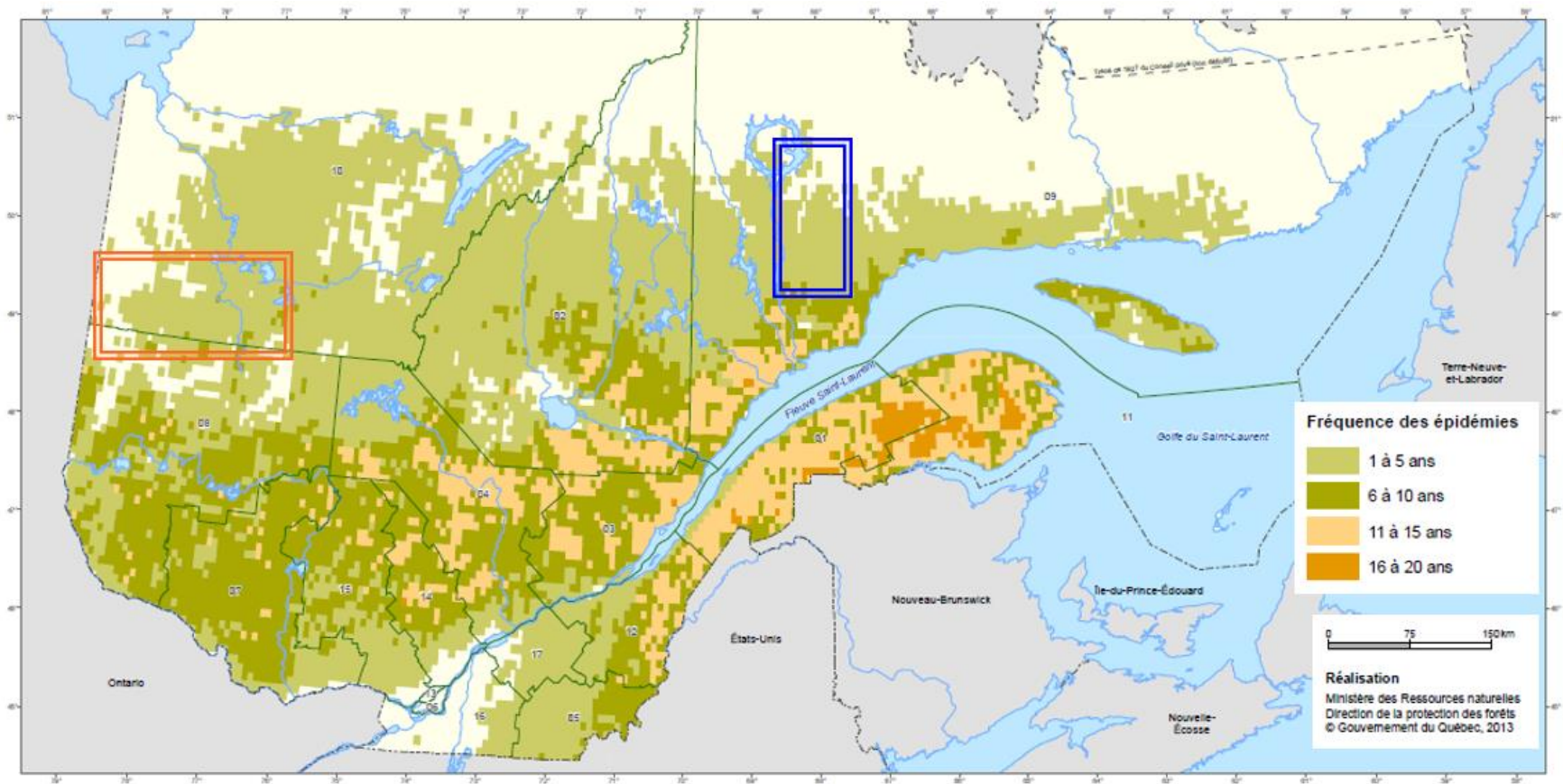
APPENDIX B

RESIDUALS CHRONOLOGIES BY TREE GROUPS, FOR A 32 YEAR SPLINE



APPENDIX C

MAP OF SPRUCE BUDWORM OUTBREAKS FREQUENCY FROM 1967 TO 1992 (MFFP)



APPENDIX D

LINEAR MIXED MODEL SELECTION

Models	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Abitibi						
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact67 + Drainage	7	238.87	0	0.34	0.34	-111.88
vigour2004log ~ DBH + Status * Impact67 + Drainage	8	239.59	0.72	0.24	0.58	-111.07
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact67 * Drainage	8	240.46	1.59	0.16	0.74	-111.51
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact96 + Drainage	7	241.72	2.85	0.08	0.82	-113.31
vigour2004log ~ DBH + Impact67 * (Status + Drainage)	9	241.77	2.9	0.08	0.9	-110.98
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact96 * Drainage	8	243.45	4.58	0.03	0.94	-113.01
vigour2004log ~ DBH + Status * Impact96 + Drainage	8	244	5.13	0.03	0.97	-113.28
vigour2004log ~ DBH + Status + Drainage	6	245.27	6.4	0.01	0.98	-116.23
vigour2004log ~ DBH + Impact96 * (Status + Drainage)	9	245.72	6.85	0.01	0.99	-112.95
vigour2004log ~ DBH + Status	5	246.02	7.15	0.01	1	-117.72
vigour2004log ~ DBH + Impact67	5	262.49	23.62	0	1	-125.95
vigour2004log ~ DBH + Impact96	5	263.68	24.81	0	1	-126.55
vigour2004log ~ DBH + Drainage	5	268.04	29.17	0	1	-128.73
vigour2004log ~ DBH	4	269.37	30.5	0	1	-130.49
North Shore						
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact67 + Drainage	7	195.35	0	0.56	0.56	-90.05
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact67 * Drainage	8	197.48	2.13	0.19	0.75	-89.92
vigour2004log ~ DBH + Status * Impact67 + Drainage	8	197.57	2.22	0.18	0.94	-89.97
vigour2004log ~ DBH + Impact67 * (Status + Drainage)	9	199.77	4.42	0.06	1	-89.85
vigour2004log ~ DBH + Status + Drainage	6	223.26	27.91	0	1	-105.16
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact96 + Drainage	7	224.67	29.32	0	1	-104.7
vigour2004log ~ DBH + Status + Impact96 * Drainage	8	224.89	29.54	0	1	-103.63
vigour2004log ~ DBH + Impact96 * (Status + Drainage)	9	225.87	30.52	0	1	-102.9

vigour2004log ~ DBH + Status * Impact96 + Drainage	8	226.25	30.9	0	1	-104.31
vigour2004log ~ DBH + Impact67	5	232.83	37.48	0	1	-111.09
vigour2004log ~ DBH + Status	5	234.49	39.14	0	1	-111.91
vigour2004log ~ DBH + Drainage	5	260.34	64.99	0	1	-124.84
vigour2004log ~ DBH + Impact96	5	262.78	67.43	0	1	-126.06
vigour2004log ~ DBH	4	268.15	72.81	0	1	-129.86

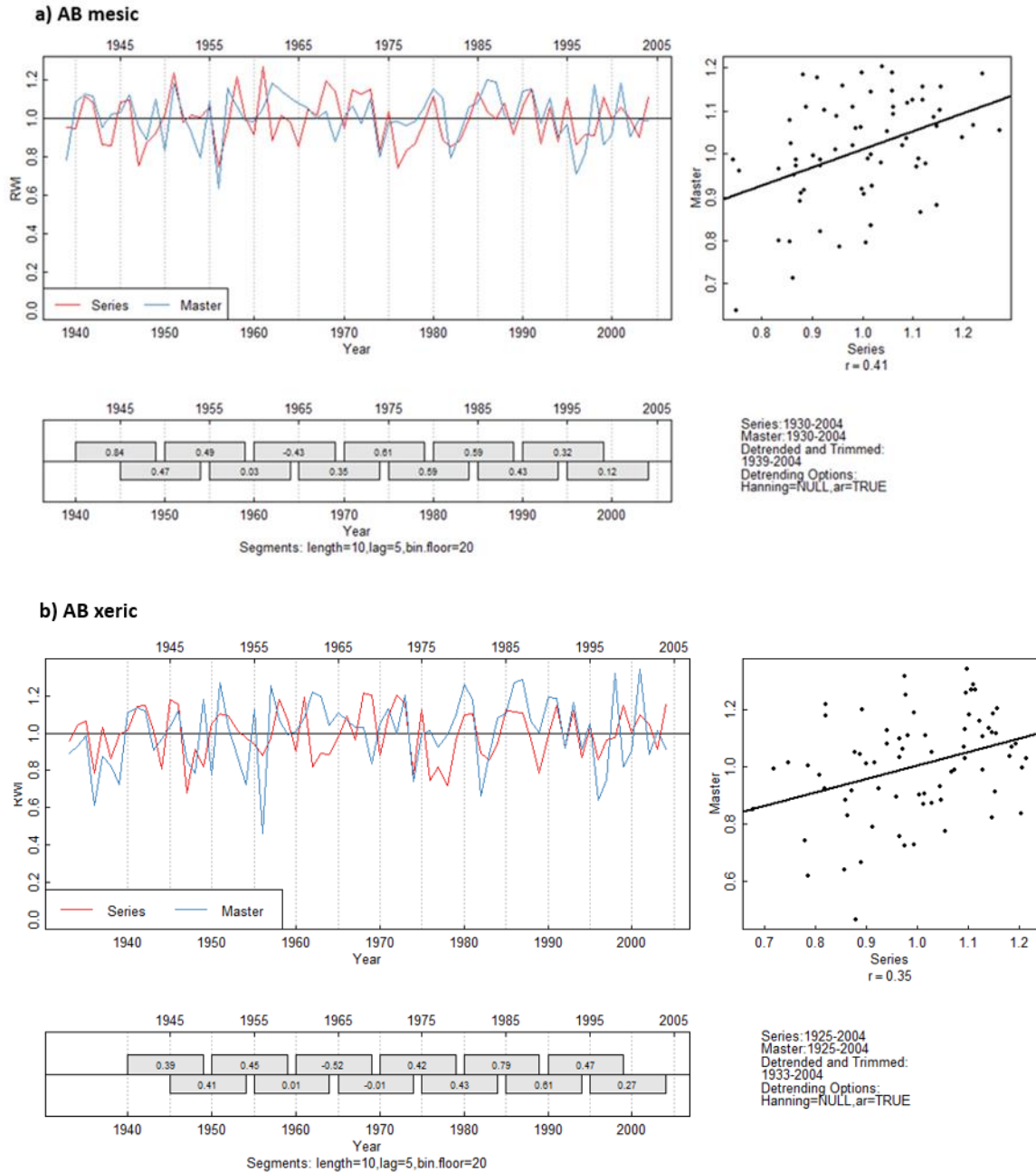
APPENDIX E

ANOVA performed on each region model, to verify global effect of fixed effects.

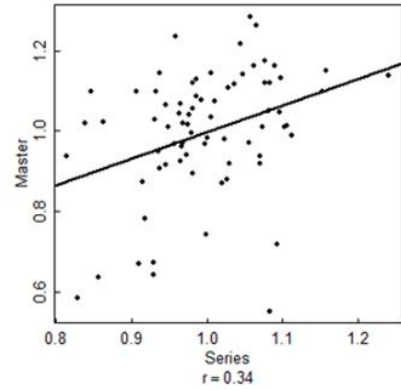
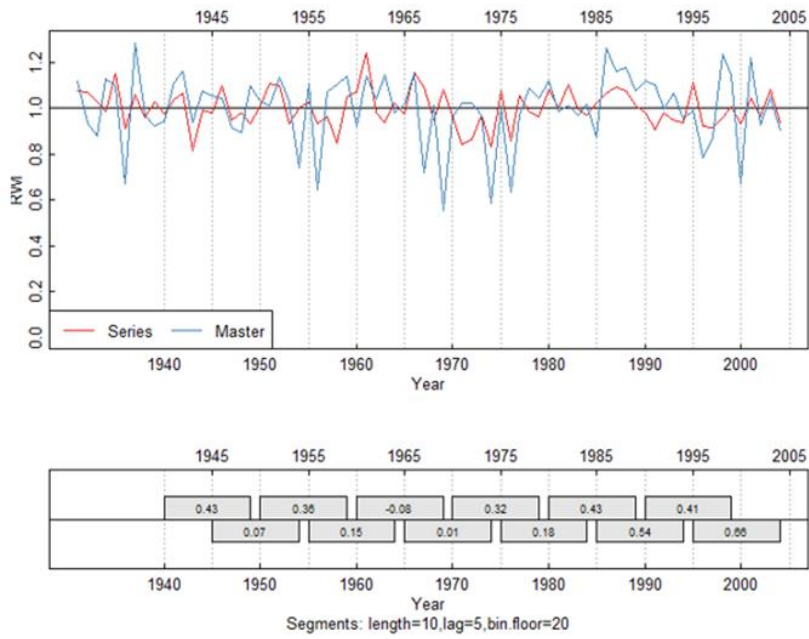
	Abitibi			North Shore		
	denDF	F-value	p-value	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	100	735.4661	<.0001	81	5480.501	<.0001
<i>DBH</i> ₂₀₀₄	100	25.4797	<.0001	81	69.377	<.0001
Status (live vs. dead)	100	30.9616	<.0001	81	64.594	<.0001
Impact ₁₉₆₇	100	8.0352	0.0056	81	39.457	<.0001
Drainage (mesic vs. xeric)	100	3.5159	0.0637	81	13.027	5.00E-04

APPENDIX F

CORRELATION BETWEEN NPP AND TREE GROUPS

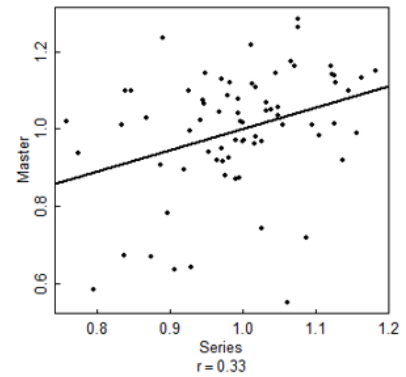
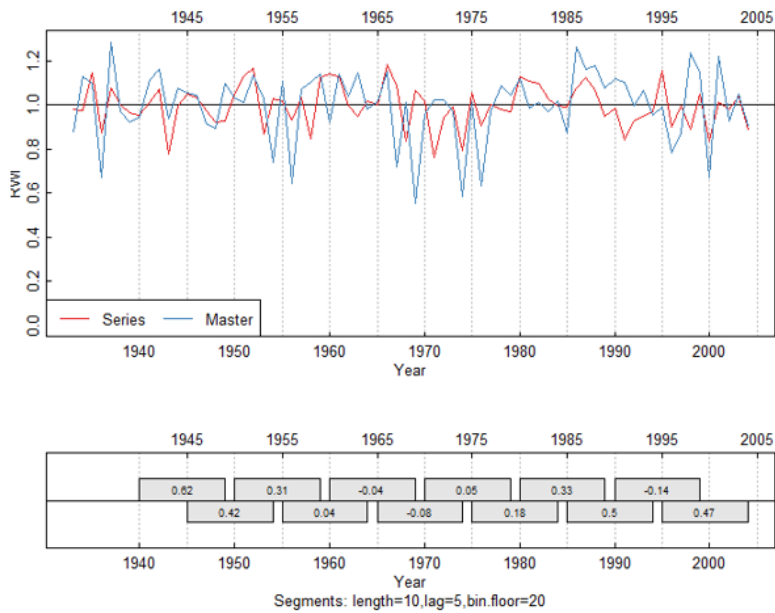


c) NS mesic



Series: 1930-2004
 Master: 1930-2004
 Detrended and Trimmed:
 1931-2004
 Detrending Options:
 Hanning=NULL, ar=TRUE

d) NS xeric



Series: 1930-2004
 Master: 1930-2004
 Detrended and Trimmed:
 1933-2004
 Detrending Options:
 Hanning=NULL, ar=TRUE

BIBLIOGRAPHIE

- Aakala, T., Kuuluvainen, T., Grandpré, L. De, and Gauthier, S. 2007. Trees dying standing in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec: spatial patterns, rates, and temporal variation. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x06-201.
- Adams, H.D., MacAlady, A.K., Breshears, D.D., Allen, C.D., Stephenson, N.L., Saleska, S.R., Huxman, T.E., and McDowell, N.G. 2010. Climate-induced tree mortality: Earth system consequences. *Eos* (Washington. DC). doi:10.1029/2010EO170003.
- Adams, H.D., Zeppel, M.J.B., Anderegg, W.R.L., Hartmann, H., Landhäusser, S.M., and Tissue, D.T. 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *J. Chem. Inf. Model.* **53**(9): 1689–1699. doi:10.1017/CBO9781107415324.004.
- Alden, J., and Hermann, R.K. 1971. Aspects of the Cold-Hardiness Mechanism in Plants. *In* The New York Botanical Garden.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., and Cobb, N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001.

- Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke, R.A., Pierrehumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D., and Wallace, J.M. (n.d.). Abrupt Climate Change. Available from <http://science.sciencemag.org/>.
- Anderegg, W.R.L., Berry, J.A., Smith, D.D., Sperry, J.S., Anderegg, L.D.L., and Field, C.B. 2012. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proc. Natl. Acad. Sci.* doi:10.1073/pnas.1107891109.
- Anderegg, W.R.L., Flint, A., Huang, C.Y., Flint, L., Berry, J.A., Davis, F.W., Sperry, J.S., and Field, C.B. 2015a. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat. Geosci.* doi:10.1038/ngeo2400.
- Anderegg, W.R.L., Hicke, J.A., Fisher, R.A., Allen, C.D., Aukema, J., Bentz, B., Hood, S., Lichstein, J.W., Macalady, A.K., Mcdowell, N., Pan, Y., Raffa, K., Sala, A., Shaw, J.D., Stephenson, N.L., Tague, C., and Zeppel, M. 2015b. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. doi:10.1111/nph.13477.
- Anderegg, W.R.L., Plavcová, L., Anderegg, L.D.L., Hacke, U.G., Berry, J.A., and Field, C.B. 2013. Drought's legacy: Multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/gcb.12100.
- Anger, V.-A. 2011. Snag dynamics in boreal mixedwood and coniferous forests. Available from http://ridum.umanizales.edu.co:8080/jspui/bitstream/6789/377/4/Muñoz_Zapata_Adriana_Patricia_Artículo_2011.pdf.
- Author, A., Williams, D.W., and Liebhold, A.M. 2000. Spatial Synchrony of Spruce

Budworm Outbreaks in Eastern North America. *In* Source: Ecology.

Balanya, J., Oller, J.M., Huey, R.B., Gilchrist, G.W., and Serra, L. 2007. Response to Comment on “Global Genetic Change Tracks Global Climate Warming in *Drosophila subobscura*.” *Science* (80-.). doi:10.1126/science.1138090.

Balducci, L., Fierravanti, A., Rossi, S., Delzon, S., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., and Deslauriers, A. 2020. The paradox of defoliation: Declining tree water status with increasing soil water content. *Agric. For. Meteorol.* **290**(May 2019): 108025. Elsevier. doi:10.1016/j.agrformet.2020.108025.

Bale, J. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores.

Barber, V., Juday, G.P., and Finney, B. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*.

Battisti, A., Stastny, M., Buffo, E., and Larsson, S. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01124.x.

Beaudoin, A., Bernier, P.Y., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X.J., Stinson, G., Bergeron, T., Magnussen, S., and Hall, R.J. 2014. Mapping attributes of Canada’s forests at moderate resolution through *k* NN and MODIS imagery. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/cjfr-2013-0401.

Beck, P.S.A., Juday, G.P., Alix, C., Barber, V.A., Winslow, S.E., Sousa, E.E., Heiser, P., Herriges, J.D., and Goetz, S.J. 2011. Changes in forest productivity across Alaska consistent with biome shift. *Ecol. Lett.* **14**(4): 373–379.

doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01598.x.

Bennett, A.C., McDowell, N.G., Allen, C.D., and Anderson-Teixeira, K.J. 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants*. doi:10.1038/nplants.2015.139.

Bentz, B.J., and Mullins, D.E. (n.d.). Ecology of Mountain Pine Beetle (Coleoptera: Scolytidae) Cold Hardening in the Intermountain West. Available from <https://academic.oup.com/ee/article-abstract/28/4/577/580884>.

Bentz, B.J., Régnière, J., Fettig, C.J., Hansen, E.M., Hayes, J.L., Hicke, J.A., Kelsey, R.G., Negrón, J.F., and Seybold, S.J. 2010. Climate Change and Bark Beetles of the Western United States and Canada: Direct and indirect Effects. Available from www.biosciencemag.org.

Berg, E.E., and Chapin, F.S. 1994. Needle loss as a mechanism of winter drought avoidance in boreal conifers. *Can. J. For. Res* (2). Available from <http://repositorio.unan.edu.ni/2986/1/5624.pdf>.

Berg, E.E., David Henry, J., Fastie, C.L., De Volder, A.D., and Matsuoka, S.M. 2006. Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory: Relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes. *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2006.02.038.

Bergeron, Y., Leduc, A., Morin, H., and Joyal, C. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.*

Bienaimé, D. 2017. Embolie dans les plantes : dynamique de l'invasion d'air dans des

réseaux hydrauliques naturels et artificiels sous pression négative. Université Grenoble Alpes.

Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C., and Veblen, T.T. 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.16034.x.

Bigler, C., and Veblen, T.T. 2009. Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. *Oikos*. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17592.x.

Bognounou, F., De Grandprè, L., Pureswaran, D.S., and Kneeshaw, D. 2017. Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere* **8**(3). doi:10.1002/ecs2.1759.

Bouchard, M., and Auger, I. 2014. Influence of environmental factors and spatio-temporal covariates during the initial development of a spruce budworm outbreak. *Landsc. Ecol.* doi:10.1007/s10980-013-9966-x.

Bouchard, M., Kneeshaw, D., and Bergeron, Y. 2006. FOREST DYNAMICS AFTER SUCCESSIVE SPRUCE BUDWORM OUTBREAKS IN MIXEDWOOD FORESTS. *In Ecology*.

Bouchard, M., Kneeshaw, D., and Messier, C. 2007. Forest dynamics following spruce budworm outbreaks in the northern and southern mixedwoods of central Quebec. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/X06-278.

Bouchard, M., and Pothier, D. 2010. Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in eastern Quebec. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/X09-178.

- Bouchard, M., Pothier, D., and Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Can. J. For. Res.* **38**(6): 1621–1633. doi:10.1139/X07-201.
- Boulanger, Y., and Arseneault, D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x03-269.
- Boulanger, Y., Arseneault, D., Morin, H., Jardon, Y., Bertrand, P., and Dagneau, C. 2012. Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years ^{1 1} This article is one of a selection of papers from the 7th International Conference on Disturbance Dynamics in Boreal Forests. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x2012-069.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., and Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* doi:10.1051/forest:2006042.
- Breshears, D.D., and Allen, C.D. 2002. The importance of rapid, disturbance-induced losses in carbon management and sequestration. *Glob. Ecol. Biogeogr.* doi:10.1046/j.1466-822X.2002.00274.x.
- Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R.G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., Anderson, J.J., Myers, O.B., and Meyer, C.W. 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* doi:10.1073/pnas.0505734102.
- Brewer, P.W. 2014. Data Management in Dendroarchaeology Using Tellervo. *Radiocarbon* **56**(4): S79–S83. doi:10.2458/azu_rc.56.18320.

- Brodribb, T.J., and Cochard, H. 2009. Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. *PLANT Physiol.* doi:10.1104/pp.108.129783.
- Brooks, J.R., Flanagan, L.B., and Ehleringer, J.R. 1998. Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses. Available from www.nrcresearchpress.com.
- Bunn, A.G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* **26**(2): 115–124. doi:10.1016/j.dendro.2008.01.002.
- Burkett, V.R., Wilcox, D.A., Stottlemeyer, R., Barrow, W., Fagre, D., Baron, J., Price, J., Nielsen, J.L., Allen, C.D., Peterson, D.L., Ruggerone, G., and Doyle, T. 2005. Nonlinear dynamics in ecosystem response to climatic change: Case studies and policy implications. *Ecol. Complex.* doi:10.1016/j.ecocom.2005.04.010.
- Camarero, J.J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Oliva, J., and Vicente-Serrano, S.M. 2015. To die or not to die: Early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *J. Ecol.* **103**(1): 44–57. doi:10.1111/1365-2745.12295.
- Campbell, E.M., MacLean, D.A., and Bergeron, Y. 2008. The severity of budworm-caused growth reductions in balsam fir/spruce stands varies with the hardwood content of surrounding forest landscapes. *For. Sci.*
- Candau, J.-N., and Fleming, R.A. 2005. Landscape-scale spatial distribution of spruce budworm defoliation in relation to bioclimatic conditions. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x05-078.
- Candau, J.-N., Fleming, R.A., and Hopkin, A. 1998. Spatiotemporal patterns of large-

scale defoliation caused by the spruce budworm in Ontario since 1941. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/cjfr-28-11-1733.

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. *Proc. Natl. Acad. Sci.* doi:10.1073/pnas.1010070108.

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., and Zanne, A.E. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**(7426): 752–755. doi:10.1038/nature11688.

Choristoneura, B., Author, F., and Royama, T. 1984. Population Dynamics of the Spruce Budworm *Choristoneura Fumiferana*. *In* Source: Ecological Monographs.

Cruziat, P., Cochard, H., and Améglio, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: Main concepts and results. *Ann. For. Sci.* **59**(7): 723–752. doi:10.1051/forest:2002060.

D'Orangeville, L., Duchesne, L., Houle, D., Kneeshaw, D., Côté, B., and Pederson, N. 2016. Northeastern North America as a potential refugium for boreal forests in a warming climate. *Science* (80-.). doi:10.1126/science.aae0328.

D'Orangeville, L., Maxwell, J., Kneeshaw, D., Pederson, N., Duchesne, L., Logan, T., Houle, D., Arseneault, D., Beier, C.M., Bishop, D.A., Druckenbrod, D., Fraver, S., Girard, F., Halman, J., Hansen, C., Hart, J.L., Hartmann, H., Kaye, M., Leblanc, D., Manzoni, S., Ouimet, R., Rayback, S., Rollinson, C.R., and Phillips, R.P. 2018.

- Drought timing and local climate determine the sensitivity of eastern temperate forests to drought. *Glob. Chang. Biol.* **24**(6): 2339–2351. doi:10.1111/gcb.14096.
- Dansereau, P.R. 1990. La reconstitution historique des feux dans un secteur forestier au sud du lac Abitibi, Québec.
- Das, A., Battles, J., Stephenson, N.L., and van Mantgem, P.J. 2011. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2010.12.035.
- Dobbertin, M., Baltensweiler, A., and Rigling, D. (n.d.). Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi.
- Drobyshev, I., Gewehr, S., Berninger, F., and Bergeron, Y. 2013. Species specific growth responses of black spruce and trembling aspen may enhance resilience of boreal forest to climate change. *J. Ecol.* **101**(1): 231–242. doi:10.1111/1365-2745.12007.
- Duchesne, L., D'Orangeville, L., Ouimet, R., Houle, D., and Kneeshaw, D. 2017. Extracting coherent tree-ring climatic signals across spatial scales from extensive forest inventory data. *PLoS One* **12**(12): 1–20. doi:10.1371/journal.pone.0189444.
- Dupont, A., Bélanger, L., and Bousquet, J. 1991. Relationships between balsam fir vulnerability to spruce budworm and ecological site conditions of fir stands in central Quebec. *Can. J. For. Res.*
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Whitbeck, J.L., and Yanai, R.D. 2000. Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytol.* **147**(1): 33–

42.

Elie, J.-G., and Ruel, J.-C. 2005. Windthrow hazard modelling in boreal forests of black spruce and jack pine. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x05-189.

Elliott, K.J., and Swank, W.T. 1994. Impacts of drought on tree mortality and growth in a mixed hardwood forest. *J. Veg. Sci.* doi:10.2307/3236155.

Ewers, F. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *J. Chem. Inf. Model.* **53**(9): 1689–1699. doi:10.1017/CBO9781107415324.004.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C.S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Source Annu. Rev. Ecol.* **35**: 557–581. doi:10.2307/annurev.ecolsys.35.021103.30000021.

Franklin, J.F., Shugart, H.H., and Harmon, M.E. 1987. Tree Death as an Ecological Process. *Bioscience.* doi:10.2307/1310665.

Fraver, S., Seymour, R.S., Speer, J.H., and White, A.S. 2007. Dendrochronological reconstruction of spruce budworm outbreaks in northern Maine, USA. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/X06-251.

Fritts, H. 1972. *Tree rings and Climate.*

Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., and Lloret, F. 2011. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4yr after a drought episode. *New Phytol.* doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03628.x.

- Gauthier, S., and Vailancourt, M.-A. 2010. Aménagement écosystémique en forêt boréale. *In* Presses de.
- Gaylord, M.L., Kolb, T.E., Pockman, W.T., Plaut, J.A., Yezzer, E.A., Macalady, A.K., Pangle, R.E., and McDowell, N.G. 2013. Drought predisposes piñon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytol.* doi:10.1111/nph.12174.
- Gea-Izquierdo, G., Viguera, B., Cabrera, M., and Cañellas, I. 2014. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed mediterranean pine-oak woodlands. *For. Ecol. Manage.* **320**: 70–82. doi:10.1016/j.foreco.2014.02.025.
- Girardin, M.-P., and Tardif, J. 2005. Sensitivity of tree growth to the atmospheric vertical profile in the Boreal Plains of Manitoba, Canada. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x04-144.
- Girardin, M.P., Bouriaud, O., Hogg, E.H., Kurz, W., Zimmermann, N.E., Metsaranta, J.M., De Jong, R., Frank, D.C., Esper, J., Büntgen, U., Guo, X.J., and Bhatti, J. 2016a. No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO₂ fertilization. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **113**(52): E8406–E8414. doi:10.1073/pnas.1610156113.
- Girardin, M.P., Guo, X.J., Bernier, P.Y., Raulier, F., and Gauthier, S. 2012. Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences* **9**(7): 2523–2536. doi:10.5194/bg-9-2523-2012.
- Girardin, M.P., Guo, X.J., De Jong, R., Kinnard, C., Bernier, P., and Raulier, F. 2014a. Unusual forest growth decline in boreal North America covaries with the retreat

of Arctic sea ice. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/gcb.12400.

Girardin, M.P., Guo, X.J., De Jong, R., Kinnard, C., Bernier, P., and Raulier, F. 2014b. Unusual forest growth decline in boreal North America covaries with the retreat of Arctic sea ice. *Glob. Chang. Biol.* **20**(3): 851–866. doi:10.1111/gcb.12400.

Girardin, M.P., Hogg, E.H., Bernier, P.Y., Kurz, W.A., Guo, X.J., and Cyr, G. 2016b. Negative impacts of high temperatures on growth of black spruce forests intensify with the anticipated climate warming. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/gcb.13072.

De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Perigon, S., Boucher, D., Marchand, M., Pureswaran, D., and Girardin, M.P. 2019. Adverse climatic periods precede and amplify defoliator-induced tree mortality in eastern boreal North America. *J. Ecol.* **107**(1): 452–467. doi:10.1111/1365-2745.13012.

De Grandpré, L., Tardif, J.C., Hessler, A., Pederson, N., Conciatori, F., Green, T.R., Oyunsanaa, B., and Baatarbileg, N. 2011. Seasonal shift in the climate responses of *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, and *Larix sibirica* trees from semi-arid, north-central Mongolia. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x11-051.

Greenbank, D.O. 1963. Host species and the spruce budworm. doi:10.4039/entm9531219-1.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Ewers, B.E., Ellsworth, D.S., Schäfer, K.V.R., and Oren, R. 2000. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* **124**(4): 495–505. doi:10.1007/PL00008875.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., and McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion

- by negative pressure. *Oecologia* **126**(4): 457–461. doi:10.1007/s004420100628.
- Hartmann, H., Ziegler, W., Kolle, O., and Trumbore, S. 2013. Thirst beats hunger - declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings. *New Phytol.* **200**(2): 340–349. doi:10.1111/nph.12331.
- Hennigar, C.R., Maclean, D.A., Quiring, D.T., and Kershaw, J.A. 2008. Differences in Spruce Budworm Defoliation among Balsam Fir and White, Red, and Black Spruce.
- Hicke, J.A., Logan, J.A., Powell, J., and Ojima, D.S. 2006. Changing temperatures influence suitability for modeled mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreaks in the western United States. *J. Geophys. Res. Biogeosciences*. doi:10.1029/2005JG000101.
- Hogg, E.H., Barr, A.G., and Black, T.A. 2013. A simple soil moisture index for representing multi-year drought impacts on aspen productivity in the western Canadian interior. *Agric. For. Meteorol.* doi:10.1016/j.agrformet.2013.04.025.
- Hogg, E.H., Michaelian, M., Hook, T.I., and Undershultz, M.E. 2017. Recent climatic drying leads to age-independent growth reductions of white spruce stands in western Canada. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/gcb.13795.
- Holmes, R. 1983. Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement.
- Holst, T., Mayer, H., and Schindler, D. 2004. Microclimate within beech stands - Part II: Thermal conditions. *Eur. J. For. Res.* **123**(1): 13–28. doi:10.1007/s10342-004-0019-5.

- Huang, J., Tardif, J., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., and Girardin, M.P. 2010. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01990.x.
- Huang, M., Wang, X., Keenan, T.F., and Piao, S. 2018. Drought timing influences the legacy of tree growth recovery. *Glob. Chang. Biol.* **24**(8): 3546–3559. doi:10.1111/gcb.14294.
- Hutchinson, M.F., McKenney, D.W., Lawrence, K., Pedlar, J.H., Hopkinson, R.F., Milewska, E., and Papadopol, P. 2009. Development and testing of Canada-wide interpolated spatial models of daily minimum-maximum temperature and precipitation for 1961-2003. *J. Appl. Meteorol. Climatol.* **48**(4): 725–741. doi:10.1175/2008JAMC1979.1.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Geneva, Switzerland.
- Itter, M.S., D'Orangeville, L., Dawson, A., Kneeshaw, D., Duchesne, L., and Finley, A.O. 2019. Boreal tree growth exhibits decadal-scale ecological memory to drought and insect defoliation, but no negative response to their interaction. *J. Ecol.* **107**(3): 1288–1301. doi:10.1111/1365-2745.13087.
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., and Koricheva, J. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: A meta-analysis. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x.
- Jardon, Y., Morin, H., and Dutilleul, P. 2003. Périodicité et synchronisme des

épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Can. J. For. Res.*
doi:10.1139/x03-108.

Johnstone, J.F., Allen, C.D., Franklin, J.F., Frelich, L.E., Harvey, B.J., Higuera, P.E., Mack, M.C., Meentemeyer, R.K., Metz, M.R., Perry, G.L.W., Schoennagel, T., and Turner, M.G. 2016. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. doi:10.1002/fee.1311.

Kannenbergh, S.A., Maxwell, J.T., Pederson, N., D'Orangeville, L., Ficklin, D.L., and Phillips, R.P. 2019. Drought legacies are dependent on water table depth, wood anatomy and drought timing across the eastern US. *Ecol. Lett.* **22**(1): 119–127. doi:10.1111/ele.13173.

Keane, R.E., Austin, M., Field, C., Huth, A., Lexer, M.J., Peters, D., Solomon, A., and Wyckoff, P. 2001. TREE MORTALITY IN GAP MODELS: APPLICATION TO CLIMATE CHANGE. *In* Climatic Change.

Kljun, N., Black, T.A., Griffis, T.J., Barr, A.G., Gaumont-Guay, D., Morgenstern, K., McCaughey, J.H., and Nestic, Z. 2006. Response of net ecosystem productivity of three boreal forest stands to drought. *Ecosystems*. doi:10.1007/s10021-005-0082-x.

Kneeshaw, D.D., and Bergeron, Y. 1998. Canopy Gap Characteristics and Tree Replacement in the Southeastern. *In* Source: Ecology.

Kolb, T.E., Fettig, C.J., Ayres, M.P., Bentz, B.J., Hicke, J.A., Mathiasen, R., Stewart, J.E., and Weed, A.S. 2016. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States. *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2016.04.051.

- Krause, C., and Morin, H. 1995. Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] after defoliation spruce budworm . *For. Chron.* **71**(6): 747–754. doi:10.5558/tfc71747-6.
- Kurz, W.A., Boisneuve, C., Shaw, C., and Stinson, G. 2013. Carbon in Canada's boreal forest — A synthesis. NRC Res. Press (August 2016).
- Landsberg, J.J., and Waring, R.H. 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.* **95**(3): 209–228.
- Larsson, L. 2013. CooRecorder and Cdendro programs of the CooRecorder/Cdendro package version 7.6. Available from <http://www.cybis.se/forfun/dendro/>.
- Levanič, T., Čater, M., and McDowell, N.G. 2011. Associations between growth, wood anatomy, carbon isotope discrimination and mortality in a *Quercus robur* forest. *Tree Physiol.* **31**(3): 298–308. doi:10.1093/treephys/tpq111.
- Lichtenthaler, H.K. 1998. The stress concept in plants: An introduction. *In* *Annals of the New York Academy of Sciences*. doi:10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x.
- Linn, D.M., and Doran, J.W. 1984. Effect of Water-Filled Pore Space on Carbon Dioxide and Nitrous Oxide Production in Tilled and Nontilled Soils¹. *Soil Sci. Soc. Am. J.* doi:10.2136/sssaj1984.03615995004800060013x.
- Lloret, F., Keeling, E.G., and Sala, A. 2011. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x.
- Lloyd, A.H., and Bunn, A.G. 2007. Responses of the circumpolar boreal forest to 20th

century climate variability. *Environ. Res. Lett.* **2**(4). doi:10.1088/1748-9326/2/4/045013.

Loader, N.J., McCarroll, D., Gagen, M., Robertson, I., and Jalkanen, R. 2007. Plant-based isotope data as indicators of Ecological change. *Stable Isot. as Indic. Ecol. Chang.*: 27–48.

Logan, J.A., Régnière, J., and Powell, J.A. 2003. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Front. Ecol. Environ.* **1**(3): 130–137. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0130:ATIOWG]2.0.CO;2.

MacLean, D., Kline, W., and Lavigne, D. 1984. Effectiveness of spruce budworm spraying in New Brunswick in protecting the spruce component of spruce-fir stands. *In Canadian Journal of Forest Research*. Available from www.nrcresearchpress.com.

MacLean, D.A. 1984. Effects of Spruce Budworm Outbreaks on the Productivity and Stability of Balsam Fir Forests. *For. Chron.* **60**(5): 273–279. doi:10.5558/tfc60273-5.

Maclean, D.A., and Mackinnon, W.E. 1997. Effects of stand and site characteristics on susceptibility and vulnerability of balsam fir and spruce to spruce budworm in New Brunswick.

Maclean, D.A. 1980. Vulnerability of Fir-spruce Stands During Uncontrolled Spruce Budworm Outbreaks: A Review and Discussion.

Mamet, S.D., Chun, K.P., Metsaranta, J.M., Barr, A.G., and Johnstone, J.F. 2015. Tree rings provide early warning signals of jack pine mortality across a moisture

gradient in the southern boreal forest. *Environ. Res. Lett.* doi:10.1088/1748-9326/10/8/084021.

Manion, P.D. 1981. Tree disease concepts.

Mansuy, N., Thiffault, E., Paré, D., Bernier, P., Guindon, L., Villemaire, P., Poirier, V., and Beaudoin, A. 2014. Digital mapping of soil properties in Canadian managed forests at 250m of resolution using the k-nearest neighbor method. *Geoderma* **235–236**: 59–73. Elsevier B.V. doi:10.1016/j.geoderma.2014.06.032.

van Mantgem, P., Stephenson, N., Byrne, J., Daniels, L., and Franklin, J.F. 2009. Complexin controls the force transfer from SNARE complexes to membranes in fusion. *Science* (80-.). doi:10.1126/science.1166505.

Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Mutch, L.S., Johnson, V.G., Esperanza, A.M., and Parsons, D.J. 2003. Growth rate predicts mortality of *Abies concolor* in both burned and unburned stands. *Can. J. For. Res.* **33**(6): 1029–1038. doi:10.1139/x03-019.

Marchand, W., Girardin, M.P., Hartmann, H., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2019. Taxonomy, together with ontogeny and growing conditions, drives needleleaf species' sensitivity to climate in boreal North America. *Glob. Chang. Biol.* **25**(8): 2793–2809. doi:10.1111/gcb.14665.

McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., and Yezpez, E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.

- McDowell, N.G. 2011. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *PLANT Physiol.* doi:10.1104/pp.110.170704.
- McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., and Stitt, M. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. doi:10.1016/j.tree.2011.06.003.
- McKenney, D.W., Hutchinson, M.F., Papadopol, P., Lawrence, K., Pedlar, J.H., Campbell, K., Milewska, E., Hopkinson, R., Price, D., and Owen, T. 2011. Customized spatial climate models for North America. *Hotelarz* **650**(3): 24–26. doi:10.1175/BAMS-D-10-3132.1.
- McNulty, S.G., and Aber, J.D. 2001. US national climate change assessment on forest ecosystems. an introduction. *Bioscience*.
- MFFP. 2014. L'aménagement écosystémique dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. : 127.
- MFFP. 2019. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2019 - Version 1.1. : 32.
- Morin&Laprise1989. Histoire récente des épidémies de la TBE au nord du Lac-St-Jean. Analyse dendrochronologique. (n.d.).
- Morin, H., and Laprise, D. 1992. Chronology of spruce budworm outbreaks near lake duparquet. *Can. J. For. Res.*
- Mueller, R.C., Scudder, C.M., Porter, M.E., Talbot Trotter, R., Gehring, C.A., and Whitham, T.G. 2005. Differential tree mortality in response to severe drought: Evidence for long-term vegetation shifts. *J. Ecol.* doi:10.1111/j.1365-

2745.2005.01042.x.

Nealis, V.G., and Régnière, J. 2004. Insect-host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x04-061.

Nepstad, D., Tohver, I.M., Ray, D., Moutinho, P., and Cardinot, G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology* **88**(9): 2008, 8, 381–389. doi:10.1038/aps.2015.36.

Norby, R.J., Warren, J.M., Iversen, C.M., Medlyn, B.E., and McMurtrie, R.E. 2010. CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **107**(45): 19368–19373. doi:10.1073/pnas.1006463107.

Oksanen, A.J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P.R., Hara, R.B.O., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., and Szoecs, E. 2019. Package ‘vegan.’

Padisak, J. 1992. Seasonal Succession of Phytoplankton in a Large Shallow Lake (Balaton, Hungary)--A Dynamic Approach to Ecological Memory, Its Possible Role and Mechanisms. *J. Ecol.* doi:10.2307/2261008.

Palacio, S., Hoch, G., Sala, A., Körner, C., and Millard, P. 2014. Does carbon storage limit tree growth? doi:10.1111/nph.12602.

Pallardy, S. 2007. Physiology of Woody Plants. *In* Physiology of Woody Plants. doi:10.1071/pc980272.

Patterson, T.B., Guy, R.D., and Dang, Q.L. 1997. Whole-plant nitrogen and water

relations traits, and their associated trade-offs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species. *Oecologia*.

Payette, S. 2007. Contrasted Dynamics of Northern Labrador Tree Lines Caused by Climate Change and Migrational Lag Author (s): Serge Payette Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/27651159> Your use of the JSTOR archive indic. *Ecology* **88**(3): 770–780.

Pedersen, B.S. 1998. The Role of Stress in the Mortality of Midwestern Oaks as Indicated by Growth prior to Death. *In* Source: *Ecology*.

Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Liu, S., Li, W., Fang, X., and Zhou, X. 2011. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nat. Clim. Chang.* doi:10.1038/nclimate1293.

Penuelas, J., Filella, F., Lloret, F., Pinol, J., and Siscart, D. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biol. Plant.*

Peterson, C.J. 2004. Within-stand variation in windthrow in southern boreal forests of Minnesota: Is it predictable? *Can. J. For. Res.* doi:10.1139/x03-257.

Peterson, G.D. 2002. Contagious disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape pattern. *Ecosystems.* doi:10.1007/s10021-001-0077-1.

Pinheiro, J., and Bates, D. 2019. Package 'nlme.'

Pittermann, J., Sperry, J.S., Hacke, U.G., Wheeler, J.K., and Sikkema, E.H. 2006. Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: The role of tracheid

- allometry and cavitation protection. *Am. J. Bot.* **93**(9): 1265–1273. doi:10.3732/ajb.93.9.1265.
- Powell, J.A., and Logan, J.A. 2005. Insect seasonality: Circle map analysis of temperature-driven life cycles. *Theor. Popul. Biol.* doi:10.1016/j.tpb.2004.10.001.
- Pureswaran, D.S., De Grandpré, L.D., Paré, D., Taylor, A., Barrette, M., Morin, H., Régnière, J., and Kneeshaw, D.D. 2015. Climate-induced changes in host tree-insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*. doi:10.1890/13-2366.1.
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., and Romme, W.H. 2008. Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification: The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *Bioscience*. doi:10.1641/B580607.
- Raulier, F., Bernier, P.Y., and Ung, C.H. 2000. Modeling the influence of temperature on monthly gross primary productivity of sugar maple stands. *Tree Physiol.* **20**(5–6): 333–345. doi:10.1093/treephys/20.5-6.333.
- Régnière, J., and Nealis, V.G. 2007. Ecological mechanisms of population change during outbreaks of the spruce budworm. *Ecol. Entomol.* doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00888.x.
- Régnière, J., St-Amant, R., and Duval, P. 2012. Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: Spruce budworm as an example. *Biol. Invasions* **14**(8): 1571–1586. doi:10.1007/s10530-010-9918-1.
- Rich, P.M., Breshears, D.D., White, A.B., and White3, A.B. 2008. Phenology of Mixed

Woody-Herbaceous Ecosystems following Extreme Events: Net and Differential Responses. *In* Source: Ecology.

Robitaille, A., and Saucier, J.. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. *Edited By* L. publications du Québec.

Rodionov, S.N. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophys. Res. Lett.* **31**(9): 2–5. doi:10.1029/2004GL019448.

Rodionov, S.N. 2006. Use of prewhitening in climate regime shift detection. *Geophys. Res. Lett.* **33**(12): 1–4. doi:10.1029/2006GL025904.

Scheffer, M., Carpenter², S., Foley³, J.A., Folke, C., and Walker⁴, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *In* NATURE. Available from www.nature.com/591.

Scheffer, M., Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E.H., and Chapin, F.S. 2012. Thresholds for boreal biome transitions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **109**(52): 21384–21389. doi:10.1073/pnas.1219844110.

Schweingruber, F. 1988. *Tree Rings*. Kluwer Academic, Dordrecht.

Seidl, R., and Rammer, W. 2014. Disturbance legacies increase the resilience of forest ecosystem structure, composition, and functioning. *In* Spies Source: Ecological Applications.

Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., and Pockman, W.T. 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell Environ.* doi:10.1111/pce.12141.

- Shigo, A.L. 1986. Wounded forests; starving trees. *Arboric. J.* doi:10.1080/03071375.1986.9756338.
- Skopp, J., Jawson, M.D., and Doran, J.W. 1990. Steady-State Aerobic Microbial Activity as a Function of Soil Water Content. *Soil Sci. Soc. Am. J.* doi:10.2136/sssaj1990.03615995005400060018x.
- Sparks, J.P., and Black, R.A. 1999. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: The role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiol.* **19**(7): 453–459. doi:10.1093/treephys/19.7.453.
- Sperry, J.S., Adler, F.R., Campbell, G.S., and Comstock, J.S. 1998. Hydraulic limitation of flux and pressure in the soil–plant continuum: results from a model. *Plant Cell Environ.* **21**: 347–359. Available from http://scholar.google.com/scholar?q=related:U_5C3w7j8OkJ:scholar.google.com/&hl=en&num=30&as_sdt=0,5&as_ylo=1998&as_yhi=1998%5Cnpapers3://publication/uuid/29F14D13-F3D3-4294-9642-97A6B7446C2E.
- Sperry, J.S., and Sullivan, J.E.M. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol.* **100**(2): 605–613. doi:10.1104/pp.100.2.605.
- Suarez, M.L., Ghermandi, L., and Kitzberger, T. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* - Site, climatic sensitivity and growth trends. *J. Ecol.* **92**(6): 954–966. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00941.x.
- Taiz, L., and Zeiger, E. 1991. *Plant physiology*.
- Tan, W., Blake, T.J., and Boyle, T.J.B. 1992. Drought tolerance in faster- and slower-

growing black spruce (*Picea mariana*) progenies: I. Stomatal and gas exchange responses to osmotic stress. *Physiol. Plant.* doi:10.1111/j.1399-3054.1992.tb04766.x.

Tardif, J., Conciatori, F., and Bergeron, Y. 2001. Comparative analysis of the climatic response of seven boreal tree species from northwestern Quebec, Canada. *Tree-Ring Res.* **57**(2): 169–181. doi:S.

Turner, M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *In* Source: Ecology.

Vincent, J., and Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Phys. Quat.* **31**(September): 357–372.

Walker, X., and Johnstone, J.F. 2014. Widespread negative correlations between black spruce growth and temperature across topographic moisture gradients in the boreal forest. *Environ. Res. Lett.* **9**(6). IOP Publishing. doi:10.1088/1748-9326/9/6/064016.

Wambolt, C. 1973. Conifer water potential as influenced by stand density and environmental factors. Available from www.nrcresearchpress.com.

Wang, J., Ives, N.E., and Lechowicz, M.J. 1992. Wang et al 1992-relation of foliar phenology to xylem embolism.pdf. *Funct. Ecol.*

Weed, A.S., Ayres, M.P., and Hicke, J.A. 2013. Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. *In* Source: Ecological Monographs.

West Geoffrey, B., Enquist, B., Brown James, H., and Charnov Eric, L. 1999.

Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* **401**(6756): 907–911.

Williams, A.P., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., Swetnam, T.W., Rauscher, S.A., Seager, R., Grissino-Mayer, H.D., Dean, J.S., Cook, E.R., Gangodagamage, C., Cai, M., and McDowell, N.G. 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nat. Clim. Chang.* doi:10.1038/nclimate1693.

Wimmer, R., and Grabner, M. 1997. Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees - Struct. Funct.* **11**(5): 271–276. doi:10.1007/s004680050085.

Worrall, J.J., Rehfeldt, G.E., Hamann, A., Hogg, E.H., Marchetti, S.B., Michaelian, M., and Gray, L.K. 2013. Recent declines of *Populus tremuloides* in North America linked to climate. *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2012.12.033.

Zang, C., and Biondi, F. 2013. Dendroclimatic calibration in R: The bootRes package for response and correlation function analysis. *Dendrochronologia* **31**(1): 68–74. Elsevier GmbH. doi:10.1016/j.dendro.2012.08.001.