

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

ORIGINE HOLOCÈNE ET TRAJECTOIRE ÉCOLOGIQUE DE TROIS
ESPÈCES TEMPÉRÉES À LEUR LIMITE NORDIQUE DE
RÉPARTITION DANS L'ÉCOTONE DE LA FORÊT MIXTE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

À LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE

PAR

JULIA CIGANA

AVRIL 2024

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur Yves Bergeron, mon codirecteur Guillaume de Lafontaine ainsi que Pierre Grondin pour leur énorme soutien dans la réalisation de ce projet de recherche. Le chemin a été long et je n'aurai jamais été jusqu'au bout sans eux. Ils m'ont appris à être à l'écoute de mes besoins quand il était nécessaire, mais ils m'ont aussi appris à être résiliente et de ne jamais lâcher.

Je tiens à remercier mes collègues de laboratoire et plus particulièrement Muriel Deslauriers, Romain Claudepierre, Emmanuelle Pelletier, Todor Minchev et Laura Pothier Guerra pour leur joie de vivre contagieuse et leurs conseils précieux. J'ai partagé des moments forts avec eux et certains sont devenus des amis chers. Je remercie aussi mes amis et ma famille qui m'ont encouragé dans les moments difficiles et m'ont accompagné jusqu'au bout de ce projet, même en étant à 5000 km de moi.

Je remercie les personnes qui m'ont aidé à réaliser mon travail de terrain comme notamment Pierre-Yves Mondou Laperrière qui a contribué au début de celui-ci, mais surtout Enrick Dore Jacques qui a été mon bras droit pendant tout l'été 2019. Je remercie également les personnes qui m'ont appuyé sur mon travail de laboratoire comme Julie Morin-Rivat qui en a été l'initiatrice, et Samuel Harimanana qui m'a été d'une aide précieuse dans le tamisage de mes nombreux échantillons de sol et le tri interminable des charbons. Enfin, je tiens à remercier les personnes qui m'ont épaulé dans les analyses statistiques et dans les analyses reliées aux logiciels d'information géographique soit Alain Caron, Mélanie Desrochers, Raphael Daniel Chavardès, Samuel Lacarte et Véronique Poirier. Merci beaucoup à vous de m'avoir évité de nombreuses nuits blanches à essayer de trouver des solutions à mes problèmes.

Je tiens aussi à remercier Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré, Mélissa Lacroix et Danielle Charron pour leur contribution administrative et logistique dans ce projet de recherche. Ce sont des petites fées de la technologie, aussi rapides qu'efficaces.

Un grand merci à toute l'équipe travaillant sur les érablières nordiques pour leurs commentaires constructifs.

Finalement, j'aimerais infiniment remercier Mitacs pour m'avoir octroyé une bourse d'études de 2 ans en collaboration avec la compagnie Forex. Le projet a été généreusement supporté par une demande Alliance du CRSNG en partenariat avec le Ministère des Ressources naturelles et des Forêts et les compagnies forestières Interfor Chantiers Chibougamau et Forex. Je tenais particulièrement à remercier Michel Campagna pour l'importante aide financière accordée à mon projet.

AVANT-PROPOS

Le mémoire est présenté sous forme d'article. Je suis la principale responsable de l'étude, de la collecte des données, de leur analyse et de la rédaction de l'article. Mes directions et codirections de recherche ont contribué à la conception de l'étude et m'ont assistée dans l'interprétation des résultats. Elles ont aussi révisé de manière critique et constructive le contenu de l'article.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
RÉSUMÉ	ix
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Mise en contexte et problématique	1
1.2 État des connaissances	2
1.2.1 Caractéristiques des populations marginales	2
1.2.2 Le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc	3
1.2.3 L'écotone de la forêt mixte.....	4
1.2.4 L'érable à sucre.....	5
1.2.5 L'érable rouge.....	6
1.2.6 Le pin blanc	7
1.2.7 Dynamique passée, actuelle et future de l'érable à sucre, l'érable rouge et du pin blanc en forêt mixte au Québec	8
1.2.8 L'analyse macrofossile des charbons de bois du sol utilisée pour reconstituer la végétation passée.....	10
1.3 Objectifs de l'étude et hypothèses de travail	11
1.3.1 Objectifs de l'étude.....	11
1.3.2 Hypothèses de travail.....	11
CHAPITRE II ORIGINE HOLOCÈNE ET TRAJECTOIRE ÉCOLOGIQUE DE TROIS ESPÈCES TEMPÉRÉES À LEUR LIMITE NORDIQUE DE RÉPARTITION DANS L'ÉCOTONE DE LA FORÊT MIXTE	13
2.1 Résumé	13
2.2 Introduction.....	14
2.3 Matériel et méthodes.....	18
2.3.1 Site d'étude et modèles biologiques	18
2.3.2 Échantillonnage sur le terrain	19
2.3.3 Traitement en laboratoire	21
2.3.4 Datation au radiocarbone	22
2.3.5 Analyse des données	23
2.4 Résultats.....	24
2.4.1 Structures de taille dans les trois types de peuplements (placettes)	24
2.4.2 Répartition contemporaine et historique des trois espèces sur l'ensemble du site d'étude (grille)	26
2.4.3 Histoire écologique des espèces tempérées dans les trois types de peuplements (placettes).....	29

2.4.4	Histoire des espèces tempérées dans la réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp	34
2.5	Discussion.....	37
2.5.1	Origine et trajectoire écologique du pin blanc.....	37
2.5.2	Origine et trajectoire écologique des érables.....	39
2.5.3	Facilitation de l'établissement de l'érable à sucre en forêt boréale par l'érable rouge	41
2.5.4	Complémentarité des études paléoécologiques	42
2.6	Conclusion	43
	CHAPITRE III CONCLUSION GÉNÉRALE	45
	ANNEXE A Tableau récapitulatif des datations au ^{14}C	52
	ANNEXE B Tableau récapitulatif du nombre de charbons de bois.....	54
	BIBLIOGRAPHIE	55

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1 Localisation de la province du Québec en Amérique du Nord (A). Répartition et abondance d' <i>Acer rubrum</i> (B), <i>Acer saccharum</i> (C) et <i>Pinus strobus</i> (D) au Québec (Canada) dans le contexte des domaines bioclimatiques du Québec (Saucier <i>et al.</i> , 2010). L'étoile violette représente la localisation de l'aire d'étude.....	19
2.2 Plan expérimental de l'aire d'étude.....	21
2.3 Structures de taille des peuplements de l'érablière (A, B), de la sapinière à bouleau blanc (C, D) et de la cédrière à bouleau jaune (E, F). Noter l'échelle logarithmique du nombre de tiges sur l'axe des ordonnées.....	26
2.4 Répartition contemporaine (points de couleur) et historique (cercles ouverts) d' <i>Acer rubrum</i> (A), <i>Acer saccharum</i> (B) et <i>Pinus strobus</i> (C) sur l'aire d'étude.....	28
2.5 Enregistrements de charbons de bois dans le sol minéral à chaque type de peuplements. Chaque barre représente le nombre total de particules de charbons de bois. Les diagrammes circulaires montrent la surface basale de chaque peuplement et l'abondance relative des identifications taxonomiques.....	31

- 2.6 Histoires des feux et de la végétation à l'échelle des peuplements : érablière (A, B), sapinière à bouleau blanc (C, D) et cédrière à bouleau jaune (E, F), d'après les charbons de bois d'*Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Acer sp.* et *Pinus strobus*. Elle représente la distribution des probabilités cumulées des datations au ^{14}C . '+': différentes dates calibrées au ^{14}C (croix vertes : *Pinus strobus* ; croix rouges : *Acer rubrum* ; croix orange : *Acer saccharum* ; croix roses : *Acer sp.*) 33
- 2.7 Assemblages de charbons de bois datés au radiocarbone (A), histoire des feux (B) et estimation par noyau (CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone (C) sur l'aire d'étude. (A) Nombre de particules de charbons de bois de *Pinus strobus* (vert), *Acer rubrum* (rouge), *Acer saccharum* (orange) et *Acer sp.* (rose). (B) Les histogrammes représentent la probabilité cumulée des dates radiocarbone calibrées enregistrées dans chaque intervalle de 500 ans cal. AA. Les '+' représentent les dates radiocarbone calibrées (croix vertes : *Pinus strobus* ; croix rouges : *Acer rubrum* ; croix orange : *Acer saccharum* ; croix roses : *Acer sp.*). (C) Fréquence radiocarbone des charbons de bois de *Pinus strobus* (vert), *Acer rubrum* (rouge) et *Acer saccharum* (orange) générée à partir de 10000 échantillonnages aléatoires de la distribution des probabilités cumulées des datations au ^{14}C et une largeur de bande de noyau de 100 ans..... 36
- 3.1 Schéma de la dynamique historique et contemporaine de la végétation arborée sur l'aire d'étude du ruisseau-Clinchamp depuis l'Holocène moyen selon les 59 datations au ^{14}C des charbons de bois retrouvés dans le sol minéral et d'autres études réalisées (Paillard *et al.*, 2023) 47

RÉSUMÉ

Dans le contexte de réchauffement climatique contemporain, on présume généralement que les espèces tempérées étendront leur aire de répartition vers de plus hautes latitudes et altitudes. Cependant, cette expansion pourrait être limitée par des conditions climatiques, des conditions environnementales à l'échelle du site ou encore à des caractéristiques propres au peuplement. Les populations marginales, isolées, de petite taille et situées à la marge froide (limite nordique) des aires de répartition pourraient s'avérer essentielles pour assurer une réponse rapide des espèces face aux changements climatiques. Les limites septentrionales de l'érable à sucre, l'érable rouge et du pin blanc se retrouvent au contact entre la forêt tempérée et la forêt boréale. L'objectif de cette étude est de caractériser, à l'échelle locale, l'origine et la trajectoire écologique de peuplements marginaux de ces trois espèces thermophiles dans l'écotone de la forêt mixte de l'ouest québécois. Pour cela, une analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral et une analyse de la composition forestière contemporaine ont été réalisées sur une superficie de 4 km² sur le territoire de la réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp. Le pin blanc serait présent sur le site au moins depuis l'Optimum climatique de l'Holocène (il y a environ 6900 ans AA) et serait en déclin démographique. *A contrario*, le genre *Acer* se serait installé pendant le Néoglaciale avec une arrivée de l'érable rouge il y a environ 4200 ans AA et une installation plus tardive de l'érable à sucre vers 2200 ans AA. Le genre *Acer* suivrait une trajectoire d'expansion contemporaine. L'étude nous permet d'appréhender la dynamique à long terme des espèces tempérées en marge froide et de réfléchir à des stratégies de gestion et d'aménagements forestiers mieux éclairées, qui tiennent compte des changements climatiques futurs.

Mots clés : *Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Pinus strobus*, limite nordique des aires de répartition, dynamique des populations marginales, forêt mixte, Holocène, analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral, Nord-Est américain, datation au ¹⁴C

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Mise en contexte et problématique

Les changements climatiques, historiques ou contemporains influencent le fonctionnement des systèmes biologiques naturels (Webb et Bartlein, 1992 ; Parmesan et Yohe, 2003). Ils sont la cause ultime d'un réarrangement récurrent des patrons globaux de la biodiversité à tous les niveaux, soit du gène au biome, et entraînent d'importantes réponses biotiques (Davis et Shaw, 2001 ; de Lafontaine *et al.*, 2018). Face à de tels changements, les populations naturelles peuvent exprimer trois types de réponse : la migration permettant de suivre les environnements favorables, l'extinction notamment due à une incapacité de reproduction dans des environnements devenus défavorables, ou l'adaptation aux nouvelles conditions locales (Jackson et Overpeck, 2000 ; Aitken *et al.*, 2008 ; de Lafontaine *et al.*, 2018). La migration post-glaciaire rapide à partir de populations marginales préexistantes au niveau de micro-refuges glaciaires représente une des principales réponses des espèces face aux variations climatiques du dernier maximum glaciaire (Stewart et Lister, 2001 ; McLachlan *et al.*, 2005 ; de Lafontaine *et al.*, 2014 ; Gavin *et al.*, 2014).

De manière analogue, les espèces devraient étendre leur aire de répartition vers de plus hautes latitudes et altitudes sous l'influence des changements globaux actuels (Parmesan, 2006 ; Chen *et al.*, 2011 ; Drobyshev *et al.*, 2014 ; Singer et Parmesan,

2021). Cependant, les effets seront d'autant plus sévères sur les écosystèmes en raison du rythme et de l'ampleur du réchauffement climatique contemporain d'origine anthropique (Parmesan et Yohe, 2003 ; Parmesan, 2006 ; IPCC, 2021). D'ailleurs, la vitesse anticipée des changements climatiques pourrait dépasser la vitesse de migration des espèces, tel que rapporté chez les espèces ayant une capacité de dispersion limitée dans le temps et l'espace comme les arbres (Loarie *et al.*, 2009 ; Corlett et Westcott, 2013 ; Lenoir *et al.*, 2020). Dans ce contexte, les populations déjà présentes à la limite froide des aires de répartition, même à faible densité, pourraient jouer un rôle clé dans la migration et la persistance à long terme des espèces face au réchauffement climatique contemporain (Lesica et Allendorf, 1995 ; Hampe et Petit, 2005 ; Sexton *et al.*, 2009 ; Nadeau et Urban, 2019).

1.2 État des connaissances

1.2.1 Caractéristiques des populations marginales

Les populations marginales sont généralement petites et isolées par rapport au cœur de l'aire de répartition continue de l'espèce par une distance supérieure à la capacité de dissémination moyenne (Lesica et Allendorf, 1995). Elles ont tendance à se retrouver dans des environnements suboptimaux et sont souvent moins diversifiées génétiquement (sous l'effet d'une dérive génétique accrue) et elles sont donc plus vulnérables à une extirpation locale (Lesica et Allendorf, 1995 ; Hampe et Petit, 2005 ; Eckert *et al.*, 2008). Alors que le réchauffement climatique contemporain crée une opportunité d'expansion et de densification des populations marginales de la limite froide en latitude et altitude, de nouveaux facteurs biotiques et abiotiques peuvent

interférer dans cette progression (Sexton *et al.*, 2009 ; Rehm *et al.*, 2015 ; Nadeau et Urban, 2019). Ces nouvelles conditions peuvent être bénéfiques pour certains taxa comme c'est le cas pour les espèces généralistes, mais peuvent être aussi délétères pour les espèces plus spécialistes (Singer et Parmesan, 2021). De manière générale, les effets des changements climatiques devraient être amplifiés aux limites de la répartition des espèces, notamment dans les transitions entre les biomes et domaines bioclimatiques (Diffenbaugh et Field, 2013 ; Nadeau et Urban, 2019).

1.2.2 Le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc

Le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc se situe au sud de la forêt boréale et couvre une superficie de près de 139 000 km² soit environ 9,2 % du Québec (Saucier *et al.*, 2003). La végétation forestière boréale est dominée par des espèces de pleine lumière telles que le bouleau blanc, et des espèces plus tolérantes à l'ombre comme le sapin baumier, l'épinette noire et l'épinette blanche (Saucier *et al.*, 2003). La distribution et les changements dans la composition forestière des écosystèmes boréaux vont dépendre fortement de la dynamique forestière présente dans cette zone de transition.

La dynamique forestière est le résultat d'un long processus de changement de la structure et de la composition des communautés végétales en fonction du temps et des perturbations. Elle est contrôlée par le climat en interaction avec des facteurs biotiques, les conditions édaphiques et les perturbations naturelles ou anthropiques (Webb et Bartlein, 1992 ; Messaoud *et al.*, 2007). Dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, ce sont particulièrement les perturbations naturelles représentées par les feux et les épidémies d'insectes (p.ex. la tordeuse des bourgeons de l'épinette) qui

sont à la base de la dynamique forestière et dont leur impact va dépendre de leur sévérité, de leur fréquence et de leur superficie (Saucier *et al.*, 2003 ; Bergeron *et al.*, 2004 ; Messaoud *et al.*, 2007).

1.2.3 L'écotone de la forêt mixte

À l'échelle biogéographique, les écotones sont des zones de transition entre deux biomes (Loehle, 2000). L'écotone de la forêt mixte (EFM) représente l'interface entre le sud de la forêt boréale et le nord de la forêt décidue tempérée (Goldblum et Rigg, 2010). Cet écotone est présent dans le nord-est de l'Europe et en Asie de l'Est, mais c'est dans l'est de l'Amérique du Nord que l'on retrouve les plus grandes étendues de forêts mixtes encore intactes (Pastor et Mladenoff, 1992 ; Goldblum et Rigg, 2010). On retrouve ces dernières dans l'est canadien, allant du sud-est du Manitoba jusqu'à la péninsule gaspésienne, en passant par le Québec où on les retrouve dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Saucier *et al.*, 2003 ; Goldblum et Rigg, 2010). Les connaissances sur l'EFM demeurent limitées, mais apparaissent cruciales afin de mieux anticiper la transition forestière dans le contexte des changements climatiques (Pastor et Mladenoff, 1992 ; Bouchard *et al.*, 2019), puisque plusieurs espèces tempérées atteignent leur limite nordique sous forme de populations marginales dans cet écotone (Terasmae et Anderson, 1970 ; Richard, 1980 ; Larochelle *et al.*, 2018).

1.2.4 L'érable à sucre

L'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est l'une des essences arborescentes thermophiles les plus répandues de l'Est de l'Amérique du Nord (Burns et Honkala, 1990). La hauteur moyenne d'un individu mature est de 27 à 37 m avec un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de 76 cm à 91 cm (Burns et Honkala, 1990). La longévité moyenne de l'érable à sucre est entre 100 et 150 ans, mais certains arbres peuvent atteindre 300 à 400 ans (Burns et Honkala, 1990).

L'érable à sucre produit une grande quantité de graines qui, couplée à un taux élevé de germination pouvant aller jusqu'à 95% voire plus, permettra le développement d'une banque de semis pouvant saturer le milieu (Harlow *et al.*, 1978). Les semis sont très tolérants à l'ombre et peuvent vivre des décennies sous le couvert forestier du peuplement (Harlow *et al.*, 1978). L'érable à sucre peut aussi se reproduire de manière végétative par rejets de souche et, occasionnellement, par marcottage (Burns et Honkala, 1990).

L'érable à sucre est une espèce caractéristique des sites mésiques avec des sols profonds, fertiles, humides et bien drainés (Farrar, 1996). Il est sensible aux sols acides et pauvres en nutriments (p.ex. en calcium et en magnésium), typique notamment des sols boréaux (St-Clair *et al.*, 2008 ; Collin *et al.*, 2016a). Des facteurs biotiques (associations mycorhiziennes, pathogènes, herbivorie) et abiotiques (lumière, précipitations, températures, teneur en CO₂) peuvent influencer l'acquisition et l'utilisation des ressources nutritives par l'érable à sucre (St-Clair *et al.*, 2008). Par exemple, en forêt boréale, les associations mycorhiziennes peuvent améliorer l'acquisition des nutriments et ainsi augmenter la productivité de l'érable à sucre (St-Clair *et al.*, 2008 ; Carteron *et al.*, 2020).

1.2.5 L'érable rouge

L'érable rouge (*Acer rubrum* L.) est l'une des essences arborescentes thermophiles les plus répandues de l'Est de l'Amérique du Nord (Hutnick *et al.*, 1961 ; Burns et Honkala, 1990). La hauteur moyenne d'un individu mature est de 18 à 27 m avec un DHP moyen de 46 à 76 cm (Hutnick *et al.*, 1961). La longévité moyenne de l'érable rouge est de 80 ans, mais il peut vivre jusqu'à 200 ans (Hutnick *et al.*, 1961).

Les graines produites par l'érable rouge sont les plus petites des érables de l'Amérique du Nord et sont facilement dispersées par le vent (Burns et Honkala, 1990). Leur taux de germination est souvent de 85 à 91% (Burns et Honkala, 1990). Cependant, c'est par la reproduction végétative par rejets de souche que l'érable rouge croît plus vigoureusement (Burns et Honkala, 1990). Des bourgeons en dormance sont toujours présents à la base des tiges et peuvent être facilement stimulés après une perturbation comme les feux ou encore les coupes forestières, développant alors davantage de rejets de souche (Burns et Honkala, 1990).

L'érable rouge est généraliste et tolérant quant à la nature, aux conditions du sol et à la diversité des sites où il s'implante et prospère, notamment en raison de ses faibles besoins en eau et en nutriments pour sa croissance et survie (Burns et Honkala, 1990 ; Collin *et al.*, 2016a). Sa croissance est toutefois accrue sur les sols mésiques modérément bien drainés et humides (Burns et Honkala, 1990). L'érable rouge est à la fois caractérisé comme une espèce de début et fin de succession et tolère bien l'ombre (Burns et Honkala, 1990). Sa capacité à prospérer sur divers sites pourrait créer des bénéfices pour d'autres espèces en améliorant notamment les conditions d'implantation

sur des sites plus extrêmes comme c'est le cas en limite de répartition (Collin *et al.*, 2016a ; Boisvert-Marsh et de Blois, 2021).

1.2.6 Le pin blanc

Le pin blanc (*Pinus strobus* L.) est l'une des espèces importantes en Amérique du Nord notamment pour ses valeurs économiques et écologiques (Burns et Honkala, 1990). La hauteur moyenne d'un individu mature est d'environ 46 m avec un DHP moyen de 102 cm (Burns et Honkala, 1990). C'est un arbre à longue durée de vie avec une moyenne de 200 ans, mais pouvant atteindre 450 ans (Burns et Honkala, 1990).

Le pin blanc n'a pas de cônes sérotineux (Burns et Honkala, 1990). Les semis de pin blanc poussent lentement sous le couvert des arbres plus grands et peuvent survivre et se développer avec seulement 20% de la lumière du soleil (Burns et Honkala, 1990). Cependant, leur croissance s'accroît proportionnellement à la lumière (Burns et Honkala, 1990). Il ne se reproduit pas de manière végétative (Burns et Honkala, 1990).

Le pin blanc se retrouve sur de nombreux sols, mais principalement sur des sols sablonneux bien drainés (Burns et Honkala, 1990). C'est une espèce de mi-succession tolérante à l'ombre de façon intermédiaire, mais la concurrence végétative représente une limite majeure (Burns et Honkala, 1990). En effet, dans des peuplements avec des espèces plus compétitrices comme les érables par exemple, le pin blanc ne parvient pas à émerger dans la partie supérieure de la canopée et meurt (Burns et Honkala, 1990).

1.2.7 Dynamique passée, actuelle et future de l'érable à sucre, l'érable rouge et du pin blanc en forêt mixte au Québec

Dans l'est canadien, la distribution de l'érable à sucre, l'érable rouge et du pin blanc suit un gradient latitudinal (Richard, 1980 ; Richard, 1993 ; Fréchette *et al.*, 2018) dont la limite nordique se situe dans l'EFM (Richard, 1993 ; Richard et Grondin, 2009). La distribution actuelle de l'érable à sucre et de l'érable rouge à leur limite nordique de répartition au Québec montre un recrutement continu dans le temps (Tremblay *et al.*, 2002 ; Goldblum et Rigg, 2005 ; Gaignic *et al.*, 2014 ; Zhang *et al.*, 2014). *A contrario*, la régénération du pin blanc en marge froide est constante, mais basse par rapport aux autres espèces tempérées et boréales (Bergeron *et al.*, 2004 ; Bergeron *et al.*, 2006 ; Upreti *et al.*, 2014). Dans la partie ouest du Québec, les populations marginales de ces trois espèces de la forêt tempérée nordique sont situées à plus de 70 km de leur aire de répartition continue (Terasmae et Anderson, 1970 ; Tremblay *et al.*, 2002 ; Gaignic *et al.*, 2014 ; Upreti *et al.*, 2014).

À l'échelle régionale, ces trois espèces auraient possiblement des histoires postglaciaires contrastées. Le pin blanc est une espèce thermophile qui aurait pris de l'expansion dans l'EFM lors de l'Optimum climatique de l'Holocène (entre 7000 et 4000 ans AA ; Essel *et al.*, 2023) avant de décliner sous l'effet d'un climat plus frais et de feux plus sévères au Néoglaciale (depuis 4000 ans AA) (Terasmae et Anderson, 1970 ; Anderson, 1995 ; Bajolle *et al.*, 2018 ; Richard *et al.*, 2020 ; Bussi res *et al.*, 2023). *A contrario*, l'érable à sucre et l'érable rouge, seraient plutôt en expansion dans l'EFM depuis le Néoglaciale (Paillard *et al.*, 2023 ; Mondou Laperri re *et al.*, en  valuation ; Dumont *et al.*, sous presse). Les activit s anthropiques telles que l'exploitation foresti re repr sentent aussi un agent favorisant la migration latitudinale de certaines esp ces (Boucher *et al.*, 2009 ; Bouchard *et al.*, 2019). Depuis la colonisation europ enne, cette pratique a favoris  la densification de certains feuillus

ainsi que de leur expansion vers le nord comme c'est le cas pour l'érable à sucre et l'érable rouge (Boucher *et al.*, 2006, 2009 ; Bouchard *et al.*, 2019).

Dans le contexte actuel des changements climatiques, la migration des populations de ces espèces thermophiles depuis la limite nord de leur aire de répartition vers la forêt boréale pourrait être contrainte par les conditions climatiques (p.ex. températures, précipitations ; Gauthier *et al.*, 2015 ; Boulanger *et al.*, 2016 ; IPCC, 2021), les conditions à l'échelle du site (p.ex. conditions édaphiques, topographie, perturbations, compétition ; Messaoud *et al.*, 2007 ; Boucher *et al.*, 2009 ; Lafleur *et al.*, 2010), mais aussi aux caractéristiques propres au peuplement (p.ex. maturité des arbres, présence de jeunes arbres et/ou régénération ; Tremblay *et al.*, 2002 ; Gaignic *et al.*, 2014 ; Zhang *et al.*, 2014). Certaines espèces tempérées généralistes plus aptes à tolérer de nouvelles conditions environnementales comme l'érable rouge, une espèce de large amplitude écologique et bien adaptée aux feux, pourraient s'établir rapidement en milieu boréal, alors que l'expansion des espèces spécialistes, comme l'érable à sucre, pourrait être entravée (Fei et Steiner, 2009 ; Collin *et al.*, 2016a ; Carteron *et al.*, 2020 ; Boisvert-Marsh et de Blois, 2021). Certaines études démontrent une avancée progressive nordique de l'érable rouge grâce à une association entre des changements climatiques projetés et un régime de perturbation de moyenne intensité (Dannevrolles *et al.*, 2016 ; Brice *et al.*, 2019 ; Boulanger et Puigdevall, 2021). Afin d'anticiper les réponses des populations marginales face aux changements climatiques futurs, il importe de comprendre comment elles se sont développées à l'échelle locale dans le passé, sous les variations climatiques et les régimes de perturbation.

1.2.8 L'analyse macrofossile des charbons de bois du sol utilisée pour reconstituer la végétation passée

Les reconstitutions paléoécologiques basées sur les registres fossiles constituent la meilleure preuve de la présence passée d'une espèce dans un intervalle de temps et d'espace (Gavin *et al.*, 2014). L'étude des grains de pollen présents dans les sédiments lacustres demeure l'archive la plus utilisée et documentée pour reconstituer la végétation passée (Birks, 2019). Or, puisque le pollen de certaines espèces est faiblement représenté (p.ex. les érables, soit le genre *Acer* ; Paillard *et al.*, 2023) et qu'il peut être transporté sur de longues distances, l'analyse paléopollinique apparaît moins appropriée pour aborder la dynamique historique des végétaux à l'échelle locale (Bussi res *et al.*, 2023 ; Minchev et de Lafontaine, 2023), notamment dans le cas de l' tude r trospective des peuplements marginaux (Birks et Birks, 2000 ; Birks, 2003).

L'analyse macrofossile des charbons de bois du sol repr sente une alternative qui permet de compl ter les informations fournies par les s diments lacustres (de Lafontaine *et al.*, 2014 ; Minchev et de Lafontaine, 2023). En effet, cette approche pal o cologique permet de reconstituer l'origine et la dynamique pass es des communaut s d'arbres ainsi que l'histoire des feux *in situ*, c'est- -dire directement   l' chelle du peuplement  tudi  (Talon *et al.*, 2005 ; de Lafontaine et Payette, 2011, 2012). Cette approche est bas e sur l'extraction, l'identification taxonomique et la datation au ^{14}C de macrofossiles produits localement et conserv s dans les sols pendant plusieurs mill naires (de Lafontaine et Asselin, 2011 ; de Lafontaine *et al.*, 2011). L'analyse macrofossile des charbons de bois repr sente donc une avenue int ressante pour reconstituer l'histoire des peuplements marginaux   l' chelle locale (de Lafontaine *et al.*, 2014).

1.3 Objectifs de l'étude et hypothèses de travail

1.3.1 Objectifs de l'étude

La réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp en Abitibi-Témiscamingue, dans l'ouest du Québec, représente un écosystème forestier exceptionnel (EFE) incluant notamment des populations marginales d'espèces thermophiles. On y retrouve, par exemple, les érablières à sucre les plus isolées du Québec, puisqu'elles se retrouvent à plus de 75 km au nord de leur aire de répartition continue (Morneau *et al.*, 2022). Cette étude se base sur l'analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral pour déterminer, à l'échelle locale, 1) l'origine et 2) la trajectoire écologique de trois espèces thermophiles (*Acer saccharum*, *Acer rubrum* et *Pinus strobus*) marginales à leur limite nordique dans l'écotone de la forêt mixte de l'ouest québécois.

1.3.2 Hypothèses de travail

Premièrement, dans le but d'évaluer l'origine de l'établissement local de ces trois espèces, nous avons testé trois scénarios hypothétiques alternatifs : a) l'établissement des espèces remonte à l'Optimum climatique de l'Holocène entre 7000 et 4000 ans AA lorsque les conditions climatiques étaient plus clémentes, puis il y aurait eu une contraction et une fragmentation des populations locales dues aux températures plus froides et à une sévérité, une fréquence et une superficie des feux plus importantes (Richard, 1993 ; Richard *et al.*, 2020) ; b) les espèces se seraient plutôt établies au

Néoglaciale (il y a c. 4000 ans AA), période durant laquelle les feux auraient été plus actifs (Carcaillet *et al.*, 2001 ; Carcaillet *et al.*, 2010 ; Genries *et al.*, 2012 ; Mondou Laperrière *et al.*, en évaluation) ; c) l'installation encore plus tardive des espèces (vers 1900 EC) refléterait l'intensification des activités anthropiques (Boucher *et al.*, 2006, 2009).

Deuxièmement, afin d'évaluer la trajectoire écologique contemporaine des trois espèces d'intérêt dans le peuplement marginal, nous posons des hypothèses qui reflètent la dynamique régionale. Nous postulons que a) les érables sont en expansion locale depuis leur installation dans l'écosystème ; b) alors que le pin blanc est en déclin.

CHAPITRE II

ORIGINE HOLOCÈNE ET TRAJECTOIRE ÉCOLOGIQUE DE TROIS ESPÈCES TEMPÉRÉES À LEUR LIMITE NORDIQUE DE RÉPARTITION DANS L'ÉCOTONE DE LA FORÊT MIXTE

2.1 Résumé

Dans le contexte de réchauffement climatique contemporain, on présume généralement que les espèces tempérées étendront leur aire de répartition vers de plus hautes latitudes et altitudes. Cependant, cette expansion pourrait être limitée par des conditions climatiques, des conditions environnementales à l'échelle du site ou encore à des caractéristiques propres au peuplement. Les populations marginales, isolées, de petite taille et situées à la marge froide (limite nordique) des aires de répartition pourraient s'avérer essentielles pour assurer une réponse rapide des espèces face aux changements climatiques. Les limites septentrionales de l'érable à sucre, l'érable rouge et du pin blanc se retrouvent au contact de la forêt tempérée avec la forêt boréale. L'objectif de cette étude est de caractériser, à l'échelle locale, l'origine et la trajectoire écologique de peuplements marginaux de ces trois espèces thermophiles dans l'écotone de la forêt mixte de l'ouest québécois. Pour cela, une analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral et une analyse de la composition forestière contemporaine ont été réalisées sur une superficie de 4 km² sur le territoire de la réserve écologique du ruisseau-Clinchamp. Le pin blanc serait présent sur le site au moins depuis l'Optimum

climatique de l'Holocène (il y a environ 6900 ans AA) et serait en déclin démographique. *A contrario*, le genre *Acer* se serait installé pendant le Néoglaciale avec une arrivée de l'érable rouge il y a environ 4200 ans AA et une installation plus tardive de l'érable à sucre vers 2200 ans AA. Le genre *Acer* suivrait une trajectoire d'expansion contemporaine. L'ensemble de ces analyses nous permettrait d'appréhender la dynamique à long terme des espèces tempérées en marge froide afin de pouvoir mettre en place des mesures de gestion et d'aménagements forestiers appropriées qui tiennent compte des changements climatiques futurs.

2.2 Introduction

Face aux changements climatiques, les populations naturelles peuvent exprimer trois types de réponses : la migration, l'extinction ou l'adaptation (Jackson et Overpeck, 2000 ; Aitken *et al.*, 2008 ; de Lafontaine *et al.*, 2018). La migration post-glaciaire à partir de populations marginales préexistantes au niveau de refuges glaciaires représente l'une des réponses principales des espèces lors du dernier maximum glaciaire (Stewart et Lister, 2001 ; McLachlan *et al.*, 2005 ; de Lafontaine *et al.*, 2014 ; Gavin *et al.*, 2014). De même, il est attendu que les espèces étendent leur aire de répartition vers de plus hautes latitudes et altitudes sous l'influence des variations climatiques actuelles (Parmesan, 2006 ; Chen *et al.*, 2011 ; Drobyshev *et al.*, 2014 ; Singer et Parmesan, 2021). Cependant, la vitesse anticipée du réchauffement climatique contemporain d'origine anthropique pourrait dépasser la vitesse de migration des espèces, notamment celles ayant une capacité de dispersion limitée dans le temps et l'espace tel que les arbres (Loarie *et al.*, 2009 ; Corlett et Westcott, 2013 ;

Lenoir *et al.*, 2020). Dans ce contexte, les populations déjà présentes à la limite froide des aires de répartition pourraient jouer un rôle clé dans la migration et la persistance à long terme des espèces face au réchauffement climatique contemporain (Lesica et Allendorf, 1995 ; Hampe et Petit, 2005 ; Sexton *et al.*, 2009 ; Nadeau et Urban, 2019).

Les populations marginales, plus petites et isolées, se situent en dehors de l'aire de répartition continue de l'espèce (Lesica et Allendorf, 1995). Elles se retrouvent généralement dans des environnements plus extrêmes, sont souvent moins diversifiées génétiquement et plus vulnérables à une extirpation locale (Lesica et Allendorf, 1995 ; Hampe et Petit, 2005 ; Eckert *et al.*, 2008). Le réchauffement climatique contemporain crée une opportunité d'expansion des populations marginales situées à la limite nordique des aires de répartition, mais qui pourrait être entravée par la présence de nouveaux facteurs biotiques et abiotiques (Sexton *et al.*, 2009 ; Rehm *et al.*, 2015 ; Nadeau et Urban, 2019). De manière générale, les effets des changements climatiques devraient être amplifiés aux limites de répartition des espèces, notamment dans les transitions entre les biomes et domaines bioclimatiques (Diffenbaugh et Field, 2013 ; Nadeau et Urban, 2019).

A l'échelle biogéographique, les écotones sont des zones de transition entre deux biomes (Loehle, 2000). L'écotone de la forêt mixte (EFM) représente l'interface entre la forêt boréale au nord et la forêt décidue tempérée au sud (Goldblum et Rigg, 2010). On la retrouve dans l'est canadien et notamment au niveau du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc au Québec (Saucier *et al.*, 2003 ; Goldblum et Rigg, 2010). Les connaissances sur l'EFM sont limitées, mais essentielles afin de mieux anticiper la transition forestière dans le contexte des changements climatiques (Pastor et Mladenoff, 1992 ; Bouchard *et al.*, 2019), puisque plusieurs espèces tempérées atteignent leur limite nordique sous forme de populations marginales dans cet écotone (Terasmae et Anderson, 1970 ; Richard, 1980 ; Larochelle *et al.*, 2018).

Dans l'est canadien, la distribution de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) et du pin blanc (*Pinus strobus* L.) suit un gradient latitudinal (Richard, 1980 ; Richard, 1993 ; Fréchette *et al.*, 2018) dont la limite nordique se situe dans l'EFM (Richard, 1993 ; Richard et Grondin, 2009). A l'échelle régionale, ces trois espèces auraient possiblement des histoires postglaciaires différentes. Le pin blanc aurait pris de l'expansion dans l'EFM lors de l'Optimum climatique de l'Holocène (entre 7000 et 4000 ans AA ; Essel *et al.*, 2023) avant de décliner sous l'effet d'un climat plus frais et de feux plus sévères au Néoglaciale (depuis 4000 ans AA) (Terasmae et Anderson, 1970 ; Anderson, 1995 ; Bajolle *et al.*, 2018 ; Richard *et al.*, 2020 ; Bussi res *et al.*, 2023). *A contrario*, l'érable à sucre et l'érable rouge seraient plutôt en expansion dans l'EFM depuis le Néoglaciale (Paillard *et al.*, 2023 ; Mondou Laperri re *et al.*, en  valuation ; Dumont *et al.*, sous presse). Afin d'anticiper les r ponses des populations marginales face aux changements climatiques futurs, il importe de comprendre comment elles se sont d velopp es   l' chelle locale dans le pass , sous les variations climatiques et des r gimes de perturbation.

Les reconstitutions pal o cologiques bas es sur les registres fossiles constituent la meilleure preuve de la pr sence pass e d'une esp ce dans un intervalle de temps et d'espace (Gavin *et al.*, 2014). L'analyse macrofossile des charbons de bois du sol permet de reconstituer l'origine et la dynamique pass es des communaut s d'arbres ainsi que l'histoire des feux *in situ*, c'est- -dire directement   l' chelle du peuplement  tudi  (Talon *et al.*, 2005 ; de Lafontaine et Payette, 2011, 2012). Cette approche est bas e sur l'extraction, l'identification taxonomique et la datation au ¹⁴C de macrofossiles produits localement et conserv s dans les sols pendant plusieurs mill naires (de Lafontaine et Asselin, 2011 ; de Lafontaine *et al.*, 2011). L'analyse macrofossile des charbons de bois repr sente donc une avenue int ressante pour reconstituer l'histoire des peuplements marginaux   l' chelle locale (de Lafontaine *et al.*, 2014).

La réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp en Abitibi-Témiscamingue, dans l'ouest du Québec, représente un écosystème forestier exceptionnel (EFE) incluant notamment des populations marginales d'espèces thermophiles. Cette étude se base sur l'analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral pour déterminer, à l'échelle locale, l'origine et la trajectoire écologique de trois espèces thermophiles (*Acer saccharum*, *Acer rubrum* et *Pinus strobus*) marginales à leur limite nordique dans l'écotone de la forêt mixte de l'ouest québécois. Premièrement, dans le but d'évaluer l'origine de l'établissement local de ces trois espèces, nous avons testé trois scénarios hypothétiques alternatifs : a) l'établissement des espèces remonte à l'Optimum climatique de l'Holocène entre 7000 et 4000 ans AA lorsque les conditions climatiques étaient plus clémentes, puis il y aurait eu une contraction et une fragmentation des populations locales dues aux températures plus froides et à une sévérité, une fréquence et une superficie des feux plus importantes (Richard, 1993 ; Richard *et al.*, 2020) ; b) les espèces se seraient plutôt établies au Néoglaciale (il y a c. 4000 ans AA), période durant laquelle les feux sévères auraient été plus actifs (Carcaillet *et al.*, 2001 ; Carcaillet *et al.*, 2010 ; Genries *et al.*, 2012 ; Mondou Laperrière *et al.*, en évaluation) ; c) l'installation encore plus tardive des espèces (après 1900 EC) refléterait l'intensification des activités anthropiques (Boucher *et al.*, 2006, 2009). Deuxièmement, afin d'évaluer la trajectoire écologique contemporaine des trois espèces d'intérêt dans le peuplement marginal, nous posons des hypothèses qui reflètent l'état des connaissances sur la dynamique régionale. Ainsi, nous postulons que a) les érables sont en expansion locale depuis leur installation dans l'écosystème ; b) alors que le pin blanc est en déclin.

2.3 Matériel et méthodes

2.3.1 Site d'étude et modèles biologiques

La réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp (48.17787°N ; 79.45651°O ; Figure 2.1) se situe dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc. Le site d'étude se trouve à une altitude moyenne comprise entre 350 et 400 m et le climat est de type subpolaire avec des températures moyennes mensuelles variant entre -16.6°C en janvier et 17.5°C en juillet, et des précipitations totales annuelles de 894 mm (Aussenac *et al.*, 2016). Le site correspond à la limite nordique de l'érable à sucre dans l'ouest du Québec et on y retrouve des populations marginales de trois espèces thermophiles (érable à sucre, érable rouge et pin blanc) isolées au sein d'une matrice forestière régionale typique du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc. Le paysage est dominé par le sapin baumier (*Abie balsamea* (L.) Mill.) généralement accompagné de bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) et d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) ainsi que des peuplements sporadiques de pessières noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP).

L'érable à sucre et l'érable rouge sont parmi les feuillus les plus répandus dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Au Canada, l'érable à sucre se retrouve dans les Maritimes et au sud du Québec et de l'Ontario (Burns et Honkala, 1990 ; Saucier *et al.*, 2003 ; Figure 2.1C) alors que l'érable rouge s'étend légèrement plus au nord (Figure 2.1B). Le pin blanc est une espèce résineuse avec une aire de répartition approximativement semblable à celle de l'érable à sucre au Québec (Figure 2.1D). Ces trois espèces atteignent leur limite nordique de répartition dans l'EFM où on les retrouve sous forme de petites populations marginales dans le domaine bioclimatique de la sapinière à

bouleau blanc (Terasmae et Anderson, 1970 ; Tremblay *et al.*, 2002 ; Graignic *et al.*, 2014).

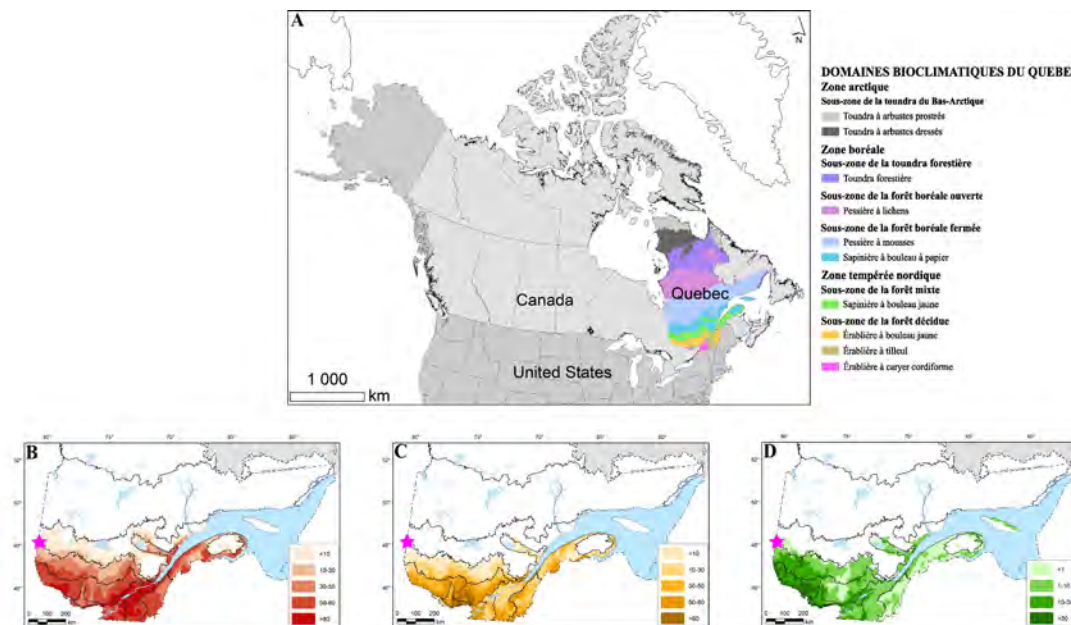


Figure 2.1 Localisation de la province du Québec en Amérique du Nord (A). Répartition et abondance d'*Acer rubrum* (B), *Acer saccharum* (C) et *Pinus strobus* (D) au Québec (Canada) dans le contexte des domaines bioclimatiques du Québec (Saucier *et al.*, 2010). L'étoile violette représente la localisation de l'aire d'étude.

2.3.2 Échantillonnage sur le terrain

À l'été 2019, nous avons établi une aire d'échantillonnage d'une superficie de 4 km² centrée sur une érablière à sucre au cœur de la réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp. Nous avons réalisé deux types d'échantillonnage, soit par grille et par placettes (Figure 2.2). Dans un premier temps, nous avons établi un portait général du

site d'étude en échantillonnant systématiquement la végétation et les sols sur l'ensemble de la superficie (Figure 2.2). À cette fin, nous avons établi une grille composée de dix transects parallèles d'une longueur de 2 km chacun, espacés entre eux par une distance de 200 m (superficie totale de 4 km²). Afin d'analyser la composition forestière, un relevé des espèces d'arbres a été réalisé à chaque 50 m le long des dix transects lorsque cela était possible (n = 390 points d'observation). À chaque point d'observation, nous avons d'abord établi visuellement la dominance des espèces d'arbres en ordonnant toutes les espèces présentes à plus de 15% selon leur abondance relative. Nous avons ensuite noté la présence/absence des espèces tempérées (*Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis*, *Thuja occidentalis* et *Pinus strobus*). Afin d'estimer la composition forestière historique sur l'aire d'étude, nous avons échantillonné la couche inorganique du sol forestier à tous les 200 m le long des dix transects. Sur l'ensemble de la grille, cinq points d'échantillonnage n'ont pas pu être réalisés dû à l'absence de sol minéral ou de la présence de milieux humides (n = 95 points d'échantillonnage du sol). À chaque point d'échantillonnage, un échantillon de 750 cm³ a été prélevé à la surface du sol minéral à l'aide d'une terrière racinaire (Eijkelkamp, Pays-Bas).

Sur la base des relevés forestiers réalisés sur l'ensemble de la grille, nous avons identifié trois types de peuplements distincts sur le site d'étude : (i) la sapinière à bouleau blanc qui domine le paysage régional ainsi que deux types de peuplements d'affinité tempérée : (ii) l'érablière (à sucre et rouge), et (iii) la cédrière à bouleau jaune. Dans chacun de ces trois types de peuplements, nous avons établi deux placettes de 50 × 20 m (n = 6 placettes de 1000 m²), soit SRM1 et SRM2 (*sugar maple-red maple stands*), WBF1 et WBF2 (*white birch-fir stands*) et YBC1 et YBC2 (*yellow birch-white cedar stands*) (Figure 2.2). Afin de caractériser la structure de taille des arbres de chaque type de peuplement, nous avons mesuré le diamètre à hauteur de poitrine (DHP : 1.3 m du sol) de tous les arbres d'un diamètre supérieur ou égal à 1 cm à l'intérieur de

chaque placette. Nous avons également estimé l'abondance des individus en régénération ($DHP < 1$ cm) en échantillonnant 10 quadrats de 4 m^2 le long d'une des lignes de 50 m de la placette. Afin de reconstruire l'histoire locale du peuplement correspondant à chaque placette, nous avons prélevé systématiquement 25 échantillons de 750 cm^3 de sol minéral sur la périphérie (à tous les 5 m) et au centre de la placette ($n = 25 \text{ microsites} \times 6 \text{ placettes} = 150 \text{ échantillons de sol}$).

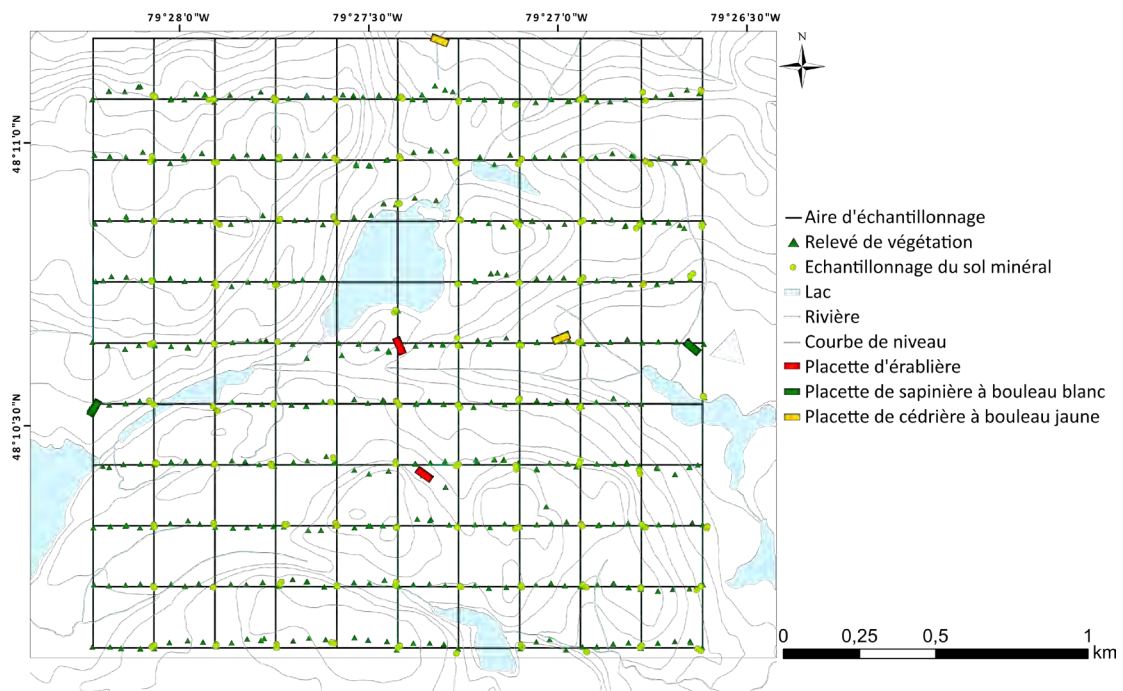


Figure 2.2 Plan expérimental de l'aire d'étude.

2.3.3 Traitement en laboratoire

Chaque échantillon de sol minéral (grille et placettes) a été immergé dans une solution d'hydroxyde de sodium ($\text{NaOH} - 1\%$) pour les échantillons sableux ou une solution

d'hexamétaphosphate de sodium ((NaPO₃)₆ – 2,5%) pour les échantillons argileux, pendant une durée de 12 à 24h afin de disperser les agrégats de sol. Les échantillons ont été rincés à l'eau courante dans une colonne de tamis de maille 4 mm et 2 mm installée sur un agitateur (Retsch AS 200, Allemagne). Les refus des tamis de 4 mm et 2 mm ont été observés sous la loupe binoculaire (Olympus SZ61, Japon), afin d'en extraire les charbons ≥ 2 mm qui témoignent d'un feu *in situ* et donc de la présence historique d'un taxon directement dans le peuplement (Ohlson et Tryterud, 2000). Les charbons de bois extraits ont ensuite été séchés à température ambiante et pesés individuellement à l'aide d'une balance de précision (Sartorius Entris64-1S, Allemagne). Les charbons de plus de 2,5 mg ont été identifiés au plus petit rang taxonomique possible (genre ou espèce) sous un microscope à éclairage épiscopique (Olympus BX53M, Japon). L'identification taxonomique des charbons de bois s'appuie sur les critères micro-anatomiques, à l'aide de la collection de référence de charbon de bois (anthracothèque) de la Chaire de recherche du Canada en biologie intégrative de la flore nordique (Université du Québec à Rimouski, Canada), d'une clé d'identification des conifères arborescents de la forêt boréale d'Amérique du Nord (Morin-Rivat et de Lafontaine, 2019) et de guides d'identification des structures microanatomiques du bois (IAWA Committee, 1989, 2004 ; Hoadley, 1990 ; Vernet *et al.*, 2001 ; Schoch *et al.*, 2004 ; Robichaud *et al.*, 2012). Afin d'optimiser l'effort déployé pour l'identification taxonomique nous avons observé un maximum de 20 charbons de bois par échantillon de sol.

2.3.4 Datation au radiocarbon

Au total, 59 charbons de bois ont été datés au radiocarbone grâce à la technique de SMA (Spectrométrie de masse par accélérateur). La sélection des particules s'est basée

sur plusieurs critères. D’abord, leur masse sèche devait être $\geq 2,5$ mg, soit la masse minimale utilisée pour une datation robuste des charbons de bois au radiocarbone au moment de l’analyse. Les datations devaient tenir compte de l’identification botanique afin de focaliser les analyses sur les trois espèces ciblées : *Acer saccharum*, *Acer rubrum* et *Pinus strobus*. Aussi, la distribution spatiale des charbons de bois a été prise en compte pour assurer la répartition des datations à l’échelle du site d’étude. À chaque échantillon de sol (grille et placettes) présentant ≥ 1 charbon d’érable (*Acer saccharum*, *Acer rubrum* ou *Acer sp.*), un charbon de bois a été daté ($n = 9$ *A. saccharum*, 25 *A. rubrum*, 14 *Acer sp.*). Puisque les charbons de pin blanc étaient largement plus nombreux par rapport aux charbons d’érable, seuls ceux provenant des échantillons de sol de placettes ayant ≥ 1 charbon d’érable à sucre ont été datés ($n = 11$ *P. strobus*). Un tirage aléatoire a été fait à partir des charbons correspondant à tous ces critères. Les charbons ont été préparés (fractionnement des composantes carbonées, oxydation en CO_2 et graphitisation) au laboratoire de radiochronologie ^{14}C du Centre d’études nordiques (Université Laval, Québec, Canada) et envoyés au Keck Carbon Cycle AMS Facility (Université de Californie, Irvine CA, États-Unis) pour le comptage des ions dans un accélérateur de particules. Les âges ^{14}C ont été étalonnés en années calendaires avant 1950 (ans AA ; étendue 2-sigma, probabilité = 0,954) avec le jeu de données d’étalonnage IntCal20 (Reimer *et al.*, 2020) implémenté dans la fonction *calibrate* de la bibliothèque RCARBON (Crema et Bevan, 2021) du logiciel R version 4.2.2 (R Core Team, 2022).

2.3.5 Analyse des données

Les histoires locales des trois espèces thermophiles dans les différents types de peuplements ont été reconstruites grâce à la distribution des probabilités cumulées des

dates radiocarbone dans chacune des six placettes (Meyer *et al.*, 1992) en employant la fonction *spd* de la librairie RCARBON (Crema et Bevan, 2021). Avec la même procédure, toutes les datations ^{14}C effectuées ($n = 59$ datations, grille et placettes) ont été regroupées pour reconstituer l'histoire de ces espèces sur la totalité du site d'étude (4 km^2). Une estimation par noyau (*Composite Kernel Density Estimate ; CKDE*) du changement de la fréquence radiocarbone de chaque espèce a été générée à partir de 10 000 échantillonnages aléatoires de la distribution de probabilités cumulées des dates ^{14}C et une largeur de bande de noyau de 100 ans en utilisant les fonctions *sampleDates* et *ckde* de la librairie RCARBON (Brown, 2017). Cette procédure a été employée pour inférer les trajectoires démographiques historiques des trois espèces étudiées à partir des changements de fréquence temporelle des dates radiocarbone (Crema, 2022).

2.4 Résultats

2.4.1 Structures de taille dans les trois types de peuplements (placettes)

Pour chacun des trois types de peuplements, les deux placettes échantillonnées indiquent une structure de taille et un assemblage d'espèces arborescentes similaires, mais qui diffèrent des autres types de peuplements (Figure 2.3). Les deux placettes représentatives de l'érablière (SRM1 et SRM2), sont dominées par les érables dans les plus grandes classes de taille auxquels s'ajoute le sapin baumier dans les classes intermédiaires. Les érables suivent une structure de taille en J-inversé avec des individus dans plusieurs classes de taille, incluant une abondante régénération et des individus de grand diamètre (Figure 2.3A, B). Quelques épinettes blanches et bouleaux à papier complètent l'assemblage. Dans les deux placettes représentatives de la

sapinière à bouleau blanc (WBF1 et WBF2), le sapin baumier domine la régénération jusque dans les classes de taille intermédiaires alors que l'épinette blanche et le bouleau à papier sont les arbres de plus gros diamètres (Figure 2.3C, D). Alors que l'érable à sucre est complètement absent de l'assemblage, l'érable rouge est présent dans les petites classes diamétrales. Les cédrières à bouleau jaune (YBC1 et YBC2) sont les placettes les plus riches en espèces arborescentes (Figure 2.3E, F). Une structure en J-inversé caractérise le thuya et, dans une moindre mesure, le bouleau jaune (seulement à YBC2). Ces deux espèces sont représentées dans plusieurs classes de taille, allant d'une abondante régénération jusqu'aux individus de plus grands diamètres. Elles sont accompagnées d'érable rouge, d'épinette blanche et de sapin baumier dans les plus petites classes diamétrales. Le bouleau à papier ne présente que quelques individus dispersés dans diverses classes de taille intermédiaire. Aucun pin blanc n'a été identifié dans les placettes, l'érable à sucre n'a été observé que dans les deux sites d'érablière (SRM1 et SRM2), alors que l'érable rouge est présent dans les trois types de peuplements bien que dominant seulement dans les placettes d'érablière (SRM1 et SRM2).

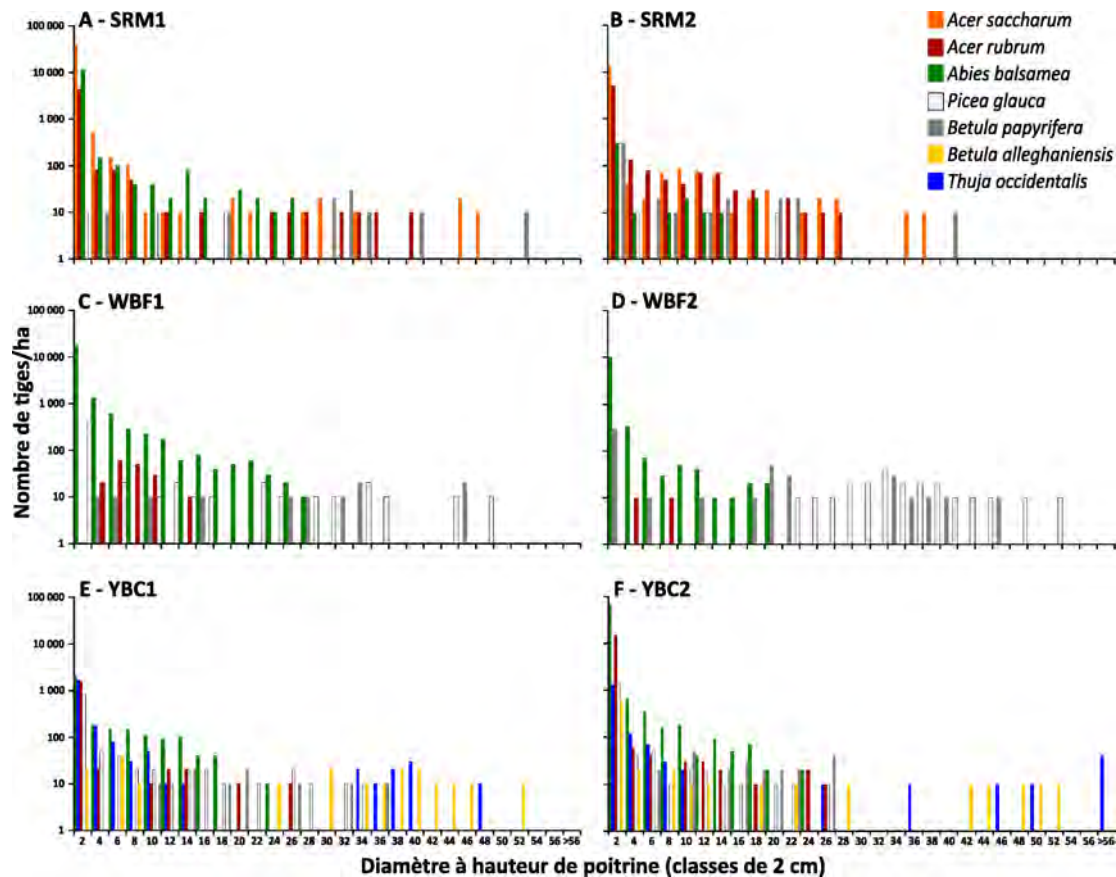


Figure 2.3 Structures de taille des peuplements de l'érablière (A, B), de la sapinière à bouleau blanc (C, D) et de la cédrière à bouleau jaune (E, F). Noter l'échelle logarithmique du nombre de tiges sur l'axe des ordonnées.

2.4.2 Répartition contemporaine et historique des trois espèces sur l'ensemble du site d'étude (grille)

Au total, 9365 charbons ont été trouvés sur l'ensemble de la grille, dont 1598 ont été identifiés. Dans la forêt contemporaine, l'érable rouge est abondant et réparti de façon relativement homogène sur le site d'étude (Figure 2.4A). Il a été retrouvé à 312 des 390 points d'observations (80%). Des charbons d'*Acer rubrum* témoignant de la présence

historique de l'espèce ont été extraits de 15 échantillons de sol sur les 95 points d'échantillonnage (15,8%). En considérant un effort d'échantillonnage similaire, l'érable rouge est donc c. 5 fois plus détecté dans la forêt actuelle que dans le registre fossile (80% vs 15,8%). La répartition de l'érable à sucre est plus restreinte sur le territoire et principalement localisée en petits peuplements isolés qui semblent surtout associés aux pentes abruptes (Figure 2.4B). L'espèce a été observée à 40 des 390 points d'observations (10,2%). Les charbons d'*Acer saccharum* ont été extraits de seulement 4 échantillons sur les 95 points d'échantillonnage (4%). Toute proportion gardée, l'érable à sucre est c. 2,6 fois plus abondant dans le paysage contemporain par rapport à ce qui a pu être détecté par les charbons fossiles (10,2% vs 4%). Le contraste entre la répartition actuelle et passée du pin blanc diffère par rapport aux érables. La répartition actuelle du pin blanc ressemble à celle décrite pour l'érable à sucre, avec de petits regroupements isolés sur le territoire (Figure 2.4C). Ainsi, l'espèce a été observée à seulement 48 des 390 points d'observation de la composition forestière (12,3%). En revanche, les charbons de *Pinus strobus* ont été détectés dans 34 des 95 échantillons de sol (35,7%). Ainsi, contrairement aux érables, l'abondance relative du pin blanc est, mutatis mutandis, c. 3 fois plus grande dans le registre fossile par rapport à l'estimation faite dans la forêt actuelle (35,7% vs 12,3%). Il est intéressant de noter que la majorité des charbons de bois de *Pinus strobus* (80%) ont été découverts dans des emplacements où il n'y a actuellement pas d'érable à sucre.

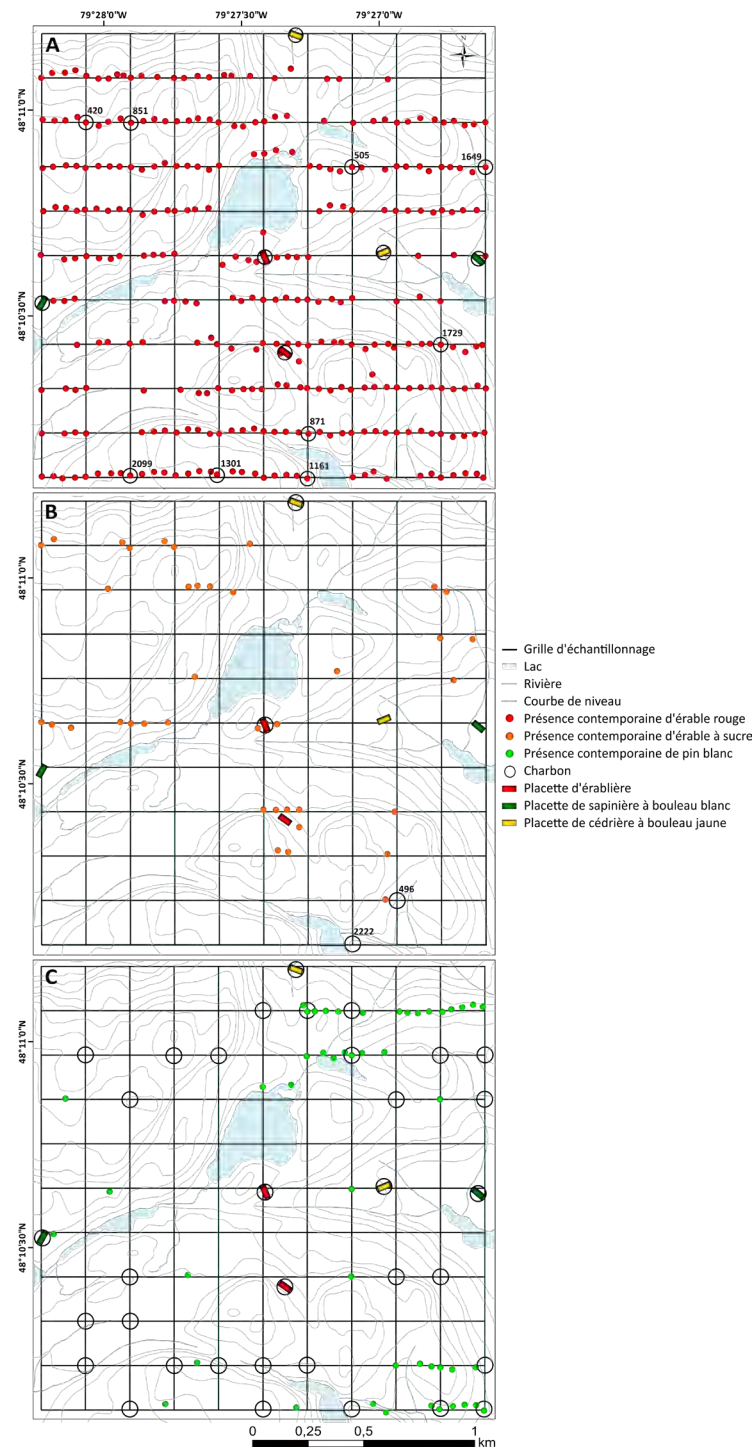


Figure 2.4. Répartition contemporaine (points de couleur) et historique (cercles ouverts) d'*Acer rubrum* (A), *Acer saccharum* (B) et *Pinus strobus* (C) sur l'aire d'étude.

2.4.3 Histoire écologique des espèces tempérées dans les trois types de peuplements (placettes)

Des charbons de bois ont été retrouvés dans toutes les placettes échantillonnées (entre 411 et 7484 charbons par placette, n total = 16 229 charbons). Au total, les érablières (SRM) sont les types de peuplements qui contiennent le moins de charbons de bois, suivies par les sapinières à bouleau blanc (WBF) alors que les cédrières à bouleau jaune (YBC) comptent la plus forte abondance (Figure 2.5). Cependant, il y a une importante variation entre les microsites et, en moyenne, il n'existe aucune différence significative entre les sites à l'exception de la placette YBC2 qui compte plus de charbons par rapport aux érablières SRM. La composition botanique des charbons de bois dans les placettes repose sur un total de 1931 identifications taxonomiques. Les surfaces terrières des érablières (SRM) reflètent l'abondance des feuillus *Acer saccharum*, *Acer rubrum* et *Betula papyrifera*. En comparaison, les résineux sont relativement peu abondants et principalement composés d'*Abies balsamea* (Figure 2.5). L'abondance relative des identifications taxonomiques de charbons de bois montre une tendance inverse par rapport au portrait actuel : les résineux, principalement composés du groupe *Abies/Thuja* (indifférencié), dominent le registre fossile. Des charbons de *Pinus strobus* et d'*Acer rubrum* ont été trouvés dans les deux placettes d'érablière alors que des charbons d'*Acer saccharum* ont été extraits à SRM1, mais pas à SRM2 (Figure 2.5). Les surfaces terrières des deux placettes de sapinières à bouleau blanc (WBF) témoignent de la dominance par les résineux *Abies balsamea* et *Picea glauca*. *Betula papyrifera* est la principale espèce feuillue, alors qu'*Acer rubrum* représente moins de 2% (Figure 2.5). L'identification taxonomique des charbons de bois révèle que les proportions entre résineux et feuillus suivaient généralement la même tendance qu'actuellement, soit une dominance des résineux. Cependant, *Pinus strobus*

représente l'une des espèces résineuses principales dans le spectre anthracologique, notamment à WBF1 où il est retrouvé en proportion importante (35%), alors qu'il en est actuellement absent. *Acer rubrum* a été retrouvé en petite proportion (<5%) alors qu'*Acer saccharum* n'a pas été trouvé dans le registre fossile des placettes WBF (Figure 2.5). Enfin, les surfaces terrières des cédrières à bouleau jaune (YBC) sont partagées plus équitablement entre les résineux et les feuillus. Ces derniers sont largement dominés par *Betula alleghaniensis*. *Acer rubrum* est aussi faiblement présent. Les résineux sont représentés notamment par *Thuja occidentalis*, *Abies balsamea* et *Picea glauca* (Figure 2.5). Les identifications taxonomiques de YBC1 révèlent la présence et la dominance de charbons de bois de *Pinus strobus* (40%) alors qu'il est actuellement absent. L'espèce est aussi présente dans le spectre anthracologique de YBC2, mais de manière moins importante (6%). Des charbons de bois d'*Acer saccharum* ont été retrouvés à YBC2 (9%), bien qu'il soit actuellement absent de la placette. L'espèce n'a pas été trouvée dans les fossiles de YBC1. Des charbons d'*Acer rubrum* ont été extraits des deux placettes.

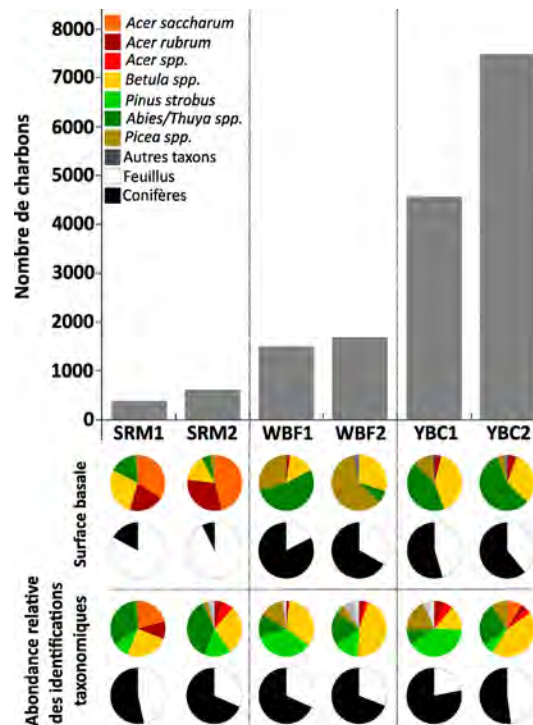


Figure 2.5 Enregistrements de charbons de bois dans le sol minéral à chaque type de peuplements. Chaque barre représente le nombre total de particules de charbons de bois. Les diagrammes circulaires montrent la surface basale de chaque peuplement et l'abondance relative des identifications taxonomiques.

Dans la placette d'érablière SRM1, 13 charbons de bois ont été datés entre 6000 et 285 ans AA (Figure 2.6A). Alors que deux charbons de *Pinus strobus* ont été datés pendant l'Optimum climatique de l'Holocène, tous les autres charbons dans cette placette (4 *Pinus strobus*, 5 *Acer saccharum*, 2 *Acer rubrum*) datent du Néoglaciale tardif (depuis 1900 ans AA). À SRM2, l'autre placette d'érablière, 8 des 9 charbons de bois, soit 4 *Acer rubrum* et 4 *Acer sp.* ont été datés à des intervalles réguliers au cours du Néoglaciale (entre 3600 et 300 ans AA). Un seul charbon d'*Acer rubrum* a donné une date plus ancienne vers 4800 ans AA (Figure 2.6B). Dans la placette de sapinière à bouleau blanc WBF1, seulement un charbon d'*Acer rubrum* a été daté au Néoglaciale à 1400 ans AA (Figure 2.6C). À WBF2, l'autre placette de sapinière, 4 charbons de

bois (3 *Acer rubrum* et 1 *Acer* sp.) ont été datés au début du Néoglaciale, soit entre 4200 et 2200 ans AA (Figure 2.6D). Dans la placette de cédrière à bouleau jaune YBC1, 4 charbons de bois d'érable (2 *Acer rubrum* et 2 *Acer* sp.) ont été datés au Néoglaciale tardif entre 1600 et 500 ans AA (Figure 2.6E). Enfin, à YBC2, l'autre placette de cédrière, 15 charbons de bois ont été datés entre 6900 et 400 ans AA (Figure 2.6F). Seul *Pinus strobus* est daté pendant l'Optimum climatique de l'Holocène (2 charbons). D'autres pins blancs sont retrouvés au début du Néoglaciale, mais les plus récents charbons de *Pinus strobus* datent de 1800 ans AA. À l'inverse, les charbons d'érable sont tous datés au cours des derniers 2700 ans (2 *Acer saccharum*, 3 *Acer rubrum*, 5 *Acer* sp.).

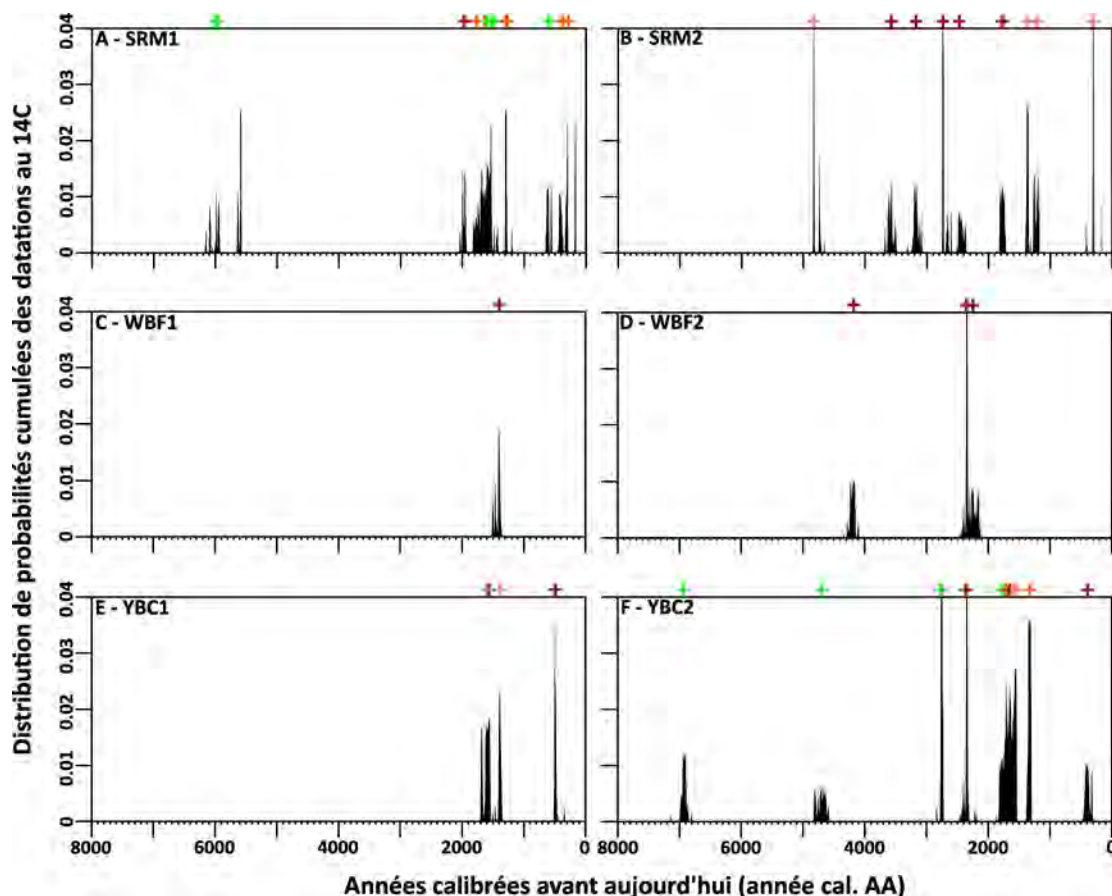


Figure 2.6 Histoires des feux et de la végétation à l'échelle des peuplements : érablière (A, B), sapinière à bouleau blanc (C, D) et cédrière à bouleau jaune (E, F), d'après les charbons de bois d'*Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Acer sp.* et *Pinus strobus*. Elles représentent la distribution des probabilités cumulées des datations au ^{14}C . '+': différentes dates calibrées au ^{14}C (croix vertes : *Pinus strobus* ; croix rouges : *Acer rubrum* ; croix orange : *Acer saccharum* ; croix roses : *Acer sp.*).

2.4.4 Histoire des espèces tempérées dans la réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp

La distribution cumulée des probabilités radiocarbone sur l'ensemble du site d'étude ($n = 59$ datations agrégées des charbons des placettes et de la grille) révèle l'histoire des trois espèces tempérées au cours des derniers c. 7000 ans (Figure 2.7A, B). Au cours de cette période, on observe une nette transition entre ces trois espèces sur le site d'étude. Les charbons indiquent que *Pinus strobus* est présent sur le site depuis au moins 7000 ans AA, mais aucun charbon n'a été détecté au cours des derniers 600 ans. Des trois espèces thermophiles ciblées dans cette étude, le pin blanc est effectivement la seule clairement retrouvée au cours de l'Optimum climatique de l'Holocène (avant 5000 ans AA). Le genre *Acer* sp. est détecté sur le site d'étude seulement depuis le début du Néoglaciale, soit vers 4800 ans AA. Toutefois, les deux érables étudiés ne sont pas synchrones. *Acer rubrum* est la seule espèce d'érable détectée sur le site dès le début du Néoglaciale (4200 ans AA), et ce, jusqu'à l'actuel. *Acer saccharum* n'est seulement détecté que depuis 2200 ans AA et se serait maintenu jusqu'à aujourd'hui. La présence locale d'*Acer rubrum* sur le site précède donc *Acer saccharum* d'au moins 2000 ans. L'estimation par noyau (CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone du pin blanc indique une fréquence radiocarbone élevée du pin blanc entre 6500 et 4500 ans AA, diminuant jusqu'à des valeurs nulles à l'exception de pics erratiques à 3000 ans AA et 1800 ans AA, suivis d'une fréquence nulle au cours du dernier millénaire (Figure 2.7C). Pour l'érable rouge, la distribution CKDE montre une fréquence radiocarbone virtuellement nulle avant 4000 ans AA et une augmentation régulière entre 4000 et 1800 ans AA, suivie d'un déclin progressif de la fréquence au cours du dernier millénaire, bien que n'atteignant jamais les valeurs nulles. La fréquence radiocarbone de l'érable à sucre est nulle avant d'atteindre un pic soudain à 1800 ans AA, qui est resté relativement élevé jusqu'à aujourd'hui. En résumé, les données sur l'estimation par noyau indiquent trois périodes distinctes correspondant à

un changement des fréquences des trois espèces cibles en fonction de leur densité radiocarbone. Premièrement, entre 6500 et 4500 ans AA, le pin blanc était la seule espèce tempérée présente sur le site. Deuxièmement, la période entre 4000 et 1800 ans AA, est marquée par une augmentation de l'érable rouge, alors que le pin blanc est toujours présent. Troisièmement, depuis 1800 ans AA, l'érable à sucre s'est rapidement établi et l'érable rouge a persisté tandis que le pin blanc a décliné sur le site.

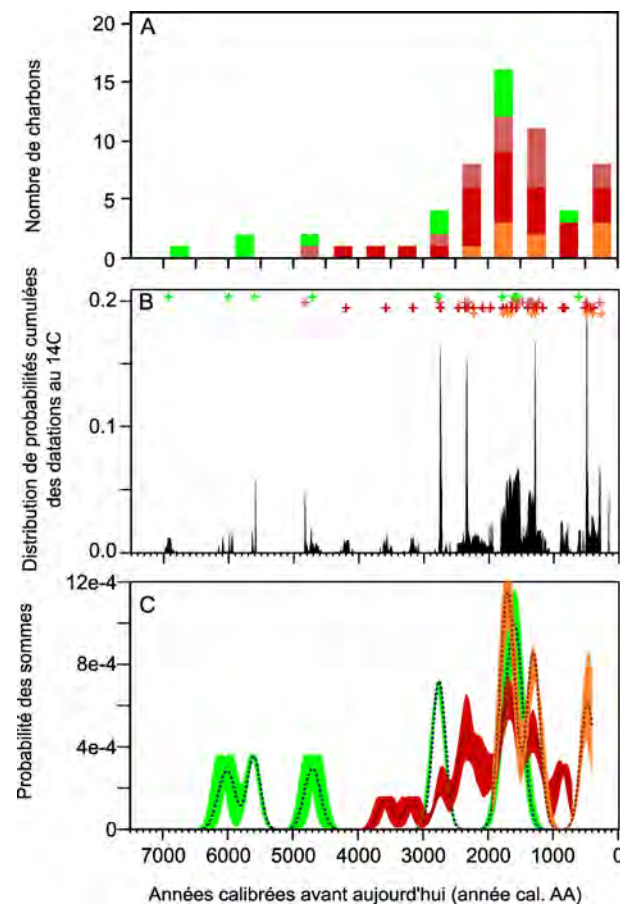


Figure 2.7 Assemblages de charbons de bois datés au radiocarbone (A), histoire des feux (B) et estimation par noyau (CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone (C) sur l'aire d'étude. (A) Nombre de particules de charbons de bois de *Pinus strobus* (vert), *Acer rubrum* (rouge), *Acer saccharum* (orange) et *Acer sp.* (rose). (B) Les histogrammes représentent la probabilité cumulée des dates radiocarbones calibrées enregistrées dans chaque intervalle de 500 ans cal. AA. Les '+' représentent les dates radiocarbones calibrées (croix vertes : *Pinus strobus* ; croix rouges : *Acer rubrum* ; croix orange : *Acer saccharum* ; croix roses : *Acer sp.*). (C) Fréquence radiocarbone des charbons de bois de *Pinus strobus* (vert), *Acer rubrum* (rouge) et *Acer saccharum* (orange) générée à partir de 10 000 échantillonnages aléatoires de la distribution des probabilités cumulées des datations au ^{14}C et une largeur de bande de noyau de 100 ans.

2.5 Discussion

Cette étude avait pour but d'évaluer, à l'échelle locale, l'origine et la trajectoire écologique de l'érable à sucre, de l'érable rouge et du pin blanc à leur limite nordique en forêt mixte grâce à l'analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral. Premièrement, nos résultats permettent de valider que le pin blanc est présent sur le site du ruisseau-Clinchamp au moins depuis l'Optimum climatique de l'Holocène, alors que les érables ne sont peu ou pas détectés avant le Néoglaciale. Deuxièmement, nos données suggèrent que les érables sont en expansion démographique depuis leur établissement, alors que le pin blanc est généralement en déclin sur le territoire.

2.5.1 Origine et trajectoire écologique du pin blanc

D'après les charbons de bois macrofossiles, le pin blanc serait présent sur le territoire du ruisseau-Clinchamp depuis au moins 6900 ans AA, soit pendant l'Optimum climatique de l'Holocène. Cette période plus clémente était caractérisée par des températures plus élevées et une sévérité réduite des feux de forêt, permettant la progression latitudinale des espèces thermophiles (Richard, 1993 ; Fréchette *et al.*, 2018 ; Richard *et al.*, 2020). Les données polliniques des sédiments du lac Labelle situé au cœur du territoire du ruisseau-Clinchamp suggèrent une présence du pin blanc depuis 8000 ans AA et une forte augmentation de son influx pollinique jusqu'à 6000 ans AA (Paillard *et al.*, 2023). A l'échelle régionale, il se serait installé durant la fin de la phase d'afforestation (vers 7500 ans AA) et aurait été dominant durant la phase de densification du couvert forestier se terminant vers 5500 ans AA (Richard, 1993 ; Fréchette *et al.*, 2018 ; Larochelle *et al.*, 2018 ; Bussi res *et al.*, 2023). C'est durant

cette période qu'il y aurait eu une diminution progressive des espèces boréales telles que *Picea mariana* et *Pinus banksiana* laissant la place à des espèces plus thermophiles, dont *Pinus strobus* (Fréchette *et al.*, 2018 ; Bussi res *et al.*, 2023). Le pin blanc aurait profit  des saisons de croissance plus longues, des gels printaniers moins fr quents et des hivers plus doux pendant l'Optimum climatique de l'Holoc ne pour coloniser les plus hautes latitudes (Terasmae et Anderson, 1970 ; Bussi res *et al.*, 2023). Une incidence de feux s v res relativement peu  lev e (Bajolle *et al.*, 2018) a probablement aussi contribu    une installation et un maintien du pin blanc sur le territoire (Fr chette *et al.*, 2018 ; Paillard *et al.*, 2023).

Bien que le pin blanc soit encore pr sent sur le territoire du ruisseau-Clinchamp aujourd'hui, sa trajectoire d mographique semble g n ralement en d clin depuis le N oglaciaire. Les spectres anthracologiques des six placettes indiquent que *Pinus strobus*  tait fortement repr sent  historiquement dans les trois types de peuplements alors que l'esp ce est actuellement absente des placettes. En effet, la pr sence contemporaine du pin blanc sur l'ensemble de la grille est limit e   quelques occurrences isol es sur des pentes abruptes de certaines collines notamment. Or, la pr sence des charbons de *Pinus strobus* r partis sur l'ensemble de la grille t moigne d'une distribution historique beaucoup plus importante de l'esp ce et implique donc une diminution substantielle sur tout le territoire. Le pin blanc  tant une esp ce thermophile peu r sistante aux feux s v res, son d clin concorde avec les temp ratures plus fra ches et l'augmentation de la s v rit  des feux depuis le d but du N oglaciaire (Fr chette *et al.*, 2018 ; Bussi res *et al.*, 2023 ; Paillard *et al.*, 2023). Sa diminution pourrait aussi subvenir d'une exploitation intensive des pins blancs au d but du 20  si cle (Upreti *et al.*, 2014).

2.5.2 Origine et trajectoire écologique des érables

Nos résultats permettent de détecter une présence locale des érables (espèce indéterminée) à partir de 4800 ans AA, soit à la transition entre la fin de l'Optimum climatique de l'Holocène et le début du Néoglaciale, grâce à la datation d'un charbon d'*Acer sp.* trouvé dans l'une des érablières actuelles (SRM2). Les reconstitutions palynologiques ne permettent pas de reconstituer l'histoire de l'érable rouge (Richard, 1993) puisque l'espèce est sous-représentée dans les relevés polliniques dû à sa faible production et dispersion de pollen (Calcote, 1995). Cependant, grâce à une analyse biogéographique des charbons de bois du sol effectuée dans plusieurs peuplements répartis à la limite nordique de l'espèce, Mondou Laperrière *et al.* (soumis) suggère que le genre *Acer sp.* et l'espèce *Acer rubrum* seraient respectivement présents de manière sporadique depuis au moins 5900 ans AA et 4100 ans AA.

Nos résultats indiquent que l'érable à sucre n'est pas détecté sur le site du ruisseau-Clinchamp avant le Néoglaciale tardif, soit vers 2200 ans AA. Ces données appuient et précisent les conclusions de Paillard *et al.* (2023) qui stipulent que cette espèce se serait établie autour du lac Labelle entre 4000 et 2700 ans AA. Notre étude supporte l'hypothèse d'une présence sporadique des érables au ruisseau-Clinchamp dès la fin de l'Optimum climatique de l'Holocène, d'une densification de l'érable rouge au début du Néoglaciale et d'un établissement plus récent pour l'érable à sucre.

Le Néoglaciale est une période de transition climatique caractérisée par une diminution des températures et une augmentation des précipitations et de l'enneigement générant notamment foudre et feux de forêt sévères plus fréquents (Richard et Grondin, 2009 ; Fréchette *et al.*, 2018 ; Richard *et al.*, 2020). C'est durant cette période qu'une contraction et une fragmentation des aires de répartition

aboutissant à la formation de petites populations marginales sont généralement observées (Terasmae et Anderson, 1970 ; Kullman, 1995 ; de Lafontaine et Payette, 2011), tel que rapporté ici pour le pin blanc. Cependant, bien qu'il s'agisse d'essences thermophiles méridionales, les érables se seraient établis et densifiés en pleine période de refroidissement climatique. La comparaison entre la composition passée sur l'ensemble du site et l'estimation par noyau du changement de la fréquence radiocarbone indique une trajectoire d'expansion générale de l'érable rouge et de l'érable à sucre. L'érable rouge est continuellement présent depuis son installation vers 4200 ans AA jusqu'à aujourd'hui, un patron similaire à celui rapporté dans un autre site à la limite de l'espèce (Dumont *et al.*, sous presse). L'érable rouge a possiblement profité de l'augmentation de l'ampleur et de la sévérité des feux de forêt à l'échelle régionale (Ali *et al.*, 2012). En effet, Tremblay *et al.* (2002) stipulent que l'établissement et le maintien des populations marginales d'érables rouges dépendent fortement de leur capacité de régénération après une perturbation. L'espèce peut se régénérer rapidement suivant des perturbations sévères telles que les feux de couronne ou les coupes à blanc, en bénéficiant notamment d'un meilleur accès à la lumière (Zhang *et al.*, 2014). La présence de l'érable rouge dans les petites classes diamétrales de tous les peuplements étudiés et son omniprésence sur l'ensemble de la grille suggère qu'il continue de s'étendre sur le territoire du ruisseau-Clinchamp. Ce scénario corrobore les prédictions de modèles bioclimatiques récents qui anticipent l'expansion d'espèces généralistes telles que l'érable rouge dans l'EFM en réponse aux changements globaux contemporains (Danneyrolles *et al.*, 2016 ; Brice *et al.*, 2019 ; Boulanger et Puigdevall, 2021).

L'érable à sucre semble en expansion sur le territoire depuis le Néoglaciale tardif (2200 ans AA) jusqu'à aujourd'hui. Bien qu'elle soit souvent considérée comme une espèce de mi-fin de succession, il semble en fait que l'érable à sucre à sa limite nordique soit résilient aux perturbations telles que les feux (Pilon et Payette, 2015 ; Payette *et*

al., 2018) et les coupes forestières (Boucher *et al.*, 2009). Moins généraliste que l'érable rouge, la capacité de l'érable à sucre à s'établir et se régénérer pourrait dépendre fortement des conditions environnementales du site (p.ex. conditions édaphiques et topographiques), de caractéristiques propres au peuplement (p.ex. la maturité des arbres, la présence de jeunes arbres et/ou régénération) en plus des conditions climatiques (p.ex. températures, précipitations) (Messaoud *et al.*, 2007 ; Graignic *et al.*, 2014). L'érable à sucre n'est actuellement présent sur le territoire du ruisseau-Clinchamp que sous la forme de petits peuplements dispersés qui semblent surtout associés aux pentes abruptes. Les érablières marginales ont effectivement tendance à se retrouver au sommet des collines, souvent bien drainées et isolées des courants d'air frais (Bergeron *et al.*, 1985 ; Messaoud *et al.*, 2007). La topographie et la proximité à un cours d'eau pourraient aussi limiter la propagation et la sévérité des feux et créer des refuges bénéfiques aux érablières (Messaoud *et al.*, 2007 ; Larochelle *et al.*, 2018).

2.5.3 Facilitation de l'établissement de l'érable à sucre en forêt boréale par l'érable rouge

Les espèces tempérées qui s'établissent en forêt boréale doivent faire face à de nouvelles contraintes édaphiques comme une plus grande acidité des sols, une disponibilité restreinte en nutriments et l'absence de mycorhizes (Collin *et al.*, 2016a ; Solarik *et al.*, 2020). Cependant, certaines espèces généralistes comme l'érable rouge pourraient pallier ces conditions particulières et ainsi jouer un rôle de facilitateur pour les espèces spécialistes comme l'érable à sucre (Solarik *et al.*, 2020). L'érable rouge tolère les conditions édaphiques plus restrictives de la forêt boréale (Collin *et al.*, 2016b ; Collin *et al.*, 2018 ; Carteron *et al.*, 2019) et pourrait éventuellement les

modifier jusqu'à permettre l'installation de l'érable à sucre (Collin *et al.*, 2016a ; Boisvert-Marsh et de Blois, 2021). L'érable rouge aurait modifié les propriétés du sol pendant c.2000 ans avant l'arrivée de l'érable à sucre dans certains sites favorables telles que les pentes abruptes.

2.5.4 Complémentarité des études paléoécologiques

L'histoire de la végétation peut être reconstituée grâce à différentes archives naturelles comme le pollen, retrouvé dans les sédiments lacustres et les tourbes, ou encore les charbons de bois macrofossiles extraits des sols forestiers. L'analyse macrofossile des charbons de bois du sol est une approche paléoécologique permettant de retracer l'histoire des feux et de la composition forestière à l'échelle du peuplement (de Lafontaine *et al.*, 2014). Elle se base sur des particules de charbon ≥ 2 mm produites, enfouies et conservées *in situ* (Ohlson et Tryterud, 2000 ; de Lafontaine et Asselin, 2011 ; de Lafontaine *et al.*, 2014). Aucune autre approche rétrospective ne permet une résolution à si fine échelle. Cependant, elle dépend de l'occurrence de feux et de la capacité des essences à brûler et se convertir en charbons de bois (Fréjaville *et al.*, 2012). La faible quantité d'*Acer saccharum* dans le spectre anthracologique pourrait suggérer que l'espèce produit peu de charbon. Des expériences de combustion expérimentales ont toutefois démontré que les feuillus à bois dense et à écorce mince, comme l'érable à sucre, produisent plus de biomasse brûlée que les conifères (Fréjaville *et al.*, 2012 ; Babl *et al.*, 2019). Ainsi, la faible quantité de charbons d'*Acer saccharum* ne reflète probablement pas une faible production lors des feux. L'érable à sucre s'est installé plus tardivement sur le territoire et surtout dans des sites protégés. Par rapport aux autres espèces étudiées, l'érable à sucre a donc forcément été moins souvent exposé aux feux nécessaires pour produire des charbons.

Puisque le pollen peut se disperser sur de longues distances, l'analyse paléopollinique permet de reconstituer l'histoire de la végétation à l'échelle régionale, bien qu'il soit possible d'inférer indirectement une présence locale (Gavin *et al.*, 2014). C'est notamment le cas dans l'étude au lac Labelle (Paillard *et al.*, 2023) avec laquelle nous pouvons donc comparer nos données. Selon Paillard *et al.* (2023), l'arrivée du pin blanc sur le site du ruisseau-Clinchamp se situe entre 8000 et 6000 ans AA. L'importance du bouleau (*Betula sp.*) aurait ensuite augmenté entre 6000 et 5000 ans AA, ce qui aurait contribué à lever l'inhibition dû aux contraintes édaphiques imposées par le pin blanc sur l'installation de feuillus. Nous n'avons pas daté de charbon de bouleau, mais sa présence est abondamment détectée dans le spectre anthracologique. En revanche, alors que l'érable rouge n'a pu être détecté dans le relevé pollinique, nos résultats témoignant d'un établissement après 5000 ans AA suggèrent que l'espèce aurait pu être facilitée par le bouleau déjà présent localement sur le territoire. Or, la présence d'érable rouge a probablement été instrumentale à l'établissement subséquent de l'érable à sucre, entre 2700 et 2200 ans AA, puisque les deux espèces partagent les mêmes endomycorhizes (Carteron *et al.*, 2020). La complémentarité des deux approches permet donc de raffiner l'histoire holocène de la végétation puisque chaque approche contribue avec ses propres particularités tout en restant en adéquation avec l'autre.

2.6 Conclusion

La présence de trois espèces tempérées dans la réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp à leur limite nordique, bien au-delà de la forêt décidue tempérée, corrobore les modèles qui prédisent une migration nordique des espèces tempérées en réponse aux changements climatiques actuels (Iverson *et al.*, 2008 ; Périé *et al.*, 2014 ; Boulanger et Puigdevall, 2021). Il pourrait s'agir d'un des premiers exemples qui

témoignent de la dynamique par laquelle un établissement futur de l'érable est possible dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc en réponse aux changements climatiques, accélérée par les perturbations anthropiques (Boulanger et Puigdevall, 2012 ; Soubeyrand *et al.*, 2023). Alors que ces modèles prédisent une migration vers le nord, la capacité d'établissement des espèces tempérées en forêt boréale pourrait être limitée par les conditions édaphiques (Lafleur *et al.*, 2010). Une modification des conditions édaphiques causée par le réchauffement du climat pourrait contribuer à faciliter l'établissement des espèces tempérées en forêt boréale. Des changements des conditions du sol, tel que le relâchement de nutriments normalement inaccessibles (Collin *et al.*, 2018), l'assèchement des sol humides et une meilleure décomposition de la litière (Lafleur *et al.*, 2010), permettraient d'abord l'établissement de certaines espèces plus tolérantes, comme l'érable rouge, qui à leur tour modifieraient les conditions édaphiques permettant à d'autres espèces tempérées, comme l'érable à sucre, de s'établir en forêt boréale (Boisvert-Marsh et de Blois, 2021). De telles populations marginales pourraient ensuite servir d'avant-poste à partir desquels les érables auront une meilleure probabilité de se disperser vers des sites favorables encore plus nordiques en forêt boréale.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans cette étude nous avons documenté l'origine historique de trois espèces tempérées à leur limite nordique de répartition en forêt mixte au Québec grâce à l'analyse macrofossile des charbons de bois du sol minéral. Premièrement, nos résultats indiquent que le pin blanc est effectivement présent sur le territoire du ruisseau-Clinchamp au moins depuis l'Optimum climatique de l'Holocène, alors que les érables ne sont pas détectés avant le Néoglaciale. Deuxièmement, cette étude visait à évaluer la trajectoire écologique contemporaine de ces trois espèces tempérées dans le peuplement marginal. Nos résultats suggèrent une expansion démographique des érables depuis leur établissement sur le territoire, alors que le pin blanc y est généralement en déclin.

La spécificité, l'originalité et la force de notre étude demeurent dans l'utilisation de deux niveaux d'analyse à l'échelle locale. Le premier permet de tirer un portrait général de l'aire d'étude grâce à un échantillonnage systématique de la végétation contemporaine et passée sur une zone restreinte de 4 km². Le second niveau d'analyse se focalise sur l'étude des trois types de peuplements dominants de l'aire d'étude en échantillonnant là aussi la végétation contemporaine et passée. Ces deux niveaux d'analyse sont complémentaires et permettent d'arriver à la même tendance générale tout en apportant des nuances et des précisions supplémentaires.

Notre étude permet de reconstituer une histoire locale de l'érable à sucre, de l'érable rouge et du pin blanc à leur limite nordique de répartition en forêt boréale dans l'ouest du Québec. Tout d'abord, le pin blanc serait présent sur le site du ruisseau-Clinchamp depuis au moins 6900 ans AA, soit pendant l'Optimum climatique. Cette période plus clémente caractérisée par des températures plus élevées et une incidence de feux sévères réduite aurait provoqué la diminution progressive de certaines espèces boréales permettant une expansion latitudinale et altitudinale et un maintien d'espèces thermophiles telles que le pin blanc (Fréchette *et al.*, 2018 ; Richard *et al.*, 2020 ; Bussi res *et al.*, 2023). Bien que ce dernier soit encore pr sent aujourd'hui sur le territoire du ruisseau-Clinchamp, sa trajectoire d mographique semble en d clin de mani re g n rale depuis le N oglaciaire. En effet, on le retrouve actuellement sous forme d'occurrences isol es, notamment au niveau de pentes abruptes de certaines collines alors qu'il avait historiquement une distribution plus g n rale sur l'ensemble du site. Son d clin concorde avec une augmentation de la s v rit  des feux, la venue de temp ratures plus fra ches depuis le N oglaciaire, mais aussi de son exploitation intensive au d but du 20  si cle (Figure 3.1 ; Uprety *et al.*, 2014 ; Fr chette *et al.*, 2018 ; Paillard *et al.*, 2023 ; Bussi res *et al.*, 2023).

Deuxi mement, les  rables seraient pr sents localement sur le territoire du ruisseau-Clinchamp au moins   partir de 4800 ans AA. En effet, nos r sultats sugg rent une pr sence sporadique des  rables d s la fin de l'Optimum climatique de l'Holoc ne, une densification de l' rable rouge au d but du N oglaciaire et un  tablissement plus r cent de l' rable   sucre. Le N oglaciaire est une p riode de transition climatique caract ris e par une diminution des temp ratures et une augmentation des pr cipitations et de l'ennuagement cr ant notamment foudre et feux de for t s v res plus fr quents (Richard et Grondin, 2009 ; Fr chette *et al.*, 2018 ; Richard *et al.*, 2020). Notre  tude d montre une trajectoire d'expansion g n rale de l' rable rouge et de l' rable   sucre sur le territoire. L' rable rouge serait continuellement pr sent depuis son installation

vers 4200 ans AA jusqu'à aujourd'hui, alors qu'il aurait profité de l'augmentation de l'ampleur et de la sévérité des feux de forêt présents régionalement (Ali *et al.*, 2012). De plus, son omniprésence actuelle sur l'ensemble du territoire suggère qu'il continue de s'étendre. D'autre part, l'érable à sucre serait lui aussi présent sur le territoire depuis son installation vers 2200 ans AA jusqu'à aujourd'hui. Cependant, il est actuellement retrouvé dans de petits peuplements dispersés qui semblent surtout associés aux pentes abruptes, mais qui semblent montrer toutefois une trajectoire d'expansion démographique en décalage par rapport à l'érable rouge (Figure 3.1).

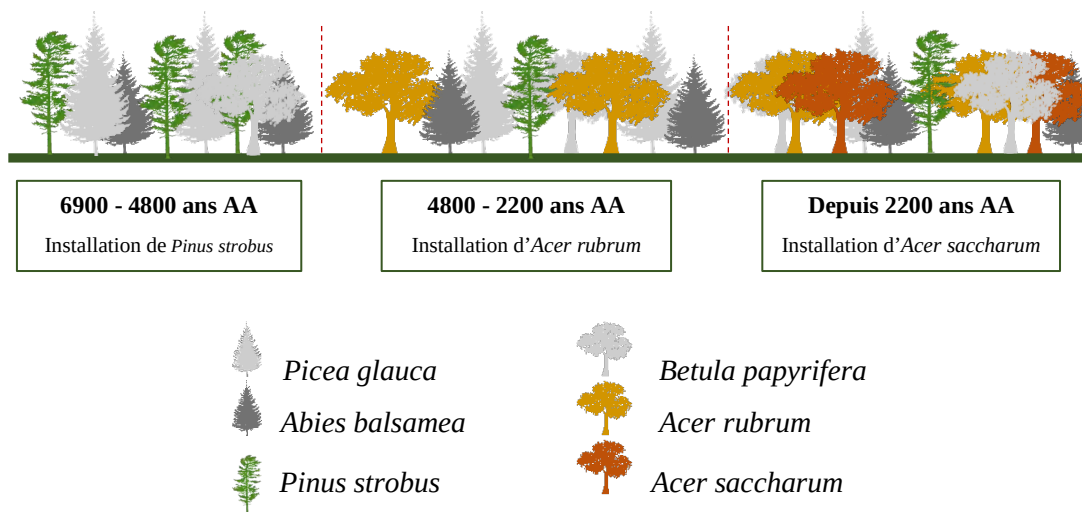


Figure 3.1 Schéma de la dynamique historique et contemporaine de la végétation arborée sur l'aire d'étude du ruisseau-Clinchamp depuis l'Holocène moyen selon les 59 datations au ^{14}C des charbons de bois retrouvés dans le sol minéral et d'autres études réalisées (Paillard *et al.*, 2023).

Notre étude a aussi suggéré une possible facilitation de l'établissement de l'érable à sucre en forêt boréale par l'érable rouge. En effet, la progression des espèces tempérées dans des environnements nouveaux doit faire face à de nouvelles contraintes notamment édaphiques ainsi qu'une disponibilité restreinte en nutriments et l'absence de mycorhizes (Collin *et al.*, 2016a ; Solarik *et al.*, 2020). L'érable rouge, considéré

comme une espèce généraliste, a la capacité de tolérer des conditions édaphiques plus restrictives comme c'est le cas en forêt boréale et aurait pu les modifier progressivement permettant éventuellement l'installation d'espèces spécialistes comme l'érable à sucre (Collin *et al.*, 2016b ; Collin *et al.*, 2018 ; Carteron *et al.*, 2020 ; Boisvert-Marsh et de Blois, 2021 ; Dumont *et al.*, sous presse). De ce fait, l'érable rouge aurait graduellement amélioré les propriétés du sol pendant c. 2000 ans avant l'arrivée de l'érable à sucre dans certains sites favorables tels que les pentes abruptes.

Enfin, l'approche paléoécologique que nous avons utilisée dans cette étude a permis une résolution à fine échelle spatiale, bien appropriée pour retracer l'histoire écologique de peuplements marginaux. En effet, l'analyse macrofossile des charbons de bois du sol permet de retracer l'histoire des feux et de la composition forestière à l'échelle même du peuplement (Ohlson et Tryterud, 2000 ; de Lafontaine et Asselin, 2011 ; de Lafontaine *et al.*, 2014). Cependant, il demeure toujours intéressant de comparer et d'associer les résultats des différentes études paléoécologiques entre elles pour déceler une histoire plus précise de la végétation (Minchev et de Lafontaine, 2023). Par exemple, l'étude paléopollinique de Paillard *et al.* (2023) réalisée au niveau du lac Labelle qui borde la réserve écologique projetée du ruisseau-Clinchamp offre une preuve fossile indépendante témoignant de l'arrivée du pin blanc entre 8000 et 6000 ans AA. Par ailleurs, ces données complémentaires indiquent aussi l'importance du bouleau sur le territoire entre 6000 et 5000 ans AA qui aurait contribué à lever l'inhibition sur l'installation des feuillus due aux contraintes édaphiques imposées par le pin blanc (Paillard *et al.*, 2023). En revanche, l'étude paléopollinique n'a pas pu détecter la présence historique d'érable rouge alors que nos résultats témoignent d'un établissement de l'espèce probablement après 5000 ans AA et certainement avant 4000 ans AA. La complémentarité de ces deux études permet de suggérer l'histoire du site du ruisseau-Clinchamp suivante : le pin blanc se serait installé entre 8000 et 6000 ans AA, le bouleau lui serait apparu entre 6000 et 5000 ans AA qui aurait par la suite facilité

l'arrivée de l'érable rouge entre 5000 et 4000 ans AA. Enfin, la présence d'érable rouge aurait à son tour favorisé l'établissement de l'érable à sucre entre 2700 et 2200 ans AA (Figure 3.1). La complémentarité des deux approches permet donc de raffiner l'histoire holocène de la végétation puisque chaque approche contribue avec ses propres particularités tout en restant en adéquation avec l'autre (Minchev et de Lafontaine, 2023).

Par ailleurs, pour affiner davantage l'histoire du site du ruisseau-Clinchamp, il serait intéressant d'étudier l'origine et la trajectoire d'autres espèces tempérées présentes sur l'aire d'étude comme le bouleau jaune ou le cèdre, mais aussi d'inclure des espèces boréales afin de déterminer une chronologie d'arrivée des espèces sur le territoire ainsi que de l'évolution des peuplements au cours du temps. Parallèlement, nous savons que la migration des espèces tempérées vers la forêt boréale peut être notamment contrainte par les conditions à l'échelle du site comme les conditions édaphiques, topographiques, la compétition ou les perturbations (Messaoud *et al.*, 2007 ; Boucher *et al.*, 2009 ; Lafleur *et al.*, 2010). Concernant ces dernières, puisque la dynamique forestière du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc est régie par les perturbations naturelles telles que les feux (Saucier *et al.*, 2003 ; Bergeron *et al.*, 2004 ; Messaoud *et al.*, 2007), il serait alors intéressant d'étudier des espèces résineuses dans le but d'approfondir nos connaissances sur l'histoire des régimes de feux du site du ruisseau-Clinchamp. Aussi, l'étude des interactions possibles entre les différentes espèces (p.ex. mycorhizes) pour permettre la survie et la progression des populations marginales en forêt boréale s'avère être une avenue intéressante.

Enfin, pour assurer une gestion durable à long terme et une résilience des espèces, il est primordial d'approfondir nos connaissances et notre compréhension quant aux facteurs prédictifs de la régénération et du recrutement des espèces à l'échelle des peuplements mais aussi du paysage. Depuis l'intensification de l'exploitation forestière

au début du 19^e siècle, la richesse spécifique et la diversité structurelle ont fortement diminué, notamment sous le contrôle de l'élimination sélective de certaines espèces à des fins économiques (Nyland, 1992). Par exemple, les forêts tempérées nordiques du nord-est de l'Amérique du Nord datant de l'ère préindustrielle étaient principalement aménagées par des coupes partielles créant de vieux peuplements irréguliers dominés par des espèces de mi-fin de succession (Boucher *et al.*, 2009). En effet, la plupart des forêts dominées par des espèces tolérantes à l'ombre comme l'érable à sucre ou l'érable rouge, sont généralement le résultat de la sélection d'arbres individuels qui représente la pratique de coupe partielle régulière dominante (Nyland, 1998 ; Walters *et al.*, 2020). Cette pratique, basée sur la récolte d'arbres dans un but strictement économique, ne prend toutefois pas en compte les caractéristiques particulières des peuplements dans le but de promouvoir une gestion durable à long terme des forêts. Par exemple, les pratiques par sélection créent des environnements défavorables pour certaines espèces intolérantes (p.ex. *Betula papyrifera*) et mi-tolérantes (p.ex. *Pinus strobus* et *Betula alleghaniensis*) à l'ombre limitant par conséquent la régénération d'espèces qui peuvent être par exemple plus sensibles à d'autres facteurs environnementaux (p. ex. *Acer saccharum*) (Webster et Lorimer, 2005 ; Walters *et al.*, 2020). Ainsi, dans le cadre de notre étude, il apparaît important de privilégier une sylviculture et un aménagement durables des populations marginales nordiques d'espèces tempérées. Des efforts pourraient être développés quant à la conservation des rares populations de pins blancs présents sur le territoire en interdisant les coupes, mais aussi dans la préservation et l'assistance à la progression latitudinale des peuplements d'érables à sucre et rouges.

De manière générale, la présence de trois espèces tempérées à leur limite nordique de répartition corrobore les modèles qui prédisent une migration nordique des espèces tempérées en réponse aux changements climatiques actuels (Iverson *et al.*, 2008 ; Périé *et al.*, 2014 ; Boulanger et Puigdevall, 2021). Il pourrait s'agir d'un des premiers exemples qui témoignent de la dynamique par laquelle un établissement futur de

l'érable est possible dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc en réponse aux changements climatiques, accélérée par les perturbations anthropiques (Boulanger et Puigdevall, 2021 ; Soubeyrand *et al.*, 2023). De telles populations marginales pourraient servir d'avant-poste à partir desquels les érables auront une meilleure probabilité de se disperser vers des sites favorables encore plus nordiques en forêt boréale.

ANNEXE A

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES DATATIONS AU ^{14}C

Annexe 1 Datations au ^{14}C des charbons de bois échantillonnés dans les sols minéraux du site du ruisseau-Clinchamp

Numéro de laboratoire (UCIAMS)	Numéro de laboratoire (ULA)	Type d'échantillon	Nom de l'échantillon	Identification botanique	Age ^{14}C (AA)	Meilleur intervalle (AA)	Probabilité (%)	Age médian (AA)
247325	9766	Placette	P1-4 2mm 39	<i>Acer saccharum</i>	230 ± 15	305-281	0.53	285
247312	9753	Placette	P3-4 2mm 19	<i>Acer sp.</i>	260 ± 15	314-287	0.85	302
252777	10027	Placette	P5-1 2mm 60	<i>Acer cf. rubrum</i>	315 ± 20	451-350	0.76	390
247314	9755	Placette	P1-19 2mm 5	<i>Acer saccharum</i>	305 ± 15	432-360	0.75	397
245978	9700	Transect	T2-1 4mm 2	<i>Acer rubrum</i>	360 ± 20	491-426	0.49	420
252772	10022	Placette	P2-9 2mm 39	<i>Acer rubrum</i>	415 ± 20	512-458	0.93	491
246421	9702	Transect	T9-8 4mm 6	<i>Acer cf. saccharum</i>	420 ± 15	508-475	0.96	496
246426	9707	Transect	T2-6 2mm 100	<i>Acer sp.</i>	425 ± 15	509-477	0.95	498
246425	9706	Transect	T3-7 2mm 83	<i>Acer cf. rubrum</i>	445 ± 20	524-491	0.94	505
252775	10025	Placette	P1-23 2mm 10	<i>cf. Pinus strobus</i>	590 ± 20	642-588	0.73	605
246420	9701	Transect	T2-2 2mm 8	<i>Acer rubrum</i>	935 ± 15	910-841	0.55	851
246422	9703	Transect	T9-6 2mm 7	<i>Acer rubrum</i>	915 ± 15	906-864	0.52	871
247331	9768	Transect	T10-6 4mm 23	<i>Acer rubrum</i>	1240 ± 20	1266-1208	0.42	1161
247308	9749	Placette	P3-14 2mm 22	<i>Acer sp.</i>	1280 ± 15	1276-1242	0.40	1227
247330	9767	Placette	P1-2 2mm 4	<i>Acer saccharum</i>	1350 ± 15	1300-1273	0.93	1289
247324	9765	Placette	P1-4 4mm 5	<i>Acer rubrum</i>	1370 ± 15	1303-1283	0.95	1294
247332	9769	Transect	T10-4 4mm 3	<i>Acer cf. rubrum</i>	1390 ± 20	1312-1285	0.80	1301
252798	10043	Placette	P5-22 2mm 65	<i>Acer cf. saccharum</i>	1425 ± 20	1348-1298	0.95	1326
252780	10030	Placette	P5-22 2mm 75	<i>Acer sp.</i>	1460 ± 20	1374-1306	0.95	1337
247309	9750	Placette	P3-12 2mm 10	<i>Acer sp.</i>	1495 ± 15	1400-1346	0.95	1368
252773	10023	Placette	P2-15 2mm 4	<i>Acer sp.</i>	1525 ± 20	1414-1350	0.91	1389

252771	10021	Placette	P4-3 2mm 3	<i>Acer rubrum</i>	1545 ± 20	1421-1364	0.59	1408
246423	9704	Transect	T8-3 2mm 33	<i>Acer sp.</i>	1625 ± 15	1538-1510	0.44	1488
252774	10024	Placette	P1-24 2mm 8	<i>Pinus strobus</i>	1645 ± 20	1574-1511	0.71	1531
252319	9998	Placette	P5-18 2mm 11	<i>Acer sp.</i>	1680 ± 15	1590-1534	0.84	1562
252333	10012	Placette	P2-20 4mm 4	<i>Acer rubrum</i>	1690 ± 15	1603-1537	0.84	1570
252328	10008	Placette	P1-19 4mm 2	<i>Pinus strobus</i>	1705 ± 15	1613-1543	0.77	1585
252781	10031	Placette	P5-23 2mm 65	<i>Acer sp.</i>	1710 ± 20	1622-1542	0.74	1592
252776	10026	Placette	P1-10 4mm 8	<i>Pinus strobus</i>	1720 ± 20	1626-1544	0.68	1603
252331	10010	Placette	P2-20 4mm 10	<i>Acer sp.</i>	1735 ± 15	1641-1569	0.57	1621
246442	9738	Transect	T3-10 4mm 2	<i>Acer rubrum</i>	1755 ± 15	1676-1602	0.76	1649
252318	9997	Placette	P5-22 4mm 5	<i>Acer cf. rubrum</i>	1760 ± 20	1677-1600	0.74	1650
247315	9756	Placette	P1-17 2mm 16	<i>Acer cf. saccharum</i>	1770 ± 15	1671-1614	0.73	1652
252321	10000	Placette	P5-23 4mm 49	<i>Acer saccharum</i>	1805 ± 20	1738-1695	0.56	1704
246424	9705	Transect	T7-9 2mm 101	<i>Acer rubrum</i>	1835 ± 15	1751-1705	0.81	1729
246440	9735	Placette	P1-22 2mm 16	<i>Acer saccharum</i>	1855 ± 20	1821-1716	0.95	1764
247311	9752	Placette	P3-10 2mm 17	<i>Acer cf. rubrum</i>	1870 ± 15	1825-1730	0.95	1777
252317	9996	Placette	P5-25 4mm 2	<i>Pinus strobus</i>	1870 ± 20	1825-1722	0.95	1777
247313	9754	Placette	P1-20 2mm 2	<i>Acer rubrum</i>	2040 ± 15	2003-1932	0.88	1972
246441	9737	Transect	T10-2 4mm 70	<i>Acer cf. rubrum</i>	2130 ± 20	2149-2043	0.79	2099
246447	9736	Transect	T10-7 4mm 25	<i>Acer cf. saccharum</i>	2240 ± 20	2260-2156	0.70	2222
252803	10046	Placette	P6-9 2mm 16	<i>Acer cf. rubrum</i>	2200 ± 20	2309-2191	0.66	2237
252800	10045	Placette	P6-8 2mm 14	<i>Acer cf. rubrum</i>	2310 ± 20	2354-2313	0.93	2340
252779	10029	Placette	P5-2 2mm 75	<i>Acer sp.</i>	2310 ± 20	2354-2313	0.93	2340
252801	10047	Placette	P6-9 2mm 17	<i>Acer sp.</i>	2355 ± 20	2372-2337	0.82	2353
252778	10028	Placette	P5-2 2mm 40	<i>Acer cf. rubrum</i>	2360 ± 20	2427-2339	0.95	2355
246439	9734	Placette	P3-5 4mm 3	<i>Acer rubrum</i>	2440 ± 15	2497-2363	0.66	2471
247306	9747	Placette	P3-20 2mm 6	<i>Acer cf. rubrum</i>	2590 ± 15	2750-2725	0.96	2739
252320	9999	Placette	P5-24 4mm 8	<i>Acer sp.</i>	2605 ± 20	2755-2727	0.96	2744
252327	10007	Placette	P5-20 4mm 37	<i>Pinus strobus</i>	2645 ± 15	2768-2744	0.95	2755
252770	10020	Placette	P5-2 2mm 56	<i>Pinus strobus</i>	2645 ± 20	2777-2741	0.95	2756
245977	9699	Placette	P3-23 2mm 3	<i>Acer cf. rubrum</i>	2990 ± 20	3232-3104	0.84	3174
247310	9751	Placette	P3-12 2mm 4	<i>Acer cf. rubrum</i>	3355 ± 20	3639-3549	0.72	3585
252799	10044	Placette	P6-17 2mm 94	<i>Acer cf. rubrum</i>	3815 ± 20	4256-4147	0.85	4197
252769	10019	Placette	P5-21 2mm 87	<i>Pinus strobus</i>	4155 ± 20	4737-4613	0.60	4701
247307	9748	Placette	P3-19 2mm 4	<i>Acer sp.</i>	4225 ± 15	4846-4816	0.64	4828
252329	10009	Placette	P1-17 2mm 10	<i>Pinus strobus</i>	4880 ± 20	5605-5585	0.66	5598
252332	10011	Placette	P1-3 2mm 1	<i>cf. Pinus strobus</i>	5255 ± 15	5977-5936	0.35	5999
252322	10001	Placette	P5-16 4mm 38	<i>Pinus strobus</i>	6070 ± 20	6991-6854	0.95	6924

ANNEXE B

TABLEAU RÉCAPITULATIF DU NOMBRE DE CHARBONS DE BOIS

Annexe 2 Nombre de charbons trouvés, identifiables et identifiés en fonction du type d'échantillonnage sur le site du ruisseau-Clinchamp

	Nombre de charbons trouvés	Nombre de charbons identifiables ($\geq 2,5$ mg)	Nombre de charbons identifiés
Transects	9365	4360	1598
Placettes	16229	5205	1931
Total	25594	9565	3529

BIBLIOGRAPHIE

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. et Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x.
- Ali, A. A., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., El Guellab, A., ... Bergeron, Y. (2012). Control of the multimillennial wildfire size in boreal North America by spring climatic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(51), 20966-20970. doi: 10.1073/pnas.1203467109
- Anderson, T. W. (1995). Forest Changes in the Great Lakes Region at 5-7 ka BP. Évolution de la forêt dans la région des Grands Lacs entre 5 et 7 ka. Entwicklung des Waldes im Gebiet der Großen Seen um 5-7 ka v.u.Z. *Géographie physique et Quaternaire*, 49(1), 99-116.
- Aussenac, R., Bergeron, Y., Ghotsa Mekontchou, C., Gravel, D., Pilch, K. et Drobyshev, I. (2016). Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. *Journal of Ecology*, 105(4), 1010-1020. doi: 10.1111/1365-2745.12728.
- Babl, E., Alexander, H. D., Siegert, C. M. et Willis, J. L. (2019). Could canopy, bark, and leaf litter traits of encroaching non-oak species influence future flammability

of upland oak forests? *Forest Ecology and Management*, 458(September), 117731. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117731.

Bajolle, L., Larocque-Tobler, I., Gandouin, E., Lavoie, M., Bergeron, Y. et Ali, A. A. (2018). Major postglacial summer temperature changes in the central coniferous boreal forest of Quebec (Canada) inferred using chironomid assemblages. *Journal of Quaternary Science*, 33(4), 409-420. doi: 10.1002/jqs.3022.

Bergeron, Y., Bouchard, A. et Massicotte, G. (1985). Gradient analysis in assessing differences in community pattern of three adjacent sectors within Abitibi, Quebec. *Vegetatio*, 64, 55-65.

Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C. R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., ... Logan, K. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: Implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(11), 2737-2744. doi: 10.1139/X06-177.

Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. et Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932. doi: 10.1890/02-0716.

Birks, H. H. (2003). The importance of plant macrofossils in the reconstruction of Lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway, and Minnesota, USA. *Quaternary Science Reviews*, 22, 453-473.

Birks, H. J. B. (2019). Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology & Diversity*, 12(3-4), 189-385. doi:

10.1080/17550874.2019.1646831.

Birks, H. H. et Birks, H. J. B. (2000). Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27, 31-35.

Boisvert-Marsh, L. et de Blois, S. (2021). Unravelling potential northward migration pathways for tree species under climate change. *Journal of Biogeography*, 48(5), 1088-1100. doi: 10.1111/jbi.14060.

Bouchard, M., Aquilué, N., Périé, C. et Lambert, M. C. (2019). Tree species persistence under warming conditions: A key driver of forest response to climate change. *Forest Ecology and Management*, 442(March), 96-104. doi: 10.1016/j.foreco.2019.03.040.

Boucher, Y., Arseneault, D. et Sirois, L. (2006). Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2), 505-517. doi: 10.1139/x05-252.

Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L. et Blais, L. (2009). Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology*, 24(2), 171-184. doi: 10.1007/s10980-008-9294-8.

Boulanger, Y. et Pascual Puigdevall, J. (2021). Boreal forests will be more severely affected by projected anthropogenic climate forcing than mixedwood and northern hardwood forests in eastern Canada. *Landscape Ecology*, 36(6), 1725-1740. doi: 10.1007/s10980-021-01241-7.

- Boulanger, Y., Taylor, A. R., Price, D. T., Cyr, D., McGarrigle, E., Rammer, W., ... Mansuy, N. (2016). Climate change impacts on forest landscapes along the Canadian southern boreal forest transition zone. *Landscape Ecology*, 32(7), 1415-1431. doi: 10.1007/s10980-016-0421-7.
- Brice, M., Cazelles, K., Legendre, P. et Fortin, M. (2019). Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate–boreal ecotone. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11), 1668-1681. doi: 10.1111/geb.12971.
- Brown, W. A. (2017). The past and future of growth rate estimation in demographic temporal frequency analysis: Biodemographic interpretability and the ascendance of dynamic growth models. *Journal of Archaeological Science*, 80, 96-108. doi: 10.1016/j.jas.2017.02.003
- Bussi res, C., Mondou Laperri re, P.-Y., Grondin, P., Lavoie, M. et de Lafontaine, G. (2023). Lire le pass  forestier dans un borbier : histoire  cologique et dynamique contemporaine d’une population marginale nordique d’ rable rouge (*Acer rubrum*). * coscience*, 00(00), 1-17. doi: 10.1080/11956860.2023.2271728
- Burns, R. M. et Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America: 1. Conifers ; 2. Hardwoods*. Agriculture Handbook 654, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington DC, 2, 877 p.
- Calcote, R. (1995). Pollen source area and pollen productivity: evidence from forest hollows. *Journal of ecology*, 83(4), 591-602.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. H., Fr chette, B., Gauthier, S. et Prairie, Y.

- T. (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89(6), 930-946. doi: 10.1111/j.1365-2745.2001.00614.x.
- Carcaillet, C., Richard, P. J. H., Bergeron, Y., Fréchette, B. et Ali, A. A. (2010). Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1026. doi: 10.1071/WF09097.
- Carteron, A., Parasquive, V., Blanchard, F., Guilbeault-Mayers, X., Turner, B. L., Vellend, M. et Laliberté, E. (2020). Soil abiotic and biotic properties constrain the establishment of a dominant temperate tree into boreal forests. *Journal of Ecology*, 108(3), 931-944. doi: 10.1111/1365-2745.13326.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. et Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026. doi: 10.1126/science.1206432.
- Collin, A., Messier, C. et Bélanger, N. (2016a). Conifer Presence May Negatively Affect Sugar Maple's Ability to Migrate into the Boreal Forest Through Reduced Foliar Nutritional Status. *Ecosystems*, 20(4), 701-716. doi: 10.1007/s10021-016-0045-4.
- Collin, A., Messier, C., Côté, B., Fontana, M. et Bélanger, N. (2016b). Contrasting Nutritional Acclimation of Sugar Maple (*Acer saccharum* Marsh.) and Red Maple (*Acer rubrum* L.) to Increasing Conifers and Soil Acidity as Demonstrated by Foliar Nutrient Balances. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4(JUL), 1-12. doi: 10.3389/fevo.2016.00085.

- Collin, A., Messier, C., Kembel, S. W. et Bélanger, N. (2018). Can sugar maple establish into the boreal forest? Insights from seedlings under various canopies in southern Quebec. *Ecosphere*, 9(1). doi: 10.1002/ecs2.2022.
- Corlett, R. T. et Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 482-488. doi: 10.1016/j.tree.2013.04.003.
- Crema, E. R. (2022). Statistical Inference of Prehistoric Demography from Frequency Distributions of Radiocarbon Dates: A Review and a Guide for the Perplexed. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 29(4), 1387-1418. doi: 10.1007/s10816-022-09559-5
- Crema, E. R. et Bevan, A. (2021). Inference from large sets of radiocarbon dates : software and methods. *Radiocarbon*, 63(1), 23-39. doi: 10.1017/RDC.2020.95.
- Dannehyrolles, V., Arseneault, D. et Bergeron, Y. (2016). Long-term compositional changes following partial disturbance revealed by the resurvey of logging concession limits in the northern temperate forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(7), 943-949. doi: 10.1139/cjfr-2016-0047.
- Davis, M. B. et Shaw, R. G. (2001). Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change? *Science*, 292, 673-679.
- de Lafontaine, G., Amasifuen Guerra, C. A., Ducouso, A. et Petit, R. J. (2014). Cryptic no more: soil macrofossils uncover Pleistocene forest microrefugia within a periglacial desert. *New Phytologist*, 204(3), 715-729. doi: 10.1111/nph.12833.

- de Lafontaine, G. et Asselin, H. (2011). Soil charcoal stability over the Holocene across boreal northeastern North America. *Quaternary Research*, 76(2), 196-200. doi: 10.1016/j.yqres.2011.06.006.
- de Lafontaine, G., Couillard, P.-L. et Payette, S. (2011). Permineralization process promotes preservation of Holocene macrofossil charcoal in soils. *Journal of Quaternary Science*, 26(6), 571-575. doi: 10.1002/jqs.1529.
- de Lafontaine, G., Napier, J. D., Petit, R. J. et Hu, F. S. (2018). Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*, 99(7), 1530-1546. doi: 10.1002/ecy.2382.
- de Lafontaine, G. et Payette, S. (2011). Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 30(7-8), 867-875. doi: 10.1016/j.quascirev.2011.01.002.
- de Lafontaine, G. et Payette, S. (2012). Long-term fire and forest history of subalpine balsam fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*) stands in eastern Canada inferred from soil charcoal analysis. *The Holocene*, 22(2), 191-201. doi: 10.1177/0959683611414931.
- Diffenbaugh, N. S. et Field, C. B. (2013). Changes in ecologically critical terrestrial climate conditions. *Science*, 341(6145), 486-492. doi: 10.1126/science.1237123
- Drobyshev, I., Guitard, M. A., Asselin, H., Genries, A. et Bergeron, Y. (2014). Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(7), 720-731. doi: 10.1139/cjfr-2013-0511.

- Dumont, L., Minchev, T. S., Mondou Laperrière, P-Y., Grondin, P. et de Lafontaine, G. (sous presse). Décalage temporel dans l'établissement des érables en forêt boréale révélé par une population marginale à la limite nordique de l'érable à sucre. *Écoscience*. doi: 10.1080/11956860.2023.2292352
- Eckert, C. G., Samis, K. E. et Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170-1188. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x.
- Essell, H., Krusic, P. J., Esper, J., Wagner, S., Braconnot, P., Jungclaus, J., ... Büntgen, U. (2023). A frequency-optimised temperature record for the Holocene. *Environmental Research Letters*, 18(11), 114022. doi: 10.1088/1748-9326/ad0065
- Farrar, J. L. (1996). *Les arbres du Canada*, Ottawa: Fides et le Service Canadien des Forêts. 502 p.
- Fei, S. et Steiner, K. C. (2009). Rapid capture of growing space by red maple. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(8), 1444-1452. doi: 10.1139/X09-065.
- Fréchette, B., Richard, P. J. H., Grondin, P., Lavoie, M. et Larouche, A. C. (2018). Histoire postglaciaire de la végétation et du climat des pessières et des sapinières de l'ouest du Québec. Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière. Mémoire de recherche forestière n°179, 165 p.
- Fréjaville, T., Carcaillet, C. et Curt, T. (2013). Calibration of charcoal production from trees biomass for soil charcoal analyses in subalpine ecosystems. *Quaternary International*, 289, 16-23. doi: 10.1016/j.quaint.2012.02.043.

- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z. et Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822. doi: 10.1126/science.aaa9092.
- Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Gugger, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., ... Williams, J. W. (2014). Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1), 37-54. doi: 10.1111/nph.12929.
- Genries, A., Finsinger, W., Asnong, H., Bergeron, Y., Carcaillet, C., Garneau, M., ... Ali, A. A. (2012). Local versus regional processes: can soil characteristics overcome climate and fire regimes by modifying vegetation trajectories? *Journal of Quaternary Science*, 27(7), 745-756. doi: 10.1002/jqs.2560.
- Goldblum, D. et Rigg, L. S. (2005). Tree growth response to climate change at the deciduous-boreal forest ecotone, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(11), 2709-2718. doi: 10.1139/x05-185
- Goldblum, D. et Rigg, L. S. (2010). The Deciduous Forest - Boreal Forest Ecotone. *Geography Compass*, 4(7), 701-717. doi: 10.1111/j.1749-8198.2010.00342.x.
- Graignic, N., Tremblay, F. et Bergeron, Y. (2014). Geographical variation in reproductive capacity of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) northern peripheral populations. *Journal of Biogeography*, 41(1), 145-157. doi: 10.1111/jbi.12187
- Hampe, A. et Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461-467. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x.

- Harlow, W. M., Harrar, E. S. et White, F. M. (1978). *Textbook of dendrology, covering the important forest trees of the United States and Canada*; 6th edition. McGraw-Hill series in forest resources, USA, 510 p.
- Hoadley, R. B. (1990). *Identifying wood: accurate results with simple tools*. Newtown (CT): The Taunton Press.
- Hutnick, R. J. et Yawney, H. W. (1961). Silvical characteristics of red maple (*Acer rubrum*). USDA Forest Service, Station Paper 142. Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, PA. 18 p.
- IAWA Committee. (1989). IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull ns. 10(3), 219–332.
- IAWA Committee. (2004). IAWA list of microscopic features for softwood identification. IAWA J. 25(1), 1-70.
- IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2391 pp. doi:10.1017/9781009157896.
- Iverson, L. R., Prasad, A. M., Matthews, S. N. et Peters, M. (2008). Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*, 254(3), 390-406. doi: 10.1016/j.foreco.2007.07.023
- Jackson, S. et Overpeck, J. (2000). Responses of Plant Populations and Communities to

- Late Quaternary Environmental Change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 26, 194-220. doi: 10.1146/annurev.earth.31.100901.141317.
- Kullman, L. (1995). Holocene Tree-Limit and Climate History from the Scandes Mountains, Sweden. *Ecology*, 76(8), 2490-2502. doi: 10.2307/2265823.
- Lafleur, B., Paré, D., Munson, A. D. et Bergeron, Y. (2010). Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews*, 18(1), 279-289. doi: 10.1139/A10-013.
- Larochelle, É., Lavoie, M., Grondin, P. et Couillard, P. L. (2018). Vegetation and climate history of Quebec's mixed boreal forest suggests greater abundance of temperate species during the early- and mid-Holocene. *Botany*, 96(7), 437-448. doi: 10.1139/cjb-2017-0182.
- Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Murienné, J. et Grenouillet, G. (2020). Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nature Ecology & Evolution*, 4(8), 1044-1059. doi: 10.1038/s41559-020-1198-2
- Lesica, P. et Allendorf, F. W. (1995). When Are Peripheral Populations Valuable for Conservation? *Conservation Biology*, 9(4), 753-760. doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x.
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B. et Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052-1055. doi: 10.1038/nature08649.
- Loehle, C. (2000). Forest ecotone response to climate change: sensitivity to

- temperature response functional forms. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(10), 1632-1645. doi: 10.1139/x00-088.
- Mclachlan, J. S, Clark, J. S. et Manos, P. S. (2005). Molecular Indicators of Tree Migration Capacity under Rapid Climate Change. *Ecology*, 86(8), 2088-2098.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y. et Leduc, A. (2007). Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 90-102. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00277.x.
- Meyer, G. A., Wells, S. G., Balling, R. C. Jr., Jull, A. J. T. (1992). Response to alluvial systems to fire and climate change in Yellowstone National Park. *Nature*, 357, 147-150.
- Minchev, T. S. et de Lafontaine, G. (sous presse). Lakes cannot burn and buried charcoals cannot fly: reconciling lake- versus soil-based reconstructions of past forest dynamics. *The Holocene*. doi: 10.1177/09596836231219459
- Mondou-Laperrière, P-Y., Minchev, T. S., Grondin, P., Lavoie, M., de Lafontaine, G. (soumis). Marginal population dynamics at the leading edge of a temperate species in the boreal-temperate ecotone.
- Morneau, C. (et al.). (2022). Cartes de répartition et d'abondance des arbres du Québec. Ministère des Ressources naturelles et des Forêts. Direction des inventaires forestiers (version préliminaire).
- Morin-Rivat, J. et de Lafontaine, G. (2019). Clé d'identification des conifères arborescents de la forêt boréale d'Amérique du Nord [Unpublished internal document]. Rimouski (QC) : Chaire de recherche du Canada en biologie

intégrative de la flore nordique, Université du Québec à Rimouski.

Nadeau, C. P. et Urban, M. C. (2019). Eco-evolution on the edge during climate change. *Ecography*, 42(7), ecog.04404. doi: 10.1111/ecog.04404.

Nyland, R. D. (1992). Exploitation and greed in eastern hardwood forests. *Journal of Forestry*, 90(1), 33-37.

Nyland, R. D. (1998). Selection system in northern hardwoods. *Journal of Forestry*, 96, 18-21.

Ohlson, M. et Tryterud, E. (2000). Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene*, 10(4), 519-525. doi: 10.1191/095968300667442551.

Paillard, J., Richard, P. J. H., Blarquez, O., Grondin, P. et Bergeron, Y. (2023). Postglacial establishment and expansion of marginal populations of sugar maple in western Québec, Canada: Palynological detection and interactions with fire, climate and successional processes. *The Holocene*, 33(10), 1237-1256. doi: 10.1177/09596836231183065

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637-669. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.

Parmesan, C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42. doi: 10.1038/nature01286

Pastor, J. et Mladenoff, D. J. (1992). The southern boreal–northern hardwood forest border. Dans H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan (dir.), *A Systems Analysis*

of the *Global Boreal Forest* (p. 216-240). Cambridge : Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9780511565489.010.

Payette, S., Frégeau, M., Couillard, P.-L., Pilon, V. et Laflamme, J. (2018). Sugar maple (*Acer saccharum*) at its northeastern range limit: a fire-resilient tree species. *Botany*, 96(6), 411-423. doi: 10.1139/cjb-2018-0016.

Périé, C., de Blois, S., Lambert, M.-C. et Casajus, N. (2014). *Effets anticipés des changements climatiques sur l'habitat des espèces arborescentes au Québec*. Direction de la recherche forestière, Ministère des ressources naturelles.

Pilon, V. et Payette, S. (2015). Sugar maple (*Acer saccharum*) forests at their northern distribution limit are recurrently impacted by fire. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(4), 452-462. doi: 10.1139/cjfr-2014-0322.

Rehm, E. M., Olivas, P., Stroud, J. et Feeley, K. J. (2015). Losing your edge: climate change and the conservation value of range - edge populations. *Ecology and Evolution*, 5(19), 4315-4326. doi: 10.1002/ece3.1645

Reimer, P. J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., ... Talamo, S. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, 62(4), 725-757. doi: 10.1017/RDC.2020.41.

Richard, P. J. H. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(1), 77-94. doi: <https://doi.org/10.7202/1000385ar>.

Richard, P. J. H. (1993). Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au

Québec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 31-68. doi: 10.1016/0034-6667(93)90037-U.

Richard, P. J. H., Fréchette, B., Grondin, P. et Lavoie, M. (2020). Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste canadien*, 144(1), 63-76. doi: 10.7202/1070086ar.

Richard, P. et Grondin, P. (2009). Histoire postglaciaire de la végétation. Dans *Manuel de foresterie*, 170-176, Québec : MultiMondes.

Robichaud, A., Ehrman, J. M., Mood, B. et Laroque, C. P. (2012). Description and wood identification of native coniferous tree species in the Maritimes from dendroarchaeological material. MAD Lab Report 2012-17. Sackville (NB): Mount Allison Dendrochronology Lab.

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

Saucier, J. P., Gosselin, J., Morneau, C. et Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue Forestière Française*, (3-4), 428-438. doi: 10.4267/2042/38956

Schoch, W., Heller, I., Schweingruber, F. H. et Kienast, F. (2004). *Wood Anatomy of Central European Species*. Récupéré le 22 Novembre 2019 de www.woodanatomy.ch.

Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L. et Rice, K. J. (2009). Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*,

40(1), 415-436. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317.

Singer, M. C. et Parmesan, C. (2021). Colonizations cause diversification of host preferences: A mechanism explaining increased generalization at range boundaries expanding under climate change. *Global Change Biology*, 27(15), 3505-3518. doi: 10.1111/gcb.15656.

Solarik, K. A., Cazelles, K., Messier, C., Bergeron, Y. et Gravel, D. (2020). Priority effects will impede range shifts of temperate tree species into the boreal forest. *Journal of Ecology*, 108(3), 1155-1173. doi: 10.1111/1365-2745.13311.

Soubeyrand, M., Gennaretti, F., Blarquez, O., Bergeron, Y., Taylor, A. R., D'Orangeville, L. et Marchand, P. (2023). Competitive interactions under current climate allow temperate tree species to grow and survive in boreal mixedwood forest. *Ecography*, 2023(5), 1-14. doi: 10.1111/ecog.06525

St.Clair, S. B., Sharpe, W. E. et Lynch, J. P. (2008). Key interactions between nutrient limitation and climatic factors in temperate forests: a synthesis of the sugar maple literature. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(3), 401-414. doi: 10.1139/X07-161

Stewart, J. R. et Lister, A. M. (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 608-613. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02338-2.

Talon, B., Payette, S., Filion, L. et Delwaide, A. (2005). Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quaternary Research*, 64(1), 36-43. doi:

10.1016/j.yqres.2005.03.003.

Terasmae, J. et Anderson, T. W. (1970). Hypsithermal range extension of white pine (*Pinus strobus* L.) in Quebec, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 7(2), 406-413. doi: 10.1139/e70-035

Tremblay, M. F., Bergeron, Y., Lalonde, D. et Mauffette, Y. (2002). The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *Journal of Biogeography*, 29(3), 365-373. doi: 10.1046/j.1365-2699.2002.00665.x

Upreti, Y., Asselin, H., Bergeron, Y. et Mazerolle, M. J. (2014). White pine (*Pinus strobus* L.) regeneration dynamics at the species' northern limit of continuous distribution. *New Forests*, 45(1), 131-147. doi: 10.1007/s11056-013-9396-2.

Vernet, J. L., Ogereau, P., Figueiral, I., Machado Yanes, C. et Uzquiano, P. (2002). *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents: Sud-Ouest de l'Europe: France, Péninsule ibérique et îles Canaries*. Paris, France: CNRS Editions.

Walters, M. B., Roloff, G. J., Henry, C. R., Hartman, J. P., Donovan, M. L., Farinosi, E. J. et Starking, M. D. (2020). Rethinking Northern Hardwood Forest Management Paradigms with Silvicultural Systems Research: Research–Management Partnerships Ensure Relevance and Application. *Journal of Forestry*, 118(3), 260-274. doi: 10.1093/jofore/fvz071.

Webb, T. III. et Bartlein, P. J. (1992). GLOBAL CHANGES DURING THE LAST 3 MILLION YEARS: Climatic Controls and Biotic Responses. *Annual Review of*

Ecology, Evolution et Systematics, 23, 141-173.

Webster, C. R. et Lorimer, C. G. (2005). Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: A retrospective approach. *Ecological Applications*, 15(4), 1245–1262.

Zhang, Y., Bergeron, Y., Zhao, X.-H. et Drobyshev, I. (2014). Stand history is more important than climate in controlling red maple (*Acer rubrum* L.) growth at its northern distribution limit in western Quebec, Canada. *Journal of Plant Ecology*, 8(4), 368-379. doi: 10.1093/jpe/rtu029