

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

RECONSTITUTION DE LA DYNAMIQUE HOLOCÈNE DES SAPINIÈRES ET
CÉDRIÈRES NORDIQUES PAR L'ANALYSE DES CHARBONS DE BOIS
ENFOUIS DANS LES SOLS MINÉRAUX

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

PAR
ABED NEGO JULES

JANVIER 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Au terme de cette étude, je tiens à remercier d'abord mes directeurs de recherche : Hugo Asselin et Adam A. Ali, pour la confiance qu'ils m'ont inspirée et leur présence à chaque étape du projet. Votre rigueur scientifique et votre savoir-être ont été déterminants dans la poursuite et la finalisation de ce projet. Mille fois merci! Je remercie d'une façon spéciale Aurore Lucas qui a largement contribué à l'initiation de ce projet. Vos conseils, votre disponibilité et votre collaboration furent d'une générosité remarquable. Mes remerciements s'adressent ensuite à Yves Bergeron et Guillaume de Lafontaine pour leurs pertinentes remarques sur l'orientation du projet et les méthodes utilisées. Je veux remercier également Pierre Grondin qui m'a accompagné pour les activités de terrain. Votre enthousiasme débordant et vos « cours » quotidiens m'ont facilité l'insertion dans ce nouvel écosystème et m'ont permis de me l'approprier. Merci aussi pour l'accompagnement logistique tout au long du projet.

Les membres de ma famille n'ont jamais mis les pieds en Abitibi-Témiscamingue, mais jamais je ne les ai sentis aussi présents qu'au cours de ce projet. Je veux d'abord remercier ma mère Ercia Jeudi qui m'a appris la détermination, la persévérance et le souci de bien faire. Merci pour tout! Merci à Gute-m-berge Moïse qui m'a accompagné et encouragé durant tout le projet. Je remercie mes sœurs Léna, Ilfie, Géna et mes frères Samuel et Nazaire pour leur soutien moral tout au long de ce projet. Merci à Mireau St-Louis, Isly Glezil et Hernandez Numa pour leur encouragement et leurs conseils.

Mes remerciements s'adressent ensuite à Raynald Julien et Marie Robin-Myler qui ont facilité mon séjour à la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD). Un merci spécial à Marion Lestienne et Cécile Fouquemberg pour l'initiation à l'identification botanique des charbons. Merci à Mathieu Fréreau et

Vanessa Joanne Pilon pour les précieux conseils lors de l'identification botanique. Merci à toutes ces amies et tous ces amis qui ont contribué à agrémenter mes journées à la FERLD, notamment : Laurianne Navarro, Margot Archambeau, Cyrielle Ducrot et Claudel Ghotsa Mekontchou. Je remercie les membres du laboratoire de foresterie autochtone. Les discussions et les échanges m'ont largement aidé dans ce projet. Je remercie aussi le personnel et les professeurs de l'IRF pour l'accueil et l'accompagnement. Un merci spécial aux membres du jury qui ont évalué mon mémoire dont les judicieux commentaires et suggestions ont aidé à parfaire ce travail.

Outre le côté universitaire, beaucoup de gens ont contribué à faire de mon séjour en Abitibi-Témiscamingue une merveilleuse aventure. Je pense à mes colocataires (Maël Casu, Fabien Leprince et Dave Tremblay), aux amateurs de soccer avec qui j'ai eu la chance de m'amuser après de longues journées de travail, à mes amis musiciens pour les *jam sessions*... Merci aux membres du comité vert avec qui j'ai eu le plaisir de collaborer. Je remercie aussi d'une façon spéciale les membres du GBUC pour tous ces moments de partages, de discussions et d'amusements.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est divisé en trois chapitres. Le premier chapitre présente l'introduction générale, le contexte de la recherche avec une revue de littérature sur la problématique de la recherche. Dans le second chapitre, la méthodologie adoptée et les résultats de l'étude sont présentés. Ce chapitre est présenté sous forme d'article scientifique en français et sera traduit ultérieurement en anglais pour publication dans une revue avec comité de lecture. Le troisième chapitre est une conclusion générale qui met en relation le contexte de la recherche, les principaux résultats obtenus, les limites de l'étude, ainsi que des avenues pour les recherches futures. Je suis le principal responsable de l'étude, de la collecte des données, de leur analyse et de la rédaction. Mes directeurs ont contribué à la conception de l'étude et m'ont accompagné dans l'analyse et l'interprétation des résultats. Ils ont aussi révisé le manuscrit.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ	ix
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Le feu en forêt boréale.....	3
1.2 Influence des pare-feu dans la dynamique forestière	5
1.3 Écologie des populations nordiques de sapin baumier	6
1.4 Écologie des populations nordiques de cèdre.....	8
1.5 La pédoanthracologie : outil pour étudier le passé de la forêt.....	10
1.6 Objectifs et hypothèses	12
1.6.1 Objectifs de l'étude	12
1.6.2 Hypothèses de recherche.....	13
RÉFÉRENCES.....	14
CHAPITRE II	
RECONSTITUTION DE LA DYNAMIQUE HOLOCÈNE DES SAPINIÈRES ET CÉDRIÈRES NORDIQUES PAR L'ANALYSE DES CHARBONS DE BOIS ENFOUIS DANS LES SOLS MINÉRAUX	27
RÉSUMÉ	28
2.1 Introduction.....	29
2.2 Matériel et méthodes.....	33
2.2.1 Aire d'étude.....	33
2.2.2 Échantillonnage.....	34

2.2.3 Extraction et identification des charbons	36
2.2.4 Datations au radiocarbone	37
2.3 Résultats.....	37
2.4 Discussion.....	41
2.5 Conclusion.....	46
RÉFÉRENCES.....	48
CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	62
3.1 Limites de l'étude et perspectives de recherche	64
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE.....	66

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Répartition de la biomasse de sapin en tonnes par hectare (t/ha) au Québec (Beaudoin et al., 2014). L'encart montre l'aire de répartition du sapin dans l'est de l'Amérique du Nord (partie hachurée; (Little 1971)).	7
1.2 Répartition de la biomasse de cèdre en tonnes par hectare (t/ha) au Québec (Beaudoin et al., 2014). L'encart montre l'aire de répartition du cèdre dans l'est de l'Amérique du Nord (partie hachurée; Little, 1971).	9
2.1 Localisation de l'aire et des sites d'étude.	33
2.2 Répartition des microsites dans les sites marginaux et dans la matrice forestière. Les points noirs à chaque coin d'un quadrat de 4 m × 4 m représentent les microsites où les charbons ont été échantillonnés.	36
2.3 Masse relative (%) de chaque catégorie d'identification dans les assemblages de charbons à l'intérieur des sites marginaux CDC et TOC et à 150 m de chaque côté du centre de chaque site marginal (A, B).	38
2.4 Masse relative (%) de chaque catégorie d'identification dans les assemblages de charbons des sites dans la matrice forestière.	39
2.5 Dates de présence de sapin et/ou de cèdre dans les sites marginaux (représentées par les étoiles) et les sites dans la matrice (points).	41

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Description des sites marginaux et des sites dans la matrice forestière.....	35
2.2 Dates radiocarbone de 20 charbons de sapin et <i>Abies/Thuja</i> issus des sites marginaux et des sites dans la matrice forestière.	40

RÉSUMÉ

Au Québec, le sapin et le cèdre maintiennent des populations marginales au nord de leur aire de répartition continue. Des études paléoécologiques ont suggéré, à l'échelle régionale, que ces populations marginales seraient des reliquats de populations autrefois plus répandues qui se seraient contractées suite aux variations holocènes du régime des feux. Cette étude visait à vérifier à l'échelle locale si – et quand – les populations marginales de sapin et de cèdre étaient plus répandues dans le nord du Québec. Deux catégories de sites ont été échantillonnées : 2 sites où les deux espèces sont actuellement présentes (sites marginaux) et 15 sites où elles sont absentes (sites dans la matrice forestière). Dans chaque site, des charbons ont été prélevés au contact minéral-organique et dans le sol minéral. Les échantillons ont ensuite été tamisés avec un tamis de maille 2 mm. Les charbons de taille > 2 mm ont été retenus pour les analyses, car ils sont déposés *in situ* lors d'un feu. Les charbons ont été identifiés au genre ou à l'espèce à l'aide des critères d'anatomie du bois, et 20 d'entre eux ont été datés par spectrométrie de masse par accélérateur (SMA). Les résultats montrent que le sapin et/ou le cèdre ont été présents dans les sites de la matrice forestière pendant une partie de l'Holocène jusqu'à environ 680 ans cal. BP. Plus de la moitié des dates sont comprises dans une période d'environ 500 ans concentrée autour de l'Optimum climatique médiéval (1000 ans cal. BP). Les caractéristiques des sites ne pouvaient prédire la présence ou l'absence des deux espèces dans les sites de la matrice forestière. Nos résultats confirment à l'échelle locale que les populations marginales de sapin et de cèdre étaient autrefois plus répandues. Notre étude suggère que de grands feux sévères pendant le Néoglaciare ont conduit à la contraction de l'aire de répartition du sapin et du cèdre. Nos résultats corroborent ainsi les conclusions d'autres études qui ont montré que le feu semble être le principal facteur limitant la répartition de nombreuses espèces boréales. L'étude suggère aussi que les populations marginales sont affectées par des feux non létaux laissant des semenciers qui favorisent le recrutement après feu. Les populations marginales ont donc joué un rôle clé dans la persistance du sapin et du cèdre dans le nord du Québec. La persistance et l'expansion du sapin et du cèdre dans le nord du Québec dépendront des effets indirects des changements climatiques sur le régime des feux.

Mots-clés : Forêt boréale, Canada, feu, charbons de bois, population marginale, sapin baumier, *Abies balsamea*, cèdre blanc, *Thuja occidentalis*, Holocène, pare-feu.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Plusieurs facteurs biotiques et abiotiques déterminent la répartition des espèces dans un paysage donné : le climat (Davis et al., 2005), les perturbations naturelles (Asselin et al., 2003) et anthropiques (Harvey & Bergeron, 1989; Laquerre et al., 2009), la topographie (Slaton, 2015), les conditions édaphiques (Diekmann et al., 2015), les interactions interspécifiques (Case et al., 2005; Guisan & Thuiller, 2005; Thuiller et al., 2015) et des interactions complexes entre ces différents paramètres. Ces multiples facteurs, agissant à différentes échelles spatiales et temporelles, couplés à la physiologie des espèces (Case et al., 2005), peuvent parfois constituer des barrières à la dispersion (Case et al., 2005; Guisan & Thuiller, 2005; Kawecki, 2008).

Certaines espèces s'établissent et maintiennent des individus ou des populations au-delà de leur limite de répartition continue. Les populations isolées qu'elles forment sont appelées « populations marginales ». Un intérêt croissant est porté à ces dernières dans la communauté scientifique (Saunders et al., 1991; Hanski & Ovaskainen, 2000; Aguilar et al., 2008; Dullinger et al., 2015). Bien que les populations marginales aient cette potentialité de s'étendre et de coloniser d'autres sites (Kilkenny & Galloway, 2016), elles sont également vulnérables aux changements environnementaux pouvant survenir, notamment les changements du climat et dans le régime des perturbations. Les conditions climatiques qui prévalent dans les habitats marginaux affectent le recrutement de certaines espèces d'arbres se reproduisant par voie sexuée (Tremblay et al., 2002; Messaoud et al., 2007a). Leur risque d'extinction est par conséquent plus

élevé que celui des espèces capables de reproduction asexuée (Kawecki, 2008). Bien que certaines populations marginales issues de la dispersion de graines à longue distance durant l'Holocène arrivent à maintenir la même diversité génétique que dans le cœur de l'aire de répartition (Gamache et al., 2003), l'isolement spatial et la petite taille des populations marginales par rapport à la zone de répartition continue peuvent, dans certains cas, induire une réduction de la diversité génétique (Aguilar et al., 2008). La capacité des espèces à répondre et à s'adapter aux changements environnementaux pourrait alors être hypothéquée (Davis et al., 2005).

Les espèces réagissent différemment aux changements environnementaux. Par exemple, la longévité des populations nordiques de cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.) leur confère une résistance à l'érosion génétique (Xu et al., 2012). Toutefois, certains paramètres comme la saisonnalité, l'amplitude des précipitations (Housset et al., 2015) et l'impact des changements climatiques sur la régénération et le régime des feux (Xu et al., 2012) menacent la persistance des populations marginales. Les perturbations naturelles sont des facteurs essentiels dans le contrôle de la dynamique forestière. La composition spécifique, la structure et la répartition des forêts sont en grande partie le reflet des régimes de perturbations auxquels elles sont soumises. Cette interaction entre la végétation et les perturbations naturelles a soulevé de nombreuses réflexions pour orienter les stratégies d'aménagement forestier vers des pistes plus respectueuses des dynamiques naturelles (Franklin & Forman, 1987; Attiwill, 1994; Franklin et al., 2002), d'où la naissance du concept d'aménagement forestier écosystémique. Celui-ci vise à rapprocher le plus possible les attributs de la forêt aménagée de ceux de la forêt naturelle (Bergeron & Harvey, 1997; Bergeron et al., 2002; Gauthier et al., 2008). Toutefois, vu la variabilité spatio-temporelle des patrons de perturbations (Bergeron et al., 1998a; Bergeron et al., 2002; Cyr et al., 2009; Blarquez et al., 2015), les projections doivent s'appuyer sur des données paléoécologiques. Celles-ci permettent de caractériser les processus écologiques selon une échelle de temps pluriséculaire et de caractériser la variabilité naturelle des régimes de perturbations.

Bien que la biodiversité de la forêt boréale soit restée relativement stable au cours de l'Holocène (Carcaillet et al., 2011), l'abondance relative des espèces et leur arrangement spatial ont fluctué dans le temps (Liu, 1990; Payette, 1993; Foley et al., 1994). Outre les déplacements latitudinaux, des espèces ont modifié leur abondance régionale suite aux changements environnementaux postglaciaires (Payette, 1993). Documenter comment la forêt a réagi aux changements climatiques passés permet de mieux prédire les dynamiques végétales et de mieux orienter les plans d'aménagement forestier.

1.1 Le feu en forêt boréale

Le feu est considéré comme la principale perturbation contrôlant la dynamique naturelle de la forêt boréale (Payette, 1992; Bergeron et al., 1998b; Kafka et al., 2001). En interaction avec le climat (Foley et al., 1994; Carcaillet et al., 2001; Ali et al., 2012), les variations spatio-temporelles de la fréquence, de la taille et de la sévérité des feux contribuent à façonner la composition, la structure et les trajectoires successionales des paysages forestiers (Gauthier et al., 2000; Bergeron et al., 2002; Bergeron et al., 2004; Cyr et al., 2007). Au Québec, la forêt boréale continue est subdivisée en deux domaines bioclimatiques distincts (Robitaille & Saucier, 1998). Au Sud, la sapinière à bouleau blanc est un mélange de conifères et de feuillus (forêt mixte), dominé par le sapin baumier, avec le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh) comme espèce compagne caractéristique. Au nord, le domaine de la pessière à mousses est caractérisé par la prédominance de l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). La forêt mixte est affectée par des feux plus fréquents mais de plus petites tailles que la forêt résineuse (Bergeron et al., 2004). Les conifères sont plus inflammables que les feuillus (Hély et al., 2000) et la topographie plane des forêts résineuses de l'ouest du Québec favorise la propagation du feu sur de larges étendues (Turner & Romme, 1994; Gauthier et al., 2000).

Dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, suite à un feu, le couvert forestier est d'abord généralement dominé par des espèces feuillues intolérantes à l'ombre comme le bouleau à papier et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), qui sont ensuite graduellement remplacées par des espèces résineuses plus tolérantes à l'ombre, comme l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.), le sapin et le cèdre avec l'augmentation du temps depuis le dernier feu (Bergeron & Dubuc, 1988; Gauthier et al., 2000). Dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses, dominé par l'épinette noire, une dynamique cyclique est généralement observée, avec des variations dans la structure forestière d'un peuplement dense qui progresse vers un peuplement ouvert, avec l'augmentation du temps depuis le dernier feu (Gauthier et al., 2000).

Certaines espèces ont des adaptations qui facilitent leur recrutement après un feu, comme le sérotinisme (pin gris et épinette noire) (Le Goff & Sirois, 2004), le drageonnement (peuplier faux-tremble) et une grande production et capacité de dispersion des graines ou par rejets de souches (beuleau blanc). Elles peuvent alors se maintenir dans un environnement où l'intervalle entre les feux est court (Greene et al., 1999; Bouchard et al., 2008). D'autres espèces – par exemple le sapin et le cèdre – n'ont pas de banques de graines. Ayant une faible capacité de dispersion, leur recrutement après feu se fait à partir d'individus matures survivants se situant à proximité du site brûlé (Greene et al., 1999; Asselin et al., 2001; Bouchard et al., 2008). Elles sont donc peu adaptées aux grands feux (sévéres) et aux feux récurrents.

Le feu semble être le principal facteur limitant la répartition de certaines espèces en forêt boréale. Pour certaines espèces, il a un effet facilitant : le pin gris (Asselin et al., 2003), le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) (Flannigan & Bergeron, 1998). Pour d'autres, il est plutôt limitant : le sapin baumier (Ali et al., 2008), le genévrier (*Juniperus communis* L.) (Diotte & Bergeron, 1989) et le cèdre (Heinselman, 1973). Les impacts des changements climatiques sur le régime des feux pourraient affecter la répartition future des espèces. Documenter la réponse des espèces forestières aux changements

climatiques et environnementaux est donc nécessaire à la prédiction de leurs réponses et à l'adaptation des pratiques d'aménagement forestier (Bergeron et al., 2002; Oris et al., 2014a; El-Guellab et al., 2015).

1.2 Influence des pare-feu dans la dynamique forestière

En Amérique du Nord, la forêt boréale est caractérisée par de grands feux de cime d'intensité élevée (Rowe & Scotter, 1973; Johnson, 1992). Si le climat est le facteur principal qui contrôle le régime des feux à l'échelle régionale (Bergeron, 1991; Ali et al., 2009), des facteurs locaux tels la topographie, la connectivité du paysage, la nature des combustibles, la végétation et la répartition des plans d'eau affectent le régime des feux localement (Rowe & Scotter, 1973; Turner & Romme, 1994; Ali et al., 2009; Madoui et al., 2010; Barrett et al., 2013). Les feux présentent donc des patrons spatio-temporels hétérogènes, notamment en raison de la présence et de la répartition des pare-feu (Barrett et al., 2013).

Les sites près des pare-feu brûlent moins souvent (Cyr et al., 2005; Madoui et al., 2010) et sont affectés par des feux de plus petite taille (Barrett et al., 2013). Selon Ouarmim et al. (2015), les îlots forestiers épargnés par le feu peuvent être de deux types, selon qu'ils ont échappé au feu par hasard ou qu'ils présentent des caractéristiques intrinsèques leur permettant d'échapper à plusieurs feux successifs, sur de longues périodes (plusieurs siècles, voire quelques millénaires). Ces îlots préservés du feu constituent donc des refuges pour certaines espèces (Rowe & Scotter, 1973; Ouarmim et al., 2015), particulièrement celles qui sont associées aux forêts anciennes (Ouarmim et al., 2014). Les populations marginales de cèdre et de sapin confinées aux pourtours des lacs et des rivières pourraient bénéficier de la protection de ces pare-feu. Toutefois, ces derniers ne sont pas des barrières infranchissables. La sévérité des feux et certains paramètres du milieu peuvent les rendre inefficaces (Cyr et al., 2005).

Face aux changements climatiques, qui affectent à la fois le régime des feux et les facteurs locaux, les pare-feu pourraient être affectés. Se basant sur la dynamique spatio-

temporelle des feux au cours de l'Holocène, Senici et al. (2015) suggèrent que les endroits où les lacs et milieux humides abondent pourraient connaître des transformations importantes, notamment des retraits et des assèchements qui augmenteront le risque de feu en augmentant la connectivité de la forêt.

1.3 Écologie des populations nordiques de sapin baumier

L'aire de répartition du sapin baumier couvre l'est du Canada et des États-Unis (Figure 1.1). L'espèce croit sur différents types de sols organiques et inorganiques (Frank, 1990) mais préfère les sols mésiques (Sirois, 1997). Au Canada, le sapin est souvent associé à plusieurs espèces, dont l'épinette noire, l'épinette blanche, le peuplier faux-tremble, le bouleau à papier et le cèdre (Frank, 1990; Sims et al., 1990).

Le sapin se reproduit principalement par graines et parfois par voie végétative (marcottage). Les graines peuvent être dispersées par le vent sur une distance variant de 100 à 160 m. Cependant, les graines étant relativement grosses, la majorité tombe à la base de l'arbre (Frank, 1990; Sims et al., 1990). La répartition spatiale de la régénération après feu est corrélée à la distance au peuplement source dans la zone non brûlée avoisinante (Galipeau et al., 1997; Asselin et al., 2001), ce qui limite la capacité du sapin à coloniser les brûlis.

Tolérant à l'ombre (Frank, 1990), le sapin baumier est une espèce de fin de succession (Bergeron & Dubuc, 1988; Sirois, 1997). Ses aiguilles inflammables, son système racinaire peu profond et son écorce peu épaisse font en sorte qu'il est moins résistant au feu (Frank, 1990). Il a aussi une grande sensibilité aux chablis (Frank, 1990; Ruel, 2000), en plus d'être l'espèce de prédilection de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) (*Choristoneura fumiferana* [Clemens]), contrairement à ce qu'indique le nom vernaculaire de cet insecte (Frank, 1990; Morin, 1994). La TBE est l'un des principaux ravageurs qui influencent la dynamique de la forêt boréale (Morin, 1994), particulièrement dans les vieux peuplements (Bergeron & Fenton, 2012).

Au Québec, le sapin atteint sa limite nordique de répartition aux environs du 54^e parallèle, dans la région de la baie de James (Payette, 1993; Sirois, 1997). Abondant dans la forêt mixte, seules des populations éparses sont présentes dans la pessière à mousses et sont de moins en moins abondantes à mesure qu'on avance vers le nord (Messaoud et al., 2007b) (Figure 1.1). Selon Liu (1990), ces populations marginales sont des reliquats de populations anciennes plus répandues. En effet, Ali et al. (2008) ont observé, par une étude paléocéologique multiproxy, une expansion du sapin durant la période hypsithermale (entre 7000 et 3000 cal. BP) suivie d'une diminution durant le Néoglaciare (après 3000 ans cal. BP).

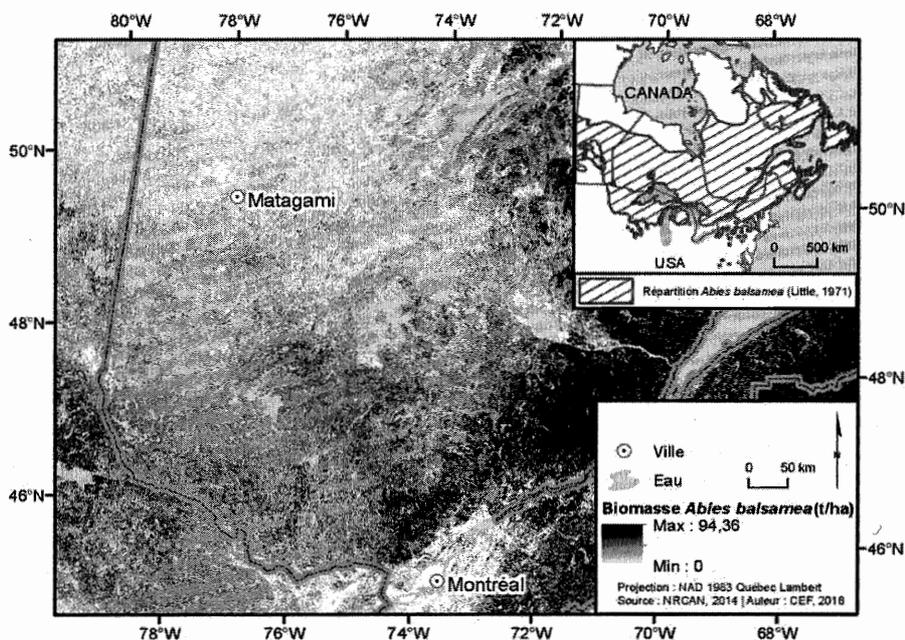


Figure 1.1 Répartition de la biomasse de sapin en tonnes par hectare (t/ha) au Québec (Beaudoin et al., 2014). L'encart montre l'aire de répartition du sapin dans l'est de l'Amérique du Nord (partie hachurée; (Little 1971)).

L'avènement de conditions climatiques moins favorables au Nord (étés plus frais et plus secs) a induit une légère augmentation de la fréquence et surtout de la taille des feux au début de la période Néoglaciare (Carcaillet & Richard, 2000). Cela pourrait

expliquer la fragmentation des populations nordiques de sapin (Ali et al., 2008), peu résistantes au feu. La capacité de reproduction du sapin est réduite par la faible température moyenne de la saison de croissance dans la pessière à mousses (Messaoud et al., 2007a), en plus d'être contrainte par la paludification qui acidifie les sols (Bergeron & Dubuc, 1988). En effet, tous les sites potentiellement favorables à la germination et à l'établissement du sapin ne sont pas occupés dans le domaine de la pessière à mousses (Messaoud et al., 2007b).

1.4 Écologie des populations nordiques de cèdre

Le cèdre est réparti au sud-est du Canada et au nord-est des États-Unis (Figure 1.2). Il croît en climat relativement humide et se développe sur une grande gamme de sols organiques et minéraux. Toutefois il se développe mieux sur les sols mésiques (Johnston, 1990). Le cèdre tolère les substrats basiques contenant du calcaire (Curtis, 1946; Matthes et al., 2008), d'où sa répartition sur le till et l'argile en Amérique du Nord (Fernald, 1919). Ayant une grande plasticité, il se trouve à la fois dans les plaines peu drainées et sur les plateaux xériques, jusque sur des escarpements rocheux (Curtis, 1946; Habeck, 1958; Musselman et al., 1975; Johnston, 1990). L'influence des caractéristiques du milieu sur le régime des feux contribue au maintien des populations. Sur les escarpements rocheux, les roches nues constituent une barrière physique qui réduit la fréquence et l'intensité des feux (Clarke, 2002), contribuant ainsi à la persistance et la longévité des populations (Archambault & Bergeron, 1992). Dans les plaines peu drainées, le contenu élevé en humidité du sol et de la végétation agit comme pare-feu naturel, perturbant la propagation du feu et diminuant sa sévérité (Heinselman, 1973; Kobziar & McBride, 2006).

Le cèdre se reproduit par graines et par voie végétative. La reproduction végétative est surtout observée dans les sites humides. Des racines peuvent émerger des tiges ou des branches en contact avec la couche de sphaigne du sol (Curtis, 1946; Johnston, 1990). Dans le Nord du Michigan et du Maine, plus de la moitié de la régénération du cèdre

se fait par marcottage (Johnston, 1990). Le cèdre se trouve en peuplements purs et mélangés, souvent associé au sapin (Johnston, 1990). Tolérant à l'ombre et peu résistant au feu à cause de son écorce mince et de son contenu élevé en huile inflammable (Curtis, 1946; Johnston, 1990), il s'agit d'une espèce de fin de succession (Bergeron & Dubuc, 1988).

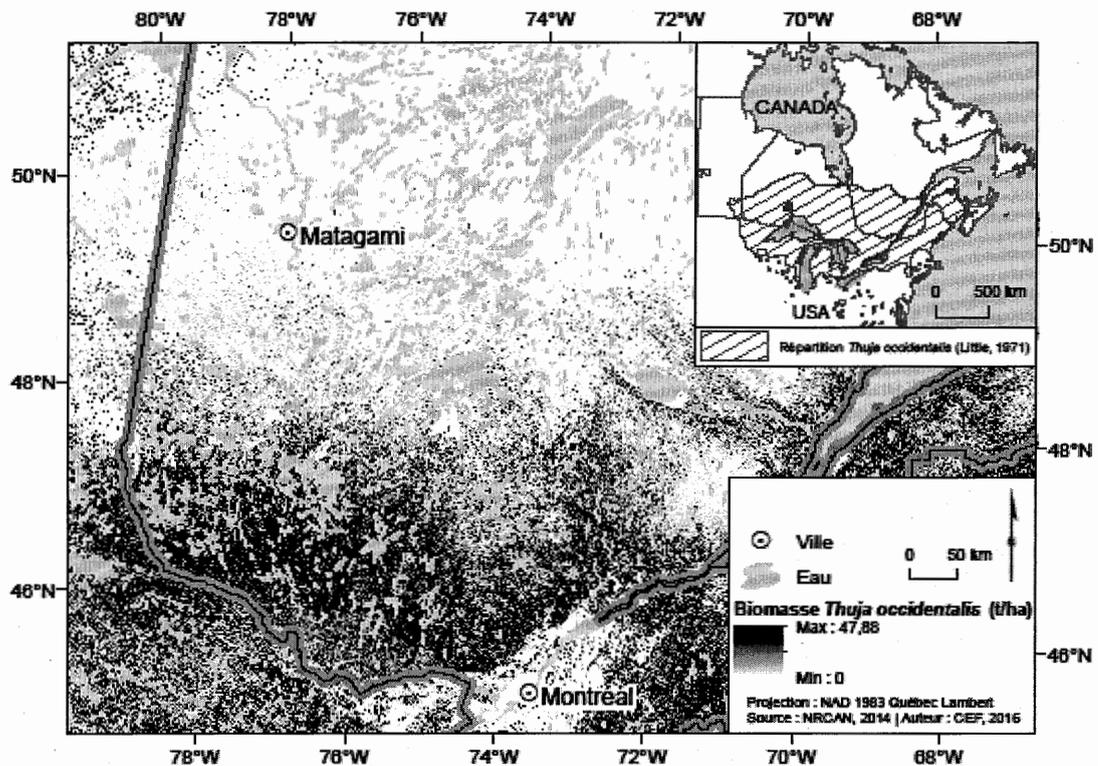


Figure 1.2 Répartition de la biomasse de cèdre en tonnes par hectare (t/ha) au Québec (Beaudoin et al., 2014). L'encart montre l'aire de répartition du cèdre dans l'est de l'Amérique du Nord (partie hachurée; Little, 1971).

Au Québec, la répartition du cèdre suit un gradient latitudinal du sud vers le nord. Les populations sont relativement abondantes dans les domaines bioclimatiques tempérés de l'érablière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau jaune, ainsi que dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc dans la zone boréale jusqu'au

48° parallèle Nord (Figure 1.2). Entre le 48° et le 49° parallèles, le cèdre diminue en abondance (Paul et al., 2014). Au-delà du 49° parallèle il n'existe que de façon marginale (Larouche, 2006; Paul et al., 2014), particulièrement dans des endroits caractérisés par une faible incidence de feux (Denneler et al., 2008).

Plusieurs scénarios ont été suggérés pour expliquer la dynamique des populations marginales de cèdre. Toutefois, leur dynamique à long terme à une fine échelle spatiale n'a pas encore été documentée. Des études palynologiques ont montré une augmentation de l'abondance du cèdre sur la ceinture d'argile durant les climats chauds et humides de la période hypsithermale (Lucas, 2017). Les populations actuelles seraient donc des reliques de populations autrefois plus répandues (Liu, 1990; Richard, 1993). L'hypothèse émise par de nombreuses études faisant mention du climat comme principal facteur limitant l'expansion du cèdre à sa limite nordique a été réfutée par Paul et al. (2014), qui ont montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre la croissance radiale et la régénération du cèdre dans les populations marginales et dans les populations des zones de répartition continue et discontinue. Paul et al. (2014) suggèrent que les facteurs limitant la répartition du cèdre dans le nord de son aire de répartition sont les feux, des interactions entre feux et climat, ou encore la compétition avec l'épinette noire.

1.5 La pédoanthracologie : outil pour étudier le passé de la forêt

Plusieurs approches sont utilisées pour étudier les paléoenvironnements, notamment pour reconstituer l'historique des incendies forestiers. Parmi les plus communes, on peut citer : la dendrochronologie, l'analyse des charbons de bois dans les sédiments lacustres et les tourbières et l'analyse des charbons de bois dans les sols (Conedera et al., 2009). La dendrochronologie est basée sur le dénombrement des cernes annuels de croissance des arbres. Les « cicatrices de feux » permettent de retracer l'historique des feux à une précision annuelle sur une période couvrant généralement quelques siècles (Morgan et al., 2001). Toutefois, cette approche est limitée aux endroits où le temps

depuis le dernier feu excède l'âge des arbres (Van Horne & Fulé, 2006) et n'est pas applicable pour reconstituer l'historique des feux à long terme (millénaires) (Conedera et al., 2009).

L'étude des charbons de bois contenus dans les sédiments lacustres et tourbeux donne des informations sur plusieurs millénaires (Asselin & Payette, 2005a; Conedera et al., 2009). Cette approche peut toutefois être problématique lorsque des discontinuités sédimentaires sont présentes (Ali et al., 2008). De plus, la différenciation entre les charbons de bois issus de feux locaux et d'apports régionaux est parfois difficile (Oris et al., 2014b). La pédoanthracologie, c'est-à-dire l'analyse des charbons de bois enfouis dans les sols forestiers, permet d'étudier l'histoire, à long terme et à l'échelle locale, des feux et de la végétation (Thinon, 1992; Asselin & Payette, 2005b; Talon et al., 2005; Payette et al., 2012; Couillard et al., 2013; Nelle et al., 2013; Fregeau et al., 2015). Cette approche se base souvent sur des charbons de plus grande taille (généralement > 2 mm) qui indiquent incontestablement une origine locale (Asselin & Payette 2005b), en plus de permettre l'identification botanique au niveau du genre, et parfois à celui de l'espèce (Figueiral & Mosbrugger, 2000).

Si l'absence de charbon de bois n'implique pas nécessairement l'absence de feux (Higuera et al., 2005), leur présence dans le sol indique, de toute évidence, qu'il y a eu au moins un incendie, d'origine naturelle ou anthropique. Les charbons sont des produits de la pyrolyse du bois en condition d'anaérobie. Au cours du processus, les organes perdent du poids; leur contenu en carbone, leur réflectance et leur résistance à la pourriture augmentent (Scott, 2010).

Les charbons de bois peuvent fournir des informations à la fois à l'échelle régionale et locale (Scott, 2010). Après un incendie, les charbons de bois déposés à la surface du sol peuvent se déplacer en profondeur vers l'horizon minéral sous l'influence de perturbations édaphiques (Gavin, 2003), par exemple le déracinement des arbres (Brown et al., 1981). Le temps de résidence des charbons en surface peut atteindre plus

d'un millénaire (Payette et al., 2012). En forêt boréale, de Lafontaine et Asselin (2011) ont montré que, une fois enfouis dans les couches profondes du sol, les charbons de bois résistent à la fragmentation et à d'autres processus taphonomiques et conservent, par le fait même, des informations durant des millénaires.

En dépit des modifications des parois celluloses des organes des plantes lors de la carbonisation (Scott, 2010) et des perturbations édaphiques, biotiques et abiotiques, l'anatomie du bois est préservée (Thinon, 1992; Scott, 2010). Cela rend possible l'identification botanique des charbons de bois (Thinon, 1992). La pédoanthracologie est donc un outil fiable pour étudier l'historique à long terme des feux et de la végétation à une fine résolution spatiale (Carcaillet & Thinon, 1996; Talon et al., 2005; de Lafontaine & Asselin, 2011; Payette et al., 2012; Nelle et al., 2013).

La pédoanthracologie présente toutefois certaines limites. Déterminer le nombre d'événements de feu depuis l'établissement d'un peuplement implique la datation de tous les charbons du site (Payette et al., 2012). Le nombre limité de charbons qui pourront être datés, vu le coût élevé des datations radiocarbone, sous-tend que certains événements de feu pourraient échapper de l'analyse. En plus, l'âge radiocarbone obtenu d'un fragment de charbon ne représente pas l'âge d'un événement de feu, mais correspond plutôt à l'âge du bois ayant produit le charbon. Cette erreur appelée « inbuilt error », en plus de l'erreur radiométrique, peut affecter potentiellement l'interprétation des dates de feu (Gavin, 2001).

1.6 Objectifs et hypothèses

1.6.1 Objectifs de l'étude

L'étude vise à déterminer, à l'échelle locale, si les populations marginales actuelles de sapin et de cèdre dans le nord du Québec étaient plus abondantes et plus répandues par le passé. Plus spécifiquement, les objectifs suivants sont poursuivis :

- 1) Déterminer si le sapin et le cèdre étaient présents dans les sites où ils sont actuellement absents, dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses.
- 2) Le cas échéant, déterminer les périodes pendant lesquelles les populations marginales de cèdre et de sapin étaient présentes hors des populations marginales actuelles.
- 3) Discuter des causes potentielles de la fluctuation d'aire de répartition du sapin et du cèdre nordiques.

1.6.2 Hypothèses de recherche

- 1) Les populations marginales actuelles de sapin et de cèdre étaient plus abondantes et plus étendues par le passé. Elles n'étaient donc pas confinées aux seuls endroits à faible incidence de feu comme les pourtours des lacs et des rivières, tel qu'observé aujourd'hui.
- 2) Les variations d'abondance des populations de cèdre et de sapin sont liées à des périodes de modifications dans le régime des feux. On s'attend à une diminution de ces populations durant les périodes de forte activité de feu au cours de l'Holocène.

RÉFÉRENCES

- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, *17*(24), 5177-5188.
- Ali, A., Asselin, H., Larouche, A. C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., & Richard, P. J. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, *18*(5), 693-703.
- Ali, A., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. (2009). Long term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, *15*(5), 1230-1241.
- Ali, A., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., El Guellab, A., Valsecchi, V., Terrier, A., Bremond, L., & Genries, A. (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.
- Archambault, S., & Bergeron, Y. (1992). Discovery of a living 900 year-old Northern white cedar, *Thuja occidentalis*, in northwestern Quebec. *Canadian Field-Naturalist*, *106*(2), 192-195.
- Asselin, H., Fortin, M.-J., & Bergeron, Y. (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management*, *140*(1), 29-37.
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M. J., & Vallée, S. (2003). The northern limit of *Pinus banksiana* Lamb. in Canada: explaining the difference between the eastern and western distributions. *Journal of Biogeography*, *30*(11), 1709-1718.

- Asselin, H., & Payette, S. (2005a). Detecting local-scale fire episodes on pollen slides. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 137(1), 31-40.
- Asselin, H., & Payette, S. (2005b). Late Holocene deforestation of a tree line site: estimation of pre-fire vegetation composition and black spruce cover using soil charcoal. *Ecography*, 28(6), 801-805.
- Attwill, P. M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2), 247-300.
- Barrett, C. M., Kelly, R., Higuera, P. E., & Hu, F. S. (2013). Climatic and land cover influences on the spatiotemporal dynamics of Holocene boreal fire regimes. *Ecology*, 94(2), 389-402.
- Beaudoin, A., Bernier, P., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X., Stinson, G., Bergeron, T., Magnussen, S., & Hall, R. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 521-532.
- Bergeron, Y., & Dubuc, M. (1988). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79(1), 51-63.
- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992.
- Bergeron, Y., & Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 235-242.
- Bergeron, Y., Richard, P. J., Carcaillet, C., Gauthier, S., Flannigan, M., & Prairie, Y. T. (1998a). Variability in fire frequency and forest composition in Canada's southeastern boreal forest: a challenge for sustainable forest management. *Conservation Ecology*, [online] 2(2): . Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art6/>.

- Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H., & Sirois, L. (1998b). Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 464-468.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. D., & Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva fennica*, 36(1), 81-95.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., & Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932.
- Bergeron, Y., & Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Blarquez, O., Ali, A. A., Girardin, M. P., Grondin, P., Fréchette, B., Bergeron, Y., & Hély, C. (2015). Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. *Scientific reports*, 5, 13356.
- Bouchard, M., Pothier, D., & Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1621-1633.
- Brown, J.-L., Martel, Y., Gangloff, P., Richard, P., & Payette, S. (1981). Intérêts des chablis dans l'étude des paléosols. *Géographie physique et Quaternaire*, 35(1), 87-92.
- Carcaillet, C., & Thinon, M. (1996). Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 91(1), 399-416.
- Carcaillet, C., & Richard, P. J. H. (2000). Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics*, 16(7), 549-559.

- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. h., Fréchette, B., Gauthier, S., & 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.
- Carcaillet, C., Richard, P. J., Bergeron, Y., Fréchette, B., & Ali, A. A. (2011). 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), 1026-1039.
- Case, T. J., Holt, R. D., McPeck, M. A., & Keitt, T. H. (2005). The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108(1), 28-46.
- Clarke, P. J. (2002). Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition? *Journal of Biogeography*, 29(5-6), 677-684.
- Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A. F., & Krebs, P. (2009). Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5), 555-576.
- Couillard, P.-L., Payette, S., & Grondin, P. (2013). Long-term impact of fire on high-altitude balsam fir (*Abies balsamea*) forests in south-central Quebec deduced from soil charcoal. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(2), 188-199.
- Curtis, J. D. (1946). Preliminary observations on northern white cedar in Maine. *Ecology*, 27(1), 23-36.
- Cyr, D., Bergeron, Y., Gauthier, S., & Larouche, A. C. (2005). Are the old-growth forests of the Clay Belt part of a fire-regulated mosaic? *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 65-73.

- Cyr, D., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2007). Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape ecology*, 22(9), 1325-1339.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519-524.
- Davis, M. B., Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86(7), 1704-1714.
- de Lafontaine, G., & Asselin, H. (2011). Soil charcoal stability over the Holocene across boreal northeastern North America. *Quaternary research*, 76(2), 196-200.
- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron, Y., & Begin, Y. (2008). Decreased fire frequency and increased water levels affect riparian forest dynamics in southwestern boreal Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(5), 1083-1094.
- Diekmann, M., Michaelis, J., & Pannek, A. (2015). Know your limits—The need for better data on species responses to soil variables. *Basic and Applied Ecology*, 16(7), 563-572.
- Diotte, M., & Bergeron, Y. (1989). Fire and the Distribution of *Juniperus communis* L. in the Boreal Forest of Quebec, Canada. *Journal of Biogeography*, 16(1), 91-96.
- Dullinger, S., Dendoncker, N., Gattringer, A., Leitner, M., Mang, T., Moser, D., Mücher, C. A., Plutzer, C., Rounsevell, M., & Willner, W. (2015). Modelling the effect of habitat fragmentation on climate-driven migration of European forest understorey plants. *Diversity and Distributions*, 21(12), 1375-1387.
- El-Guellab, A., Asselin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2015). Holocene variations of wildfire occurrence as a guide for sustainable management of the northeastern Canadian boreal forest. *Forest Ecosystems*, 2(15), 1-7.

- Fernald, M. L. (1919). Lithological factors limiting the ranges of *Pinus banksiana* and *Thuja occidentalis*. *Rhodora*, 21(243), 41-67.
- Figuerira, I., & Mosbrugger, V. (2000). A review of charcoal analysis as a tool for assessing Quaternary and Tertiary environments: achievements and limits. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 164(1), 397-407.
- Flannigan, M. D., & Bergeron, Y. (1998). Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 477-482.
- Foley, J. A., Kutzbach, J. E., Coe, M. T., & Levis, S. (1994). Feedbacks between climate and boreal forests during the Holocene epoch. *Nature*, 371(6492), 52-54.
- Frank, R. M. (1990). *Abies balsamea* (L.) Mill. *Burns RM et BH Honkala. Silvics of North America. I. Conifers. Agriculture Handbook*(654).
- Franklin, J. F., & Forman, R. T. T. (1987). Creating landscape patterns by forest cutting: Ecological consequences and principles. *Landscape ecology*, 1(1), 5-18.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K., & Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 399-423.
- Fregeau, M., Payette, S., & Grondin, P. (2015). Fire history of the central boreal forest in eastern North America reveals stability since the mid-Holocene. *The Holocene*, 25(12), 1912-1922.

- Galipeau, C., Kneeshaw, D. D., & Bergeron, Y. (1997). White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(2), 139-147.
- Gamache, I., Jaramillo-Correa, J. P., Payette, S., & Bousquet, J. (2003). Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Molecular Ecology*, 12(4), 891-901.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., & Bergeron, Y. (2000). Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 781-790.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpre, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Québec, QC, Canada: Presses de l'Université du Québec, 568 pp.
- Gavin, D. G. (2001). Estimation of inbuilt age in radiocarbon ages of soil charcoal for fire history studies. *Radiocarbon*, 43(1), 27-44.
- Gavin, D. G. (2003). Forest soil disturbance intervals inferred from soil charcoal radiocarbon dates. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2514-2518.
- Greene, D., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., & Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824-839.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.
- Habeck, J. R. (1958). White cedar ecotypes in Wisconsin. *Ecology*, 39(3), 457-463.
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404(6779), 755-758.

- Harvey, B. D., & Bergeron, Y. (1989). Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(11), 1458-1469.
- Heinselman, M. L. (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary research*, 3(3), 329-382.
- Hély, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. (2000). Effects of stand composition on fire hazard in mixed-wood Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 813-824.
- Higuera, P. E., Sprugel, D. G., & Brubaker, L. B. (2005). Reconstructing fire regimes with charcoal from small-hollow sediments: a calibration with tree-ring records of fire. *The Holocene*, 15(2), 238-251.
- Housset, J. M., Girardin, M. P., Baconnet, M., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. (2015). Unexpected warming-induced growth decline in *Thuja occidentalis* at its northern limits in North America. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1233-1245.
- Johnson, E. A. (1992). *Fire and vegetation dynamics : studies from the North American boreal forest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Johnston, W. F. (1990). *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar Dans: R.M. Burns & B.H. Honkala (Dir.) *Silvics of North America, vol. 1, Conifers*. USDA Forest Service, Washington DC.
- Kafka, V., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2001). Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 10(2), 119-127.
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 321-342.

- Kilkenny, F. F., & Galloway, L. F. (2016). Evolution of marginal populations of an invasive vine increases the likelihood of future spread. *New Phytologist*, 209(4), 1773-1780.
- Kobziar, L. N., & McBride, J. R. (2006). Wildfire burn patterns and riparian vegetation response along two northern Sierra Nevada streams. *Forest Ecology and Management*, 222(1), 254-265.
- Laquerre, S., Leduc, A., & Harvey, B. D. (2009). Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Écoscience*, 16(4), 483-491.
- Larouche, C. (2006). Raréfaction du thuya. Chapitre 5 (addenda) du document: Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière: P. Grondin et A. Cimon, coordonnateurs. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier, 32 p.
- Le Goff, H. L., & Sirois, L. (2004). Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12), 2399-2409.
- Little, E. L. J. (1971). Atlas of United States trees. Volume 1. Conifers and important hardwoods. Miscellaneous publication 1146. *US Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC.*
- Liu, K.-B. (1990). Holocene paleoecology of the boreal forest and Great Lakes-St. Lawrence forest in northern Ontario. *Ecological Monographs*, 60(2), 179-212.
- Madoui, A., Leduc, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2010). Spatial pattern analyses of post-fire residual stands in the black spruce boreal forest of western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1110-1126.
- Matthes, U., Kelly, P. E., & Larson, D. W. (2008). Predicting the age of ancient Thuja occidentalis on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 2923-2931.

- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Asselin, H. (2007a). Reproductive potential of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), and black spruce (*P. mariana*) at the ecotone between mixedwood and coniferous forests in the boreal zone of western Quebec. *American journal of botany*, 94(5), 746-754.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Leduc, A. (2007b). 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.
- Morgan, P., Hardy, C. C., Swetnam, T. W., Rollins, M. G., & Long, D. G. (2001). Mapping fire regimes across time and space: understanding coarse and fine-scale fire patterns. *International Journal of Wildland Fire*, 10(4), 329-342.
- Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730-741.
- Musselman, R. C., Lester, D. T., & Adams, M. S. (1975). Localized ecotypes of *Thuja occidentalis* L. in Wisconsin. *Ecology*, 56(3), 647-655.
- Nelle, O., Robin, V., & Talon, B. (2013). Pedoanthracology: Analysing soil charcoal to study Holocene palaeoenvironments. *Quaternary International*, 289, 1-4.
- Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hely, C., Blarquez, O., Ferland, M. E., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014a). Long-term fire history in northern Quebec: implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of applied ecology*, 51(3), 675-683.
- Oris, F., Ali, A. A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y., & Finsinger, W. (2014b). Charcoal dispersion and deposition in boreal lakes from 3-years of monitoring: Differences between local and regional fires. *Geophysical Research Letters*, 41(19), 6743-6752.

- Ouarmim, S., Asselin, H., Hely, C., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014). Long-term dynamics of fire refuges in boreal mixedwood forests. *Journal of Quaternary Science*, 29(2), 123-129.
- Ouarmim, S., Ali, A. A., Asselin, H., Hely, C., & Bergeron, Y. (2015). Evaluating the persistence of post-fire residual patches in the eastern Canadian boreal mixedwood forest. *Boreas*, 44(1), 230-239.
- Paul, V., Bergeron, Y., & Tremblay, F. (2014). Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Plant Ecology*, 215(2), 181-194.
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Dans H. H. Shugart, R. Leemans & G. B. Bonan (Éds.), *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge univ. press, (pp. 144-169).
- Payette, S. (1993). The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1), 7-30.
- Payette, S., Delwaide, A., Schaffhauser, A., & Magnan, G. (2012). Calculating long-term fire frequency at the stand scale from charcoal data. *Ecosphere*, 3(7), 1-16.
- Richard, P. (1993). The origin and postglacial dynamics of the mixed forest in Quebec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 31-68.
- Robitaille, A., & Saucier, J. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, Ministère des Ressources Naturelles du Québec: Les publications du Québec, Québec.
- Rowe, J. S., & Scotter, G. W. (1973). Fire in the boreal forest. *Quaternary research*, 3(3), 444-464.

- Ruel, J.-C. (2000). Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management*, 135(1), 169-178.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5(1), 18-32.
- Scott, A. C. (2010). Charcoal recognition, taphonomy and uses in palaeoenvironmental analysis. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 291(1), 11-39.
- Senici, D., Chen, H. Y., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2015). The effects of forest fuel connectivity on spatiotemporal dynamics of Holocene fire regimes in the central boreal forest of North America. *Journal of Quaternary Science*, 30(4), 365-375.
- Sims, R., Kershaw, H. M., & Wickware, G. (1990). *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*: Forestry Canada, Ontario Region, Great Lakes Forest Research Centre.
- Sirois, L. (1997). Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience*, 4(3), 340-352.
- Slaton, M. R. (2015). The roles of disturbance, topography and climate in determining the leading and rear edges of population range limits. *Journal of Biogeography*, 42(2), 255-266.
- Talon, B., Payette, S., Filion, L., & 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.
- Thinon, M. (1992). *L'analyse pédoanthracologique- Aspects méthodologiques et applications*. - Non publié. Thèse d'état, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, Marseille, France.

- Thuiller, W., Pollock, L. J., Gueguen, M., & Münkemüller, T. (2015). From species distributions to meta-communities. *Ecology letters*, 18(12), 1321-1328.
- Tremblay, M. F., Bergeron, Y., Lalonde, D., & 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.
- Turner, M., & Romme, W. (1994). Landscape dynamics in crown fire ecosystems. *Landscape ecology*, 9(1), 59-77.
- Van Horne, M. L., & Fulé, P. Z. (2006). Comparing methods of reconstructing fire history using fire scars in a southwestern United States ponderosa pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(4), 855-867.
- Xu, H. T., Tremblay, F., Bergeron, Y., Paul, V., & Chen, C. G. (2012). Genetic consequences of fragmentation in "arbor vitae," eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), toward the northern limit of its distribution range. *Ecology and Evolution*, 2(10), 2501-2515.

CHAPITRE II

RECONSTITUTION DE LA DYNAMIQUE HOLOCÈNE DES SAPINIÈRES ET CÉDRIÈRES NORDIQUES PAR L'ANALYSE DES CHARBONS DE BOIS ENFOUIS DANS LES SOLS MINÉRAUX

Abed Nego Jules

Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université,
Rouyn-Noranda, Québec, J9X 5E4, Canada. abednego.jules@uqat.ca

Hugo Asselin

Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université,
Rouyn-Noranda, Québec, J9X5E4, Canada. Hugo.Asselin@uqat.ca

Adam A. Ali

Centre de Bio-Archéologie et Écologie (UMR5059, CNRS, UM2, EPHE), Université
Montpellier 2, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34090, Montpellier,
France.

Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université,
Rouyn-Noranda, Québec, J9X5E4, Canada. ali@univ-montp2.fr

RÉSUMÉ

Objectif : Abondants dans le sud du Québec, le sapin baumier et le cèdre blanc maintiennent des populations marginales dans le nord de leurs aires de répartition. Des études paléoécologiques ont suggéré que ces populations auraient pu être régionalement plus répandues durant une partie de l'Holocène. Cette étude vise à déterminer si, à l'échelle locale, le sapin et le cèdre étaient plus répandus par le passé au nord de leur répartition actuelle.

Localisation : Forêt boréale de l'est du Canada, domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'ouest du Québec (49-50° N, 78-79° O).

Méthodes : Des fragments de charbons ont été récoltés dans les populations marginales de sapin et de cèdre et dans la forêt environnante (matrice forestière) où les deux espèces sont absentes. Les fragments ont été extraits des échantillons de sol avec un tamis de maille 2 mm. Après l'identification anatomique des charbons, certains ont été datés par spectrométrie de masse par accélérateur (SMA).

Résultats : Le sapin et/ou le cèdre étaient plus abondants qu'aujourd'hui dans la région d'étude pendant une partie de l'Holocène jusqu'à 680 ans cal. BP. Ils représentent jusqu'à 31 % des assemblages de charbon de bois de plus de la moitié des sites où les deux espèces sont absentes aujourd'hui (sites dans la matrice forestière) et 17 à 53 % des assemblages de charbons de bois des sites où les deux espèces sont actuellement présentes (sites marginaux). Plus de la moitié des dates obtenues de la matrice forestière est concentrée sur une période d'environ 500 ans autour de 1000 ans cal. BP. Les sites marginaux ont brûlé durant les deux derniers siècles.

Principales conclusions : Les populations marginales de sapin et de cèdre dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec sont des reliquats de populations qui ont été plus répandues durant une partie de l'Holocène. La contraction d'aire de répartition des deux espèces semble s'être accélérée pendant l'Optimum climatique médiéval. Le feu semble être le principal facteur responsable de la contraction des deux espèces, les contraignant à se concentrer dans des endroits à faible incidence de feux, comme les rives des lacs. La réponse du sapin et du cèdre aux changements climatiques dépendra des impacts de ces derniers sur le régime des feux.

Mots-clés : Forêt boréale, Canada, feu, charbons de bois, population marginale, sapin baumier, *Abies balsamea*, cèdre blanc, *Thuja occidentalis*, Holocène, pare-feu.

2.1 Introduction

L'un des impacts des changements climatiques est la modification de la répartition des espèces d'arbres (Davis & Shaw, 2001; Loarie et al., 2009; IPCC, 2014). Chaque espèce croit et se développe dans une enveloppe climatique spécifique qui définit sa tolérance au climat (Corlett & Westcott, 2013). Face aux changements climatiques en cours, les espèces répondront par l'adaptation aux nouvelles conditions, la migration ou l'extinction locale (Walther, 2002; Aitken et al., 2008; Corlett & Westcott, 2013). Les modèles climatiques prévoient que la vitesse des changements climatiques requerra des vitesses de migration plus grandes que celles observées pendant la période postglaciaire (Malcolm et al., 2002; Corlett & Westcott, 2013; IPCC, 2014). Certaines espèces, notamment anémochores (Nathan et al., 2011), ne pourront compter sur leur seul mécanisme de dispersion des graines pour coloniser d'autres sites, et ne pourront suivre le rythme de ces changements (Dyer, 1995; Clark, 1998; Malcolm et al., 2002; Corlett & Westcott, 2013). Dans un tel contexte, les populations marginales peuvent jouer un rôle clé dans l'adaptation et la migration naturelle des espèces en agissant comme des avant-postes de dispersion (Thomas et al., 2004; Hampe & Petit, 2005).

Les populations marginales sont des populations qui se trouvent au-delà de la limite de répartition continue d'une espèce. Selon l'hypothèse centre-périphérie, elles ont une plus faible diversité génétique que les populations centrales et souvent une plus grande différenciation génétique entre elles (Eckert et al., 2008; Pandey & Rajora, 2012). Bien que dans certains cas, certaines espèces puissent maintenir la diversité génétique de la population source pendant des millénaires (Jelinski & Cheliak, 1992; Gamache et al., 2003; Xu et al., 2012), beaucoup d'études soutiennent que les populations marginales peuvent présenter des variations génétiques différentes de la population centrale (Hoffmann & Blows, 1994; Lesica & Allendorf, 1995; Aguilar et al., 2008; Chhatre & Rajora, 2014). Leur isolation spatiale et les habitats inhabituels dans lesquels elles se développent peuvent conduire à des patrons de sélection naturelle, leur conférant une adaptabilité aux conditions de croissance difficiles qui prévalent dans les habitats

marginaux (Kawecki, 2008). Cela constitue un potentiel évolutif qui peut jouer un rôle déterminant dans l'adaptation aux changements climatiques (Aitken et al., 2008). Les populations marginales présentent toutefois un risque d'extinction élevé. Leur petite taille les rend vulnérables aux perturbations (Alleaume-Benharira et al., 2006; Kawecki, 2008). La compétition avec d'autres espèces plus adaptées aux conditions du site peut aussi contraindre leur capacité à s'étendre en réponse aux changements climatiques (Case & Taper, 2000; Messaoud et al., 2014). Puisque les effets des changements climatiques se feront d'abord sentir à la périphérie de l'aire de répartition des espèces, les populations marginales seront donc les premières à affronter les changements du climat. Elles pourraient alors servir d'avant-postes quant à l'adaptation d'une espèce (Lesica & Allendorf, 1995; Hampe & Petit, 2005; IPCC, 2014). Comprendre comment les populations marginales ont réagi aux changements climatiques et aux fluctuations environnementales passés est nécessaire à l'amélioration des prédictions de leurs réponses futures (Hampe & Petit, 2005; Pardi & Smith, 2012).

Dans l'est du Canada, la répartition du sapin baumier (*Abies balsamifera* [L.] Mill.) et du cèdre (*Thuja occidentalis* L.) suit un gradient latitudinal du sud vers le nord. Ces espèces maintiennent des populations marginales à plus de 100 km de leur limite de répartition continue (Beaudoin et al., 2014; Paul et al., 2014). Associés aux vieilles forêts et aux peuplements de fin de succession (Bergeron & Dubuc, 1988; Bouchard et al., 2008), le sapin et le cèdre sont peu adaptés aux feux (Frank, 1990; Johnston, 1990; Sims et al., 1990; Denneler et al., 2008). Dans le nord du Québec, ils maintiennent des populations marginales particulièrement dans des endroits caractérisés par une faible incidence de feux, comme les rives des lacs et des rivières (Sirois, 1997; Cyr et al., 2005; Paul et al., 2014). Des études paléoécologiques ont suggéré que ces populations marginales de sapin et de cèdre sont des reliquats de populations autrefois plus abondantes (Liu, 1990; Richard, 1993; Ali et al., 2008). En Amérique du Nord, la période hypsithermale fut caractérisée par des climats généralement chauds et

humides. Peu élevée au début de cette période, la fréquence des feux a augmenté graduellement jusque vers 3000 cal. BP. En revanche, les étés généralement plus secs et plus frais de la période Néoglaciale (depuis 3000 cal. BP) ont conduit à des feux moins fréquents (Ali et al., 2009; Oris et al., 2014), mais plus sévères et de plus grandes tailles (Ali et al., 2012; Remy et al., 2017). Selon des études paléoécologiques régionales, ces variations dans le régime des feux seraient responsables de la contraction d'aire du sapin et du cèdre durant le Néoglaciale (Liu, 1990; Ali et al., 2008; Lucas, 2017). Ces études paléoécologiques multiproxy fournissent des informations régionales; la dynamique holocène des populations nordiques de sapin et de cèdre à l'échelle locale reste encore à explorer.

Étant donné que la dynamique forestière est aussi influencée par les facteurs locaux (Cyr et al., 2007; Bacaro et al., 2008; Ali et al., 2009; Senici et al., 2015), les indicateurs (proxy) à grande échelle spatiale (par exemple le pollen) peuvent masquer la dynamique qui s'opère à une échelle locale (Davis, 2000; Gavin et al., 2006). Par exemple, le feu – perturbation majeure en forêt boréale – produit des patrons hétérogènes liés aux caractéristiques locales (Turner & Romme, 1994; Kafka et al., 2001; Mansuy et al., 2014). En conséquence, des sites proches ne sont pas forcément soumis au même régime de feu et peuvent avoir des dynamiques différentes (Clarke, 2002; Barrett et al., 2013; Ouarmim et al., 2014; El-Guellab et al., 2015). Ces informations peuvent être difficiles à obtenir des études à grande échelle spatiale. Les études à l'échelle locale aident à aborder ces nuances et complètent celles à une plus grande échelle spatiale. Aussi, même si les opérations sylvicoles incluses dans les plans d'aménagement forestier se basent à la fois sur les attributs de la forêt aux échelles régionale et locale, ces opérations s'effectuent à l'échelle du peuplement (Harvey et al., 2002; Bose & Harvey, 2013). Pour rester dans la gamme de variabilité naturelle, il est donc pertinent de documenter la dynamique passée de la forêt à une fine échelle spatiale. Cela fournira des informations qui pourront servir de cadre de référence à

l'aménagement forestier (Bergeron et al., 1998; Lindenmayer et al., 2006; Lindbladh et al., 2013).

Les charbons de bois contenus dans les sols constituent un indicateur robuste pour reconstituer l'historique à long terme de la végétation et des feux (Thinon, 1992; Asselin & Payette, 2005; Talon et al., 2005; Couillard et al., 2013; Nelle et al., 2013; Fregeau et al., 2015; Payette et al., 2017). Les charbons de bois étant résistants à la dégradation, leur anatomie se conserve pendant des millénaires, permettant leur identification anatomique au genre ou à l'espèce (Thinon, 1992; Scott & Damblon, 2010). Plus particulièrement, les charbons de bois de grande taille (> 2 mm) indiquent incontestablement une origine locale (Asselin & Payette, 2005), ce qui permet de retracer l'historique de la végétation et des feux à une fine échelle spatiale (Figueiral & Mosbrugger, 2000).

Cette étude vise à vérifier à l'échelle locale, à l'aide des charbons de bois préservés dans les sols, si les peuplements marginaux de sapin et de cèdre du nord de la forêt boréale de l'ouest du Québec étaient plus abondants par le passé. Plus spécifiquement, elle vise à déterminer si – et quand – le sapin et le cèdre étaient présents dans des sites où ils sont actuellement absents. Enfin, les causes potentielles de la fluctuation d'abondance du sapin et du cèdre dans le nord de leur aire de répartition sont discutées.

Nous émettons les hypothèses suivantes : 1) Les populations marginales actuelles de sapin et de cèdre étaient plus abondantes et plus étendues par le passé. Elles n'étaient donc pas confinées aux seuls endroits à faible incidence de feu comme les pourtours des lacs et des rivières, tel qu'observé aujourd'hui; 2) les variations d'abondance des populations de cèdre et de sapin sont liées à des périodes de modifications dans le régime des feux. On s'attend à une diminution de ces populations durant les périodes de forte activité de feu au cours de l'Holocène.

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Aire d'étude

L'aire d'étude se trouve dans l'ouest du Québec et fait partie de la région écologique 6a (Plaine du lac Matagami), située dans le sous-domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'Ouest, selon la classification du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (Figure 2.1).

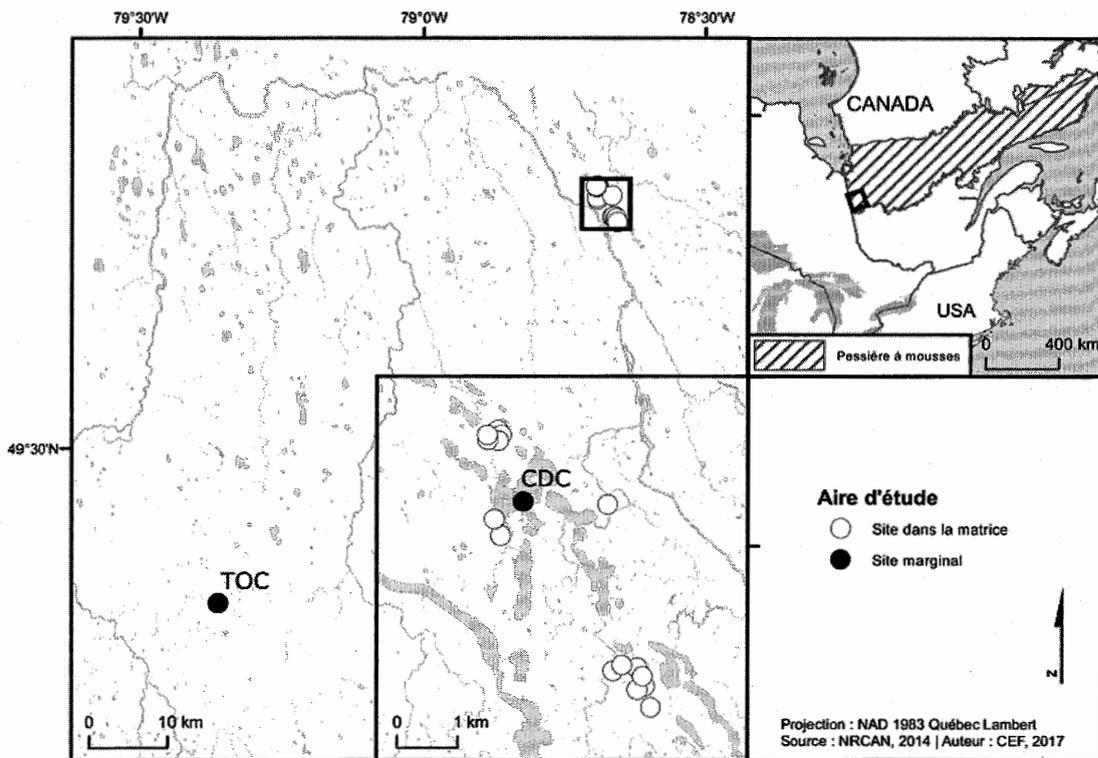


Figure 2.1 Localisation de l'aire et des sites d'étude.

C'est un territoire peu accidenté comprenant principalement des dépôts minéraux argileux issus du lac proglaciaire Ojibway (Veillette, 1995), et des dépôts organiques dans les bas de pentes. Le climat est de type subpolaire humide continental. La température moyenne annuelle et les précipitations moyennes annuelles de la station

météorologique la plus proche (Joutel, 55 km de l'aire d'étude) étaient respectivement de 0° C et 909 mm pour la période 1981-2010 (Environnement Canada, 2017). La faible pente et le faible taux de décomposition de la matière organique font que la zone est favorable à la paludification (Fenton et al., 2005; Lavoie et al., 2005).

Le territoire est dominé par les peuplements résineux, principalement composés d'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). Le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) sont les principaux feuillus arborescents, présents surtout dans les peuplements de début de succession. Le sapin et le cèdre sont peu abondants. Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) est présent sur les sites plus secs. Le sous-bois est dominé par des arbustes de la famille des éricacées (*Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd., *Kalmia angustifolia* L. var. *angustifolia* et *Vaccinium* spp.) (Blouin & Berger, 2005). Une succession est observée dans le recouvrement de bryophytes au sol suivant le temps après feu allant des espèces plus tolérantes à la sécheresse (*Pleurozium schreberi* (Willd. Ex Brid) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *Sphagnum girgensohnii* Russow.) aux espèces plus hygrophiles (*Sphagnum magellanicum* Brid., *Sphagnum rubellum* Wilson, *Sphagnum fallax* (H. Klinggr.)) (Bergeron & Fenton, 2012).

2.2.2 Échantillonnage

Les sites à l'étude sont divisés en deux catégories : (1) les sites où le sapin et le cèdre sont actuellement présents, appelés « sites marginaux » et (2) les sites où le sapin et le cèdre sont aujourd'hui absents, appelés « sites dans la matrice forestière ». Deux populations marginales de cèdre et de sapin accessibles par route ont été repérées [TOC et CDC; Fig. 2.1]. Les sites dans la matrice forestière, au nombre de 15, ont été choisis aléatoirement dans la forêt avoisinant le site marginal CDC. Ils sont diversifiés en termes de composition spécifique et de caractéristiques édaphiques, tout en présentant un portrait représentatif de l'aire d'étude (Tableau 2.1).

Tableau 2.1 Description des sites marginaux et des sites dans la matrice forestière.

	Végétation forestière	Indice de densité (%)	Distance de la population marginale (km)	Dépôt de surface	Drainage	Pente
Sites marginaux						
CDC	Pm, Ab, Bp, To, Bp	61-80	-	Moraine interlobaire	Bon	Modérée
TOC	Pm, Ab, To, Pb	41-60	-	Esker	Bon	Douce
Sites dans la matrice						
S1	Pm, Ll	41-60	3,4	Till à matrice argileuse	Mauvais	Faible
S2	Pm	25-40	0,7	Till à matrice argileuse	Mauvais	Nulle
S3	Pm	25-40	0,6	Organique épais	Très mauvais	Nulle
S4	Pm, Bp	81-100	1,3	Moraine interlobaire	Modéré	Douce
S5	Pm	81-100	1,2	Moraine interlobaire	Modéré	Douce
S6	Pm, Ll	81-100	1,1	Moraine interlobaire	Modéré	Douce
S7	Pm	81-100	1,4	Till à matrice argileuse	Mauvais	Nulle
S8	Pm	25-40	1,2	Moraine interlobaire	Imparfait	Nulle
S9	Pm	25-40	1,3	Moraine interlobaire	Modéré	Douce
S10	Pm	41-60	3,3	Till à matrice argileuse	Mauvais	Nulle
S11	Pm, Ll	41-60	3,2	Till à matrice argileuse	Mauvais	Nulle
S12	Pm, Ll	41-60	3,8	Till à matrice argileuse	Mauvais	Nulle
S13	Pm	41-60	3,7	Moraine interlobaire	Mauvais	Nulle
S14	Pm, Ll	41-60	3,6	Till à matrice argileuse	Mauvais	Nulle
S15	Pm	41-60	4,1	Moraine interlobaire	Mauvais	Nulle

Ab: *Abies balsamea*, Pm: *Picea mariana*, Bp: *Betula papyrifera*, Pt: *Populus tremuloides*, Ll: *Larix laricina*, To: *Thuja occidentalis*, Pb: *Pinus banksiana*

Chaque site est subdivisé en microsites où ont été prélevés des échantillons de sol (en moyenne 950 cm³). Dans les sites marginaux, les microsites sont répartis en trois quadrats (4 m × 4 m) de quatre microsites chacun (12 microsites au total) : un quadrat à l'intérieur de la population marginale et deux quadrats à une distance de 150 m du centre de la population marginale. Chaque site dans la matrice comprenait un quadrat de quatre microsites (Figure 2.2). À chaque microsité, les charbons ont été prélevés au contact des horizons organique et minéral et dans le sol minéral (Payette et al., 2012).

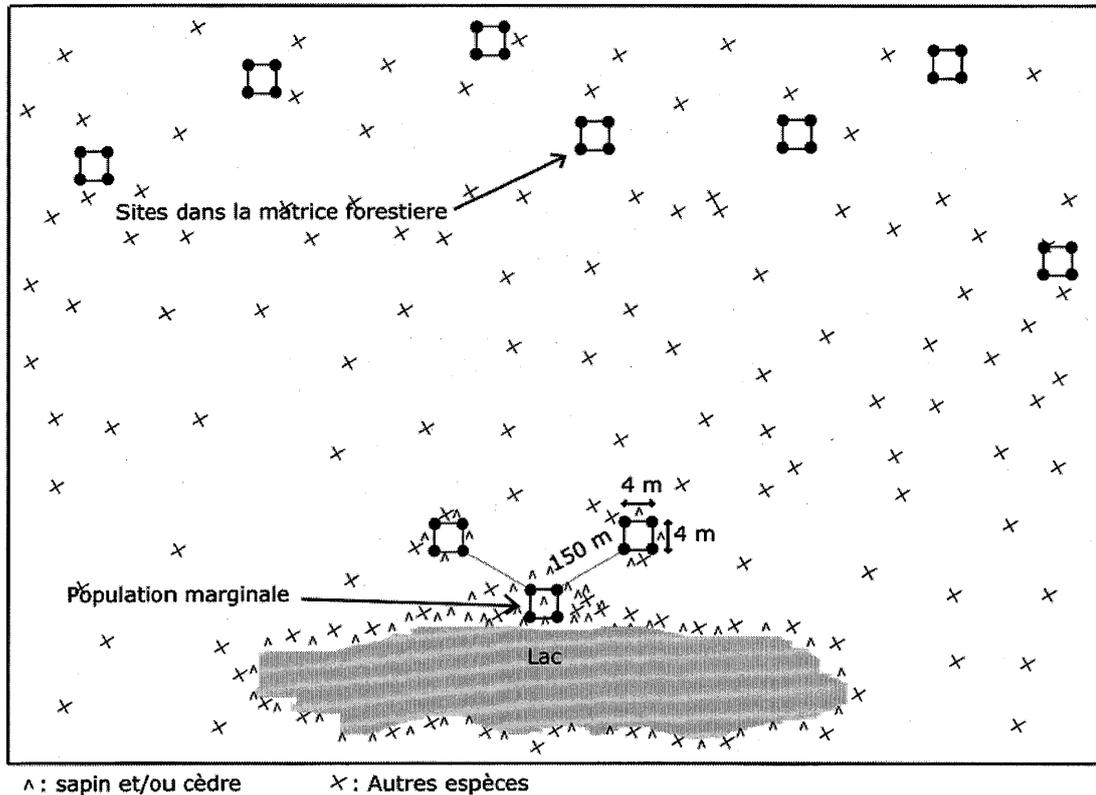


Figure 2.2 Répartition des microsites dans les sites marginaux et dans la matrice forestière. Les points noirs à chaque coin d'un quadrat de 4 m × 4 m représentent les microsites où les charbons ont été échantillonnés.

2.2.3 Extraction et identification des charbons

Les échantillons ont été mis à sécher à l'air libre pour les consolider pour les prochaines étapes, car les charbons sont moins fragiles à l'état sec (Thinon, 1992). Ils ont ensuite été immergés dans une solution à 2,5% d'hexamétophosphate de sodium – $(\text{NaPO}_3)_6$ – pendant 12 heures pour disperser les agrégats. Les échantillons ont ensuite été tamisés (maille 2 mm) sous un jet d'eau. Les charbons > 2 mm ont été retenus pour analyse puisqu'ils représentent l'information locale (Asselin & Payette, 2005). L'extraction des charbons a été effectuée par flottaison et tri manuel sous une loupe binoculaire (Thinon, 1992).

Après l'extraction, les charbons ont été identifiés à l'espèce ou au genre selon les caractéristiques anatomiques du bois en se servant de documents de référence (par exemple Schweingruber (1990)) et de clés botaniques (par exemple: Panshin et de Zeeuw (1980)). L'analyse s'est focalisée sur six groupes d'identification : 1) *Abies balsamea*; 2) *Thuja occidentalis*; 3) *Abies/Thuja* (les critères qui permettent de différencier le cèdre du sapin – par exemple, la paroi terminale du parenchyme – ne sont pas toujours visibles (Jacquiot, 1955; Panshin & de Zeeuw, 1980)); 4) *Pinus banksiana*; 5) autres gymnospermes et 6) angiospermes. Chaque charbon identifié a ensuite été pesé. Les résultats sont présentés en masse relative (proportion) de chaque groupe d'identification dans les assemblages de charbons (Ali et al., 2005).

2.2.4 Datations au radiocarbone

Vingt fragments de charbon de sapin et d'*Abies/Thuja* (3 à l'intérieur de chaque site marginal et 14 dans les sites de la matrice forestière) ont été datés selon la technique de spectrométrie de masse par accélérateur (SMA). Cette technique permet la datation de charbons aussi légers que 1 mg (Fesenmyer & Christensen, 2010). Les datations radiocarbone ont été réalisées aux laboratoires du centre d'études nordiques (Université Laval, Québec, Canada) et du Keck Carbon Cycle AMS Facility (Université de Californie, Irvine, CA, USA). Les dates radiocarbone obtenues ont été étalonnées à l'aide de la base de données Intcal 13 (Reimer et al., 2013) du programme en ligne Calib (version 7.1) (Stuiver et al., 2017).

2.3 Résultats

Des charbons ont été trouvés dans tous les sites étudiés. Au total, 3435 fragments de charbon ont été identifiés. L'analyse révèle que le sapin et le cèdre étaient présents dans les assemblages de charbons des sites marginaux (à l'intérieur et à 150 m de la population marginale) et aussi dans les assemblages de charbons des sites de la matrice forestière (Figures 2.3 et 2.4).

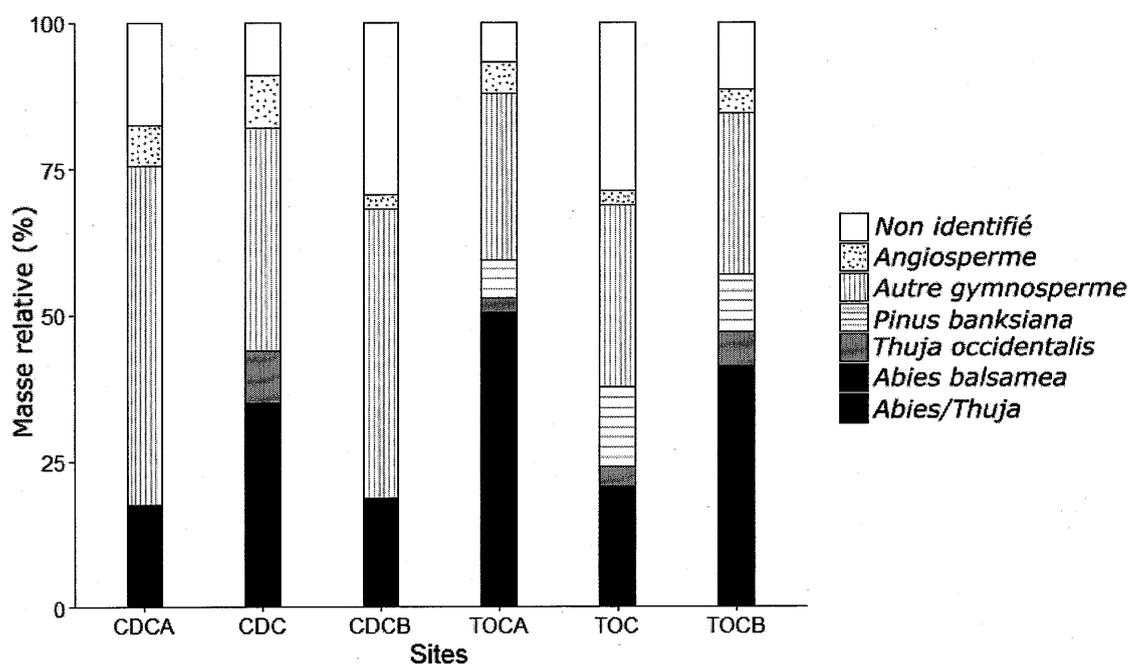


Figure 2.3 Masse relative (%) de chaque catégorie d'identification dans les assemblages de charbons à l'intérieur des sites marginaux CDC et TOC et à 150 m de chaque côté du centre de chaque site marginal (A, B).

Dans les sites marginaux (Figure 2.3), le sapin et le cèdre (pourcentages combinés de *Abies balsamea*, *Thuja occidentalis* et *Abies/Thuja*) représentent 17 à 53 % des assemblages de charbons de bois. Le pin gris, présent encore aujourd'hui aux alentours du site TOC, représente 6 à 13 % des assemblages de charbons de bois de ce site marginal. Les autres charbons de bois des sites marginaux sont surtout représentés par les autres gymnospermes (27–58 %), quelques angiospermes (2-9 %), et 6-29 % de taxa non identifiables.

Dans la matrice forestière (Figure 2.4), le sapin est présent dans les assemblages de charbons de près de la moitié des sites. Le cèdre n'y a pas été identifié. Toutefois, comme le cèdre est souvent présent dans les vieilles sapinières, et vu la proportion

importante de la catégorie *Abies/Thuja* à certains sites, le cèdre pourrait néanmoins en faire partie (Figure 2.4).

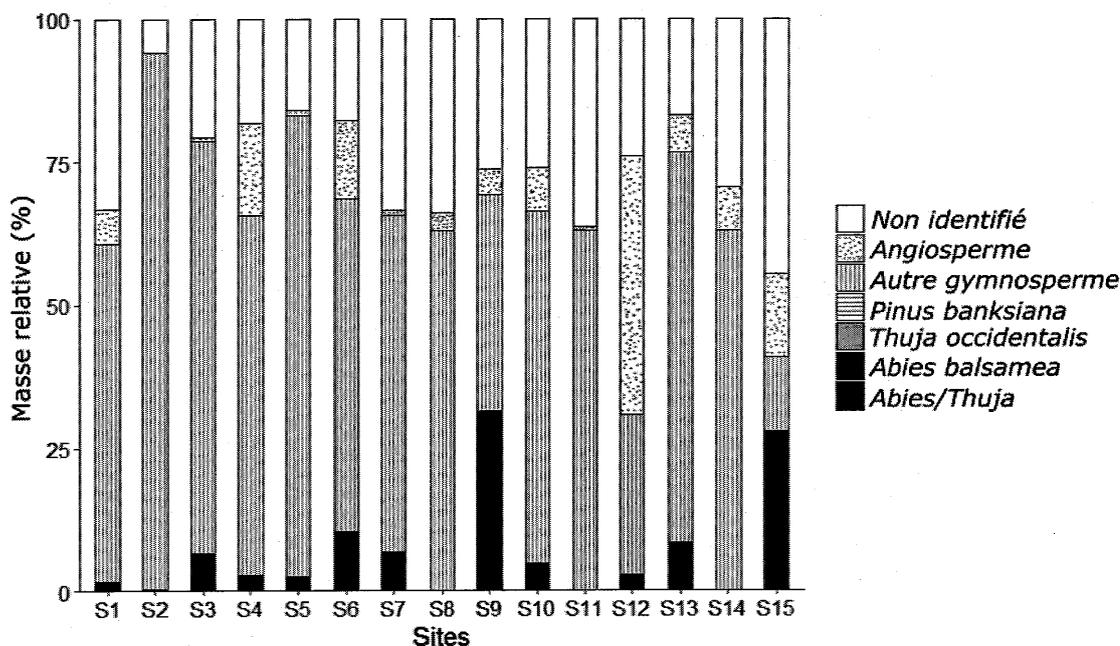


Figure. 2.4 Masse relative (%) de chaque catégorie d'identification dans les assemblages de charbons des sites dans la matrice forestière.

En combinant la masse relative de *Abies balsamea* et de *Abies/Thuja*, on peut dire que le sapin et/ou le cèdre ont déjà été présents dans 12 des 15 sites de la matrice et représentent jusqu'à 31 % des assemblages de charbons (site S9). Les autres catégories identifiées appartiennent surtout aux autres gymnospermes (13-94 %), avec très peu d'angiospermes (0-45 %) et 6-44 % de charbons non identifiés. Le pin gris, absent aujourd'hui dans tous les sites de la matrice forestière, n'a pas été identifié non plus dans les assemblages de charbons (Figure 2.4).

Les dates radiocarbone obtenues des charbons de *Abies/Thuja* se situent entre 3755 cal. BP (fin de la période hypsithermale) et l'ère moderne (1950 AD) (Tableau 2.2). Les

dates les plus jeunes (180 cal. BP à moderne) proviennent toutes des populations marginales. Dans la matrice forestière, 11 des 14 dates se situent autour de l'an 1000 (de 679 cal. BP à 1283 cal. BP).

Tableau 2.2 Dates radiocarbone de 20 charbons de sapin et *Abies/Thuja* issus des sites marginaux et des sites dans la matrice forestière.

Site	Interface/ Minéral	Espèce	Age BP	Cal. BP (2 σ)	Référence (UCIAMS)
<i>Populations marginales</i>					
TOC2M-6	Minéral	<i>Abies</i>	Moderne		190366
TOC10M-5	Minéral	<i>Thuja</i>	50 ± 30		190378
TOC4I-25	Interface	<i>Thuja</i>	90 ± 30	108 (22-265)	190365
CDC10M-5	Minéral	<i>Abies</i>	90 ± 30	108 (22-265)	190382
CDC8I-15	Interface	<i>Thuja</i>	95 ± 30	110 (20-267)	190361
CDC08I-26	Interface	<i>Abies</i>	185 ± 30	180 (0 – 300)	190360
<i>Matrice forestière</i>					
SA334I-7	Interface	<i>Abies</i>	735 ± 30	679 (656-726)	190371
SA463M-4	Minéral	<i>Abies/Thuja</i>	755 ± 30	688 (666-728)	190373
SA64I-12	Interface	<i>Abies/Thuja</i>	830 ± 30	737 (688-789)	190367
SA464I-8	Interface	<i>Abies</i>	835 ± 30	742 (688-792)	190380
SA64I-8	Interface	<i>Abies</i>	890 ± 30	810 (733-909)	190377
SA553I-24	Interface	<i>Abies/Thuja</i>	930 ± 30	853 (786-924)	190374
SA312M-5	Minéral	<i>Abies</i>	1030 ± 40	947 (801-1054)	190370
SA312I-5	Interface	<i>Abies</i>	1055 ± 30	960 (926-1051)	190376
SA272I-29	Interface	<i>Abies</i>	1125 ± 30	1024 (959-1172)	190368
SA272M-14	Minéral	<i>Abies</i>	1150 ± 30	1061 (979-1174)	190369
SA551I-8	Interface	<i>Abies/Thuja</i>	1345 ± 30	1283 (1185-1309)	190375
SA422I-23	Interface	<i>Abies</i>	1805 ± 30	1741 (1626-1821)	190372
SA422I-27	Interface	<i>Abies</i>	1835 ± 30	1772 (1704-1864)	190379
SA332M-30	Minéral	<i>Abies</i>	3475 ± 30	3755 (3645-3834)	190381

Les 12 sites de la matrice forestière comprenant du sapin et/ou du cèdre présentent une gamme variable de caractéristiques. Ils comprennent à la fois des milieux ouverts et fermés, des drainage allant de très mauvais à modéré et des dépôts de surface diversifiés

(voir tableau 2.1). Les sites de la matrice forestière où le sapin et le cèdre n'ont pas été répertoriés présentent également des caractéristiques différentes.

2.4 Discussion

Notre étude révèle que les populations marginales actuelles de sapin et de cèdre dans le nord-ouest du Québec étaient plus répandues qu'aujourd'hui pour une partie de l'Holocène, et ce, jusqu'à l'Optimum climatique médiéval (ca. 1000 cal. BP (Hunt, 2006)). En plus de leur présence dans les assemblages de charbons des populations marginales actuelles, le sapin et/ou le cèdre étaient aussi présents dans les sites de la matrice forestière où ils sont actuellement absents. La majorité des charbons datés dans la matrice forestière est concentrée dans une période d'environ 500 ans centrée sur l'an 1000 cal. BP (Figure 2.5).

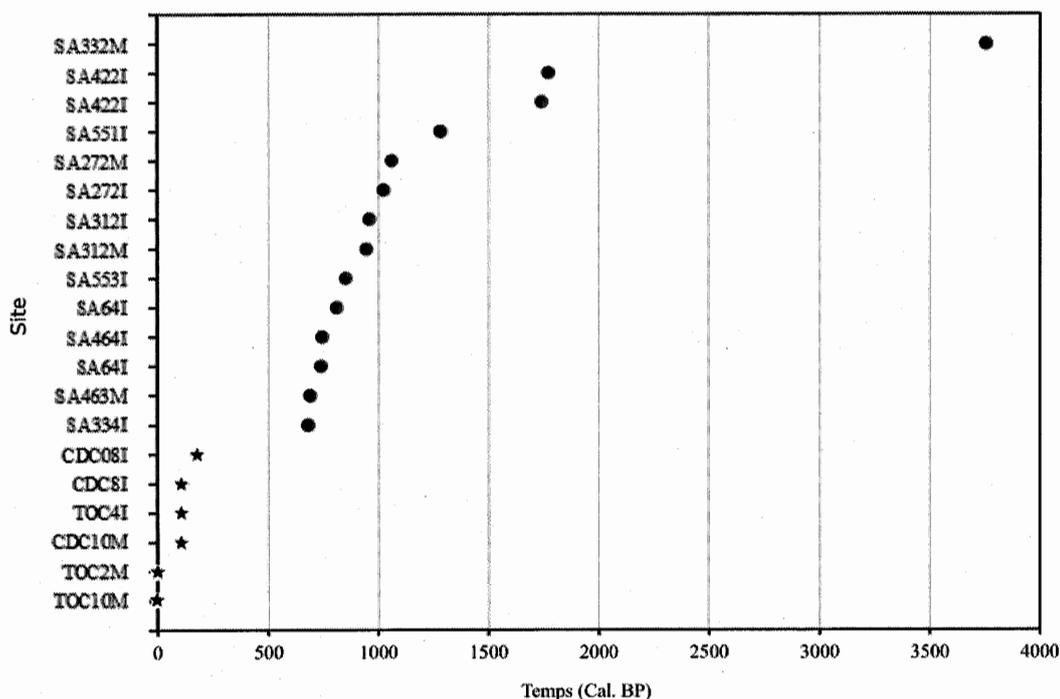


Figure. 2.5 Dates de présence de sapin et/ou de cèdre dans les sites marginaux (représentées par les étoiles) et les sites dans la matrice (points).

La contraction d'aire d'abondance du sapin et/ou du cèdre, commencée au début du Néoglaciare (Ali et al. 2008), semble donc s'être intensifiée pendant l'Optimum climatique médiéval.

Selon des études paléoécologiques, le sapin et le cèdre sont arrivés dans la région d'étude rapidement après le retrait du lac proglaciaire Ojibway, dans un paysage alors dominé par l'épinette noire (Richard, 1980; Carcaillet et al., 2001; Ali et al., 2008). Les deux espèces ont proliféré pendant la période hypsithermale (7000-3500 cal. BP), avant de diminuer graduellement durant le Néoglaciare quand le climat est devenu généralement plus froid et plus humide (Liu, 1990; Richard, 1993; Viau et al., 2006; Ali et al., 2008). Nos résultats corroborent les conclusions de ces études. Bien que nos données ne couvrent pas le début de l'Holocène, la plus vieille date obtenue (~3755 ans cal. BP) correspond à la transition Hypsithermal-Néoglaciare : période qui marque probablement le début de la contraction d'aire de répartition du sapin et du cèdre dans la région d'étude (Ali et al., 2008). Le Néoglaciare a été généralement caractérisé en Amérique du Nord par des étés frais et humides (Carcaillet & Richard, 2000; Ali et al., 2012). Des études réalisées dans plusieurs lacs à 0,2-60 km de l'aire d'étude ont suggéré que le climat plus frais et plus humide qui caractérisait la forêt boréale nord-américaine après 3000 ans cal. BP aurait conduit à des feux peu fréquents (Ali et al., 2012; Oris et al., 2014) mais de plus grandes tailles (Ali et al., 2012; Remy et al., 2017) et probablement plus sévères. Dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord, la taille et la sévérité des feux jouent un rôle déterminant dans les trajectoires à long terme de la végétation (Bergeron et al., 2004; Remy et al., 2017). Des changements dans la taille et la sévérité des feux pourraient expliquer la contraction d'aire de répartition du sapin et du cèdre durant le Néoglaciare. Le sapin et le cèdre n'ont pas de banque de semences aériennes (Rowe & Scotter, 1973; Greene et al., 1999) et ils ont une faible capacité de dispersion (Frank, 1990; Johnston, 1990; Cornett et al., 1997). Leur recolonisation après feu se fait à partir d'un peuplement ou d'individus matures se trouvant proche du site incendié (Zasada et al., 1992; Asselin et al., 2001). Les grands

feux sévères du Néoglaciale auraient limité le recrutement après feu de sapin et de cèdre et, par conséquent, la formation et le maintien de populations marginales.

La contraction d'aire de répartition du sapin et du cèdre semble s'être intensifiée autour de 1000 ans cal. BP, soit pendant l'Optimum climatique médiéval (Hunt, 2006). Il est généralement admis que cette période fut caractérisée dans le Nord du Canada par un climat chaud et (Viau & Gajewski, 2009), une légère augmentation de la fréquence et surtout de la taille des feux (Ali et al., 2009; Oris et al., 2014; El-Guellab et al., 2015; Remy et al., 2017). Le sapin et le cèdre sont des espèces de fin de succession qui occupent la canopée longtemps après le dernier feu. Ils sont donc désavantagés par les feux récurrents (Bergeron & Dubuc, 1988; Bouchard et al., 2008; Denneler et al., 2008). L'augmentation de la taille des feux à l'Optimum climatique médiéval aurait donc accéléré la disparition des populations de sapin et de cèdre qui auraient survécu aux grands feux sévères depuis le début du Néoglaciale, dans les sites de la matrice forestière.

Les sites de la matrice forestière présentent des différences en termes de topographie, de dépôt de surface, de drainage et de composition spécifique. Le rôle de ces facteurs locaux sur le régime des feux est bien documenté (Heyerdahl et al., 2001; Bergeron et al., 2004; Parisien & Moritz, 2009; Mansuy et al., 2010; Parks et al., 2012; Mansuy et al., 2014). Dans notre étude, le sapin et/ou le cèdre ont été trouvés sur différents sites, indépendamment de leurs caractéristiques. Les caractéristiques des sites ne peuvent par conséquent pas permettre de prédire la présence ou l'absence de sapin et/ou de cèdre. La disparition des deux espèces dans ces sites suggère que les sites de la matrice forestière, indépendamment de leurs caractéristiques, n'ont pu toujours agir comme des pare-feu. Il est possible que les facteurs climatiques aient supplanté l'effet des facteurs locaux sur le régime des feux (Senici et al., 2015). Même si les feux du Néoglaciale ont conduit à la disparition du sapin et du cèdre dans tous les sites de la matrice forestière, les différences de proportion de sapin et de cèdre dans les assemblages de charbons entre les sites suggèrent néanmoins que les réponses n'étaient probablement

pas similaires entre les sites. Par exemple, les sites S9 et S15 présentent la plus grande proportion de sapin et/ou de cèdre (31 et 28 % respectivement). Ces différences semblent être liées à leurs caractéristiques intrinsèques. S9 est une vieille pessière avec un tapis épais de sphaignes. S15 se trouve dans une dépression entourée. Ces caractéristiques ont été décrites comme des facteurs qui peuvent limiter la propagation et la sévérité des feux (Cyr et al., 2007; Mansuy et al., 2014; Ouarmim et al., 2015). Cela laisse à penser que ces sites avaient probablement maintenu une portion importante de sapin et/ou de cèdre durant le Néoglaciale grâce à leur humidité relative élevée ayant servi de pare-feu. Mais ces barrières étant inefficaces face aux feux sévères (Ouarmim et al., 2015), les feux du Néoglaciale ont pu les surpasser. Les tourbières n'agissent pas toujours comme des pare-feu efficaces (Cyr et al., 2005; Madoui et al., 2010) et la topographie plane du territoire d'étude pourrait avoir favorisé la propagation des grands feux du Néoglaciale (Heyerdahl et al., 2001; Bergeron et al., 2004).

Outre le feu, la capacité de reproduction du sapin et du cèdre, le climat, la compétition avec l'épinette noire et la disponibilité des sites ont été suggérés comme des facteurs potentiels pouvant expliquer la diminution du sapin et du cèdre dans la forêt résineuse du Québec (Gauthier et al., 2000; Messaoud et al., 2007a; Messaoud et al., 2007b; Paul, 2011; Messaoud et al., 2014; Paul et al., 2014). Même si tous ces facteurs semblent interagir et contribuer à la répartition des deux espèces, le feu semble être par-dessus tout le facteur le plus important qui empêche le sapin et le cèdre de s'étendre au nord de leur aire de répartition continue (Ali et al., 2008; Paul et al., 2014). La présence historique de sapin et/ou de cèdre dans les sites de la matrice forestière jusqu'à environ 680 ans cal. BP suggère que ces espèces ont la capacité de se développer dans les sites de la région d'étude. Cela corrobore les résultats d'autres études qui ont montré que beaucoup de sites de la forêt résineuse, quoique non occupés par le sapin et le cèdre aujourd'hui, sont favorables aux deux espèces (Messaoud et al., 2007b; Paul, 2011). Comme les deux espèces ont besoin d'individus matures proches pour coloniser ses

sites (Greene et al., 1999; Asselin et al., 2001), le feu empêcherait l'extension d'aire de répartition des populations nordiques de sapin et de cèdre en limitant les sources de graines. Ainsi, même si des sites favorables sont disponibles, le sapin et le cèdre ne peuvent les coloniser et l'épinette noire prend alors l'avantage (Messaoud et al., 2007b; Messaoud et al., 2014). Aujourd'hui, le sapin et le cèdre se trouvent dans la région d'étude dans les endroits caractérisés par une faible influence de feu (Sirois, 1997; Denneler et al., 2008; Ouarmim et al., 2015). Notre étude montre que ces populations étaient autrefois plus répandues. La présence actuelle du sapin et du cèdre dans les endroits peu propices au feu semble confirmer le rôle historique du feu dans la limitation de l'aire de répartition de nombreuses espèces boréales : cèdre (Heinselman, 1973), sapin (Ali et al., 2008), pin rouge (*Pinus resinosa*) (Flannigan & Bergeron, 1998), pin gris (Asselin et al., 2003) et genévrier (*Juniperus communis* L.) (Diotte & Bergeron, 1989).

Nos résultats montrent que les sites marginaux ont brûlé durant les deux derniers siècles, mais qu'ils ont été recolonisés par le sapin et le cèdre. Cela tendrait à confirmer le rôle d'avant-postes que pourraient jouer les sites marginaux en réponse aux changements climatiques dans le Nord du Québec. En général, les endroits à forte humidité ou mal drainés comme les milieux humides, les rives des lacs et des rivières, limitent la propagation du feu ou en diminuent la sévérité (Heinselman, 1973; Cyr et al., 2005; Senici et al., 2015; Araya et al., 2016; Nielsen et al., 2016). La sévérité réduite des feux dans les sites marginaux en milieux humides fait que certains individus matures survivent et servent de source de graines pour le recrutement après feu (Zasada et al., 1992; Asselin et al., 2001), d'où la persistance des deux espèces dans les sites marginaux. Or, pour que le sapin et le cèdre puissent s'étendre au-delà de la zone d'influence des lacs et rivières, les conditions climatiques devront être plus humides, ce qui ne semble pas faire partie des prédictions pour les décennies à venir (Flannigan et al., 2009; Hély et al., 2010). Il se pourrait donc que les deux espèces restent confinées encore longtemps aux populations marginales en milieux humides.

Le pin gris est une espèce adaptée aux feux récurrents qui se développent généralement sur les dépôts bien drainés (Rudolph & Laidly, 1990). Sa présence actuelle dans le site marginal TOC peut s'expliquer par le dépôt de surface relativement sec (sables et esker). La cohabitation du pin gris avec le sapin et le cèdre suggère que le site est affecté par des feux non létaux. Ce type de feu est suffisant pour assurer la régénération du pin gris (Gauthier et al., 1993), et en même temps laisser des semenciers de sapin et de cèdre pour assurer le recrutement des deux espèces (Asselin et al., 2001). L'absence du pin gris des assemblages de charbons des sites de la matrice ne peut pas être attribuée à une absence de l'espèce dans ces sites durant l'Holocène. Toutefois, comme le pin gris produit beaucoup de charbon de bois (Bégin & Marguerie, 2002), son absence totale dans les sites de la matrice suggère que l'espèce, si elle était présente, devait être peu abondante dans les sites argileux de la matrice forestière durant l'Holocène.

Notre étude montre que le sapin et/ou le cèdre ont été présents dans des sites où ils sont actuellement absents. Cela confirme à l'échelle locale, que ces espèces étaient plus répandues dans le territoire d'étude. Le feu semble être le principal facteur responsable de la contraction d'aire du sapin et du cèdre dans le nord du Québec. Il a été impossible d'approfondir l'historique des feux des sites marginaux, parce que les feux récents ont potentiellement rebrûlé les charbons de bois des feux précédents, effaçant ainsi l'historique à long terme (Gavin et al., 2003; Théry-Parisot et al., 2010).

2.5 Conclusion

La présence de sapin et de cèdre dans les assemblages holocènes de charbons de bois des sites où ils sont actuellement absents confirme que les deux espèces étaient autrefois plus répandues dans le nord de leur aire de répartition. Notre étude confirme, à l'échelle locale, les résultats d'études paléoécologiques régionales ayant suggéré que les populations marginales de sapin et de cèdre du nord du Québec soient des reliquats de populations autrefois plus répandues (Ali et al., 2008; Paul et al., 2014). Le feu

semble être le principal facteur responsable de la contraction d'aire de répartition des deux espèces en éliminant les sources de graines. Le sapin et le cèdre sont donc contraints aux endroits les protégeant des feux sévères et récurrents, comme les rives des lacs et des rivières. Toutefois, pour que ces sites puissent agir comme avant-postes favorisant l'expansion nordique du sapin et du cèdre en réponse aux changements climatiques, les conditions devront favoriser l'établissement d'un régime de feux peu sévères et peu fréquents, ce qui ne semble pas faire partie des prédictions.

Dans cette étude, nous avons utilisé un nombre limité de dates, vu le coût élevé des datations radiocarbone. Nous sommes conscients qu'un nombre plus élevé de charbons datés aurait pu permettre une chronologie plus longue des processus écologiques qui ont contrôlé la dynamique du sapin baumier et du cèdre blanc dans notre région d'étude. Toutefois, comme le but de cette étude n'était pas de reconstituer l'historique des feux, les dates obtenues ont été suffisantes pour répondre à notre principale question. D'autres études pourront approfondir l'historique des feux des populations marginales de sapin et de cèdre dans le nord du Québec.

RÉFÉRENCES

- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, *17*(24), 5177-5188.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, *1*(1), 95-111.
- Ali, A., Carcaillet, C., Talon, B., Roiron, P., & Terral, J.-F. (2005). *Pinus cembra* L. (arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present tree line: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *Journal of Biogeography*, *32*(9), 1659-1669.
- Ali, A., Asselin, H., Larouche, A. C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., & Richard, P. J. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, *18*(5), 693-703.
- Ali, A., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. (2009). Long term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, *15*(5), 1230-1241.
- Ali, A., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., El Guellab, A., Valsecchi, V., Terrier, A., Bremond, L., & Genries, A. (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.

- Alleaume-Benharira, M., Pen, I., & Ronce, O. (2006). Geographical patterns of adaptation within a species' range: interactions between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(1), 203-215.
- Araya, Y. H., Remmel, T. K., & Perera, A. H. (2016). What governs the presence of residual vegetation in boreal wildfires? *Journal of Geographical Systems*, 18(2), 159-181.
- Asselin, H., Fortin, M.-J., & Bergeron, Y. (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 140(1), 29-37.
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M. J., & Vallée, S. (2003). The northern limit of *Pinus banksiana* Lamb. in Canada: explaining the difference between the eastern and western distributions. *Journal of Biogeography*, 30(11), 1709-1718.
- Asselin, H., & Payette, S. (2005). Late Holocene deforestation of a tree line site: estimation of pre-fire vegetation composition and black spruce cover using soil charcoal. *Ecography*, 28(6), 801-805.
- Bacaro, G., Rocchini, D., Bonini, I., Marignani, M., Maccherini, S., & Chiarucci, A. (2008). The role of regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. *Plant Biosystems*, 142(3), 630-642.
- Barrett, C. M., Kelly, R., Higuera, P. E., & Hu, F. S. (2013). Climatic and land cover influences on the spatiotemporal dynamics of Holocene boreal fire regimes. *Ecology*, 94(2), 389-402.
- Beaudoin, A., Bernier, P., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X., Stinson, G., Bergeron, T., Magnussen, S., & Hall, R. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 521-532.

- Bégin, Y., & Marguerie, D. (2002). Characterization of tree macroremains production in a recently burned conifer forest in northern Quebec, Canada. *Plant Ecology*, 159(2), 143-152.
- Bergeron, Y., & Dubuc, M. (1988). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79(1), 51-63.
- Bergeron, Y., Richard, P. J., Carcaillet, C., Gauthier, S., Flannigan, M., & Prairie, Y. T. (1998). Variability in fire frequency and forest composition in Canada's southeastern boreal forest: a challenge for sustainable forest management. *Conservation Ecology*, [online] 2(2): . Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art6/>.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., & Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932.
- Bergeron, Y., & Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2005). *Guide de reconnaissance des types écologiques : région écologique 6a, Plaine du Lac Matagami : Région écologique 6b, Plaine de la Baie de Rupert*. [Québec] : Ministère des ressources naturelles et de la faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers : Direction des communications.
- Bose, A. K., & Harvey, B. D. (2013). Constraints to partial cutting in the boreal forest of Canada in the context of natural disturbance-based management: a review. *Forestry*, 87(1), 11-28.
- Bouchard, M., Pothier, D., & Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1621-1633.

- Carcaillet, C., & Richard, P. J. H. (2000). Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics*, 16(7), 549-559.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. h., Fréchette, B., Gauthier, S., & 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.
- Case, T. J., & Taper, M. L. (2000). Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *The American Naturalist*, 155(5), 583-605.
- Chhatre, V., & Rajora, O. (2014). Genetic divergence and signatures of natural selection in marginal populations of a keystone, long-lived conifer, Eastern White Pine (*Pinus strobus*) from Northern Ontario. *PLoS One*, 9(5), e97291-e97291.
- Clark, J. S. (1998). Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist*, 152(2), 204-224.
- Clarke, P. J. (2002). Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition? *Journal of Biogeography*, 29(5-6), 677-684.
- Corlett, R. T., & Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 482-488.
- Cornett, M. W., Reich, P. B., & Puettmann, K. J. (1997). Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Ecoscience*, 4(3), 353-364.
- Couillard, P.-L., Payette, S., & Grondin, P. (2013). Long-term impact of fire on high-altitude balsam fir (*Abies balsamea*) forests in south-central Quebec deduced from soil charcoal. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(2), 188-199.

- Cyr, D., Bergeron, Y., Gauthier, S., & Larouche, A. C. (2005). Are the old-growth forests of the Clay Belt part of a fire-regulated mosaic? *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 65-73.
- Cyr, D., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2007). Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape ecology*, 22(9), 1325-1339.
- Davis, M. B. (2000). Palynology after Y2K—understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28(1), 1-18.
- Davis, M. B., & Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673-679.
- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron, Y., & Begin, Y. (2008). Decreased fire frequency and increased water levels affect riparian forest dynamics in southwestern boreal Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(5), 1083-1094.
- Diotte, M., & Bergeron, Y. (1989). Fire and the Distribution of *Juniperus communis* L. in the Boreal Forest of Quebec, Canada. *Journal of Biogeography*, 16(1), 91-96.
- Dyer, J. M. (1995). Assessment of climatic warming using a model of forest species migration. *Ecological Modelling*, 79(1-3), 199-219.
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170-1188.
- El-Guellab, A., Asselin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2015). Holocene variations of wildfire occurrence as a guide for sustainable management of the northeastern Canadian boreal forest. *Forest Ecosystems*, 2(15), 1-7.

- Environnement Canada. (2017). Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1971 à 2000. Repéré le 03/08/2017, à http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/index_e.html#1981
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., & Bergeron, Y. (2005). Paludification in black spruce (*Piceamariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, 213(1), 151-159.
- Fesenmyer, K. A., & Christensen, N. L. (2010). Reconstructing Holocene fire history in a southern Appalachian forest using soil charcoal. *Ecology*, 91(3), 662-670.
- Figueiral, I., & Mosbrugger, V. (2000). A review of charcoal analysis as a tool for assessing Quaternary and Tertiary environments: achievements and limits. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 164(1), 397-407.
- Flannigan, M. D., & Bergeron, Y. (1998). Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 477-482.
- Flannigan, M. D., Krawchuk, M. A., de Groot, W. J., Wotton, B. M., & Gowman, L. M. (2009). Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, 18(5), 483-507.
- Frank, R. M. (1990). *Abies balsamea* (L.) Mill. *Burns RM et BH Honkala. Silvics of North America. I. Conifers. Agriculture Handbook*(654).
- Fregeau, M., Payette, S., & Grondin, P. (2015). Fire history of the central boreal forest in eastern North America reveals stability since the mid-Holocene. *The Holocene*, 25(12), 1912-1922.
- Gamache, I., Jaramillo-Correa, J. P., Payette, S., & Bousquet, J. (2003). Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Molecular Ecology*, 12(4), 891-901.

- Gauthier, S., Gagnon, J., & Bergeron, Y. (1993). Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 783.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., & Bergeron, Y. (2000). Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 781-790.
- Gavin, D. G., Brubaker, L. B., & Lertzman, K. P. (2003). Holocene fire history of a coastal temperate rain forest based on soil charcoal radiocarbon dates. *Ecology*, 84(1), 186-201.
- Gavin, D. G., Hu, F. S., Lertzman, K., & Corbett, P. (2006). Weak climatic control of stand-scale fire history during the late Holocene. *Ecology*, 87(7), 1722-1732.
- Greene, D., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., & Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824-839.
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters*, 8(5), 461-467.
- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 369-385.
- Heinselman, M. L. (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary research*, 3(3), 329-382.
- Hély, C., Girardin, M. P., Ali, A. A., Carcaillet, C., Brewer, S., & Bergeron, Y. (2010). Eastern boreal North American wildfire risk of the past 7000 years: A model-data comparison. *Geophysical Research Letters*, 37(14), L14709.

- Heyerdahl, E. K., Brubaker, L. B., & Agee, J. K. (2001). Spatial controls of historical fire regimes: a multiscale example from the interior west, USA. *Ecology*, 82(3), 660-678.
- Hoffmann, A. A., & Blows, M. W. (1994). Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(6), 223-227.
- Hunt, B. G. (2006). The medieval warm period, the little ice age and simulated climatic variability. *Climate Dynamics*, 27(7-8), 677-694.
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014—Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects*: Cambridge University Press.
- Jacquot, C. (1955). *Atlas d'anatomie des bois des Conifères*. 2 vols: Paris: Centre Tech. Bois, pp 64.
- Jelinski, D. E., & Cheliak, W. (1992). Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogeneous landscape. *American journal of botany*, 79(7), 728-736.
- Johnston, W. F. (1990). *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar Dans: R.M. Burns & B.H. Honkala (Dir.) *Silvics of North America, vol. 1, Conifers*. USDA Forest Service, Washington DC.
- Kafka, V., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2001). Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 10(2), 119-127.
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 321-342.
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., & Taylor, K. (2005). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews*, 13(2), 21-50.

- Lesica, P., & Allendorf, F. W. (1995). When Are Peripheral Populations Valuable for Conservation? *Conservation Biology*, 9(4), 753-760.
- Lindbladh, M., Fraver, S., Edvardsson, J., & Felton, A. (2013). Past forest composition, structures and processes - How paleoecology can contribute to forest conservation. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 168, 116-127.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 131(3), 433-445.
- Liu, K.-B. (1990). Holocene paleoecology of the boreal forest and Great Lakes-St. Lawrence forest in northern Ontario. *Ecological Monographs*, 60(2), 179-212.
- Loarie, S., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B., & Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052-1055.
- Lucas, A. (2017). *Dynamique holocène de Thuja Occidentalis L. dans la partie nord de son aire de répartition*. Mémoire. Rouyn-Noranda, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Biologie, 69 p.
- Madoui, A., Leduc, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2010). Spatial pattern analyses of post-fire residual stands in the black spruce boreal forest of western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1110-1126.
- Malcolm, J. R., Markham, A., Neilson, R. P., & Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 29(7), 835-849.
- Mansuy, N., Gauthier, S., Robitaille, A., & Bergeron, Y. (2010). The effects of surficial deposit-drainage combinations on spatial variations of fire cycles in the boreal forest of eastern Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1083-1098.

- Mansuy, N., Boulanger, Y., Terrier, A., Gauthier, S., Robitaille, A., & Bergeron, Y. (2014). Spatial attributes of fire regime in eastern Canada: influences of regional landscape physiography and climate. *Landscape ecology*, 29(7), 1157-1170.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Asselin, H. (2007a). Reproductive potential of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), and black spruce (*P. mariana*) at the ecotone between mixedwood and coniferous forests in the boreal zone of western Quebec. *American journal of botany*, 94(5), 746-754.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Leduc, A. (2007b). 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.
- Messaoud, Y., Asselin, H., Bergeron, Y., & Grondin, P. (2014). Competitive advantage of black spruce over balsam fir in coniferous boreal forests of Eastern North America revealed by site index. *Forest Science*, 60(1), 57-62.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuparinen, A., Schurr, F. M., & Katul, G. G. (2011). Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *14*(3), 211-219.
- Nelle, O., Robin, V., & Talon, B. (2013). Pedoanthracology: Analysing soil charcoal to study Holocene palaeoenvironments. *Quaternary International*, 289, 1-4.
- Nielsen, S., DeLancey, E., Reinhardt, K., & Parisien, M.-A. (2016). Effects of Lakes on Wildfire Activity in the Boreal Forests of Saskatchewan, Canada. *Forests*, 7(11), 265.
- Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hely, C., Blarquez, O., Ferland, M. E., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014). Long-term fire history in northern Quebec: implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of applied ecology*, 51(3), 675-683.

- Ouarmim, S., Asselin, H., Hely, C., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014). Long-term dynamics of fire refuges in boreal mixedwood forests. *Journal of Quaternary Science*, 29(2), 123-129.
- Ouarmim, S., Ali, A. A., Asselin, H., Hely, C., & Bergeron, Y. (2015). Evaluating the persistence of post-fire residual patches in the eastern Canadian boreal mixedwood forest. *Boreas*, 44(1), 230-239.
- Pandey, M., & Rajora, O. P. (2012). Genetic diversity and differentiation of core vs. peripheral populations of eastern white cedar, *Thuja occidentalis* (Cupressaceae). *American journal of botany*, 99(4), 690-699.
- Panshin, A. J., & de Zeeuw, C. (1980). *Textbook of wood technology: structure, identification, properties and use of the commercial woods of the United States and Canada*: McGraw-Hill Book Co, New York, USA.
- Pardi, M. I., & Smith, F. A. (2012). Paleoecology in an era of climate change: how the past can provide insights into the future. Dans J. Louys (Éd.), *Paleontology in Ecology and Conservation* (pp. 93– 115): Springer-Verlag.
- Parisien, M. A., & Moritz, M. A. (2009). Environmental controls on the distribution of wildfire at multiple spatial scales. *Ecological Monographs*, 79(1), 127-154.
- Parks, S. A., Parisien, M.-A., & Miller, C. (2012). Spatial bottom-up controls on fire likelihood vary across western North America. *Ecosphere*, 3(1), 12.
- Paul, V. (2011). *Les facteurs écologiques limitant la répartition nordique du thuja de l'est (Thuja occidentalis L.)*. (Mémoire de maîtrise), Université du Québec en Abitibi-Témiscamaingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada.
- Paul, V., Bergeron, Y., & Tremblay, F. (2014). Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis L.*)? *Plant Ecology*, 215(2), 181-194.

- Payette, S., Delwaide, A., Schaffhauser, A., & Magnan, G. (2012). Calculating long-term fire frequency at the stand scale from charcoal data. *Ecosphere*, 3(7), 1-16.
- Payette, S., Delwaide, A., Couillard, P.-L., & Pilon, V. (2017). Disjunct jack pine (*Pinus banksiana*) populations of the boreal forest in eastern Canada: expanding, declining, or stable? *Botany*, 95(7), 697-707.
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Buck, C. E., Cheng, H., Edwards, R. L., & Friedrich, M. (2013). IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *55*(4), 1869-1887.
- Remy, C. C., Lavoie, M., Girardin, M. P., Hély, C., Bergeron, Y., Grondin, P., Oris, F., Asselin, H., & Ali, A. A. (2017). Wildfire size alters long-term vegetation trajectories in boreal forests of eastern North America. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1268-1279.
- Richard, P. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(1), 77-94.
- Richard, P. (1993). The origin and postglacial dynamics of the mixed forest in Quebec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 31-68.
- Rowe, J. S., & Scotter, G. W. (1973). Fire in the boreal forest. *Quaternary research*, 3(3), 444-464.
- Rudolph, T. D., & Laidly, P. R. (1990). *Pinus banksiana* Lamb. – Jack Pine. . U.S.D.A. Forest Service, Washington, DC. . Dans R. M. B. a. B. H. Honkala (Éd.), *Silvics of North America. Conifers* (Vol. 1). USDA For. Serv. Agric. Handb. 654. pp. 280-293. .
- Schweingruber, F. H. (1990). *Anatomy of European woods*: Paul Haupt.

- Scott, A. C., & Damblon, F. (2010). Charcoal: Taphonomy and significance in geology, botany and archaeology. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 291(1), 1-10.
- Senici, D., Chen, H. Y., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2015). The effects of forest fuel connectivity on spatiotemporal dynamics of Holocene fire regimes in the central boreal forest of North America. *Journal of Quaternary Science*, 30(4), 365-375.
- Sims, R., Kershaw, H. M., & Wickware, G. (1990). *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*: Forestry Canada, Ontario Region, Great Lakes Forest Research Centre.
- Sirois, L. (1997). Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience*, 4(3), 340-352.
- Stuiver, M., Reimer, P. J., & Reimer, R. W. (2017). CALIB 7.1 [WWW program] at <http://calib.org>, accessed 2017-8-3.
- Talon, B., Payette, S., Filion, L., & 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.
- Théry-Parisot, I., Chabal, L., & Chrzavzez, J. (2010). Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 291(1), 142-153.
- Thinon, M. (1992). *L'analyse pédoanthracologique- Aspects méthodologiques et applications. - Non publié. Thèse d'état, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, Marseille, France.*
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F., De Siqueira, M. F., Grainger, A., & Hannah, L. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.

- Turner, M., & Romme, W. (1994). Landscape dynamics in crown fire ecosystems. *Landscape ecology*, 9(1), 59-77.
- Veillette, J. J. (1995). Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 13(9-10), 945-971.
- Viau, A., & Gajewski, K. (2009). Reconstructing millennial-scale, regional paleoclimates of boreal Canada during the Holocene. *Journal of Climate*, 22(2), 316-330.
- Viau, A. E., Gajewski, K., Sawada, M. C., & Fines, P. (2006). Millennial-scale temperature variations in North America during the Holocene. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111(D9), D09102.
- Walther, G.-R. R. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Xu, H., Tremblay, F., Bergeron, Y., Paul, V., & Chen, C. (2012). Genetic consequences of fragmentation in "arbor vitae," eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), toward the northern limit of its distribution range. *Ecology and Evolution*, 2(10), 2506-2520.
- Zasada, J. C., Sharik, T. L., & Nygren, M. (1992). The reproductive process in boreal forest trees. Dans H. H. Shugart, R. Leemans & G. B. Bonan (Éds.), *A System Analysis of the Global Boreal Forest* (pp. 85-125). Cambridge: Cambridge University Press.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude avait pour but de reconstituer, à l'échelle locale, la dynamique holocène des populations marginales de sapin et de cèdre du domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'ouest du Québec. Au Québec, le nouveau régime forestier place l'aménagement écosystémique au cœur de la gestion de la forêt (Gouvernement du Québec, 2011). Des connaissances de la variabilité naturelle des écosystèmes forestiers à différentes échelles spatiales et temporelles sont nécessaires pour comprendre l'effet des changements climatiques et adopter les mesures adaptatives en conséquence. Notre étude s'inscrit dans cette démarche.

Nos résultats montrent que le sapin et/ou le cèdre étaient plus répandus dans le nord de leur aire de répartition pour une partie de l'Holocène et jusqu'à environ 680 ans cal. BP. Cela confirme notre première hypothèse selon laquelle, à l'échelle locale, les populations marginales de sapin et de cèdre sont des reliquats de populations autrefois plus abondantes. Les deux espèces ont été trouvées sur une variété de sites, suggérant que les caractéristiques des sites ne peuvent expliquer la diminution du sapin et du cèdre dans le nord du Québec.

La présence, durant l'Holocène, du sapin et du cèdre dans les sites où ils sont actuellement absents suggère aussi que les deux espèces ont la capacité de se développer dans le territoire d'étude. Notre seconde hypothèse est confirmée par le fait que la contraction des populations nordiques de sapin et de cèdre semble être liée aux grands feux sévères du Néoglaciale et s'être accentuée durant l'Optimum climatique

médiéval en limitant les sources de graines nécessaires à la régénération des deux espèces. Notre étude appuie donc les conclusions d'études précédentes réalisées à grande échelle spatiale et ayant suggéré que le feu pourrait être le principal facteur limitant la répartition de certaines espèces boréales (Heinselman, 1973; Diotte & Bergeron, 1989; Asselin et al., 2003; Ali et al., 2008; Paul et al., 2014).

Notre étude a aussi mis en évidence le rôle des sites marginaux dans la persistance du sapin et du cèdre dans le nord de leur aire de répartition. En limitant l'impact des feux, les sites marginaux peuvent servir de refuge pour le sapin et le cèdre pendant plusieurs millénaires (Ouarmim et al., 2014). Étant affectés moins souvent par les feux sévères, les sites marginaux maintiennent des fonctions et une biodiversité associées notamment aux vieilles forêts (Kneeshaw & Gauthier, 2003). En plus des perturbations naturelles, les perturbations anthropiques liées à l'aménagement forestier pourraient altérer la persistance des populations marginales de cèdre et de sapin. Le maintien de ces écosystèmes doit être pris en compte dans l'aménagement de la forêt.

En utilisant une approche d'enveloppe climatique, McKenney et al. (2007) ont suggéré que le réchauffement climatique pourrait être avantageux pour certaines espèces en Amérique du Nord, incluant le sapin et le cèdre. Ces modèles font ressortir les projections sur les répartitions des niches climatiques des espèces, c'est-à-dire la répartition des sites potentiellement favorables, eu regard au climat. Ces modèles restent insuffisants par le fait qu'ils n'intègrent pas le facteur « feu ». Notre étude montre que le feu semble être l'un des principaux facteurs qui limitent la répartition du sapin et du cèdre dans le nord. Ainsi, la répartition future de ces deux espèces ne dépendra pas tant de l'effet direct des changements climatiques, mais de l'effet indirect de ces derniers par la modification du régime des feux (Flannigan et al., 2009). Les modèles de prédiction de la répartition des espèces doivent prendre en compte les interactions complexes entre climat, feu et végétation pour mieux prédire les patrons de répartition du sapin et du cèdre dans le nord de leurs aires de répartition.

3.1 Limites de l'étude et perspectives de recherche

Dans cette étude, la ressemblance anatomique des charbons de sapin et de cèdre a souvent empêché de les distinguer. Même si les deux espèces partagent plusieurs caractéristiques écologiques, elles présentent néanmoins certaines différences. Par exemple, le cèdre est plus sensible aux courts intervalles de feux (Bergeron & Dubuc, 1988). Lucas (2017) a aussi montré, à partir de données polliniques, que le cèdre a décliné plus rapidement que le sapin durant le Néoglaciale. Notre étude n'a pu vérifier cette information à l'échelle locale dans la dynamique holocène des deux espèces. Il y a donc lieu d'approfondir l'historique à long terme de ces deux espèces à l'échelle locale pour faire ressortir les nuances qui pourraient exister dans leurs réponses aux changements climatiques et aux fluctuations du régime des feux à l'échelle du peuplement. Cela exigerait entre autres d'affiner les critères anatomiques permettant de différencier le cèdre du sapin.

Certaines études suggèrent que les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) pourraient influencer le régime des feux (Stocks, 1987; Bergeron & Leduc, 1998) et vice-versa. D'autres études, utilisant des indicateurs paléoécologiques de présence de TBE (capsules céphaliques, fèces, écailles de papillons), pourraient approfondir cet aspect de la question et mettre en lumière les interactions entre la TBE, les feux et la dynamique holocène du sapin et du cèdre.

Des études suggèrent que les banques de semis pourraient jouer un rôle déterminant dans la régénération du sapin, notamment en période d'intenses épidémies de TBE où la production de cônes est limitée (Morin, 1994; Duchesneau & Morin, 1999). Les indicateurs utilisés dans notre étude ne nous permettaient pas de documenter cet aspect. Aussi, la capacité des banques de semis à survivre aux perturbations sévères – par exemple les feux – sur une longue période de temps est encore peu connue. D'autres études sont donc nécessaires pour documenter le rôle potentiel des banques de semis

dans le maintien à long terme des populations marginales de sapin et de cèdre dans le nord du Québec.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, 17(24), 5177-5188.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111.
- Ali, A., Carcaillet, C., Talon, B., Roiron, P., & Terral, J.-F. (2005). *Pinus cembra* L. (arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present tree line: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *Journal of Biogeography*, 32(9), 1659-1669.
- Ali, A., Asselin, H., Larouche, A. C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., & Richard, P. J. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, 18(5), 693-703.
- Ali, A., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. (2009). Long term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, 15(5), 1230-1241.
- Ali, A., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., El Guellab, A., Valsecchi, V., Terrier, A., Bremond, L., & Genries, A. (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.
- Alleaume-Benharira, M., Pen, I., & Ronce, O. (2006). Geographical patterns of adaptation within a species' range: interactions between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(1), 203-215.
- Araya, Y. H., Remmel, T. K., & Perera, A. H. (2016). What governs the presence of residual vegetation in boreal wildfires? *Journal of Geographical Systems*, 18(2), 159-181.

- Archambault, S., & Bergeron, Y. (1992). Discovery of a living 900 year-old Northern white cedar, *Thuja occidentalis*, in northwestern Quebec. *Canadian Field-Naturalist*, 106(2), 192-195.
- Asselin, H., Fortin, M.-J., & Bergeron, Y. (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 140(1), 29-37.
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M. J., & Vallée, S. (2003). The northern limit of *Pinus banksiana* Lamb. in Canada: explaining the difference between the eastern and western distributions. *Journal of Biogeography*, 30(11), 1709-1718.
- Asselin, H., & Payette, S. (2005a). Detecting local-scale fire episodes on pollen slides. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 137(1), 31-40.
- Asselin, H., & Payette, S. (2005b). Late Holocene deforestation of a tree line site: estimation of pre-fire vegetation composition and black spruce cover using soil charcoal. *Ecography*, 28(6), 801-805.
- Attiwill, P. M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2), 247-300.
- Bacaro, G., Rocchini, D., Bonini, I., Marignani, M., Maccherini, S., & Chiarucci, A. (2008). The role of regional and local scale predictors for plant species richness in Mediterranean forests. *Plant Biosystems*, 142(3), 630-642.
- Barrett, C. M., Kelly, R., Higuera, P. E., & Hu, F. S. (2013). Climatic and land cover influences on the spatiotemporal dynamics of Holocene boreal fire regimes. *Ecology*, 94(2), 389-402.
- Beaudoin, A., Bernier, P., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X., Stinson, G., Bergeron, T., Magnussen, S., & Hall, R. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 521-532.
- Bégin, Y., & Marguerie, D. (2002). Characterization of tree macroremains production in a recently burned conifer forest in northern Quebec, Canada. *Plant Ecology*, 159(2), 143-152.
- Bergeron, Y., & Dubuc, M. (1988). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79(1), 51-63.

- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992.
- Bergeron, Y., & Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 235-242.
- Bergeron, Y., & Leduc, A. (1998). Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 492-500.
- Bergeron, Y., Richard, P. J., Carcaillet, C., Gauthier, S., Flannigan, M., & Prairie, Y. T. (1998a). Variability in fire frequency and forest composition in Canada's southeastern boreal forest: a challenge for sustainable forest management. *Conservation Ecology*, [online] 2(2): . Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol2/iss2/art6/>.
- Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H., & Sirois, L. (1998b). Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 464-468.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. D., & Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva fennica*, 36(1), 81-95.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., & Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932.
- Bergeron, Y., & Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Blarquez, O., Ali, A. A., Girardin, M. P., Grondin, P., Fréchette, B., Bergeron, Y., & Hély, C. (2015). Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. *Scientific reports*, 5, 13356.
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2005). Guide de reconnaissance des types écologiques : région écologique 6a, Plaine du Lac Matagami : Région écologique 6b, Plaine de la Baie de Rupert. [Québec] : Ministère des ressources naturelles et de la faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers : Direction des communications.

- Bose, A. K., & Harvey, B. D. (2013). Constraints to partial cutting in the boreal forest of Canada in the context of natural disturbance-based management: a review. *Forestry*, 87(1), 11-28.
- Bouchard, M., Pothier, D., & Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1621-1633.
- Brown, J.-L., Martel, Y., Gangloff, P., Richard, P., & Payette, S. (1981). Intérêts des chablis dans l'étude des paléosols. *Géographie physique et Quaternaire*, 35(1), 87-92.
- Carcaillet, C., & Thion, M. (1996). Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 91(1), 399-416.
- Carcaillet, C., & Richard, P. J. H. (2000). Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics*, 16(7), 549-559.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. h., Fréchette, B., Gauthier, S., & 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.
- Carcaillet, C., Richard, P. J., Bergeron, Y., Fréchette, B., & Ali, A. A. (2011). 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), 1026-1039.
- Case, T. J., & Taper, M. L. (2000). Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *The American Naturalist*, 155(5), 583-605.
- Case, T. J., Holt, R. D., McPeck, M. A., & Keitt, T. H. (2005). The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108(1), 28-46.
- Chhatre, V., & Rajora, O. (2014). Genetic divergence and signatures of natural selection in marginal populations of a keystone, long-lived conifer, Eastern White Pine (*Pinus strobus*) from Northern Ontario. *PLoS One*, 9(5), e97291-e97291.

- Clark, J. S. (1998). Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist*, 152(2), 204-224.
- Clarke, P. J. (2002). Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition? *Journal of Biogeography*, 29(5-6), 677-684.
- Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A. F., & Krebs, P. (2009). Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5), 555-576.
- Corlett, R. T., & Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 482-488.
- Cornett, M. W., Reich, P. B., & Puettmann, K. J. (1997). Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Ecoscience*, 4(3), 353-364.
- Couillard, P.-L., Payette, S., & Grondin, P. (2013). Long-term impact of fire on high-altitude balsam fir (*Abies balsamea*) forests in south-central Quebec deduced from soil charcoal. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(2), 188-199.
- Curtis, J. D. (1946). Preliminary observations on northern white cedar in Maine. *Ecology*, 27(1), 23-36.
- Cyr, D., Bergeron, Y., Gauthier, S., & Larouche, A. C. (2005). Are the old-growth forests of the Clay Belt part of a fire-regulated mosaic? *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 65-73.
- Cyr, D., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2007). Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape ecology*, 22(9), 1325-1339.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519-524.
- Davis, M. B. (2000). Palynology after Y2K—understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28(1), 1-18.
- Davis, M. B., & Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673-679.

- Davis, M. B., Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86(7), 1704-1714.
- de Lafontaine, G., & Asselin, H. (2011). Soil charcoal stability over the Holocene across boreal northeastern North America. *Quaternary research*, 76(2), 196-200.
- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron, Y., & Begin, Y. (2008). Decreased fire frequency and increased water levels affect riparian forest dynamics in southwestern boreal Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(5), 1083-1094.
- Diekmann, M., Michaelis, J., & Pannek, A. (2015). Know your limits—The need for better data on species responses to soil variables. *Basic and Applied Ecology*, 16(7), 563-572.
- Diotte, M., & Bergeron, Y. (1989). Fire and the Distribution of *Juniperus communis* L. in the Boreal Forest of Quebec, Canada. *Journal of Biogeography*, 16(1), 91-96.
- Duchesneau, R., & Morin, H. (1999). Early seedling demography in balsam fir seedling banks. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(10), 1502-1509.
- Dullinger, S., Dendoncker, N., Gattringer, A., Leitner, M., Mang, T., Moser, D., Mücher, C. A., Plutzer, C., Rounsevell, M., & Willner, W. (2015). Modelling the effect of habitat fragmentation on climate-driven migration of European forest understorey plants. *Diversity and Distributions*, 21(12), 1375-1387.
- Dyer, J. M. (1995). Assessment of climatic warming using a model of forest species migration. *Ecological Modelling*, 79(1-3), 199-219.
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170-1188.
- El-Guellab, A., Asselin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2015). Holocene variations of wildfire occurrence as a guide for sustainable management of the northeastern Canadian boreal forest. *Forest Ecosystems*, 2(15), 1-7.
- Environnement Canada. (2017). Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1971 à 2000. Repéré le 03/08/2017, à http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/index_e.html#1981

- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., & Bergeron, Y. (2005). Paludification in black spruce (*Piceamariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, 213(1), 151-159.
- Fernald, M. L. (1919). Lithological factors limiting the ranges of *Pinus banksiana* and *Thuja occidentalis*. *Rhodora*, 21(243), 41-67.
- Fesenmyer, K. A., & Christensen, N. L. (2010). Reconstructing Holocene fire history in a southern Appalachian forest using soil charcoal. *Ecology*, 91(3), 662-670.
- Figueiral, I., & Mosbrugger, V. (2000). A review of charcoal analysis as a tool for assessing Quaternary and Tertiary environments: achievements and limits. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 164(1), 397-407.
- Flannigan, M. D., & Bergeron, Y. (1998). Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 477-482.
- Flannigan, M. D., Krawchuk, M. A., de Groot, W. J., Wotton, B. M., & Gowman, L. M. (2009). Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, 18(5), 483-507.
- Foley, J. A., Kutzbach, J. E., Coe, M. T., & Levis, S. (1994). Feedbacks between climate and boreal forests during the Holocene epoch. *Nature*, 371(6492), 52-54.
- Frank, R. M. (1990). *Abies balsamea* (L.) Mill. Burns RM et BH Honkala. *Silvics of North America. I. Conifers. Agriculture Handbook*(654).
- Franklin, J. F., & Forman, R. T. T. (1987). Creating landscape patterns by forest cutting: Ecological consequences and principles. *Landscape ecology*, 1(1), 5-18.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K., & Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 399-423.
- Fregeau, M., Payette, S., & Grondin, P. (2015). Fire history of the central boreal forest in eastern North America reveals stability since the mid-Holocene. *The Holocene*, 25(12), 1912-1922.

- Galipeau, C., Kneeshaw, D. D., & Bergeron, Y. (1997). White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(2), 139-147.
- Gamache, I., Jaramillo-Correa, J. P., Payette, S., & Bousquet, J. (2003). Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Molecular Ecology*, 12(4), 891-901.
- Gauthier, S., Gagnon, J., & Bergeron, Y. (1993). Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 783.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., & Bergeron, Y. (2000). Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 781-790.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpre, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Québec, QC, Canada: Presses de l'Université du Québec, 568 pp.
- Gavin, D. G. (2001). Estimation of inbuilt age in radiocarbon ages of soil charcoal for fire history studies. *Radiocarbon*, 43(1), 27-44.
- Gavin, D. G. (2003). Forest soil disturbance intervals inferred from soil charcoal radiocarbon dates. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2514-2518.
- Gavin, D. G., Brubaker, L. B., & Lertzman, K. P. (2003). Holocene fire history of a coastal temperate rain forest based on soil charcoal radiocarbon dates. *Ecology*, 84(1), 186-201.
- Gavin, D. G., Hu, F. S., Lertzman, K., & Corbett, P. (2006). Weak climatic control of stand-scale fire history during the late Holocene. *Ecology*, 87(7), 1722-1732.
- Gouvernement du Québec. (2011). *Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier*. Gouvernement du Québec, Québec.
- Greene, D., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., & Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824-839.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.

- Habeck, J. R. (1958). White cedar ecotypes in Wisconsin. *Ecology*, 39(3), 457-463.
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters*, 8(5), 461-467.
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404(6779), 755-758.
- Harvey, B. D., & Bergeron, Y. (1989). Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(11), 1458-1469.
- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1), 369-385.
- Heinselman, M. L. (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary research*, 3(3), 329-382.
- Hély, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. (2000). Effects of stand composition on fire hazard in mixed-wood Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 813-824.
- Hély, C., Girardin, M. P., Ali, A. A., Carcaillet, C., Brewer, S., & Bergeron, Y. (2010). Eastern boreal North American wildfire risk of the past 7000 years: A model-data comparison. *Geophysical Research Letters*, 37(14), L14709.
- Heyerdahl, E. K., Brubaker, L. B., & Agee, J. K. (2001). Spatial controls of historical fire regimes: a multiscale example from the interior west, USA. *Ecology*, 82(3), 660-678.
- Higuera, P. E., Sprugel, D. G., & Brubaker, L. B. (2005). Reconstructing fire regimes with charcoal from small-hollow sediments: a calibration with tree-ring records of fire. *The Holocene*, 15(2), 238-251.
- Hoffmann, A. A., & Blows, M. W. (1994). Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(6), 223-227.
- Housset, J. M., Girardin, M. P., Baconnet, M., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. (2015). Unexpected warming-induced growth decline in *Thuja occidentalis* at its northern limits in North America. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1233-1245.
- Hunt, B. G. (2006). The medieval warm period, the little ice age and simulated climatic variability. *Climate Dynamics*, 27(7-8), 677-694.

- IPCC. (2014). *Climate Change 2014—Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects*: Cambridge University Press.
- Jacquot, C. (1955). *Atlas d'anatomie des bois des Conifères*. 2 vols: Paris: Centre Tech. Bois, pp 64.
- Jelinski, D. E., & Cheliak, W. (1992). Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogeneous landscape. *American journal of botany*, 79(7), 728-736.
- Johnson, E. A. (1992). *Fire and vegetation dynamics : studies from the North American boreal forest*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Johnston, W. F. (1990). *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar Dans: R.M. Burns & B.H. Honkala (Dir.) *Silvics of North America*, vol. 1, Conifers. USDA Forest Service, Washington DC.
- Kafka, V., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2001). Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 10(2), 119-127.
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 321-342.
- Kilkenny, F. F., & Galloway, L. F. (2016). Evolution of marginal populations of an invasive vine increases the likelihood of future spread. *New Phytologist*, 209(4), 1773-1780.
- Kneeshaw, D., & Gauthier, S. (2003). Old growth in the boreal forest: a dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environ. Rev.*, 11(1), 99-114.
- Kobziar, L. N., & McBride, J. R. (2006). Wildfire burn patterns and riparian vegetation response along two northern Sierra Nevada streams. *Forest Ecology and Management*, 222(1), 254-265.
- Laquerre, S., Leduc, A., & Harvey, B. D. (2009). Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Écoscience*, 16(4), 483-491.
- Larouche, C. (2006). Raréfaction du thuya. Chapitre 5 (addenda) du document: Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière: P. Grondin et A. Cimon, coordonnateurs. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier, 32 p.

- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., & Taylor, K. (2005). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews*, 13(2), 21-50.
- Le Goff, H. L., & Sirois, L. (2004). Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12), 2399-2409.
- Lesica, P., & Allendorf, F. W. (1995). When Are Peripheral Populations Valuable for Conservation? *Conservation Biology*, 9(4), 753-760.
- Lindbladh, M., Fraver, S., Edvardsson, J., & Felton, A. (2013). Past forest composition, structures and processes - How paleoecology can contribute to forest conservation. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 168, 116-127.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 131(3), 433-445.
- Little, E. L. J. (1971). Atlas of United States trees. Volume 1. Conifers and important hardwoods. Miscellaneous publication 1146. US Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC.
- Liu, K.-B. (1990). Holocene paleoecology of the boreal forest and Great Lakes-St. Lawrence forest in northern Ontario. *Ecological Monographs*, 60(2), 179-212.
- Loarie, S., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B., & Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052-1055.
- Lucas, A. (2017). Dynamique holocène de *Thuja Occidentalis* L. dans la partie nord de son aire de répartition. Mémoire. Rouyn-Noranda, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Biologie, 69 p.
- Madoui, A., Leduc, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2010). Spatial pattern analyses of post-fire residual stands in the black spruce boreal forest of western Quebec. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1110-1126.
- Malcolm, J. R., Markham, A., Neilson, R. P., & Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 29(7), 835-849.
- Mansuy, N., Gauthier, S., Robitaille, A., & Bergeron, Y. (2010). The effects of surficial deposit-drainage combinations on spatial variations of fire cycles in the boreal

- forest of eastern Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1083-1098.
- Mansuy, N., Boulanger, Y., Terrier, A., Gauthier, S., Robitaille, A., & Bergeron, Y. (2014). Spatial attributes of fire regime in eastern Canada: influences of regional landscape physiography and climate. *Landscape ecology*, 29(7), 1157-1170.
- Matthes, U., Kelly, P. E., & Larson, D. W. (2008). Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 2923-2931.
- McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Lawrence, K., Campbell, K., & Hutchinson, M. F. (2007). Potential Impacts of Climate Change on the Distribution of North American Trees. *BioScience*, 57(11), 939-948.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Asselin, H. (2007a). Reproductive potential of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), and black spruce (*P. mariana*) at the ecotone between mixedwood and coniferous forests in the boreal zone of western Quebec. *American journal of botany*, 94(5), 746-754.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Leduc, A. (2007b). 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.
- Messaoud, Y., Asselin, H., Bergeron, Y., & Grondin, P. (2014). Competitive advantage of black spruce over balsam fir in coniferous boreal forests of Eastern North America revealed by site index. *Forest Science*, 60(1), 57-62.
- Morgan, P., Hardy, C. C., Swetnam, T. W., Rollins, M. G., & Long, D. G. (2001). Mapping fire regimes across time and space: understanding coarse and fine-scale fire patterns. *International Journal of Wildland Fire*, 10(4), 329-342.
- Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730-741.
- Musselman, R. C., Lester, D. T., & Adams, M. S. (1975). Localized ecotypes of *Thuja occidentalis* L. in Wisconsin. *Ecology*, 56(3), 647-655.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuparinen, A., Schurr, F. M., & Katul, G. G. (2011). Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *14*(3), 211-219.

- Nelle, O., Robin, V., & Talon, B. (2013). Pedoanthracology: Analysing soil charcoal to study Holocene palaeoenvironments. *Quaternary International*, 289, 1-4.
- Nielsen, S., DeLancey, E., Reinhardt, K., & Parisien, M.-A. (2016). Effects of Lakes on Wildfire Activity in the Boreal Forests of Saskatchewan, Canada. *Forests*, 7(11), 265.
- Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hely, C., Blarquez, O., Ferland, M. E., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014a). Long-term fire history in northern Quebec: implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of applied ecology*, 51(3), 675-683.
- Oris, F., Ali, A. A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y., & Finsinger, W. (2014b). Charcoal dispersion and deposition in boreal lakes from 3-years of monitoring: Differences between local and regional fires. *Geophysical Research Letters*, 41(19), 6743-6752.
- Ouarmim, S., Asselin, H., Hely, C., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014a). Long-term dynamics of fire refuges in boreal mixedwood forests. *Journal of Quaternary Science*, 29(2), 123-129.
- Ouarmim, S., Asselin, H., Bergeron, Y., Ali, A. A., & Hély, C. (2014b). Stand structure in fire refuges of the eastern Canadian boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 324, 1-7.
- Ouarmim, S., Ali, A. A., Asselin, H., Hely, C., & Bergeron, Y. (2015). Evaluating the persistence of post-fire residual patches in the eastern Canadian boreal mixedwood forest. *Boreas*, 44(1), 230-239.
- Pandey, M., & Rajora, O. P. (2012). Genetic diversity and differentiation of core vs. peripheral populations of eastern white cedar, *Thuja occidentalis* (Cupressaceae). *American journal of botany*, 99(4), 690-699.
- Panshin, A. J., & de Zeeuw, C. (1980). *Textbook of wood technology: structure, identification, properties and use of the commercial woods of the United States and Canada*: McGraw-Hill Book Co, New York, USA.
- Pardi, M. I., & Smith, F. A. (2012). Paleocology in an era of climate change: how the past can provide insights into the future. Dans J. Louys (Éd.), *Paleontology in Ecology and Conservation* (pp. 93– 115): Springer-Verlag.
- Parisien, M. A., & Moritz, M. A. (2009). Environmental controls on the distribution of wildfire at multiple spatial scales. *Ecological Monographs*, 79(1), 127-154.

- Parks, S. A., Parisien, M.-A., & Miller, C. (2012). Spatial bottom-up controls on fire likelihood vary across western North America. *Ecosphere*, 3(1), 12.
- Paul, V. (2011). Les facteurs écologiques limitant la répartition nordique du thuja de l'est (*Thuja occidentalis* L.). (Mémoire de maîtrise), Université du Québec en Abitibi-Témiscamaingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada.
- Paul, V., Bergeron, Y., & Tremblay, F. (2014). Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Plant Ecology*, 215(2), 181-194.
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Dans H. H. Shugart, R. Leemans & G. B. Bonan (Éds.), *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge univ. press, (pp. 144-169).
- Payette, S. (1993). The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1), 7-30.
- Payette, S., Delwaide, A., Schaffhauser, A., & Magnan, G. (2012). Calculating long-term fire frequency at the stand scale from charcoal data. *Ecosphere*, 3(7), 1-16.
- Payette, S., Delwaide, A., Couillard, P.-L., & Pilon, V. (2017). Disjunct jack pine (*Pinus banksiana*) populations of the boreal forest in eastern Canada: expanding, declining, or stable? *Botany*, 95(7), 697-707.
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Buck, C. E., Cheng, H., Edwards, R. L., & Friedrich, M. (2013). IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *55(4)*, 1869-1887.
- Remy, C. C., Lavoie, M., Girardin, M. P., Hély, C., Bergeron, Y., Grondin, P., Oris, F., Asselin, H., & Ali, A. A. (2017). Wildfire size alters long-term vegetation trajectories in boreal forests of eastern North America. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1268-1279.
- Richard, P. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(1), 77-94.
- Richard, P. (1993). The origin and postglacial dynamics of the mixed forest in Quebec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 31-68.

- Robitaille, A., & Saucier, J. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, Ministère des Ressources Naturelles du Québec: Les publications du Québec, Québec.
- Rowe, J. S., & Scotter, G. W. (1973). Fire in the boreal forest. *Quaternary research*, 3(3), 444-464.
- Rudolph, T. D., & Laidly, P. R. (1990). *Pinus banksiana* Lamb. – Jack Pine. . U.S.D.A. Forest Service, Washington, DC. . Dans R. M. B. a. B. H. Honkala (Éd.), *Silvics of North America. Conifers* (Vol. 1). USDA For. Serv. Agric. Handb. 654. pp. 280–293. .
- Ruel, J.-C. (2000). Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management*, 135(1), 169-178.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5(1), 18-32.
- Schweingruber, F. H. (1990). *Anatomy of European woods*: Paul Haupt.
- Scott, A. C. (2010). Charcoal recognition, taphonomy and uses in palaeoenvironmental analysis. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 291(1), 11-39.
- Scott, A. C., & Damblon, F. (2010). Charcoal: Taphonomy and significance in geology, botany and archaeology. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 291(1), 1-10.
- Senici, D., Chen, H. Y., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2015). The effects of forest fuel connectivity on spatiotemporal dynamics of Holocene fire regimes in the central boreal forest of North America. *Journal of Quaternary Science*, 30(4), 365-375.
- Sims, R., Kershaw, H. M., & Wickware, G. (1990). *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*: Forestry Canada, Ontario Region, Great Lakes Forest Research Centre.
- Sirois, L. (1997). Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience*, 4(3), 340-352.
- Slaton, M. R. (2015). The roles of disturbance, topography and climate in determining the leading and rear edges of population range limits. *Journal of Biogeography*, 42(2), 255-266.

- Stocks, B. J. (1987). Fire Potential in the Spruce Budworm-damaged Forests of Ontario. *The Forestry Chronicle*, 63(1), 8-14.
- Stuiver, M., Reimer, P. J., & Reimer, R. W. (2017). CALIB 7.1 [WWW program] at <http://calib.org>, accessed 2017-8-3.
- Talon, B., Payette, S., Filion, L., & 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.
- Théry-Parisot, I., Chabal, L., & Chrzavzez, J. (2010). Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 291(1), 142-153.
- Thinon, M. (1992). L'analyse pédoanthracologique- Aspects méthodologiques et applications. - Non publié. Thèse d'état, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, Marseille, France.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F., De Siqueira, M. F., Grainger, A., & Hannah, L. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Thuiller, W., Pollock, L. J., Gueguen, M., & Münkemüller, T. (2015). From species distributions to meta-communities. *Ecology letters*, 18(12), 1321-1328.
- Tremblay, M. F., Bergeron, Y., Lalonde, D., & 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.
- Turner, M., & Romme, W. (1994). Landscape dynamics in crown fire ecosystems. *Landscape ecology*, 9(1), 59-77.
- Van Horne, M. L., & Fulé, P. Z. (2006). Comparing methods of reconstructing fire history using fire scars in a southwestern United States ponderosa pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(4), 855-867.
- Veillette, J. J. (1995). Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 13(9-10), 945-971.

- Viau, A. E., Gajewski, K., Sawada, M. C., & Fines, P. (2006). Millennial-scale temperature variations in North America during the Holocene. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111(D9), D09102.
- Viau, A., & Gajewski, K. (2009). Reconstructing millennial-scale, regional paleoclimates of boreal Canada during the Holocene. *Journal of Climate*, 22(2), 316-330.
- Walther, G.-R. R. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Xu, H. T., Tremblay, F., Bergeron, Y., Paul, V., & Chen, C. G. (2012). Genetic consequences of fragmentation in "arbor vitae," eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), toward the northern limit of its distribution range. *Ecology and Evolution*, 2(10), 2501-2515.
- Zasada, J. C., Sharik, T. L., & Nygren, M. (1992). The reproductive process in boreal forest trees. Dans H. H. Shugart, R. Leemans & G. B. Bonan (Éds.), *A System Analysis of the Global Boreal Forest* (pp. 85-125). Cambridge: Cambridge University Press.