

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

DYNAMIQUE HOLOCÈNE DE *THUJA OCCIDENTALIS* L.
DANS LA PARTIE NORD DE SON AIRE DE RÉPARTITION

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

PAR
AURORE LUCAS

FÉVRIER 2017

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

Ce projet est le fruit d'une longue gestation remplie de joies, mais aussi de peines et de douleurs et il n'aurait pu aboutir sans l'implication et le concours de nombreuses personnes que je tiens à remercier. Premièrement, je tiens à remercier Hugo Asselin, mon co-directeur, sans qui ce projet aurait avorté. Merci pour ton dévouement, ta disponibilité et ta perspicacité dans cette collaboration. Mes autres co-directeurs, Yves Bergeron et Walter Finsinger m'ont apporté un cadre essentiel pour débiter et développer ce projet. Je tiens à remercier spécialement Adam Ali qui, sans faire officiellement partie de mes co-directeurs, n'a jamais cessé de suivre mon cheminement et fut toujours là pour me soutenir dans les moments les plus difficiles. Ce fut un immense honneur de faire partie de votre équipe de recherche. D'autres chercheurs ont gravité autour de ce projet et m'ont apporté une aide précieuse quand j'en avais besoin. Je pense à Guillaume de Lafontaine en qui j'ai vu un chercheur dont la passion m'inspire. Olivier Blarquez et Marc Mazerolle furent des personnes-ressources essentielles au moment de traiter mes données et m'ont permis d'avancer malgré les embûches. Merci à Mélanie Desrochers pour la réalisation cartographique. Merci aux autres professeurs de l'UQAT pour leur présence et leurs implications diverses (Nicole Fenton, Osvaldo Valeria, Brian Harvey, Suzanne Brais, Louis Imbeau...). Je tiens à remercier également les autres membres du personnel qui ont su apporter de la vie dans mon quotidien, ainsi que des outils techniques : Marie-Hélène Longpré, Danièle Laporte, Danielle Charron, Raynald Julien sans qui le terrain n'aurait pas eu les mêmes couleurs, et Marie Robin-Myler dont la bonté est toujours au rendez-vous. Merci aux aides de terrain et à Fanny Duprat-Oualid et Lisa Bajolle, aides de laboratoire, pour le temps passé à travailler avec moi sur ce projet. Merci aux anciens étudiants pour leurs précieux conseils. Dans l'entourage universitaire, je ne peux m'empêcher de penser à Pauline Suffice, Clémentine Ols, Marie-Eve Sigouin,

Lili Perreault, Jeanne Portier, Annie Claude Bélisle, Samira Ouarmim, dont la présence et la personnalité ont su gagner mon amitié et ma gratitude. Merci au Québec (et plus encore à l'Abitibi) pour l'accueil chaleureux, la qualité de vie, et les belles personnes que tu fais naître ou renaître. Je n'oublierai jamais le milieu social que tu m'as fait découvrir et les amitiés qui s'y sont créées (Julie, Cassandre, Samuelle, Justine, Claudine, Isabelle, Sophie, Dominic, Charles, Philippe...). Enfin, je tiens à remercier ma famille qui a toujours su être présente malgré la distance et qui s'est efforcée de me soutenir quels que soient mes choix. Pour finir, merci à Louis : merci pour le soutien, la patience et la compréhension dont tu as fait preuve pendant ces derniers mois difficiles; et merci pour ce regard vers l'avenir qui me montre que ce projet n'est pas une fin. Je t'aime.

Merci aux institutions pour la participation financière qui a permis la réalisation de ce projet : Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQÀM en aménagement forestier durable, Centre d'étude de la forêt; Ministère du Développement économique, de l'Innovation et de l'Exportation du Québec; CRSNG et TEMBEC.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est constitué de trois chapitres. Le premier comprend une introduction générale, le contexte de la recherche et la démarche entreprise. Le deuxième est rédigé sous la forme d'un article scientifique présentant la méthodologie et les résultats du projet qui traite de la dynamique holocène de *Thuja occidentalis* dans la région septentrionale de son aire de répartition. L'article est rédigé en français. Il sera ultérieurement traduit en anglais et soumis pour publication dans une revue avec comité de lecture. Les co-auteurs de l'article sont mon directeur Yves Bergeron, mon codirecteur Hugo Asselin, ainsi que Adam A. Ali, qui a contribué à l'élaboration du projet et à l'interprétation des résultats. Le troisième chapitre est une conclusion générale qui synthétise l'ensemble des résultats et suggère des pistes pour des recherches futures.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iv
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	viii
RÉSUMÉ	ix
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 La forêt boréale	4
1.2 Les incendies de forêt.....	4
1.3 Historique holocène de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord.....	6
1.4 Changements climatiques dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord	7
1.5 Importance des conditions édaphiques et des interactions biotiques	8
1.6 Objectif, hypothèse générale et démarche.....	8
CHAPITRE II	
DYNAMIQUE HOLOCÈNE DU <i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L. DANS LA PARTIE NORD DE SON AIRE DE RÉPARTITION	
SON AIRE DE RÉPARTITION	11
2.1 Résumé	12
2.2 Introduction	13
2.3 Matériel et méthodes	16
2.3.1 Aire d'étude	16
2.3.2 Données polliniques	18
2.3.3 Historique holocène des principaux taxons arborescents	22
2.4 Résultats	23
2.4.1 Dynamique holocène de <i>Thuja</i>	23
2.4.2 Historiques holocènes des principaux taxons arborescents	24
2.5 Discussion	27
2.5.1 Expansion post-glaciaire du <i>Thuja</i>	27
2.5.2 <i>Thuja</i> et <i>Abies</i> , « pareils, mais différents ».....	29
2.6 Conclusion.....	30
2.7 Références citées	31

CHAPITRE III	
CONCLUSION GÉNÉRALE	39
ANNEXE A.....	42
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE.....	45

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Représentation schématique des limites d'aires de répartition des espèces et des caractéristiques de structure génétique et de dynamique de population possibles (d'après Gaston (2003) et Hampe et Petit (2005)). Les taches correspondent à des populations actuelles, les croix à des populations éteintes. La limite de répartition généralement considérée en biogéographie est représentée par un trait plein.	3
2.1 Localisation des séquences polliniques étudiées. L'indice de biomasse actuelle de <i>Thuja occidentalis</i> (d'après Beaudoin et al. 2014) est aussi montré, ainsi que les limites des écorégions (Groupe de travail sur la stratification écologique 1995).....	17
2.2 Pourcentages polliniques de Cupressaceae pour les deux sites les plus au nord de la zone d'étude. La valeur de 0,41 % correspond vraisemblablement à du bruit de fond dû au transport à longue distance du pollen de <i>Thuja</i> et a été utilisée pour déterminer un seuil au-delà duquel la présence possible de <i>Thuja</i> a été inférée.....	21
2.3 Périodes inférées de présence de <i>Thuja</i> dans l'environnement des sites étudiés depuis 11 500 ans cal. BP jusqu'à l'actuel. Les zones grisées correspondent aux périodes couvertes par les séquences sédimentaires et les traits de couleur représentent les échantillons avec 0,41% ou plus de Cupressaceae. Les couleurs correspondent à celles des écorégions utilisées à la figure 2.1. Pour chaque site, les traits verticaux correspondent à la valeur maximale de pourcentage de pollen de <i>Thuja</i> par rapport à l'ensemble de l'enregistrement du site.....	24
2.4 Représentation moyenne des pourcentages polliniques des principales espèces arborescentes de la forêt boréale selon les écorégions. Nombre de sites inclus dans chaque territoire : « Sud de la forêt boréale » (n=9); « Ceinture d'argile et Till de Cochrane » (n=11); « Pessière à lichens et nord de la forêt boréale » (n=3).....	25

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Liste des sites paléoécologiques utilisés dans cette étude. Code des régions : 72 : collines La Grande; 96 : plaines de l'Abitibi; 97 : basses-terres du lac Témiscamingue; 100 : plateau de la rivière Ruppert. 1 : données non- publiées. La résolution temporelle correspond au temps écoulé entre chaque niveau analysé d'une séquence.. ..	19

RÉSUMÉ

Le climat se réchauffe et induit des changements des régimes de feux qui structurent la forêt boréale. Ces changements créent des patrons de réponses différents d'une espèce à l'autre. Dans ce contexte, le devenir des espèces de la forêt boréale à leurs limites d'aires de répartition est incertain. Parmi les espèces défavorisées par les fréquences de feux élevées, *Thuja occidentalis* a été peu étudiée, comparativement à d'autres espèces comme *Abies balsamea*. Or, son autoécologie singulière – notamment sa tolérance aux sols à haute teneur en carbonates – ne permet pas de lui appliquer les conclusions d'études réalisées sur d'autres espèces de fin de succession. La ceinture d'argile, qui chevauche l'ouest du Québec et l'est de l'Ontario, est un territoire issu de la vidange des lacs proglaciaires dont les dépôts sont riches en carbonates. Ce territoire semble offrir un milieu de vie favorable au *Thuja*. L'analyse de 23 séquences d'enregistrements polliniques a permis de reconstituer l'histoire postglaciaire du *Thuja* dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord. Les résultats montrent que l'expansion du *Thuja* s'est faite en premier lieu et de façon majoritaire dans la ceinture d'argile au début de l'Hypsithermal (environ jusqu'à 5 000 ans cal. BP). C'est aussi dans la ceinture d'argile que l'aire de répartition du *Thuja* s'est maintenue malgré des conditions climatiques plus fraîches et des fréquences de feux plus élevées au Néoglaciale (à partir de 3 000 ans cal. BP). L'augmentation des fréquences de feux en réponse au réchauffement climatique en cours laisse présager que le maintien des populations de *Thuja* se fera principalement sur les argiles carbonatées.

Mots-clés : *Thuja occidentalis*, forêt boréale, Holocène, biogéographie, analyse pollinique, aire de répartition, migration postglaciaire, ceinture d'argile.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les espèces végétales répondent de façon idiosyncrasique aux changements environnementaux, ce qui affecte la composition, la structure et la diversité des écosystèmes forestiers (Thuillier *et al.* 2008). Face aux changements environnementaux, les espèces végétales ont théoriquement trois réponses possibles : la persistance *in situ* (par adaptation, plasticité génétique ou plasticité phénotypique); la migration; ou encore l'extinction locale (Aikten *et al.* 2008). Des alternances d'expansion et de contraction d'aires de répartition ont été rapportées en réponse aux fluctuations climatiques de l'Holocène (Gagnon et Payette 1985; Kullman 1987; Payette 1993; Davis et Shaw 2001). Dans certains cas, l'aire de répartition est demeurée stable, mais des fluctuations de densité des populations ont été observées à l'intérieur des limites de répartition (Payette et Lavoie 1994; Messaoud *et al.* 2007).

Les limites de l'aire de répartition d'une espèce se caractérisent par des populations de plus en plus isolées et éparées; on parle alors de populations marginales. Deux origines sont envisageables pour ces populations. Il peut s'agir soit de points de migration et de colonisation récente, soit des reliques d'une aire de répartition autrefois plus vaste (Gaston 2003). Les populations marginales peuvent jouer un rôle important dans la réponse des espèces aux changements climatiques (Clark 1998; McLachlan *et al.* 2004) car elles peuvent constituer des avant-postes et ainsi faciliter la migration des espèces.

L'avenir des populations marginales dépend de leur capacité de survie. À cet égard, les caractéristiques génétiques d'une population peuvent être déterminantes pour sa résilience. Les populations en limite d'aire de répartition peuvent être plus pauvres

génétiquement que les populations centrales (Davis et Shaw 2001). Aitken *et al.* (2008) expliquent ceci par le fait que les populations centrales recevraient plus d'échanges car les gènes paternels véhiculés par les flux polliniques proviennent d'une plus grande diversité de zones. De plus, des phénomènes de dérive génétique (effet fondateur, goulot d'étranglement) pourraient diminuer la variabilité génétique liée au caractère isolé et ainsi accentuer le phénomène de marginalisation des populations (Mosseler *et al.* 2004). Les individus et les populations marginales sont donc souvent considérés comme plus vulnérables aux changements climatiques (Lloyd et Fastie 2003; Caccianiga et Payette 2006). Cependant, la diversité génétique des populations marginales diffère selon qu'elles sont d'origine relictuelle ou qu'elles font partie d'un front de colonisation (Hampe et Petit 2005) (Figure 1.1). Ainsi, Gamache et Payette (2003) ont montré que les populations marginales de *Picea mariana* au Québec nordique ne présentaient pas une diversité génétique plus pauvre que des populations situées au centre de l'aire de répartition de l'espèce. Xu *et al.* (2012) ont également montré qu'il n'y a pas de lien entre la latitude et la diversité génétique de *Thuja occidentalis*. D'ailleurs, des études avancent plusieurs exemples de petites populations spatialement isolées qui sont parvenues à se maintenir durant plusieurs millénaires (Simberloff 1998; Willis *et al.* 2007), ce qui remet en question leur caractère vulnérable.

Outre les caractéristiques génétiques, la vulnérabilité et la capacité de survie des populations marginales dépendent de la capacité d'adaptation aux conditions environnementales et climatiques. À titre d'exemple, *Picea mariana* n'est pas en équilibre avec le climat dans la partie la plus septentrionale de son aire de répartition où elle se reproduit presque exclusivement de façon végétative, présentant ainsi une vulnérabilité au feu (Asselin et Payette 2005). Messaoud *et al.* (2007) et Sirois (1997) ont montré que plusieurs sites favorables à *Abies balsamea* dans le nord de la forêt boréale coniférienne au Québec ne sont pas occupés par l'espèce. Cela pourrait être dû à une vulnérabilité de l'espèce aux fréquences de feux élevées (Ali *et al.* 2008).

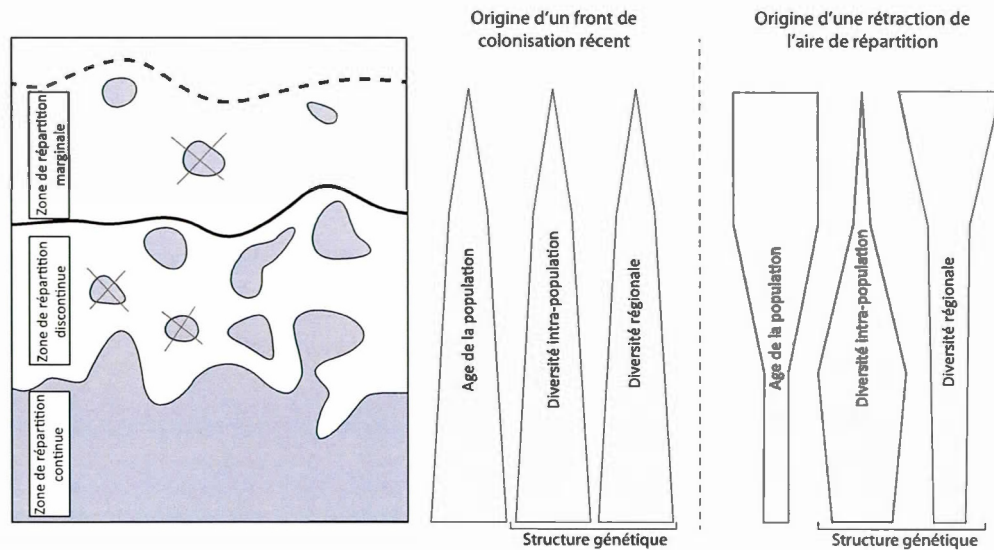


Figure 1.1 Représentation schématique des limites d'aires de répartition des espèces et des caractéristiques de structure génétique et de dynamique de population possibles (d'après Gaston (2003) et Hampe et Petit (2005)). Les taches correspondent à des populations actuelles, les croix à des populations éteintes. La limite de répartition généralement considérée en biogéographie est représentée par un trait plein.

1.1 La forêt boréale

La forêt boréale ceinture l'ensemble de l'hémisphère Nord et constitue le plus vaste biome forestier au monde (Brandt 2010). Elle joue de nombreux rôles à l'échelle mondiale, notamment dans la régulation du climat (Bonan *et al.* 1995) et le stockage de carbone (Apps *et al.* 1993). Le réchauffement climatique en cours a pour conséquence une augmentation de la fréquence des feux dans la forêt boréale (Stocks *et al.* 1998; Flannigan *et al.* 2005; Krawchuk *et al.* 2009; Bergeron *et al.* 2011), ce qui pourrait avoir une influence sur le fonctionnement des écosystèmes. Maintenir l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes est une priorité dans ce contexte et commande un aménagement durable des forêts. Cela nécessite de concilier des impératifs de productivité (obtention d'un volume de bois suffisant pour l'industrie) et de préservation des processus écologiques (dynamique de végétation, cycle de carbone, régime de feux) (Turner *et al.* 1993). Ces exigences écologiques et socio-économiques suscitent des interrogations quant à l'avenir des écosystèmes boréaux et les pratiques d'aménagement forestier à adopter en conséquence (Gauthier *et al.* 2015).

1.2 Les incendies de forêt

À l'échelle circumboréale, le feu est la perturbation principale dans le contrôle et la structuration des écosystèmes forestiers (Payette 1992; Niklasson et Granstrom 2000). La répartition de certaines espèces peut être limitée par des feux dont la fréquence, l'étendue ou la sévérité dépassent leur seuil de tolérance. Les feux contribuent, en revanche, au maintien de certaines espèces qui y sont adaptées (Bergeron et Dubuc 1988; Asselin *et al.* 2003). Par exemple, *Pinus banksiana* et *Picea mariana* possèdent respectivement des cônes sérotineux et semi-sérotineux, qui s'ouvrent sous l'effet de la chaleur du feu pour libérer les graines qui assureront la régénération du peuplement. D'autres espèces, comme *Betula papyrifera* et *Populus tremuloides*, ont la capacité de recoloniser le milieu rapidement après le feu grâce à

leur mode de reproduction végétatif par rejets de souche ou drageonnement. À l'opposé, les espèces de fin de succession comme *Abies balsamea* (Ali *et al.* 2008; de Lafontaine et Payette 2011), *Picea glauca* (Parisien et Sirois 2003), *Pinus strobus* (Bergeron *et al.* 1997) ou *Thuja occidentalis* (Paul 2011) sont limitées par des feux sévères, fréquents ou couvrant de vastes superficies. Les feux agissent également sur les propriétés chimiques du sol, la disponibilité des nutriments et des lits de germination (Charron et Greene, 2002; Greene *et al.* 2006).

À l'échelle du paysage, le comportement des feux est influencé par les oscillations climatiques telles que El Niño et NAO (North Atlantic Oscillation). À l'échelle locale, le comportement des feux est influencé par la qualité du combustible (composition spécifique du peuplement, humidité de la végétation et du sol), les conditions météorologiques (humidité et température de l'air, vitesse du vent) et la présence ou non de barrières physiques (plans d'eau, montagnes) (Gavin *et al.* 2006; Hu *et al.* 2006; Ali *et al.* 2009a; Seneci *et al.* 2013). La composition spécifique et la structure des peuplements influencent la probabilité d'occurrence et de propagation des feux (Cyr *et al.* 2012). Les feuillus, plus humides que les résineux, agissent comme coupe-feux (Hély *et al.* 1998). Les hauts de pentes et les sommets de collines présentent aussi des fréquences de feux plus faibles (Cyr *et al.* 2007).

1.3 Historique holocène de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord

En Amérique du Nord, le climat était encore froid à la fin de la période glaciaire du Wisconsinien qui marque le début de l'Holocène il y a environ 11 700 ans cal. BP (par convention, BP = Before Present = avant 1950). Le climat s'est réchauffé graduellement sous l'influence de l'augmentation de l'insolation estivale, jusqu'à atteindre des températures maximales durant l'Holocène moyen (vers 5000±1000 ans cal. BP), une période nommée Hypsithermal. Les températures se sont par la suite refroidies pendant la période néoglaciale (à partir d'environ 3000 ans cal. BP) (Filion 1984; Kerwin *et al.* 2004; Viau *et al.* 2006; Viau et Gajewski 2009). Le Néoglaciale a été ponctué d'anomalies, dont deux sont davantage documentées : l'optimum climatique médiéval (entre 1100 et 700 ans cal. BP environ) et le Petit Âge glaciaire (de 600 à 100 ans cal. BP environ). Les travaux menés au Québec et en Ontario sur les paléoincendies mettent en évidence des changements du régime des feux au cours de l'Holocène en réponse aux variations climatiques (Carcaillet et Richard 2000; Carcaillet *et al.* 2001; Ali *et al.* 2009a; 2009b; Hely *et al.* 2010; Blarquez *et al.* 2015; Seneci *et al.* 2015). Les résultats diffèrent, selon quel'on se trouve en forêt boréale mixte ou résineuse. Au cours du Néoglaciale, une diminution de la fréquence des feux a été observée dans la forêt boréale résineuse, comparativement à une augmentation dans la forêt boréale mixte. Un enrichissement de la forêt mixte en espèces résineuses expliquerait cette différence, puisque la diminution des fréquences de feux due au climat aurait été contrebalancée par une augmentation due au changement de végétation (Girardin *et al.* 2013).

Les reconstitutions de la végétation postglaciaire en Amérique du Nord montrent une expansion maximale de plusieurs espèces durant l'Hypsithermal, suivie, pour certaines espèces, d'une contraction des aires de répartition associée au refroidissement du climat lors du Néoglaciale et à des changements des régimes de

perturbations. Plusieurs populations marginales actuelles seraient ainsi des reliques d'aires de répartition autrefois plus étendues comme *Abies balsamea* (Ali *et al.* 2008; de Lafontaine et Payette 2011) et *Picea glauca* (de Lafontaine et Payette 2011). Le même phénomène a été documenté pour *Thuja occidentalis*, qui a proliféré dans la ceinture d'argile au début de l'Hypsihermal, profitant du climat alors plus chaud (Liu 1990). *Thuja occidentalis* est une espèce caractéristique des forêts de fin de succession. Elle est sensible aux feux et a besoin de la présence d'individus matures survivants aux perturbations pour pouvoir recoloniser le milieu (Bergeron 2000). Par ailleurs, cette espèce est souvent associée aux sols riches en carbonates (Liu 1990).

1.4 Changements climatiques en forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord

La température moyenne à la surface de la Terre a augmenté de 0,85°C pendant le XX^e siècle, et les modèles prévoient encore un réchauffement de 1 à 5,5°C au XXI^e siècle (IPCC 2014). Parmesan et Yohe (2003) parlent d'une montée moyenne de la limite nordique de répartition générale des espèces de 6,1 km par décennie depuis 1950. Pour leur part, McKenney *et al.* (2007) font mention pour le continent nord-américain d'un déplacement vers le nord entre 330 et 700 km selon différents scénarios d'ici 2100, ce qui correspondrait à cinq à douze fois la vitesse enregistrée pendant la seconde moitié du XX^e siècle, ce qui est peu vraisemblable et dépasserait les capacités migratrices des espèces (Clark 1998). Un déplacement latitudinal est prédit pour la plupart des espèces végétales forestières de l'est de l'Amérique du Nord : *Pinus strobus*, *Abies balsamea*, *Thuja occidentalis*, *Pinus resinosa*, *Betula papyrifera* et *Populus tremuloides* (Overpeck *et al.* 1991; Jacobson et Dieffenbacher-Krall 1995; Iverson et Prasad 1998; Malcom *et al.* 2002; Boisvert-Marsh *et al.* 2014).

L'ampleur des changements climatiques laisse supposer qu'ils auront un effet majeur sur le fonctionnement des écosystèmes boréaux (Flannigan *et al.* 1998; Girardin *et al.* 2008) et la répartition des espèces. L'augmentation des températures devrait entraîner

un allongement de la période estivale et une augmentation des superficies brûlées à l'échelle de la forêt boréale (Hély *et al.* 2010; Soja *et al.* 2007), avec des répercussions sur la dynamique des espèces à leur limite latitudinale de répartition.

1.5 Importance des conditions édaphiques et des interactions biotiques

Le climat et les feux ne sont pas les seuls facteurs pouvant influencer la structure et la composition des écosystèmes forestiers boréaux. Les conditions édaphiques et les interactions biotiques (compétition et facilitation) sont des facteurs déterminants dans la capacité d'établissement ou de maintien d'une espèce dans un site. La niche potentielle d'une espèce est souvent différente de sa niche réalisée du fait de la compétition avec les autres espèces qui limitent l'accès aux ressources ou à l'espace (Hutchinson 1957; Guisan et Zimmermann 2000). Certaines caractéristiques stationnelles telles que la teneur en carbonates des dépôts de surface (Mansuy *et al.* 2012) ou le type de drainage pourraient avoir un rôle déterminant dans la réponse de la végétation aux changements climatiques. Seneci *et al.* (2013) présentent par exemple des dynamiques de régimes de feux contrastées entre des sites xériques et mésiques pendant l'Holocène. Lloyd *et al.* (2007) ont montré que la croissance de *Picea mariana* en Alaska est expliquée à la fois par les fréquences de feux élevées (qui permettent une bonne dissémination des graines) et le pH du sol (qui est fortement corrélé au succès reproductif).

1.6 Objectif, hypothèse générale et démarche

Affiner les connaissances des changements environnementaux passés permet de renforcer les prédictions quant aux réponses possibles de la végétation face aux changements climatiques en cours. Cette étude a pour objectif d'améliorer la compréhension du comportement passé d'une espèce de fin de succession à la limite nordique de son aire de répartition en réponse à des changements climatiques, des variations des régimes de feu, et des conditions environnementales locales. Le thuya

occidental ou cèdre blanc (*Thuja occidentalis*) a été choisi dans cette étude parce qu'il s'agit d'une espèce caractéristique des peuplements de fin de succession des forêts boréales mixtes de l'est de l'Amérique du Nord qui est vulnérable aux fréquences de feux élevées (Johnston 1990). C'est par ailleurs une espèce qui a été moins étudiée que d'autres plus abondantes en forêt boréale telles que l'épinette noire ou le sapin baumier.

L'aire de répartition de *Thuja occidentalis* atteint le 50° parallèle de latitude nord dans l'est de l'Amérique du Nord. L'espèce est abondante dans la forêt boréale mixte dominée par *Abies balsamea* et les feuillus intolérants à l'ombre comme *Betula papyrifera* et *Populus tremuloides*. Les populations sont de plus en plus isolées du sud vers le nord, jusque dans la forêt boréale coniférienne dominée par *Picea mariana*. Le *Thuja* est présent dès le début de la succession végétale après perturbation, mais il n'atteint la canopée ou la codominance qu'en fin de succession, dans des peuplements matures stables dont l'intervalle de retour des perturbations catastrophiques est supérieur à 200 ans (Bergeron 1998; Fenton et Bergeron 2011). L'espèce requiert la survie d'individus post-perturbation pour coloniser le milieu, contrairement à *Picea mariana* ou *Pinus banksiana* qui possèdent des cônes sérotineux ou semi-sérotineux activés par le feu. Le *Thuja* est souvent associé à d'autres espèces de fin de succession typiques de la forêt boréale mixte (e.g. *Abies balsamea*, *Picea glauca*). Toutefois, comme ces espèces n'occupent pas tous les sites potentiellement adéquats (e.g., Messaoud *et al.* 2007 pour le cas du sapin), et comme ces espèces ne se retrouvent pas systématiquement ensemble dans les peuplements de fin de succession, leurs autoécologies présentent des différences qui pourraient affecter leurs réponses respectives aux changements climatiques. La connaissance de l'histoire et des mécanismes ayant causé la répartition des populations marginales actuelles est nécessaire pour évaluer leurs réactions possibles vis-à-vis des changements climatiques futurs.

La paléoécologie permet d'appréhender les processus écologiques à de grandes échelles spatio-temporelles, ce qui n'est pas possible par des observations directes des écosystèmes actuels. Par ailleurs, les données paléoécologiques sont indispensables pour alimenter les exercices de modélisation (calibration, validation et amélioration des modèles de prévision). Dans cette étude, le pollen est utilisé comme bioindicateur paléoécologique pour reconstituer la dynamique passée de *Thuja* à long terme (sur plusieurs millénaires) et à l'échelle régionale : entre l'est de l'Ontario et l'ouest du Québec le long d'un gradient sud-nord (de la zone de répartition continue de l'espèce jusqu'à la zone de répartition marginale et au-delà). Ce territoire inclut des sites sur la ceinture d'argile ainsi que sur till ou sur moraine. Il présente donc une variabilité des types de drainage et de dépôt de surface. L'objectif est de reconstituer les patrons de répartition post-glaciaire dans la région et d'évaluer les influences du climat, des feux et des conditions édaphiques sur ces patrons.

Les grains de pollen de *Juniperus* et *Thuja* ont été regroupés dans le groupe des Cupressaceae. Bien qu'il soit possible de les distinguer (Parent et Richard 1990), leur similarité morphologique (McAndrews et Power 1973) fait que plusieurs des études dont les données sont utilisées ici n'ont pas fait la distinction. Par ailleurs, selon Liu (1990), le pollen des Cupressaceae correspond davantage à *Thuja occidentalis* qu'à *Juniperus* dans la forêt boréale. De plus, certaines études réalisées en Abitibi-Témiscamingue (Bergeron et Bouchard 1984; Diotte et Bergeron 1989) ont mis en évidence la rareté actuelle du *Juniperus*.

CHAPITRE II

DYNAMIQUE HOLOCÈNE DU *THUJA OCCIDENTALIS* L. DANS LA PARTIE NORD DE SON AIRE DE RÉPARTITION

Aurore Lucas^{1,2}, Hugo Asselin², Adam A. Ali^{2,3}, Yves Bergeron^{1,2}

¹Institut de Recherche sur les Forêts (IRF) et Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, Canada, J9X5E4.

² Centre d'étude de la forêt, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, Canada, J9X5E4.

³ Institut des Sciences de l'Évolution, UMR (Unité Mixte de Recherche) 5554 Université de Montpellier, CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), IRD (Institut de Recherche pour le Développement), EPHE (École Pratique des Hautes Études), Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier, cedex 05, France.

2.1 Résumé

Le climat se réchauffe et induit des changements des régimes de feux qui structurent la forêt boréale. Ces changements créent des patrons de réponses différents d'une espèce à l'autre. Dans ce contexte, le devenir des espèces de la forêt boréale à leurs limites d'aires de répartition est incertain. Parmi les espèces défavorisées par les fréquences de feux élevées, *Thuja occidentalis* a été peu étudiée, comparativement à d'autres espèces comme *Abies balsamea*. Or, son autoécologie singulière – notamment sa tolérance aux sols à haute teneur en carbonates – ne permet pas de lui appliquer les conclusions d'études réalisées sur d'autres espèces de fin de succession. La ceinture d'argile, qui chevauche l'ouest du Québec et l'est de l'Ontario, est un territoire issu de la vidange des lacs proglaciaires dont les dépôts sont riches en carbonates. Ce territoire semble offrir un milieu de vie favorable au *Thuja*. L'analyse de 23 séquences d'enregistrements polliniques a permis de reconstituer l'histoire postglaciaire du *Thuja* dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord. Les résultats montrent que l'expansion du *Thuja* s'est faite en premier lieu et de façon majoritaire dans la ceinture d'argile au début de l'Hypsithermal (environ jusqu'à 5 000 ans cal. BP). C'est aussi dans la ceinture d'argile que l'aire de répartition du *Thuja* s'est maintenue malgré des conditions climatiques plus fraîches et des fréquences de feux plus élevées au Néoglaaciaire (à partir de 3 000 ans cal. BP). L'augmentation des fréquences de feux en réponse au réchauffement climatique en cours laisse présager que le maintien des populations de *Thuja* se fera principalement sur les argiles carbonatées.

Mots-clés : *Thuja occidentalis*, forêt boréale, Holocène, biogéographie, analyse pollinique, aire de répartition, migration postglaciaire, ceinture d'argile.

2.2 Introduction

Les changements climatiques sont l'une des composantes majeures des changements planétaires qui affectent la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes (Chapin *et al.* 2000; Sala *et al.* 2000). Dans la zone boréale nord-américaine, ils correspondent présentement à une augmentation des températures et des précipitations qui se poursuivra au cours des prochaines décennies (IPCC 2014). L'augmentation des précipitations pourrait ne pas suffire à contrebalancer l'effet des températures plus élevées, ce qui aura pour effet potentiel d'augmenter la fréquence des épisodes de sécheresse printanière et estivale (Hély *et al.* 2010). Il en résultera une augmentation de la fréquence des feux de forêt (Girardin *et al.* 2013). Ces changements de conditions environnementales pourraient altérer la structure des écosystèmes, notamment en causant une réorganisation de la répartition des espèces (Parmesan et Yohe 2003), et ce, au détriment des espèces qui ne sont pas adaptées aux feux fréquents et sévères.

Les effets des changements climatiques et environnementaux pourraient être plus marqués aux limites d'aires de répartition des espèces. En effet, selon la théorie du « centre abondant » (Brown 1984), les conditions de vie seraient de moins en moins optimales (et l'abondance de l'espèce de moins en moins élevée) en s'éloignant du centre de l'aire de répartition. Au cours du temps et en réponse aux changements climatiques et environnementaux, l'aire de répartition d'une espèce peut connaître des expansions ou des contractions (Kullman 1987; Payette *et al.* 2002). Une limite peut aussi rester stable au cours du temps, mais la densité des populations à l'intérieur de l'aire de répartition peut fluctuer (Payette et Lavoie 1994; Messaoud *et al.* 2007). En Amérique du Nord et en Europe, les aires de répartition de plusieurs espèces ont atteint leur extension nordique maximale durant le maximum thermique holocène (Hypsithermal), avant de subir une rétraction associée au refroidissement du climat lors du Néoglaciale ou au changement des régimes de perturbations causé par le

refroidissement (Bennett *et al.* 1991; Grimm et Jacobson 1992; Jackson et Overpeck 2000). Plusieurs études ont déjà présenté des résultats qui vont dans ce sens : *Thuja occidentalis* (Liu 1990), *Pinus strobus* (Terasmae et Anderson 1970), *Picea obovata* (Lavrinenko et Lavrinenko 1999), *Pinus cembra* (Haas *et al.* 1998) ou *Corylus avellana* (Tinner *et al.* 2001). La densité de populations de certaines espèces a aussi fortement diminué au Néoglaciale : *Abies balsamea* (Ali *et al.* 2008; de Lafontaine et Payette 2011) et *Picea mariana* (Payette *et al.* 2001; Asselin et Payette 2005).

Le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) est une espèce caractéristique des peuplements de fin de succession des forêts boréales mixtes de l'est de l'Amérique du Nord (Johnston 1990). Il peut être présent dès le début de la succession végétale, mais il augmente en abondance et n'atteint la canopée ou la codominance qu'en fin de succession dans des peuplements matures stables dont l'intervalle de retour des perturbations catastrophiques est supérieur à 200 ans (Bergeron 2000; Grotte *et al.* 2012). Son aire de répartition actuelle s'étend de l'ouest du Manitoba jusqu'en Nouvelle-Écosse, et du centre-est des États-Unis (40°N) jusqu'au 51°N au Canada (Johnston 1990). Sa limite nordique est caractérisée par des populations marginales éparées dans une matrice dominée par l'épinette noire (*Picea mariana*). Contrairement à cette dernière, le *Thuja* est défavorisé par les fréquences de feu élevées (Frelich et Reich 1995; Denneler *et al.* 2008); c'est le cas également d'autres espèces comme le sapin (*Abies balsamea*) avec lequel le *Thuja* est souvent associé dans les peuplements de fin de succession (Bergeron 2000). Le *Thuja* semble souvent associé aux sites dont les sols sont riches en carbonates (Burns et Honkala 1990). Par ailleurs, bien qu'il existe plusieurs sites potentiellement favorables au *Thuja* à la limite de son aire de répartition, peu sont occupés par cette espèce aujourd'hui (Paul 2011). Messaoud *et al.* (2007) ont fait un constat similaire pour le sapin.

Le *Thuja* pourrait être vulnérable à une augmentation de la fréquence des feux causée par les changements climatiques. Sa réponse pourrait toutefois varier selon les

endroits, notamment en fonction de certaines caractéristiques stationnelles comme la teneur en carbonates des dépôts de surface (Mansuy *et al.* 2012) ou le type de drainage (Seneci *et al.* 2013).

L'objectif de cet article est de reconstituer les variations postglaciaires de la répartition du *Thuja* dans la portion septentrionale de son aire de répartition, car son autoécologie particulière ne permet pas de déduire les conclusions d'études faites sur d'autres espèces de fin de succession. Nous avons procédé à l'analyse spatio-temporelle de 23 séquences polliniques de sédiments lacustres réparties entre l'ouest du Québec et l'est de l'Ontario (Canada). Ces lacs couvrent une zone s'étendant du 47° au 53° parallèle de latitude nord, soit du nord de l'aire de répartition continue jusqu'à la limite de répartition sporadique, en passant par la zone de répartition discontinue. Au centre de cette zone se trouve la ceinture d'argile qui correspond à des dépôts de surface relictuels riches en carbonates du lac proglaciaire Ojibway (Veillette *et al.* 2004). Nous posons l'hypothèse que l'établissement et le maintien des populations de *Thuja occidentalis* durant l'Holocène ont été favorisés (1) par des périodes durant lesquelles les fréquences de feux étaient plus faibles qu'aujourd'hui; et (2) dans les secteurs où les dépôts de surface sont argileux et riches en carbonates comme c'est le cas dans la région de la ceinture d'argile et du till de Cochrane.

2.3 Matériel et méthodes

2.3.1 Aire d'étude

L'aire d'étude (Figure 2.1) a été choisie en premier lieu en fonction de la disponibilité d'enregistrements polliniques de *Thuja occidentalis*. D'est en ouest, ce territoire est assez homogène en termes de climat et de relief. La délimitation du territoire suit le découpage des écorégions (Groupe de travail sur la stratification écologique 1995).

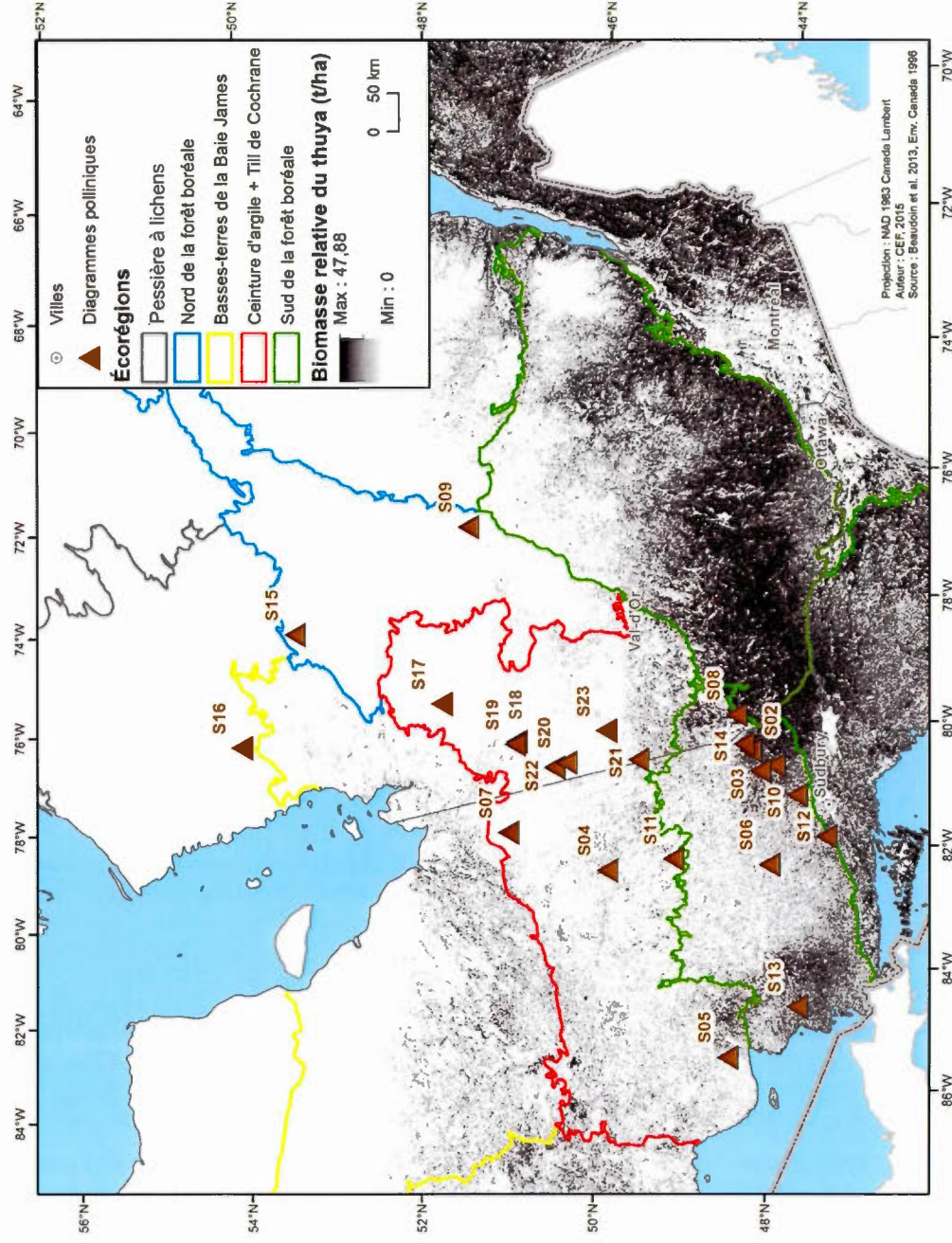


Figure 2.1 Localisation des séquences polliniques étudiées. L'indice de biomasse actuelle de *Thuja occidentalis* (d'après Beaudoin et al. 2014) est aussi montré, ainsi que les limites des écorégions (Groupe de travail sur la stratification écologique 1995).

2.3.2 Données polliniques

La reconstitution des variations postglaciaires de la répartition du *Thuja* ainsi que des taxons dominants la forêt boréale de la région se base sur les diagrammes polliniques de 23 séquences de sédiments lacustres : 14 diagrammes proviennent de la base de données en libre accès Neotoma (neotomadb.org) et 9 sont issus de travaux menés par des chercheurs de l'UQAT (Tableau 2.1). Les grains de pollen de *Juniperus* et *Thuja* ont été regroupés dans le groupe des Cupressaceae puisque, bien qu'il soit possible de les distinguer (Parent et Richard 1990), leur similarité morphologique (McAndrews et Power 1973) fait que plusieurs des études dont les données sont utilisées ici n'ont pas fait la distinction. Par ailleurs, selon Liu (1990), le pollen des Cupressaceae correspond davantage à *Thuja occidentalis* qu'à *Juniperus* dans la forêt boréale. De plus, certaines études réalisées en Abitibi-Témiscamingue (Bergeron et Bouchard 1984; Diotte et Bergeron 1989) ont mis en évidence la rareté actuelle du *Juniperus*. Les datations ^{14}C ont été récupérées avec les comptages polliniques bruts pour chaque site. Ces dates ont été étalonnées (avec le programme CALIB 6.0.1) afin d'établir des modèles âge-profondeur (avec clam.r). Certains sites n'avaient que deux ou trois dates radiocarbone, mais la majorité de ces sites se trouve dans les régions du sud de la forêt boréale et ils ont été conservés dans cette étude car leurs enregistrements sont cohérents avec ceux d'autres sites de la région qui ont plus de datations ^{14}C (Tableau 2.1). Les comptages bruts de grains de pollen ont été transformés en pourcentages polliniques qui ont servi à présenter les historiques des cinq taxons dominants qui représentent à eux seuls plus de 80% des enregistrements polliniques : *Abies*, Cupressaceae, *Betula*, *Picea* et *Pinus*.

Tableau 2.1 Liste des sites paléocologiques utilisés dans cette étude. Code des régions : 72 : collines La Grande; 96 : plaines de l'Abitibi; 97 : basses-terres du lac Témiscamingue; 100 : plateau de la rivière Rupert. ¹ : données non-publiées. La résolution temporelle correspond au temps écoulé entre chaque niveau analysé d'une séquence.

N° du site	Nom du Site	Latitude	Longitude	Écoregion	Date la plus ancienne (années BP)	Date la plus récente (années BP)	Nombre de dates ¹⁴ C	Nombre de niveaux analysés	Résolution temporelle (années)	Référence
<i>Séquences paléocologiques</i>										
S16	Lac Nano	53°01'14.7"N	75°31'14"W	100	6974	-60	5	101	70	Oris et al. 2014a; Oris et al. 2014b
S15	Lac Marie-Eve	52°01'12"N	77°21'36"W	72	7445	-61	5	108	70	Oris et al. 2014a; Oris et al. 2014b
S17	Lac Schön	50°36'00"N	77°34'12"W	96	7260	-62	6	97	75	Oris et al. 2014a; Oris et al. 2014b
S07	James Bay	50°13'12"N	80°12'00"W	96	2975	-15	3	25	120	McAndrews ¹
S19	Lac aux Greais	49°53'32"N	78°39'18"W	96	6655	-2	5	44	151	Bajolle ¹
S18	Lac Profond	49°51'40"N	78°36'47"W	96	8704	-7	6	13	670	Bajolle ¹
S09	Lake CH2	49°41'00"N	74°35'00"W	100	8339	0	6	78	107	Garalla et Gajewski 1992
S22	Lac Pessière	49°30'30"N	79°14'25"W	96	7612	8	7	77	99	Carcailletet al. 2001; Carcailletet al. 2010
S20	Lac aux cèdres	49°21'00"N	79°12'36"W	96	7249	3827	7	50	68	Carcailletet al. 2006; Ali et al. 2008
S04	Crates lake	49°11'00"N	81°16'00"W	96	12004	0	6	49	245	Liu ¹
S23	Lac pas-de-fond	48°48'30"N	78°50'00"W	96	9202	3	6	15	613	Carcailletet al. 2001
S21	Lac Francis	48°31'35"N	79°28'20"W	96	7356	15	9	70	105	Carcailletet al. 2001; Carcailletet al. 2010
S11	Lac Yelle	48°30'14"N	79°38'16"W	97	9200	0	3	22	418	Richard 1980
S05	Lake Six	48°24'00"N	81°19'00"W	96	9228	23	3	36	256	Liu 1990
S06	Furnivallake	48°12'36"N	84°55'48"W	96	8213	199	3	31	259	McAndrews ¹
S13	Jack lake	47°19'00"N	81°00'00"W	97	11728	21	3	36	325	Liu et Lam 1985; Liu 1990
S08	UpperMailot Lake	47°18'30"N	84°15'30"W	97	10500	0	3	30	350	Mc Andrews et Campbell 1993
S14	Lac Louis	47°17'15"N	79°07'00"W	97	9310	0	3	48	194	Vincent 1973; McAndrews 1981
S02	Baseball Bog	47°13'48"N	79°46'48"W	97	10467	-21	2	28	375	McAndrews ¹
S03	Bearbog	47°10'48"N	80°09'36"W	97	10000	3563	2	21	307	Gordon et McAndrews 1992
S01	Three Pines Bog	47°00'00"N	80°07'00"W	97	6485	-26	2	41	159	Gordon 1990
S10	Lake QC	46°49'42"N	80°41'54"W	97	10929	0	3	22	497	Mc Andrews et Campbell 1993
S12	Nina Lake	46°36'00"N	81°30'00"W	97	10150	18	3	45	225	Liu 1990

Les diagrammes polliniques de Cupressaceae des deux sites les plus au nord de la zone étudiée ont servi à établir une valeur seuil de présence de *Thuja* (Figure 2.2). Ces deux sites ont été échantillonnés par Oris *et al.* (2014b) qui n'ont observé aucun *Thuja* dans les bassins versants des deux lacs (France Oris, communication personnelle). De plus, ces deux sites se trouvent dans la pessière à lichens, à 52 et 53 degrés de latitude Nord, soit 200-300 km au nord de la limite actuelle de répartition discontinue du *Thuja* (environ 50°N). Les diagrammes des deux sites montrent le même patron où les valeurs sont relativement stables autour d'un niveau « plancher » (0,41%) hormis quelques pics occasionnels. Cette valeur « plancher » est considérée comme du bruit de fond dû au transport à longue distance de pollen de *Thuja*. Elle a été identifiée comme pourcentage pollinique seuil, au-delà duquel la présence locale probable du *Thuja* a été inférée. En utilisant ce seuil, des périodes d'absence (pourcentage inférieur au seuil), de présence (pourcentage supérieur au seuil) et de présence possible (pourcentage oscillant autour de la valeur seuil) ont été définies pour chaque site. Le point culminant de pourcentage de chaque site a aussi été noté pour représenter la période de plus forte abondance relative. Les variations des pourcentages polliniques de Cupressaceae pour chaque site sont présentées à l'annexe A.

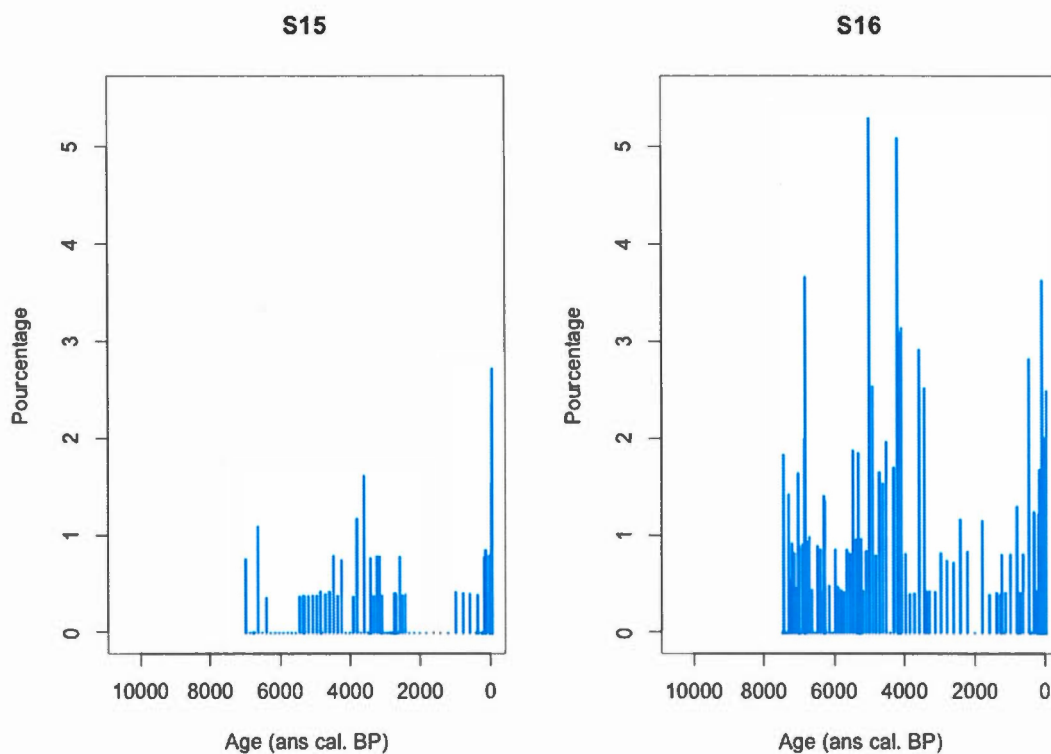


Figure 2.2 Pourcentages polliniques de Cupressaceae pour les deux sites les plus au nord de la zone d'étude. La valeur de 0,41 % correspond vraisemblablement à du bruit de fond dû au transport à longue distance du pollen de *Thuja* et a été utilisée pour déterminer un seuil au-delà duquel la présence possible de *Thuja* a été inférée.

2.3.3 Historique holocène des principaux taxons arborescents

Afin d'appréhender les variations holocènes des pourcentages polliniques de *Thuja* en relation avec la structuration générale du paysage par les espèces dominantes, les variations temporelles des pourcentages polliniques de *Thuja* ont été comparées à celles des principales espèces arborescentes de l'aire d'étude (Figure 2.4). L'identification à l'espèce n'était pas toujours disponible, c'est pourquoi les interprétations ont été faites au niveau du genre : *Abies*, *Betula*, *Picea* et *Pinus*.

L'historique moyen qui compile les pourcentages de chaque site a été calculé pour trois régions : (1) le sud de la forêt boréale, (2) la ceinture d'argile et la région recouverte par le till de Cochrane (argiles carbonatées); et (3) le nord de la forêt boréale et la pessière à lichens. L'ensemble des valeurs ont été prises en compte dans ces calculs, incluant les valeurs sous le seuil de 0,41%. Une variance moyenne (avec un intervalle de confiance à 95%) a été obtenue grâce à la fonction « PfTransform » du package « paleofire » du logiciel R (Blarquez *et al.* 2014). Les variances moyennes ont été calculées à partir de 8 000 ans cal. BP plutôt que 11 700 ans cal. BP (début de l'Holocène) car il n'y a que les sites du sud de la forêt boréale qui présentent une histoire si ancienne à cause de la déglaciation progressive et du retrait progressif des lacs proglaciaires. Les comparaisons entre les espèces doivent se faire sur les tendances générales plutôt que sur les valeurs de pourcentage car la production pollinique varie d'une espèce à l'autre.

2.4 Résultats

2.4.1 Dynamique holocène de *Thuja*

L'étude des 23 sites permet de reconstituer une histoire de présence des Cupressaceae (*Thuja*) depuis 11 500 ans cal. BP jusqu'à l'actuel en fonction de la latitude (Figure 2.3). Tous les pourcentages polliniques égaux ou supérieurs à 0,41% ont été illustrés dans cette figure. Les deux sites du nord de la forêt boréale à l'est de la ceinture d'argile (lac CH2 et lac Marie-Eve) n'enregistrent que de faibles pourcentages polliniques de Cupressaceae, et ce, très sporadiquement. Le site le plus au nord (lac Nano, dans la pessière à lichens) enregistre aussi de faibles pourcentages de Cupressaceae mais plus régulièrement au cours de l'Holocène.

Les dates les plus anciennes de présence de *Thuja* (11 500 ans cal. BP) sont dans le sud de la forêt boréale. L'espèce a ensuite bifurqué au nord-ouest vers la ceinture d'argile (7000 ans cal. BP) et au sud-ouest dans la région des Grands-Lacs (6000 ans cal. BP). Les sites au nord du 50° parallèle ont enregistré une arrivée plus tardive du *Thuja* (autour de 4000-5000 ans cal. BP). La majorité des apogées (maximum de pourcentage) de *Thuja* ont eu lieu entre 7000 et 4000 ans cal. BP (14 sites). Après 2000 ans cal. BP, le *Thuja* est quasiment absent des sites du nord de la forêt boréale et de certains sites de la ceinture d'argile et du sud de la forêt boréale.

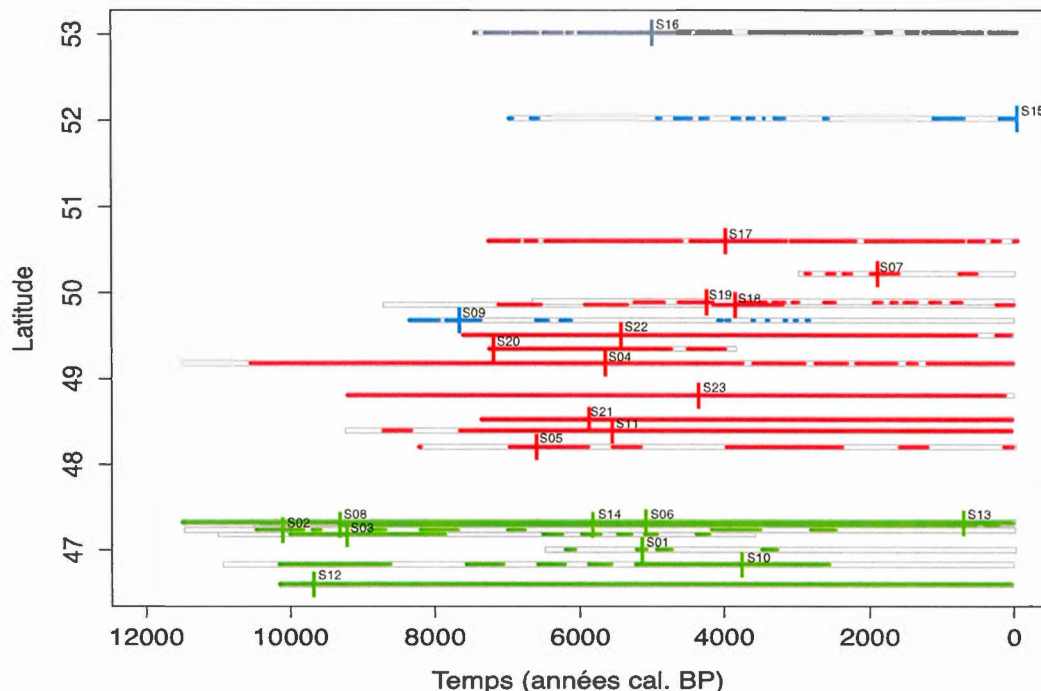


Figure 2.3 Périodes inférées de présence de *Thuja* dans l'environnement des sites étudiés depuis 11500 ans cal. BP jusqu'à l'actuel. Les zones grisées correspondent aux périodes couvertes par les séquences sédimentaires et les traits de couleur représentent les échantillons avec 0,41% ou plus de Cupressaceae. Les couleurs correspondent à celles des écorégions utilisées à la figure 2.1. Pour chaque site, les traits verticaux correspondent à la valeur maximale de pourcentage de pollen de *Thuja* par rapport à l'ensemble de l'enregistrement du site.

2.4.2 Historiques holocènes des principaux taxons arborescents

La compilation des enregistrements polliniques de tous les sites d'une région donnée pour les cinq taxons dominants de la forêt boréale permet de comparer les différences de dynamique d'un genre à l'autre, mais également d'une région à l'autre (Figure 2.4.). Dans le nord de la forêt boréale et dans la pessière à lichens, *Abies* et Cupressaceae présentent des pourcentages relativement stables sauf pour une baisse des enregistrements vers 2000 ans cal. BP et une légère remontée ensuite. L'ensemble des pourcentages sont plus faibles que dans les autres régions pour ces deux taxons.

Pour *Picea*, *Betula* et *Pinus* en revanche, les enregistrements présentent de plus grandes variations au cours du temps. Une baisse progressive de *Betula* est observée et, à l'inverse, une augmentation progressive de *Pinus*. Malgré les variations observées au milieu de l'Holocène pour *Picea*, le pourcentage pollinique actuel est sensiblement le même que celui enregistré vers 8 000 ans cal. BP.

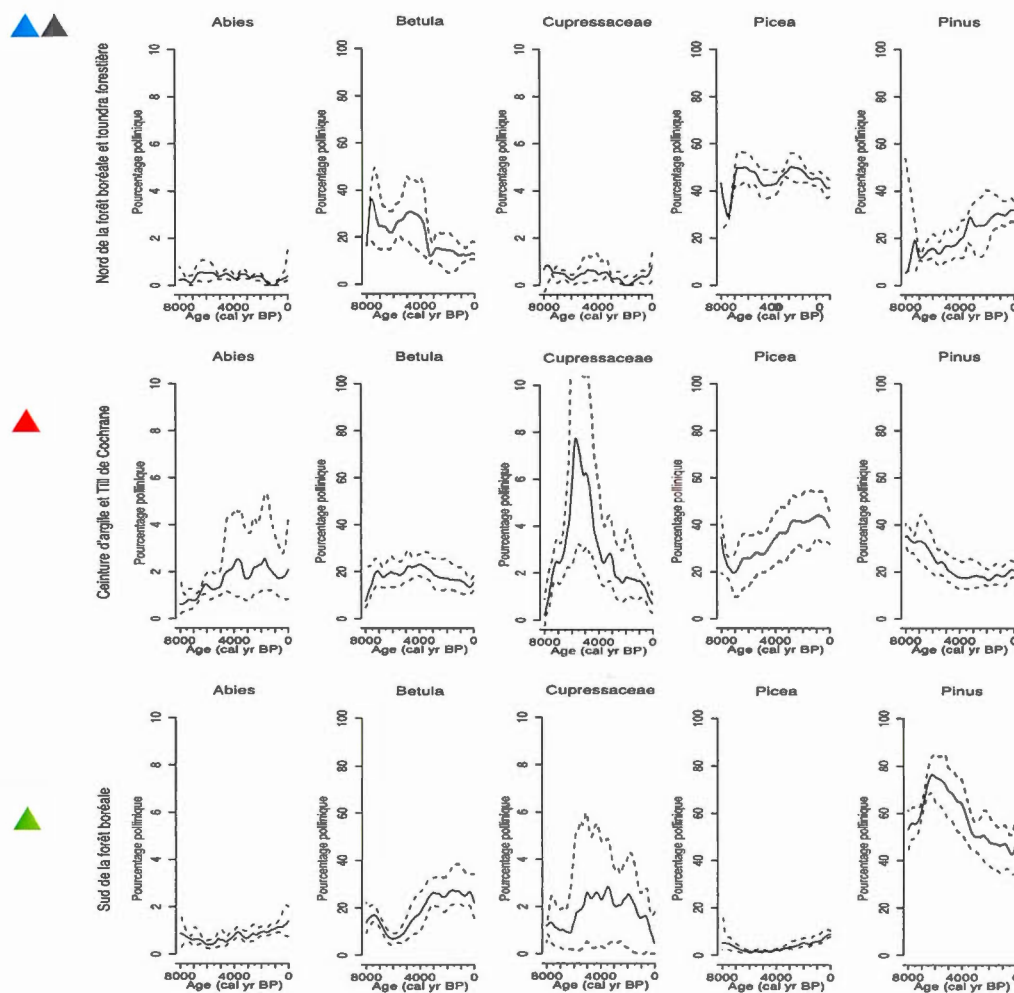


Figure 2.4 Représentation moyenne des pourcentages polliniques des principales espèces arborescentes de la forêt boréale selon les écorégions. Nombre de sites inclus dans chaque territoire : « Sud de la forêt boréale » (n=9); « Ceinture d'argile et Till de Cochrane » (n=11); « Pessière à lichens et nord de la forêt boréale » (n=3).

Dans la ceinture d'argile, les fluctuations sont de plus grande amplitude au cours du temps que pour le nord de la forêt boréale et la pessière à lichens. D'ailleurs c'est dans cette région que les plus grandes amplitudes ont été enregistrées pour *Thuja* : les pourcentages les plus élevés pour ces régions concernent la première moitié de l'Holocène et les apogées semblent être plus particulièrement centrées entre 6000 et 5000 ans cal. BP. C'est également à partir de cette période que les pourcentages polliniques de *Picea* augmentent plus particulièrement. Pour *Abies*, les pourcentages sont plus élevés dans la seconde moitié de l'Holocène, mais avec de plus grandes fluctuations. En ce qui concerne *Betula*, ses pourcentages peuvent être considérés comme stables au cours de l'Holocène. *Pinus* est le seul des cinq taxons à enregistrer des pourcentages plus faibles actuellement qu'au début de l'enregistrement.

Dans le sud de la forêt boréale, les fluctuations sont de plus grande amplitude que dans la ceinture d'argile, le nord de la forêt boréale et la pessière à lichens pour *Betula* et *Pinus*. *Betula* atteint son apogée vers 3000 ans cal. BP et les pourcentages sont demeurés stables depuis. L'apogée de *Pinus* semble avoir eu lieu vers 6000 ans cal. BP et depuis les pourcentages sont en décroissance. Les pourcentages de *Picea* et *Abies* sont relativement faibles comparés à d'autres régions, mais une légère augmentation est observée à la période récente. En ce qui concerne le *Thuja*, comme pour la ceinture d'argile, les pourcentages sont plus élevés autour de 5000 ans cal. BP et diminuent vers l'actuel pour atteindre des valeurs proches de zéro.

2.5 Discussion

2.5.1 Expansion postglaciaire du *Thuja*

La migration postglaciaire de *Thuja occidentalis* a progressé du sud vers le nord, probablement à partir d'un refuge glaciaire dans l'est américain comme ce fut le cas pour *Picea glauca* (de Lafontaine *et al.* 2010) et *Pinus banksiana* (Godbout *et al.* 2005). Pour une même latitude, les sites de la ceinture d'argile ont été colonisés plus tôt que ceux plus à l'est, sur des dépôts mieux drainés et moins riches en carbonates. L'humidité plus élevée des sols de la ceinture d'argile est associée à des fréquences de feux plus faibles que plus à l'est dans le nord de la forêt boréale (Gauthier *et al.* 2015). Le *Thuja* étant mal adapté aux fréquences de feux élevées (Bergeron et Dansereau 1993; Denneler *et al.* 2008), cela pourrait expliquer la colonisation plus rapide de la ceinture d'argile. De plus, le *Thuja* est souvent associé aux sites riches en carbonates (Liu 1990), comme les dépôts de la ceinture d'argile (Veillette *et al.* 2004). Il est par ailleurs intéressant de noter que, suite à l'expansion maximale du *Thuja* entre 7000 et 4000 ans cal. BP, l'espèce s'est maintenue principalement sur la ceinture d'argile. Cela pourrait s'expliquer par les fréquences de feux plus faibles sur la ceinture d'argile (Gauthier *et al.* 2015) ou par l'abondance initiale plus élevée de *Thuja* dans cette zone. Ces résultats renforcent l'hypothèse émise par Paul *et al.* (2014) selon laquelle le régime de feu est plus important que la teneur en carbonates du sol ou que le climat pour expliquer le patron de répartition du *Thuja* à sa limite nordique. En effet, plusieurs populations marginales de *Thuja* sont situées en bordure de lacs ou sur des escarpements rocheux, c.-à-d. à des endroits relativement à l'abri du feu (Matthes *et al.* 2008; Denneler *et al.* 2008). D'autres espèces boréales ont une répartition contrôlée principalement par les perturbations (Lozon et MacIsaac 1997; Rupp *et al.* 2000; Asselin *et al.* 2003).

Les diagrammes polliniques des sites les plus au nord et à l'est (lac Nano, lac Marie-Eve et lac CH2) ont peu de niveaux représentant des pourcentages polliniques de *Thuja*

supérieurs à 0,41% et, lorsque les pourcentages sont supérieurs à la valeur seuil, leurs valeurs demeurent faibles (Annexe 1). Les relevés de végétation effectués dans ces régions par France Oris et son équipe ne révèlent pas la présence de *Thuja* actuellement (France Oris, communication personnelle). Il se pourrait donc que les quelques occurrences de pourcentages polliniques au-delà du seuil de présence soient dus au transport à longue distance de grandes quantités de pollen, possiblement par des courants de convection causés par des incendies forestiers (Pisaric 2002), ou lors d'épisodes de systèmes de très basse pression atmosphérique (Campbell *et al.* 1999). Le *Thuja* n'aurait donc peut-être jamais été présent à ces sites. Le site CH2, près de Chibougamau, ne présente aucun pourcentage supérieur à 0,41 % depuis plus de 2000 ans. Pourtant, les relevés de végétation du Service canadien des forêts et les modélisations de Beaudoin *et al.* (2013) semblent montrer une présence de *Thuja* à l'est de la ceinture d'argile. Il s'agit vraisemblablement d'individus ou d'îlots épars dont la faible abondance ne laisse pas de trace dans les diagrammes polliniques.

L'analyse des variations holocènes des pourcentages polliniques des principales espèces arborescentes de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord montre que le *Thuja* présente une dynamique singulière sur l'ensemble de la région étudiée. Quel que soit le changement (expansion ou déclin), l'amplitude est plus marquée pour *Thuja* que pour les autres espèces. Ces résultats confirment ceux d'études précédentes sur la migration postglaciaire de *Thuja* (Liu 1990; Richard 1993; Payette 1993). De plus, *Thuja* est la seule espèce dont les pourcentages polliniques sont en déclin constant depuis environ 3000 ans, et ce, dans les trois régions étudiées. La composition des espèces dominantes ne change pas – peu d'espèces disparaissent ou apparaissent (sauf pour les sites les plus au nord) – mais leurs abondances relatives varient. Lorsqu'on s'attarde aux régions plus nordiques, les feux sont généralement plus grands que dans le sud de la forêt boréale (Hély *et al.* 2010). Ceci pose plus de problèmes pour la régénération des espèces comme le *Thuja*, qui a besoin de territoires refuges avec des individus matures vivants pour pouvoir recoloniser le

milieu, comme *Abies balsamea* (Asselin *et al.* 2001), mais contrairement à *Pinus* ou *Picea* qui possèdent des cônes sérotineux ou semi-sérotineux favorisant la dispersion des graines (Burns et Honkala 1990). Le *Thuja* est par conséquent plus sensible aux changements environnementaux que les autres espèces (amplitudes plus marquées) et l'espèce semble également moins résiliente (déclin continu vs remontée pour les autres espèces).

2.5.2 *Thuja* et *Abies*, « pareils, mais différents »

Dans l'est de l'Amérique du Nord, *Abies* et *Thuja* sont souvent considérés ensemble, en tant qu'espèces typiques des peuplements de fin de succession en forêt boréale mixte. Les deux espèces sont tolérantes à l'ombre mais intolérantes aux feux (Burns et Honkala 1990) et requièrent la présence d'individus survivants après un incendie pour recoloniser les sites (Asselin *et al.* 2001). Or, les variations polliniques holocènes de *Thuja* et *Abies* présentent des patrons nettement différents. Bien que les deux espèces semblent avoir profité des conditions climatiques favorables de l'Hypsithermal, associées dans certaines régions à des fréquences de feux plus faibles (Richard 1995; Carcaillet et Richard 2000; Ali *et al.* 2008), le *Thuja* en aurait profité davantage et plus tôt, alors que le sapin aurait maintenu son abondance jusqu'au Néoglaciale, pendant que le *Thuja* déclinait. Dans la période récente, l'optimum climatique médiéval, associé à des fréquences de feux plus élevées (Hunt 2006; El-Guellab *et al.* 2015), ainsi que le Petit Âge glaciaire qui a suivi semblent avoir accentué le déclin du *Thuja*, alors que le sapin serait parvenu à se maintenir. Lorsque l'intervalle de retour des feux est long (>250 ans), *Abies* et *Thuja* sont également favorisés, mais lorsque l'intervalle entre les feux est plus court (< 250 ans), *Thuja* est pratiquement absent alors que *Abies* arrive à se maintenir (Bergeron 1998).

2.6 Conclusion

Cette étude permet d'établir un portrait général de la dynamique holocène du *Thuja* et des espèces compagnes dans la région nordique de son aire de répartition. L'Hypsithermal correspond à une période favorable au *Thuja*. À cette époque, les fréquences de feux étaient plus faibles dans les régions étudiées, ce qui aurait permis la progression vers le nord du *Thuja* comme le suggérait l'hypothèse 1. La ceinture d'argile semble avoir été un territoire favorable à la colonisation rapide par le *Thuja* à l'Hypsithermal avant de peut-être coloniser des territoires plus à l'est, ce qui appuie l'hypothèse 2. L'espèce ne semble toutefois pas s'être établie de façon stable sur les territoires du nord de la forêt boréale, de la pessière à lichens à l'est de la ceinture d'argile. Par ailleurs, à partir du Néoglaciale, l'abondance du *Thuja* a diminué en forêt boréale et l'espèce semble s'être concentrée dans la région de la ceinture d'argile. Bien qu'on l'associe souvent aux autres espèces du cortège de fin de succession de la forêt boréale telles que *Abies*, le *Thuja* présente une réponse singulière. Cette espèce est parvenue à se maintenir jusqu'à aujourd'hui sur un vaste territoire, mais sa vulnérabilité aux fortes fréquences de feux pourrait compromettre son maintien à long terme dans le nord de la forêt boréale. Les plans d'aménagement forestier devraient miser sur le maintien de forêts matures de fin de succession sur sols carbonatés à l'abri des perturbations.

2.7 Références

- Ali, A.A., Asselin, H., Larouche, A.C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., et Richard, P.J.H. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, 18(5), 693-703.
- Asselin, H., Fortin, M.-J., et Bergeron, Y. (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Québec boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 140 (1), 29-37.
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M.-J., et 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., et Payette, S. (2005). Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Québec, Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), 307-313.
- Beaudoin, A., Bernier, P.Y., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X.J., Stinson, G., Bergeron, T., Magnussen, S., et Hall, R.J. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through kNN and MODIS imagery (2014) *Canadian Journal of Forest Research*, 44 (5), 521-532.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., et Willis, K.J. (1991). Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18(1), 103-115.
- Bergeron, Y. et Dansereau, P.-R. (1993). Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* 4(6), 827-832.
- Bergeron, Y. (1998). Les conséquences des changements climatiques sur la fréquence des feux et la composition forestière au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. *Géographie physique et Quaternaire*, 52 (2), 167-173.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
- Blarquez, O., Vannière, B., Marlon, J.R., Daniau, A.L., Power, M.J., Brewer, S., et Bartlein, P.J. (2014). paleofire: an R package to analyse sedimentary charcoal records from the Global Charcoal Database to reconstruct past biomass burning. *Computers et Geosciences*, 72, 255-261.

- Brown, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124(2), 255-279.
- Burns R.M., etHonkala B.H. (1990). Silvics of North America. Agriculture Handbook 654. *United States Department of Agriculture, Forest Service*, Washington, DC.
- Campbell, I.D., McDonald, K., Flannigan, M.D., etKringayark, J. (1999). Long-distance transport of pollen into the Arctic. *Nature*, 399(6731), 29-30.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., et Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Carcaillet, C., et 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., Fréchette, B., Gauthier, S., et Prairie, Y.T. (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89(6), 930-946.
- Carcaillet, C., Richard, P.J.H., Bergeron, Y., Fréchette, B., etAli, A.A. (2010) Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1026-1039.
- Cole, H.S. (1969). Objective reconstruction of the paleoclimate record through application of eigenvectors of present-day pollen spectra and climate to the late Quaternary pollen stratigraphy. *Thèse de doctorat*. University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, USA.
- de Lafontaine G., Turgeon J., et Payette S. (2010) Phylogeography of white spruce (*Piceaglauca*) in eastern North America reveals contrasting ecological trajectories. *Journal of Biogeography*, 37(4), 741-751.
- de Lafontaine, G., et Payette, S. (2011). Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 30(7), 867-875.

- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron Y., et Bégin, 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.
- El-Guellab, A., Asselin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y., et Ali, A.A. (2015). Holocene variations of wildfire occurrence as a guide for sustainable management of the northeastern Canadian boreal forest. *Forest Ecosystems*, 2(1), 1-7.
- Frelich, L.E., et Reich, P.B. (1995). Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs*, 65(3), 325-346.
- Garralla, S. (1991). L'analyse pollinique des sédiments d'un lac de la région de Chibougamau, Québec. *Mémoire de maîtrise*. Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada.
- Garralla, S., et K. Gajewski. (1992). Holocene vegetation history of the boreal forest near Chibougamau, central Quebec. *Canadian Journal of Botany* 70(7), 1364-1368.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z., et Schepaschenko, D.G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822.
- Girardin, M.P., Ali, A.A., Carcaillet, C., Blarquez, O., Hély, C., Terrier, A., Genries, A., et Bergeron, Y. (2013). Vegetation limits the impact of a warm climate on boreal wildfires. *New Phytologist*, 199(4), 1001-1011.
- Godbout, J., Jaramillo-Correa, J.P., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2005). A mitochondrial DNA minisatellite reveals the postglacial history of jack pine (*Pinus banksiana*), a broad-range North American conifer. *Molecular Ecology*, 14(11), 3497-3512.
- Gordon, D.L. (1990). Prehistoric occupations at Lake Temagami. Pages 152-183 dans M. Bray et A. Thomson (Dir.). *Temagami: a debate on wilderness*. Dunburn Press, Toronto, Ontario, Canada.
- Gordon, D.L., et McAndrews, J.H. (1992). Field testing a model of paleohydrology for prehistoric site prediction at Lake Temagami, northeastern Ontario. *Annual Archaeological Report, Ontario*, 3, 80-86.
- Grotte, K.L., Heinrichs, D.K., et Tardif, J.C. (2012). Old-growth characteristics of disjunct *Thuja occidentalis* stands at their northwestern distribution limit, Central Canada. *Natural Areas Journal*, 32(3), 270-282.

- Groupe de travail sur la stratification écologique. (1995). Cadre écologique national pour le Canada. *Agriculture et Agroalimentaire Canada, Direction générale de la recherche, Centre de recherches sur les terres et les ressources biologiques, et Environnement Canada, Direction générale de l'état de l'environnement, Direction de l'analyse des écozones*, Ottawa/Hull. Rapport et carte nationale 1/7 500000.
- Grimm, E.C., et Jacobson Jr., G.L. (1992). Fossil-pollen evidence for abrupt climate changes during the past 18 000 years in eastern North America. *Climate Dynamics*, 6(3-4), 179-184.
- Haas, J.N., Richoz, I., Tinner, W., et Wick, L. (1998). Synchronous Holocene climatic oscillations recorded on the Swiss plateau and at timberline in the Alps. *Holocene*, 8(3), 301-309.
- Hély, C., Girardin, M.P., Ali, A.A., Carcaillet, C., Brewer, S., et Bergeron, Y. (2010). Eastern boreal North American wildfire risk of the past 7000 years: A model-data comparison. *Geophysical Research Letters*, 37(14), L14709.
- 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: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri et L.A. Meyer (Dir.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.
- Jackson, S.T., et Overpeck, J.T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26(4), 194-220.
- Johnston, W.F. (1990). *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar. Dans Burns R.M. et Honkala B.H. (Dir.) *Silvics of North America*, vol. 1, Conifers. USDA Forest Service, Washington DC.
- Kullman, L. (1987). Little Ice Age decline of a cold marginal *Pinus sylvestris* forest in the Swedish Scandes. *New Phytologist*, 106(3), 567-584.
- Lavrinenko, I.A., et Lavrinenko, O.V. (1999). Relict spruce forest "islands" in the Bolshezemelskaya tundra—Control sites for long-term climatic monitoring. *Chemosphere*, 1(4), 389-402.

- Liu, K.-B., et Lam, N.S.-N. (1985). Paleovegetational reconstruction based on modern and fossil pollen data: an application of discriminant analysis. *Annals of the Association of American Geographers*, 75(1), 115-130
- 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.
- Lozon, J.D., et MacIsaac, H.J. (1997). Biological invasions: Are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews*, 5(2), 131-144.
- Mansuy, N., Gauthier, S., Robitaille, A., et Bergeron, Y. (2012). Regional patterns of postfire canopy recovery in the northern boreal forest of Quebec: interactions between surficial deposit, climate, and fire cycle. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7), 1328-1343.
- Marlon, J., Bartlein, P.J., et Whitlock, C. (2006). Fire-fuel-climate linkages in the northwestern USA during the Holocene. *The Holocene*, 16(8), 1059-1071.
- Matthes, U., Kelly, P.E., et Larson, D.W. (2008). Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 2923-2931.
- McAndrews, J.H., et Power, D.M. (1973). Palynology of the Great Lakes: the surface sediments of Lake Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences* 10(5), 777-792.
- McAndrews, J.H. (1981). Late Quaternary climate of Ontario: temperature trends from the fossil pollen record. Pages 319-333 in W.C. Mahaney (Dir.). *Quaternary paleoclimate. Geographycal Abstracts*, Ltd., University of East Anglia, Norwich, United Kingdom.
- McAndrews, J.H., et Campbell, I.D. (1993). 6 ka mean July temperature in eastern Canada from Bartlein et Webb's (1985) pollen transfer functions: comments and illustrations. Pages 22-25 dans A. Telka (Dir.). *Proxy climate data and models of the six thousand years before present time interval: the Canadian perspective*. Canadian Global Change Program Incidental Report Series IR93-3. The Royal Society of Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., et Leduc, A. (2007). Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 90-102.

- Oris, F., Ali, A.A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y., et Finsinger, W. (2014a). 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.
- Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hély, C., Blarquez, O., Ferland, M.-E., Bergeron, Y., et Ali, A.A. (2014b). Long-term fire history in northern Quebec: Implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 675-683.
- Parent, J., et Richard, P.J.H. (1990). Pollen morphology of Cupressaceae from eastern Canada and northeastern United States applied to the study of Quaternary sediments. *Canadian Journal of Botany*, 68(1), 79-89.
- Parnesan, C., et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Paul, V., (2011). Les facteurs écologiques limitant la répartition nordique du *Thuja occidentalis* L. *Mémoire de maîtrise*. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada.
- Paul, V., Bergeron, Y., et 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. (1993). The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 7-30.
- Payette, S., et Lavoie, C. (1994). The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes. *Environmental Reviews*, 2(1), 78-90.
- Payette, S., Fortin, M.-J., et Gamache, I. (2001). The subarctic forest-tundra: The structure of a biome in a changing climate. *BioScience*, 51(9), 709-718.
- Payette, S., Eronen, M., et Jasinski, P. (2002). The circumboreal tundra-taiga interface: late Pleistocene and Holocene changes. *Ambio Special Report*, 12, 15-22.
- Pisaric, M.F. (2002). Long-distance transport of terrestrial plant material by convection resulting from forest fires. *Journal of Paleolimnology*, 28(3), 349-354.

- Power, M., Marlon, J., Ortiz, N., Bartlein, P., Harrison, S., Mayle, F., Ballouche, A., Bradshaw, R., Carcaillet, C., Cordova, C., Mooney, S., Moreno, P., Prentice, I., Thonicke, K., Tinner, W., Whitlock, C., Zhang, Y., Zhao, Y., Ali, A., Anderson, R., Beer, R., Behling, H., Briles, C., Brown, K., Brunelle, A., Bush, M., Camill, P., Chu, G., Clark, J., Colombaroli, D., Connor, S., Daniau, A. L., Daniels, M., Dodson, J., Doughty, E., Edwards, M., Finsinger, W., Foster, D., Frechette, J., Gaillard, M. J., Gavin, D., Gobet, E., Haberle, S., Hallett, D., Higuera, P., Hope, G., Horn, S., Inoue, J., Kaltenrieder, P., Kennedy, L., Kong, Z., Larsen, C., Long, C., Lynch, J., Lynch, E., McGlone, M., Meeks, S., Mensing, S., Meyer, G., Minckley, T., Mohr, J., Nelson, D., New, J., Newnham, R., Noti, R., Oswald, W., Pierce, J., Richard, P., Rowe, C., Sanchez Goñi, M., Shuman, B., Takahara, H., Toney, J., Turney, C., Urrego-Sanchez, D., Umbanhowar, C., Vandergoes, M., Vanniere, B., Vescovi, E., Walsh, M., Wang, X., Williams, N., Wilmshurst, J., et Zhang, J., (2008). Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, 30(7), 887–907.
- Richard, P.J.H. (1976). Relations entre la végétation actuelle et le spectre pollinique au Québec. *Le Naturaliste canadien*, 103, 53-66.
- Richard, P.J.H. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(1), 77-94.
- Richard, P.J.H. (1993). Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au Québec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 31-68.
- Richard, P.J.H. (1995). Le couvert végétal du Québec-Labrador il y a 6000 ans BP: essai. *Géographie physique et Quaternaire*, 49(1), 117-140.
- Rupp, T.S., Chapin, F.S., et Starfield, A.M. (2000). Response of subarctic vegetation to transient climatic change on the Seward Peninsula in north-west Alaska. *Global Change Biology*, 6(5), 541-555.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Hueneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. et Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Senici, D., Lucas, A., Chen, H.Y.H., Bergeron, Y., Larouche, A., Brossier, B., Blarquez, O., et Ali, A.A. (2013). Multi-millennial fire frequency and tree abundance differ between xeric and mesic boreal forests in central Canada. *Journal of Ecology*, 101(2), 356-367.

- Skinner, R.G. (1973). Quaternary stratigraphy of the Moose River basin, Ontario, Canada. *Geological Survey Bulletin*, 225, 77.
- Terasmae, J., et Anderson, T.W. (1970). Hypsithermal range extension of white pine (*Pinus strobus* L.) in Quebec, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 7(2), 406-413.
- Tinner, W., et Lotter, A.F. (2001). Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology*, 29(6), 551-554.
- Tinner, W., et Hu, F.S. (2003). Size parameters, size-class distribution and areanumber relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction. *The Holocene* 13(4), 499–505.
- Vincent, J.-S. (1973). A palynological study for the Little Clay Belt, northwestern Québec. *Naturaliste canadien*, 100, 59-70.
- Veillette, J.J., Paradis, S.J., etBuckle, J. (2004). Bedrock and surficial geology of the general area around Rouyn-Noranda, Quebec and Ontario. *Metals in the environment around smelters: the GSC-MITE point sources project at Rouyn-Noranda (Quebec) and Belledune (New Brunswick)*. Geological Survey of Canada, Bulletin, 584.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

La ceinture d'argile semble représenter un territoire singulier dans la dynamique holocène du *Thuja*. L'espèce y est installée en premier lieu au début de l'Hypsithermal, avant de rayonner vers d'autres territoires. La ceinture d'argile constitue aussi un territoire où le *Thuja* est parvenu à se maintenir malgré l'installation de conditions climatiques et de régimes de perturbations moins favorables au Néoglaaciaire. Le *Thuja* apparaît comme une espèce particulièrement sensible et vulnérable au feu comparativement aux autres espèces dominantes de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord. C'est le seul des taxons étudiés à présenter actuellement les pourcentages polliniques les plus faibles de toute la période postglaciaire, et ce, dans toutes les zones étudiées. Dans le contexte de fréquences de feux élevées prévu pour les prochaines décennies, le maintien de *Thuja* semble compromis à la limite nordique de son aire de répartition, sauf sur les sols argileux humides et carbonatés.

Le genre Cupressaceae inclut le *Thuja* ainsi que le *Juniperus* dont la limite de répartition est plus nordique, ce qui peut avoir entraîné une surestimation de la présence effective de *Thuja* dans les régions les plus au nord. Cette contrainte est due au manque de précision de certains sites dans la base de données Neotoma. Néanmoins, *Juniperus* est une espèce arbustive et, selon Liu (1990), le pollen de Cupressaceae correspond plus au *Thuja* qu'au *Juniperus*. Cependant, dans certains sites comme le lac Yelle, la réponse des Cupressaceae au changement climatique serait principalement attribuable au *Juniperus* (Richard 1980).

Peu d'études existent pour discuter de la présence effective d'une espèce lorsque la qualification du pollen s'arrête au niveau du genre comme pour le *Thuja*. Parfois, les études s'appuient sur la présence de macrofossiles végétaux comme dans le cas de Liu (1990). Mais faire une synthèse régionale de données implique une perte d'information car des analyses macrofossiles ne sont pas toujours associées aux analyses polliniques. Il faudrait effectuer des études de calibration de données issues de trappes de pollen dans des lacs et sur les sols des bassins versants de différents types de territoires (ouvert/fermé; au centre/nord de l'aire de répartition; présence/absence de l'espèce). De plus, il apparaît nécessaire d'augmenter le nombre d'enregistrements polliniques dans certaines régions, notamment le till de Cochrane et le centre du Québec, pour dresser un portrait plus complet de la dynamique forestière holocène.

La présente étude est basée sur les pourcentages polliniques puisqu'il n'a pas été possible de calculer des influx pour tous les sites en raison du manque d'information disponible dans la base de données Neotoma. Les résultats doivent par conséquent être considérés avec vigilance puisque les pourcentages sont relatifs, ce qui implique qu'ils peuvent fluctuer alors que l'abondance réelle de l'espèce demeure stable, et vice-versa.

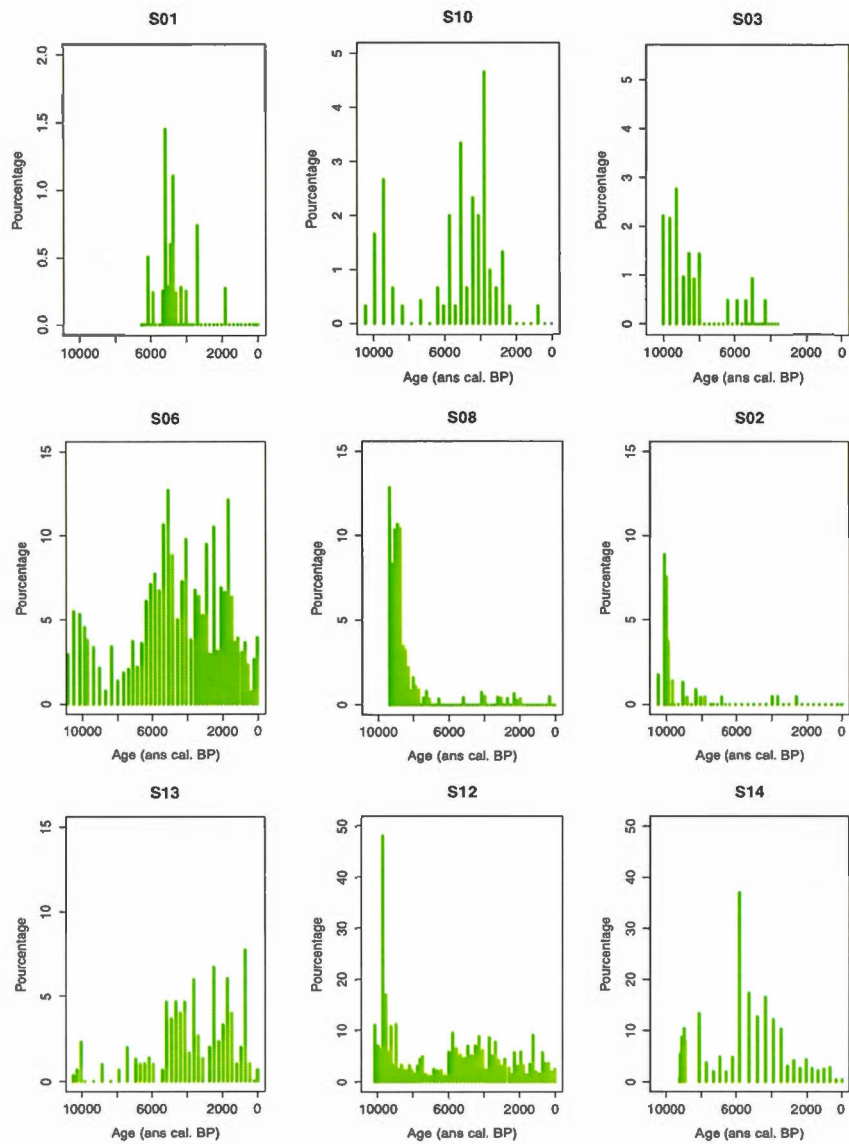
L'aménagement forestier et la conservation des espèces nécessitent des informations sur les effets des changements planétaires, à court terme comme à long terme. La dynamique à long terme des écosystèmes est incontournable à prendre en compte dans une perspective d'aménagement écosystémique des forêts face aux changements planétaires (climat, régimes de perturbations naturelles, exploitation des ressources forestières). Comprendre la dynamique forestière nécessite de déterminer les facteurs locaux et généraux qui contrôlent la répartition des espèces. Ces connaissances permettent, entre autres, de prévoir les réponses des écosystèmes forestiers aux changements environnementaux.

Préserver des îlots de forêts matures sur sols carbonatés semble essentiel pour assurer le maintien des zones refuges de *Thuja* dans la région. Comme le présentent Senici *et al.* (2013), les facteurs locaux comme l'humidité des sols doivent être inclus dans les modèles prédictifs de réponse de la végétation aux changements climatiques pour envisager les réponses à moyen et à long termes. Il serait intéressant d'observer à une échelle spatiale plus fine les réponses et les comportements de *Thuja occidentalis* et d'autres espèces de fin de succession face aux perturbations. La pédoanthracologie permettrait par exemple de vérifier si les processus observés à l'échelle d'une population sont les mêmes qu'à l'échelle du paysage ou des méta-populations.

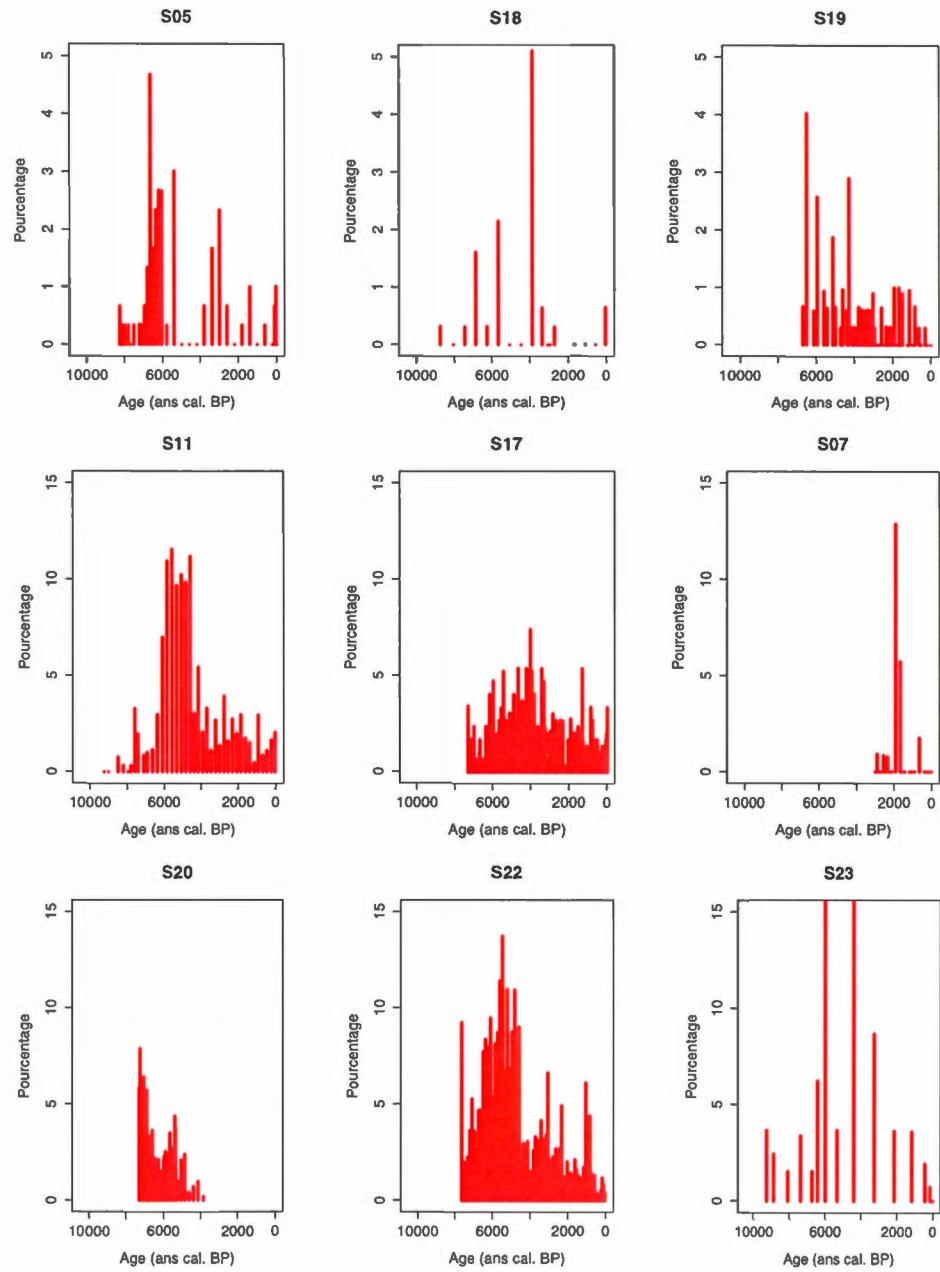
ANNEXE A

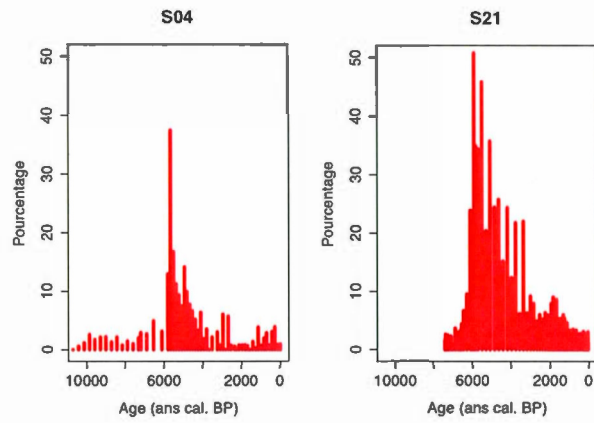
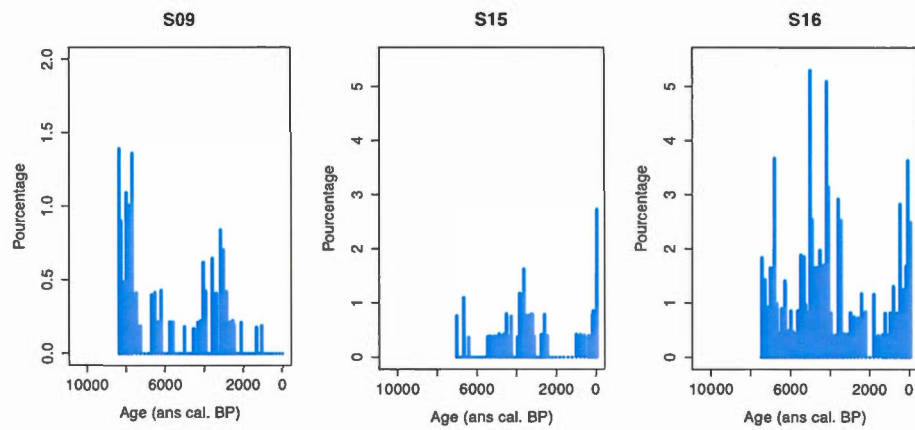
Pourcentages pollinique de Cupressaceae pour chacun des sites d'étude. Les sites sont regroupés par territoire : sud de la forêt boréale en vert, ceinture d'argile et till de Cochrane en rouge, nord de la forêt boréale et pessière à lichens en bleu. Voir le Tableau 2.1 pour les caractéristiques des sites.

Sud de la forêt boréale



Ceinture d'argile



Ceinture d'argile (suite)**Toundra forestière et nord de la forêt boréale**

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., et Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111.
- Ali, A.A., Carcaillet, C., et Bergeron, Y. (2009a). 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.A., Higuera, P.E., Bergeron, Y., et Carcaillet, C. (2009b). Comparing fire-history interpretations based on area, number and estimated volume of macroscopic charcoal in lake sediments. *Quaternary Research*, 72(3), 462-468.
- Ali, A.A., Asselin, H., Larouche, A.C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., et Richard, P.J.H. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, 18(5), 693-703.
- Apps, M.J., Kurz, W.A., Luxmoore, R.J., Nilsson, L.O., Sedjo, R.A., Schmidt, R., Simpson, L.G., et Vinson, T.S. (1993). Boreal forests and tundra. *Water, Air, and Soil Pollution*, 70(1-4), 39-53.
- Asselin, H., et Payette, S. (2005). Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Québec, Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), 307-313.
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M.-J., et 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., Fortin, M.-J., et Bergeron, Y. (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Québec boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 140 (1), 29-37.
- Beaudoin, A., Bernier, P.Y., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X.J., Stinson, G., Bergeron, T., Magnussen, S., et Hall, R.J. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through kNN and MODIS imagery (2014) *Canadian Journal of Forest Research*, 44 (5), 521-532.

- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C., et Willis, K.J. (1991). Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18(1), 103-115.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Girardin, M. P., et Carcaillet, C. (2011). Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1127-1139.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
- Bergeron, Y. (1998). Les conséquences des changements climatiques sur la fréquence des feux et la composition forestière au sud-ouest de la forêt boréale québécoise. *Géographie physique et Quaternaire*, 52 (2), 167-173.
- Bergeron, Y., Leduc, A., et Li, T.-X. (1997). Explaining the distribution of *Pinus* spp. in a Canadian boreal insular landscape. *Journal of Vegetation Science*, 8(1), 37-44.
- Bergeron, Y. et Dansereau, P.-R. (1993). Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* 4(6), 827-832.
- Bergeron, Y., et Dubuc, M. (1988). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79(1-2), 51-63.
- Bergeron, Y., et Bouchard, A. (1984). Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Quebec. *Vegetatio*, 56(1), 45-63.
- Blarquez, O., Ali, A.A., Girardin, M.P., Grondin, P., Fréchette, B., Bergeron, Y., et Hély, C. (2015). Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. *Scientific Reports*, 5, 13356.
- Blarquez, O., Vannière, B., Marlon, J.R., Danianu, A.L., Power, M.J., Brewer, S., et Bartlein, P.J. (2014). paleofire: an R package to analyse sedimentary charcoal records from the Global Charcoal Database to reconstruct past biomass burning. *Computers et Geosciences*, 72, 255-261.
- Boisvert-Marsh, L., Périé, C., et De Blois, S. (2014). Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes. *Ecosphere*, 5(7), 1-33.

- Bonan, G.B., Chapin, F.S., et Thompson, S.L. (1995). Boreal forest and tundra ecosystems as components of the climate system. *Climatic Change*, 29(2), 145-167.
- Brandt, J.P. (2010). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17, 101-161.
- Brown, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124(2), 255-279.
- Burns R.M., et Honkala B.H. (1990). Silvics of North America. Agriculture Handbook 654. *United States Department of Agriculture, Forest Service*, Washington, DC.
- Caccianiga, M., et Payette, S. (2006). Recent advance of white spruce (*Picea glauca*) in the coastal tundra of the eastern shore of Hudson Bay (Québec, Canada). *Journal of Biogeography*, 33(12), 2120-2135.
- Campbell, I.D., McDonald, K., Flannigan, M.D., et Kringayark, J. (1999). Long-distance transport of pollen into the Arctic. *Nature*, 399(6731), 29-30.
- Carcaillet, C., Richard, P.J.H., Bergeron, Y., Fréchette, B., et Ali, A.A. (2010) Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1026-1039.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J., Fréchette, B., Gauthier, S., et Prairie, Y.T. (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89(6), 930-946.
- Carcaillet, C., et Richard, P.J.H. (2000). Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics*, 16(7), 549-559.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., et Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Charron, I., et Greene, D.F. (2002). Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(9), 1607-1615.

- Clark, J.S. (1998). Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, 152(2), 204-224.
- Cole, H.S. (1969). Objective reconstruction of the paleoclimate record through application of eigenvectors of present-day pollen spectra and climate to the late Quaternary pollen stratigraphy. *Thèse de doctorat*. University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, USA.
- Cyr, D., Gauthier, S., et Bergeron, Y. (2012). The influence of landscape-level heterogeneity in fire frequency on canopy composition in the boreal forest of eastern Canada. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 140-150.
- Cyr, D., Gauthier, S., et 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., et Shaw, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673-679.
- de Lafontaine, G., et Payette, S. (2011). Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 30(7), 867-875.
- de Lafontaine G., Turgeon J., et Payette S. (2010) Phylogeography of white spruce (*Picea glauca*) in eastern North America reveals contrasting ecological trajectories. *Journal of Biogeography*, 37(4), 741-751.
- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron Y., et Bégin. 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., et 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.
- El-Guellab, A., Asselin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y., et Ali, A.A. (2015). Holocene variations of wildfire occurrence as a guide for sustainable management of the northeastern Canadian boreal forest. *Forest Ecosystems*, 2(1), 1-7.
- Fenton, N.J., et Bergeron, Y. (2011). Dynamic old-growth forests? A case study of boreal black spruce forest bryophytes. *Silva Fennica*, 45(5), 983-994.
- Filion, L. (1984). A relationship between dunes, fire and climate recorded in the Holocene deposits of Quebec. *Nature*, 309(5968), 543-546.

- Flannigan, M.D., Bergeron, Y., Engelmark, O., et Wotton, B.M. (1998). Future Wildfire in Circumboreal Forests in Relation to Global Warming. *Journal of Vegetation Science*, 9, 469-476.
- Flannigan, M.D., Logan, K.A., Amiro, B.D., Skinner, W.R., et Stocks, B.J. (2005). Future area burned in Canada. *Climatic Change* 72(1-2), 1-16.
- Frelich, L.E., et Reich, P.B. (1995). Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs*, 65(3), 325-346.
- Gagnon, R., et Payette, S. (1985). Régression holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany*, 63(7), 1213-1225.
- Gamache, I., Jaramillo-Correa, J.P., Payette, S., et 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.
- Garralla, S., et K. Gajewski. (1992). Holocene vegetation history of the boreal forest near Chibougamau, central Quebec. *Canadian Journal of Botany* 70(7), 1364-1368.
- Garralla, S. (1991). L'analyse pollinique des sédiments d'un lac de la région de Chibougamau, Québec. *Mémoire de maîtrise*. Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada.
- Gaston, K.J. (2003). The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press on Demand.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A.Z., et Schepaschenko, D.G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822.
- Gavin, D.G., Feng, S.H., Lertzman, K., et Corbett, P. (2006). Weak climatic control of stand-scale fire history during the late Holocene. *Ecology*, 87(7), 1722-1732.
- Girardin, M.P., Ali, A.A., Carcaillet, C., Blarquez, O., Hély, C., Terrier, A., Genries, A., et Bergeron, Y. (2013). Vegetation limits the impact of a warm climate on boreal wildfires. *New Phytologist*, 199(4), 1001-1011.

- Girardin, M.P., Flannigan, M.D., Tardif, J.C., et Bergeron, Y. (2008). Climatologie, météorologie et feux de forêt. Dans Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., et Bergeron, Y. (Dir.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Sainte-Foy, Québec. 83-107.
- Godbout, J., Jaramillo-Correa, J.P., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2005). A mitochondrial DNA minisatellite reveals the postglacial history of jack pine (*Pinus banksiana*), a broad-range North American conifer. *Molecular Ecology*, 14(11), 3497-3512.
- Gordon, D.L., et McAndrews, J.H. (1992). Field testing a model of paleohydrology for prehistoric site prediction at Lake Temagami, northeastern Ontario. *Annual Archaeological Report, Ontario*, 3, 80-86.
- Gordon, D.L. (1990). Prehistoric occupations at Lake Temagami. Pages 152-183 dans M. Bray et A. Thomson (Dir.). *Temagami : a debate on wilderness*. Dunburn Press, Toronto, Ontario, Canada.
- Greene, D.F., Gauthier, S., Noë, J., Rousseau, M., et Bergeron, Y. (2006). A field experiment to determine the effect of post-fire salvage on seedbeds and tree regeneration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(2), 69-74.
- Grimm, E.C., et Jacobson Jr., G.L. (1992). Fossil-pollen evidence for abrupt climate changes during the past 18 000 years in eastern North America. *Climate Dynamics*, 6(3-4), 179-184.
- Grotte, K.L., Heinrichs, D.K., et Tardif, J.C. (2012). Old-growth characteristics of disjunct *Thuja occidentalis* stands at their northwestern distribution limit, Central Canada. *Natural Areas Journal*, 32(3), 270-282.
- Groupe de travail sur la stratification écologique. (1995). Cadre écologique national pour le Canada. *Agriculture et Agroalimentaire Canada, Direction générale de la recherche, Centre de recherches sur les terres et les ressources biologiques, et Environnement Canada, Direction générale de l'état de l'environnement, Direction de l'analyse des écozones*, Ottawa/Hull. Rapport et carte nationale 1/7 500000.
- Guisan, A., et Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3), 147-186.
- Haas, J.N., Richoz, I., Tinner, W., et Wick, L. (1998). Synchronous Holocene climatic oscillations recorded on the Swiss plateau and at timberline in the Alps. *Holocene*, 8(3), 301-309.

- Hampe, A., et Petit, R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461-467.
- Hély, C., Girardin, M.P., Ali, A.A., Carcaillet, C., Brewer, S., et Bergeron, Y. (2010). Eastern boreal North American wildfire risk of the past 7000 years: A model-data comparison. *Geophysical Research Letters*, 37(14), L14709.
- Hély, C., Bergeron, Y., et Flannigan, M. D. (2000). Effects of stand composition on fire hazard in mixed-wood Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 813-824.
- Hu, F.S., Brubaker, L.B., Gavin, D.G., Higuera, P.E., Lynch, J.A., Rupp, T.S., et Tinner, W. (2006). How climate and vegetation influence the fire regime of the Alaskan boreal biome: The Holocene perspective. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11(4), 829-846.
- Hunt, B.G. (2006). The Medieval Warm Period, the Little Ice Age and simulated climatic variability. *Climate Dynamics*, 27(7-8), 677-694.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), 415-427.
- IPCC (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri et L.A. Meyer (Dir.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.
- Iverson, L.R., et Prasad, A.M. (1998). Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs*, 68(4), 465-485.
- Jackson, S.T., et Overpeck, J.T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26(4), 194-220.
- Jacobson, G.L. Jr., et Dieffenbacher-Krall, A. (1995). White pine and climate change: insights from the past. *Journal of Forestry*, 93, 39-42.
- Johnston, E.A., Fryer, G.I., et Heathcote, M.J. (1990). The influence of man and climate on frequency of fire in the interior wet belt forest, British Columbia. *Journal of Ecology*, 78(2), 403-412.

- Johnston, W.F. (1990). *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar. Dans Burns R.M. et Honkala B.H. (Dir.) *Silvics of North America*, vol. 1, Conifers. *USDA Forest Service*, Washington DC.
- Kerwin, M.W., Overpeck, J.T., Webb, R.S., et Anderson, K.H. (2004). Pollen-based summer temperature reconstructions for the eastern Canadian boreal forest, subarctic, and Arctic. *Quaternary Science Reviews*, 23(18-19), 1901-1924.
- Krawchuk, M.A., Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Van Dorn, J., Hayhoe, K. (2009). Global pyrogeography: The current and future distribution of wildfire. *PLoS one*, 4(4), 5102, .
- Kullman, L. (1987). Little Ice Age decline of a cold marginal *Pinus sylvestris* forest in the Swedish Scandes. *New Phytologist*, 106(3), 567-584.
- Lavrinenko, I.A., et Lavrinenko, O.V. (1999). Relict spruce forest "islands" in the Bolshezemelskaya tundra—Control sites for long-term climatic monitoring. *Chemosphere*, 1(4), 389-402.
- 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.
- Liu, K.-B., et Lam, N.S.-N. (1985). Paleovegetational reconstruction based on modern and fossil pollen data: an application of discriminant analysis. *Annals of the Association of American Geographers*, 75(1), 115-130
- Lloyd, A.H., Fastie, C.L., Eisen, H. (2007). Fire and substrate interact to control the northern range limit of black spruce (*Picea mariana*) in Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(12), 2480-2493.
- Lloyd, A.H., et Fastie, C.L. (2003). Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience*, 10(2), 176-185.
- Lozon, J.D., et MacIsaac, H.J. (1997). Biological invasions: Are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews*, 5(2), 131-144.
- Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., et 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., et Bergeron, Y. (2012). Regional patterns of postfire canopy recovery in the northern boreal forest of Quebec: interactions between surficial deposit, climate, and fire cycle. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7), 1328-1343.

- Marlon, J., Bartlein, P.J., et Whitlock, C. (2006). Fire-fuel-climate linkages in the northwestern USA during the Holocene. *The Holocene*, 16(8), 1059–1071.
- Matthes, U., Kelly, P.E., et Larson, D.W. (2008). Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 2923-2931.
- McAndrews, J.H., et Campbell, I.D. (1993). 6 ka mean July temperature in eastern Canada from Bartlein et Webb's (1985) pollen transfer functions: comments and illustrations. Pages 22-25 dans A. Telka (Dir.). *Proxy climate data and models of the six thousand years before present time interval: the Canadian perspective*. Canadian Global Change Program Incidental Report Series IR93-3. The Royal Society of Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- McAndrews, J.H. (1981). Late Quaternary climate of Ontario: temperature trends from the fossil pollen record. Pages 319-333 in W.C. Mahaney (Dir.). *Quaternary paleoclimate*. Geographycal Abstracts, Ltd., University of East Anglia, Norwich, United Kingdom.
- McAndrews, J.H., et Power, D.M. (1973). Palynology of the Great Lakes: the surface sediments of Lake Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 10(5), 777-792.
- McKenney, D.W., Pedlar, J.H., Lawrence, K., Campbell, K., et Hutchinson, M.F. (2007). Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *BioScience*, 57(11), 939-948.
- McLachlan, J.S., et Clark, J.S. (2004). Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecology and Management*, 197(1-3), 139-147.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., et Leduc, A. (2007). Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 90-102.
- Mosseler, A., Rajora, O.P., Major, J.E., et Kim, K.-H. (2004). Reproductive and genetic characteristics of rare, disjunct pitch pine populations at the northern limits of its range in Canada. *Conservation Genetics*, 5(5), 571-583.
- Niklasson, M., et Granström, A. (2000). Numbers and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. *Ecology*, 81(6), 1484-1499.

- Oris, F., Ali, A.A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y., et Finsinger, W. (2014a). 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.
- Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hély, C., Blarquez, O., Ferland, M.-E., Bergeron, Y., et Ali, A.A. (2014b). Long-term fire history in northern Quebec: Implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 675-683.
- Overpeck, J.T., Bartlein, P.J., et Webb III, T. (1991). Potential magnitude of future vegetation change in eastern North America: Comparisons with the past. *Science*, 254(5032), 692-695.
- Parent, J., et Richard, P.J.H. (1990). Pollen morphology of Cupressaceae from eastern Canada and northeastern United States applied to the study of Quaternary sediments. *Canadian Journal of Botany*, 68(1), 79-89.
- Parisien, M.-A., et Sirois, L. (2003). Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(2), 243-256.
- Parmesan, C., et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Paul, V., Bergeron, Y., et Tremblay, F. (2014). Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Plant ecology*, 215(2), 181-194.
- Paul, V., (2011). Les facteurs écologiques limitant la répartition nordique du *Thuja occidentalis* L. *Mémoire de maîtrise*. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada.
- Payette, S., Eronen, M., et Jasinski, P. (2002). The circumboreal tundra-taiga interface: late Pleistocene and Holocene changes. *Ambio Special Report*, 12, 15-22.
- Payette, S., Fortin, M.-J., et Gamache, I. (2001). The subarctic forest-tundra: The structure of a biome in a changing climate. *BioScience*, 51(9), 709-718.
- Payette, S., et Lavoie, C. (1994). The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes. *Environmental Reviews*, 2(1), 78-90.

- Payette, S. (1993). The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 7-30.
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Pages 144-169 dans Shugart, H.H., Leemans, R., et Bonan, G.B. (Dir.), *A systems analysis of the global boreal forest*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Pisaric, M.F. (2002). Long-distance transport of terrestrial plant material by convection resulting from forest fires. *Journal of Paleolimnology*, 28(3), 349-354.
- Power, M., Marlon, J., Ortiz, N., Bartlein, P., Harrison, S., Mayle, F., Ballouche, A., Bradshaw, R., Carcaillet, C., Cordova, C., Mooney, S., Moreno, P., Prentice, I., Thonicke, K., Tinner, W., Whitlock, C., Zhang, Y., Zhao, Y., Ali, A., Anderson, R., Beer, R., Behling, H., Briles, C., Brown, K., Brunelle, A., Bush, M., Camill, P., Chu, G., Clark, J., Colombaroli, D., Connor, S., Daniau, A. L., Daniels, M., Dodson, J., Doughty, E., Edwards, M., Finsinger, W., Foster, D., Frechette, J., Gaillard, M. J., Gavin, D., Gobet, E., Haberle, S., Hallett, D., Higuera, P., Hope, G., Horn, S., Inoue, J., Kaltenrieder, P., Kennedy, L., Kong, Z., Larsen, C., Long, C., Lynch, J., Lynch, E., McGlone, M., Meeks, S., Mensing, S., Meyer, G., Minckley, T., Mohr, J., Nelson, D., New, J., Newnham, R., Noti, R., Oswald, W., Pierce, J., Richard, P., Rowe, C., Sanchez Goñi, M., Shuman, B., Takahara, H., Toney, J., Turney, C., Urrego-Sanchez, D., Umbanhowar, C., Vandergoes, M., Vanniere, B., Vescovi, E., Walsh, M., Wang, X., Williams, N., Wilmschurst, J., et Zhang, J., (2008). Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, 30(7), 887-907.
- Richard, P.J.H. (1995). Le couvert végétal du Québec-Labrador il y a 6000 ans BP: essai. *Géographie physique et Quaternaire*, 49(1), 117-140.
- Richard, P.J.H. (1993). Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au Québec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(1-2), 31-68.
- Richard, P.J.H. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(1), 77-94.
- Richard, P.J.H. (1976). Relations entre la végétation actuelle et le spectre pollinique au Québec. *Le Naturaliste canadien*, 103, 53-66.
- Rupp, T.S., Chapin, F.S., et Starfield, A.M. (2000). Response of subarctic vegetation to transient climatic change on the Seward Peninsula in north-west Alaska. *Global*

- Change Biology*, 6(5), 541-555.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. et Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Senici, D., Chen, H.Y.H., Bergeron, Y., et 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.
- Senici, D., Lucas, A., Chen, H.Y.H., Bergeron, Y., Larouche, A., Brossier, B., Blarquez, O., et Ali, A.A. (2013). Multi-millennial fire frequency and tree abundance differ between xeric and mesic boreal forests in central Canada. *Journal of Ecology*, 101(2), 356-367.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 83(3), 247-257.
- Sirois, L. (1997). Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience*, 4(3), 340-352.
- Skinner, R.G. (1973). Quaternary stratigraphy of the Moose River basin, Ontario, Canada. *Geological Survey Bulletin*, 225, 77.
- Soja, A.J., Tchebakova, N.M., French, N.H.F., Flannigan, M.D., Shugart, H.H., Stocks, B.J., Sukhinin, A.I., Parfenova, E.I., Chapin, F.S., et Stackhouse, P.W. Jr. (2007). Climate-induced boreal forest change: predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, 56(3), 274-296.
- Stocks, B.J., et Kauffman, J.B. (1997). Biomass consumption and behavior of wildland fires in boreal, temperate, and tropical ecosystems: Parameters necessary to interpret historic fire regimes and future fire scenarios. Pages 169-188 dans Clark, J.S., Cachier, H., Goldammer, J.G., et Stocks, B.J. (Dir.), *Sediment records of biomass burning and global change*. Springer Berlin Heidelberg.
- Terasmae, J., et Anderson, T.W. (1970). Hypsithermal range extension of white pine (*Pinus strobus* L.) in Quebec, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 7(2), 406-413.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T., et Zimmermann, N.E. (2008). Predicting global change impacts on plant species's distributions: Future

- challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3-4), 137-152.
- Tinner, W., et Hu, F.S. (2003). Size parameters, size-class distribution and areanumber relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction. *The Holocene* 13(4), 499–505.
- Tinner, W., et Lotter, A.F. (2001). Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka. *Geology*, 29(6), 551-554.
- Turner, M.G., Romme, W.H., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., etKratz, T.K. (1993). A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology*, 8(3), 213-227.
- Veillette, J.J., Paradis, S.J., et Buckle, J. (2004). Bedrock and surficial geology of the general area around Rouyn-Noranda, Quebec and Ontario. *Metals in the environment around smelters: the GSC-MITE point sources project at Rouyn-Noranda (Quebec) and Belledune (New Brunswick)*. Geological Survey of Canada, Bulletin, 584.
- Viau, A.E., etGajewski, 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., et Fines, P. (2006). Millennial-scale temperature variations in North America during the Holocene. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 111(9), D09102.
- Vincent, J.-S. (1973). A palynological study for the Little Clay Belt, northwestern Québec. *Naturaliste canadien*, 100, 59-70.
- Willis, K.J., Araújo, M.B., Bennett, K.D., Figueroa-Rangel, B., Froyd, C.A., et Myers, N. (2007). How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society :Biological Sciences*, 362(1478), 175-186.
- Xu, H., Tremblay, F., Bergeron, Y., Paul, V., et Chen, C. (2012). Genetic consequences of fragmentation in "arbor vitae," eastern white cedar (*Thujaoccidentalis* L.), toward the northern limit of its distribution range. *Ecology and Evolution*, 2(10), 2506-2520.