



Université du Québec
à Rimouski

**DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE CHEZ DEUX ESPÈCES D'ARBRES BORÉAUX
EN CONTEXTE D'EXPANSION D'AIRE DE RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **FRÉDÉRIQUE BERGERON**

Juillet 2025

Composition du jury :

Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Guillaume de Lafontaine, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Vincent Maire, examinateur externe, Université du Québec à Trois-Rivières

Dépôt initial le 21 avril 2025

Dépôt final le 6 juillet 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski 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 Rimouski 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 Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier tout d'abord mon directeur de recherche, Guillaume de Lafontaine, de m'avoir permis de réaliser ce fabuleux projet en me guidant à chacune des étapes. Sa disponibilité et son esprit scientifique ont permis de pousser ce projet à son meilleur et je suis choyée d'avoir pu échanger et discuter sur de si beaux sujets avec lui. Merci également de m'avoir donné la chance de découvrir le nord du Québec dans toute sa splendeur.

J'aimerais également remercier les partenaires financiers qui m'ont permis de réaliser ce projet, autant sur le terrain qu'en laboratoire : la Chaire de recherche du Canada en biologie intégrative de la flore nordique, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et le Programme de formation scientifique dans le nord.

Un énorme merci à tous ceux qui m'ont aidé sur le terrain : Alice, Lisa, Zachary, Ariane, Jeanne et Patrice. Votre rigueur et votre précision m'ont permis d'avoir des données de qualité pour effectuer des analyses solides. Merci aussi à ceux qui m'ont aidé à analyser les milliers de semences d'épinette en laboratoire : Ève, Cassandra, Roseline et Samuel. Sans vous, j'y serais encore en ce moment même.

Merci aux gens rencontrés sur le terrain : les communautés crie et inuit qui nous ont accueillies, l'UQAT à Amos pour le prêt d'équipements et un merci particulier à André pour l'hospitalité au Lac-des-Écorces.

Un merci tout spécial à Ariane, amie et coloc extraordinaire, avec qui j'ai commencé en même temps ce parcours. Nos discussions et ton soutien ont été précieux pour relever tous les défis que peut amener une maîtrise, je suis tellement contente d'avoir pu vivre cela avec toi.

Merci Pat pour le support tout le long de la maîtrise, les encouragements et les discussions. Tu es quelqu'un d'incroyable qui a été un exemple et une source de motivation pour moi pendant ces années. Merci pour tout !

Finalement, j'aimerais remercier ma famille (Odette, Marc, Gabriel, Laurence, Hélène) et mes amis, qui m'ont appuyé tout du long de ma maîtrise. Vos encouragements et votre soutien ont été précieux.

RÉSUMÉ

Étant donné la forte vélocité des changements climatiques contemporains, il devient essentiel d'examiner la dynamique d'expansion des espèces végétales longévives et la migration de leur aire de répartition dans un contexte de réchauffement du climat. Le modèle éco-évolutif du tri-spatial (*spatial sorting*) propose un processus cumulatif s'opérant au front de colonisation qui amplifierait les traits phénotypiques permettant d'accroître localement et temporairement la capacité de dissémination rapide sur de plus grandes distances, sans égard à la valeur adaptative des individus. C'est plutôt lors de la densification locale du peuplement suivant l'établissement des premiers individus au front d'expansion que la sélection naturelle entrerait en jeu permettant aux individus exhibant la meilleure valeur adaptative d'augmenter en abondance dans la population. Le premier objectif de cette étude est d'évaluer la capacité de dissémination et le compromis évolutif entre la capacité de dissémination et le potentiel de reproduction chez l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) le long d'un gradient latitudinal allant du nord de la forêt tempérée jusqu'à leur limite nordique respective. Le second objectif est de comparer la variabilité intraspécifique et interspécifique du potentiel de dissémination et de germination sur le même gradient latitudinal entre l'épinette blanche et l'épinette noire. Nous avons testé empiriquement le modèle du tri spatial en évaluant la capacité de dissémination sur 7013 graines d'épinette noire et sur 3835 graines d'épinettes blanches et en testant la germination d'un sous-ensemble de graines. Pour les deux espèces, le potentiel de dissémination est plus grand pour les sites situés vers la limite nordique en comparaison avec les populations centrales. Un compromis d'allocation des ressources se traduit par une relation linéaire entre la germination des graines et la charge alaire des semences. Au front de colonisation, les individus pionniers bénéficient temporairement d'une capacité de dissémination accrue, au détriment d'une valeur adaptative sous-optimale. La sélection naturelle opère localement seulement à partir du moment où la population se densifie. Au front d'expansion, la présence d'une espèce n'assure donc pas que celle-ci soit bien adaptée aux conditions locales. La variabilité intraspécifique de la charge alaire est plus grande que la variabilité interspécifique. Il existe donc une plus grande différence quant à la capacité de dissémination entre deux populations d'une même espèce situées à des latitudes différentes qu'entre les deux espèces d'épinette. Les deux espèces ont une répartition transcontinentale, or leur vitesse de migration en réponse aux réchauffement climatiques devrait être estimée là où le processus de colonisation a lieu, c'est-à-dire à partir des individus provenant du front d'expansion, sans quoi les valeurs inférées risquent d'être sous-estimées.

Mots clés : capacité de dissémination, changements climatiques, charge alaire, épinette blanche, épinette noire, front de colonisation, tri spatial, migration

ABSTRACT

Given the rapid pace of contemporary climate change, it is essential to assess the expansion dynamics of long-lived plant species and their potential range shift rate in the context of global warming. Spatial sorting is a theoretical eco-evolutionary model that posits a cumulative process occurring at the colonization front, which amplifies phenotypic traits fostering a local and temporary capacity for long-distance dispersal, regardless of the individuals' fitness. It is rather during local population densification—following the establishment of the first individuals at the expansion front—that natural selection comes into play, allowing individuals with higher fitness to increase in abundance within the population. The first objective of this study is to assess the dispersal capacity and the evolutionary trade-off between dispersal capacity and reproductive potential in white spruce (*Picea glauca*) and black spruce (*Picea mariana*) along a latitudinal gradient ranging from the northern temperate forest to their respective northern range limits. The second objective is to compare intraspecific and interspecific trait variability in dispersal and germination potential along the same latitudinal gradient between white spruce and black spruce. We empirically tested the spatial sorting model by evaluating dispersal capacity in 7013 black spruce seeds and 3835 white spruce seeds, and by testing germination in a subset of seeds. For both species, dispersal potential was higher in populations located near the northern range limit compared to central populations. A resource allocation trade-off is reflected in a linear relationship between seed germination and seed wing loading. At the colonization front, pioneer individuals temporarily benefit from increased dispersal capacity at the expense of suboptimal fitness. Natural selection operates locally only once population density increases. Therefore, the presence of a species at the expansion front does not warrant that individuals are well adapted to local conditions. Intraspecific variability in wing loading is greater than interspecific variability, indicating that differences in dispersal capacity between populations of the same species at different latitudes are greater than those between the two spruce species. Both species have transcontinental distributions; however, their migration rates in response to climate warming should be estimated from individuals at the colonization front, where the expansion process is actually taking place—otherwise, inferred values are likely to be underestimated.

Keywords: dispersal capacity, climate changes, wing loading, white spruce, black spruce, colonization front, spatial sorting, migration

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ.....	x
ABSTRACT	xii
TABLE DES MATIÈRES	xiv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvi
LISTE DES FIGURES.....	xviii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xx
CHAPITRE 1 Introduction générale	1
1.1 CONTEXTE GÉNÉRAL	1
1.2 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES	9
1.3 ESPÈCES À L'ÉTUDE	10
Chapitre 2 DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE CHEZ DEUX ESPÈCES D'ARBRES BORÉAUX EN CONTEXTE D'EXPANSION D'AIRE DE RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.....	14
2.1 RÉSUMÉ	15
2.2 ABSTRACT.....	16
2.3 INTRODUCTION	17
2.4 MATÉRIEL ET MÉTHODES	23
2.4.1 Espèces étudiées	23
2.4.2 Sites d'étude	25
2.4.3 Échantillonnage sur le terrain et analyses en laboratoire	28
2.4.4 Analyses statistiques.....	29
2.5 RÉSULTATS	32
2.5.1 Potentiel de dispersion.....	32

2.5.2 Comparaison des deux espèces	34
2.5.3 Potentiel de germination	36
2.6 DISCUSSION.....	43
2.6.1 Capacité de dissémination.....	44
2.6.2 Potentiel de germination	46
2.6.3 Comparaison des deux espèces d'épinette	48
2.7 CONCLUSION	50
Chapitre 3 Conclusion GÉNÉRALE	52
3.1 PRINCIPAUX RÉSULTATS	52
3.1 PORTÉE DE L'ÉTUDE.....	55
3.2 LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES FUTURES	56
ANNEXE A	58
ANNEXE B	59
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	60

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Caractéristiques des sites échantillonnés le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec, Canada.....	27
Tableau 2 Variation du potentiel de germination en fonction de la charge alaire chez l'épinette noire (<i>Picea mariana</i>).....	39
Tableau 3 Valeur de P , R^2 ajusté et pente des modèles linéaires simples mettant en relation le pourcentage moyen de germination par cône d'épinette noire (<i>Picea mariana</i>) en fonction de la charge alaire, de la masse ou de la superficie de l'aile à chaque site échantillonné le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada.....	40

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** Schéma conceptuel représentant le modèle éco-évolutif du tri spatial. Les individus les plus aptes à disséminer leurs propagules sur de longues distances se retrouvent au front de colonisation, laissant derrière eux ceux ayant une moins bonne capacité de dissémination. Les individus pionniers au front de colonisation se reproduisent entre eux. Alors que les populations marginales s'étendent vers le nord lors d'événement de dispersion à longue distance, les caractères héréditaires qui permettent de se disperser de plus en plus loin s'accumulent graduellement au front de colonisation 'en surfant' sur la vague d'expansion. 4
- Figure 2** Localisation des sites d'étude de l'épinette noire (*Picea mariana*) et de l'épinette blanche (*Picea glauca*) le long d'un transect latitudinal de 1250 km traversant plusieurs domaines bioclimatiques allant de la forêt tempérée nordique jusqu'à la limite des arbres dans l'ouest du Québec, Canada. Les cercles orangés indiquent les sites où les peuplements des deux espèces ont été échantillonnés alors que les cercles bleus représentent les sites incluant seulement l'épinette noire..... 13
- Figure 3** Localisation des sites d'étude de l'épinette noire (*Picea mariana*) et de l'épinette blanche (*Picea glauca*) le long d'un transect latitudinal de 1250 km traversant plusieurs domaines bioclimatiques allant de la forêt tempérée nordique jusqu'à la limite des arbres dans l'ouest du Québec, Canada. Les cercles orangés indiquent les sites où les peuplements des deux espèces ont été échantillonnés alors que les cercles bleus représentent les sites incluant seulement l'épinette noire..... 26
- Figure 4** Charge alaire de 7013 graines d'épinette noire (*Picea mariana*) (a) et 3835 graines d'épinette blanche (*Picea glauca*) (b) à différents sites d'échantillonnage le long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada. Les sites sont ordonnés selon la latitude, du sud vers le nord. Les diagrammes en boîte de Tukey illustrent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur. La longueur des lignes vaut 1,5× l'écart interquartile. Le triangle représente la moyenne. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives 33
- Figure 5** Masse de la graine en fonction de la superficie de l'aile des propagules de *Picea mariana* (bleu) et de *Picea glauca* (rouge) échantillonnées le long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada..... 34

Figure 6 Charge alaire en fonction de la latitude pour les propagules de <i>Picea mariana</i> (trait bleu) de <i>Picea glauca</i> (trait rouge) échantillonnées le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada	35
Figure 7 Germination de 2906 graines d'épinette noire (<i>Picea mariana</i>) à différents sites d'échantillonnage le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada. Les sites sont ordonnés selon la latitude, du sud vers le nord. Les diagrammes en boîte de Tukey illustrent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur. La longueur des lignes vaut 1,5× l'écart interquartile. Le triangle représente la moyenne. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives.....	37
Figure 8 Variation du pourcentage de germination en fonction de la charge alaire chez l'épinette noire (<i>Picea mariana</i>)	38
Figure 9 Pourcentage de germination en fonction de la charge alaire (a), de la masse de la graine (b) et de la superficie de l'aile (c) pour l'épinette noire (<i>Picea mariana</i>) à 11 sites échantillonnés le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada. Les lignes bleues représentent la relation linéaire simple à chaque site d'étude et la ligne noire représente la relation générale sur tout le gradient sans égard aux sites (avec son intervalle de confiance à 95% en grisé). Les lignes pointillées indiquent des modèles non-significatifs.....	42
Figure S1 Photos de différents sites d'échantillonnage : (a) épinettes noires dans la vallée Tasiapik à Umiujaq, (b) épinette blanche sur la côte de la baie d'Hudson à Umiujaq au front de colonisation de l'espèce, (c) épinettes noires à la rivière Boniface au front de colonisation de l'espèce, (d) épinettes noires à la rivière Boniface au front de colonisation de l'espèce.....	58
Figure S2 Semence ailée d'une épinette blanche (<i>Picea glauca</i>)	59

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

c.	<i>Circa</i> , « environ »
c.-à-d.	« c'est-à-dire »
EC	« ère commune »
PAG	« Petit âge glaciaire »
p.ex.	« par exemple »
MOL	Site d'échantillonnage : « Mont-Laurier »
VER	Site d'échantillonnage : « Réserve faunique La Vérendrye »
AMO	Site d'échantillonnage : « Amos »
MAT	Site d'échantillonnage : « Matagami »
WAS	Site d'échantillonnage : « Waskaganish »
EAS	Site d'échantillonnage : « Eastmain »
WEM	Site d'échantillonnage : « Wemindji »
CHI	Site d'échantillonnage : « Chisasibi »
KUU	Site d'échantillonnage : « Kuujjuarapik-Whapmagoostui »
UMI	Site d'échantillonnage : « Umiujaq »
BON	Site d'échantillonnage : « Rivière Boniface »

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

1.1 CONTEXTE GÉNÉRAL

Depuis le début du Quaternaire (2,6 millions d'années), les écosystèmes forestiers font face à des variations climatiques (Webb et Bartlein 1992 ; Hewitt 2000). L'alternance entre les périodes glaciaires froides et les périodes interglaciaires chaudes a façonné les écosystèmes selon les conditions environnementales changeantes. L'Inlandsis Laurentidien était à sa pleine expansion en Amérique du Nord au dernier maximum glaciaire (23 – 19 ka) (Bourgeau-Chavez *et al.* 2000). L'Holocène (depuis 11,5 ka) correspond à la période interglaciaire la plus récente du Quaternaire. Depuis 4ka, l'Holocène tardif a été marqué par plusieurs fluctuations climatiques, dont le Petit âge glaciaire (1450-1850 EC), qui a temporairement refroidi l'Amérique du Nord. Le retrait progressif du glacier au début de l'Holocène a influencé le climat régional et la migration postglaciaire s'est mise en marche : les espèces réfugiées au sud du glacier ont alors migré vers le nord dans les nouveaux territoires libérés des glaces (Ritchie et MacDonald 1986 ; Gajewski 2019). La migration des arbres s'est opérée graduellement et en fonction de conditions climatiques changeantes et de perturbations naturelles telles que les incendies (Richard 1979 ; Richard *et al.* 1982, 2020). L'afforestation a progressé jusqu'à la limite nordique des arbres, qui se situe aujourd'hui au nord de l'écotone de la toundra forestière, une transition entre la forêt boréale et la toundra arbustive (Payette *et al.* 2001 ; Holtmeier et Broll 2005).

Selon le dernier rapport de l'IPCC (2023), les actions anthropiques contemporaines ont un impact sur le climat global et augmentent notamment la température. Ces changements climatiques induisent de nouvelles conditions environnementales auxquelles doivent réagir les espèces (Parmesan et Yohe 2003 ; de Lafontaine *et al.* 2018 ; Nadeau et Urban 2019). Les espèces peuvent répondre soit par la migration, par l'évolution adaptative et la plasticité

phénotypique ou par l'extirpation locale (Huntley et Webb 1989 ; Hampe et Petit 2005 ; Aitken *et al.* 2008 ; de Lafontaine *et al.* 2018). La migration implique un changement de l'aire de distribution de l'espèce. Il s'agit de l'établissement de populations au-delà de la distribution actuelle à partir du front d'expansion. L'évolution adaptative et la plasticité phénotypique permettent à des populations de se maintenir localement malgré les conditions environnementales changeantes. L'extirpation locale implique la mortalité des individus adultes ou un échec de régénération dans un environnement qui est devenu moins favorable pour les individus établis. D'après l'étude de Davis et Shaw (2001), une interaction entre la migration des aires de répartition et l'adaptation locale des populations serait une réponse possible aux changements du climat. Cependant, d'autres études suggèrent que la migration et/ou l'adaptation locale pourraient être insuffisantes pour suivre la vitesse des changements climatiques actuels (Corlett et Westcott 2013 ; Bertrand *et al.* 2016 ; Browne *et al.* 2019 ; Fréjaville *et al.* 2019).

Les populations qui se situent à la limite latitudinale de la répartition de l'espèce font face à des conditions extrêmes (comme de forts vents, une période de gel plus longue, un accès plus limité aux nutriments) notamment en comparaison avec les populations centrales (Holtmeier et Broll 2005 ; Rehm *et al.* 2015). Ces populations marginales d'arbres boréaux se trouvent dans l'écotone de la toundra forestière. Elles sont potentiellement mieux adaptées aux conditions environnementales rigoureuses (froid, sec, amplitude et extrêmes climatiques) en comparaison avec les populations centrales (Savolainen *et al.* 2007 ; Rehm *et al.* 2015). Or, le biome boréal se réchauffe au moins deux fois plus rapidement que la moyenne globale (Bush et Lemmen 2019), ce qui pourrait adoucir les conditions climatiques à la limite forestière qui limitaient jusque-là l'expansion des espèces vers le nord. L'expansion récente de certaines espèces (p.ex., Payette et Filion 1985 ; Luckman et Kavanagh 2000 ; Kullman 2002 ; Lloyd et Fastie 2003 ; Dufour-Tremblay *et al.* 2012a ; Truchon-Savard *et al.* 2019 ; Dial *et al.*, 2022, 2024) suggère que de nouveaux territoires pourraient devenir accessibles à l'établissement de certaines espèces d'arbres et d'arbustes, où les populations marginales seraient les premières à répondre aux changements climatiques (Nadeau et Urban 2019).

Ces nouveaux territoires disponibles et les conditions environnementales plus clémentes pourraient permettre aux espèces de s'étendre plus loin que leur limite latitudinale actuelle, qui constitue le front de colonisation (MacDonald *et al.*, 1998). Le potentiel d'expansion est aussi déterminé par la capacité de dissémination, la viabilité des semences, l'établissement et la survie des plantules (Brubaker 1986 ; Brown *et al.* 1988 ; Mamet et Kershaw 2012 ; Trant *et al.* 2018 ; Sharma *et al.* 2021). Lors de la migration postglaciaire, les arbres ont pu migrer grâce à l'établissement de petites populations isolées au nord du front de colonisation suite à des événements de dispersion sur de longues distances (Ritchie et MacDonald 1986 ; Cwynar et Macdonald 1987 ; Clark *et al.* 1998). Ces événements relativement rares auraient permis aux semences des individus établis au front d'expansion de se disséminer au-delà de la limite latitudinale (Cain *et al.* 2000 ; Nathan 2006). Les individus pionniers ainsi dispersés établissent une population périphérique contribuant d'abord à faire progresser le front de colonisation. Pendant que le front continue sa progression par ce même processus, chaque population locale nouvellement formée se densifie graduellement, notamment par propagation locale, et finit éventuellement par se fondre avec les populations centrales pour intégrer l'aire de répartition continue (Phillips *et al.* 2010 ; Chuang et Peterson 2016).

Le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting* ; Figure 1) est proposé pour expliquer une interaction dynamique et réciproque entre la migration et l'évolution au front de colonisation (Shine *et al.*, 2011). Il s'agit d'un processus cumulatif amplifiant les traits phénotypiques qui permettent d'accroître temporairement et localement la capacité de dissémination rapide sur de grandes distances, sans nécessairement tenir compte des gènes sous-jacents qui affectent la valeur adaptative (Shine *et al.* 2011, 2021 ; Phillips et Perkins 2019 ; Miller *et al.* 2020). Les individus les plus aptes à parcourir de longues distances se retrouvent donc au front de colonisation, laissant derrière les individus qui ont une moins bonne capacité de dissémination (Phillips *et al.* 2010 ; Miller *et al.* 2020). Ces individus pionniers qui sont au front de colonisation se reproduisent nécessairement entre eux parce qu'ils sont les seuls à cette nouvelle limite nordique (Travis et Dytham 2002 ; Hughes *et al.* 2007). Au fur et à mesure que les populations marginales s'étendent vers le nord et que les

génération se succèdent, celles-ci devraient accumuler des caractères héréditaires permettant de se disperser de plus en plus loin et rapidement ‘en surfant’ sur la vague d’expansion (Burton 2011, 2021). Chaque population s’implantant au nord du front de colonisation devient alors la source de dissémination pour la future génération (Excoffier *et al.* 2009 ; Slatkin et Excoffier 2012).

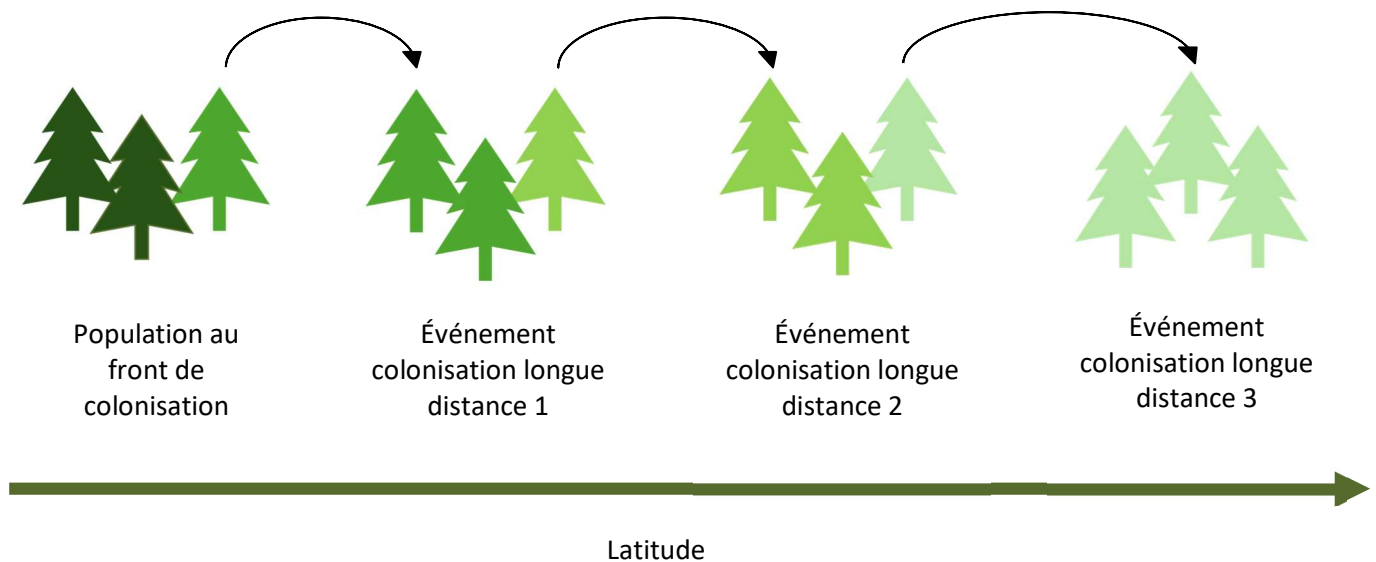


Figure 1 Schéma conceptuel représentant le modèle éco-évolutif du tri spatial. Les individus les plus aptes à disséminer leurs propagules sur de longues distances se retrouvent au front de colonisation, laissant derrière eux ceux ayant une moins bonne capacité de dissémination. Les individus pionniers au front de colonisation se reproduisent entre eux. Alors que les populations marginales s’étendent vers le nord lors d’événement de dispersion à longue distance, les caractères héréditaires qui permettent de se disperser de plus en plus loin s’accumulent graduellement au front de colonisation ‘en surfant’ sur la vague d’expansion.

Cependant, les individus ayant les meilleurs traits de dissémination ne sont pas nécessairement les plus performants en termes de succès de germination (Burton *et al.* 2010 ; Peischl *et al.* 2013 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). C’est plutôt lors de la densification locale que la sélection naturelle entre en jeu (Benjamin L. Phillips *et al.*, 2010).

En effet, les individus qui pourront se maintenir dans le paysage sont ceux qui auront la meilleure valeur adaptative, c'est-à-dire qui ont un meilleur succès reproducteur et de survie (Perkins *et al.*, 2016). Le tri spatial amplifie donc temporairement les traits héréditaires de dispersion dans l'espace au fil des générations alors que la sélection naturelle amplifie les traits héréditaires de succès reproducteur et de survie dans le temps (Shine *et al.* 2011 ; Phillips et Perkins 2019 ; Miller *et al.* 2020).

Les individus pionniers ne seraient donc pas nécessairement ceux avec une valeur adaptative optimale par rapport à l'environnement local (Hughes *et al.* 2003, 2007 ; Suarez et Tsutsui 2008 ; Shine *et al.* 2011 ; Duthie *et al.* 2015). Cela pourrait notamment s'expliquer par un compromis d'allocation des ressources entre la dissémination et la reproduction (Chuang et Peterson 2016 ; Perkins *et al.* 2016 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). En effet, chez les plantes dont les semences se dispersent par le vent, la capacité de dissémination est estimée par la charge alaire (Green 1980 ; Cwynar et Macdonald 1987 ; Dufour-Tremblay *et al.* 2012b) qui se définit comme le rapport entre la masse de la graine et la superficie de l'aile. Une petite valeur de charge alaire indique une capacité de dissémination accrue. Les graines qui ont de grandes ailes et une plus petite masse (petite charge alaire) tombent plus lentement au sol et peuvent donc être emportées plus loin par les vents (Green 1980), leur permettant de parcourir de plus longues distances. Par contre, la petite masse de la graine implique qu'il y a moins de ressources disponibles pour la germination, l'établissement et/ou la survie de la plantule (Pothier Guerra et de Lafontaine 2024).

Jusqu'à maintenant, le modèle du tri spatial a été développé théoriquement et testé empiriquement sur des insectes (Hughes *et al.* 2003, 2007 ; Duthie *et al.* 2015 ; Ochocki et Miller 2017 ; Weiss-Lehman *et al.* 2017), des petits vertébrés (Phillips *et al.* 2006 ; Forsman *et al.* 2011) et chez des espèces envahissantes dont certains amphibiens, oiseaux, insectes et autres (Shine *et al.* 2011, 2021 ; Berthouly-Salazar *et al.* 2012 ; Lombaert *et al.* 2014 ; Lowe *et al.* 2015 ; Merwin 2019 ; Narimanov *et al.* 2022). En effet, des différences en ce qui a trait à la capacité de dissémination ont été observées dans ces études entre les populations centrales et les populations marginales qui se trouvent aux limites latitudinales. Phillips *et al.*

(2006) montre que le taux annuel de progression du front d'invasion des crapauds-buffles (*Rhinella marina*) a été multiplié par cinq depuis leur introduction en Australie dans les années 1940. Les crapauds dotés des pattes les plus longues peuvent se déplacer plus rapidement et ainsi arriver les premiers dans les nouvelles zones. Il a aussi été observé que les individus qui se trouvent au front de colonisation ont des pattes plus longues que les crapauds des populations plus anciennes. Shine *et al.* 2021 rapportent des résultats similaires sur la même espèce : les crapauds-buffles dans leur aire de répartition d'origine (à Hawaï et dans l'est de l'Australie) sont relativement sédentaires, alors que les crapauds qui se dispersent dans l'Australie tropicale ont augmenté leurs distances quotidiennes de déplacement de 20 à 200 m par jour. Forsman *et al.* (2011), mentionnent que les populations de campagnols agrestes (*Microtus agrestis*), situés dans l'archipel de Stockholm, sont de plus grande taille. Ils possèdent des pattes postérieures plus longues en comparaison avec les autres individus de la même espèce. Le fait d'avoir des pattes plus longues permettrait à ces individus insulaires de se déplacer rapidement sur de plus longues distances, favorisant ainsi leur dispersion. Si les traits de dispersion sont favorisés chez certains individus d'une espèce, comme mentionné plus haut, les traits optimisant la valeur adaptative locale pourraient par ailleurs être temporairement délaissés dû au compromis entre la capacité de dissémination et la valeur adaptative. Ce compromis reflète un conflit d'allocation des ressources, puisque si les ressources limitées d'un individu sont davantage concentrées dans les traits de dispersion, alors moins de ressources sont disponibles pour assurer la survie et la reproduction. C'est ce qu'ont montré Hughes *et al.* (2003) chez le papillon tircis (*Pararge aegeria*). En effet, près des limites de leur aire de répartition, les femelles ont un thorax plus large, ce qui favoriserait le vol, mais pondent moins d'œufs que celles des populations centrales. Il y aurait donc un compromis entre la capacité de mouvement (le vol) et la valeur adaptative (la ponte des œufs).

L'étude pionnière de Cwynar et MacDonald (1987) indique une diminution de la charge alaire le long d'une voie de colonisation postglaciaire chez le pin tordu (*Pinus contorta*). La variabilité intraspécifique des traits liés à la dispersion, en accord avec le modèle du tri spatial, pourrait contribuer à expliquer le paradoxe de Reid qui stipule que la

vitesse de la migration postglaciaire inférée chez les arbres aurait été plus rapide que ce que leur capacité de dissémination actuelle ne semble le permettre (Clark *et al.*, 1998). Effectivement, des estimations de dissémination provenant de populations stables qui ne sont pas en expansion et qui ne sont donc pas soumises au tri spatial pourraient sous-estimer la vitesse réelle de la migration se déployant au front de colonisation. Par exemple, l'étude de Pothier Guerra et de Lafontaine (2024) rapporte une diminution de la charge alaire et un compromis entre la reproduction et la dissémination de l'épinette blanche (*Picea glauca*) dans les versants des monts Uapishka lors d'un processus de recolonisation après feu. Inversement, ni le tri spatial ni le compromis d'allocation des ressources ne semblent présents dans les montagnes de la Gaspésie, où la limite altitudinale est en équilibre avec le climat depuis des millénaires. Pothier Guerra et de Lafontaine (2024) proposent que le tri spatial s'estompe avec le temps, étant plutôt remplacé localement par la sélection naturelle lorsque la population se densifie, au détriment de la dispersion dans les populations à l'équilibre démographique. Pour mieux comprendre la dynamique éco-évolutive lors de la migration d'une espèce, il est essentiel d'évaluer le potentiel de dissémination et de germination des populations au front de colonisation et de les comparer avec les populations centrales afin de connaître la variabilité intraspécifique le long d'une voie de migration postglaciaire.

Le modèle du tri spatial souligne l'importance de la variabilité intraspécifique de traits fonctionnels liés à la capacité de dissémination et au succès de germination, qui se manifeste par une différence entre les populations situées au front de colonisation, et celles établies au coeur de l'aire de répartition. La variabilité intraspécifique des traits fonctionnels (*intraspecific trait variability* [ITV]), désigne les différences de traits phénotypiques observées entre les individus d'une même espèce. Plusieurs études montrent que la variabilité interspécifique est supérieure à l'ITV (Garnier *et al.* 2001 ; Shipley 2003 ; Roche *et al.* 2004 ; Haj Khaled *et al.* 2005), ce qui constitue l'hypothèse prédominante dans le domaine. Par exemple, Albert *et al.* (2010) rapportent que, pour plusieurs espèces d'herbacés et d'arbustes des Alpes françaises, la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels est généralement moindre que la variabilité interspécifique. Toutefois, l'ITV représente tout de même près de 30 % de la variation totale des traits fonctionnels, ce qui n'est pas négligeable. Jung *et al.*

(2010) ont étudié le rôle de la variabilité intraspécifique de trois traits fonctionnels (surface foliaire spécifique, teneur en matière sèche des feuilles et hauteur) dans la structure des communautés de prairies réparties le long d'un gradient d'inondation. Leurs résultats indiquent que la variabilité intraspécifique de la surface foliaire spécifique et de la hauteur explique respectivement 44 % et 32 % de la relation entre la moyenne de ces traits pour l'ensemble de la communauté et le gradient d'inondation, soulignant l'importance de considérer l'ITV. D'autres études confirment également l'influence de l'ITV sur l'assemblage des communautés, la sélection des habitats et le fonctionnement des écosystèmes (Callaway *et al.* 2003 ; Boege et Dirzo 2004 ; Cornwell et Ackerly 2009 ; Gross *et al.* 2009 ; Thuiller *et al.* 2009 ; Violle *et al.* 2012 ; Siefert *et al.* 2015). Enfin, certaines études suggèrent que l'ITV peut être équivalente, voire supérieure à la variabilité interspécifique. Par exemple, une méta-analyse évaluant divers traits spécifiques chez plusieurs espèces montre que, dans certains cas, la variabilité intraspécifique est au moins égale à la variabilité interspécifique (Des Roches *et al.* 2018). Or, la perte rapide de la variation intraspécifique constitue un angle mort de l'actuelle crise de biodiversité puisque les évaluations de la biodiversité négligent souvent de considérer l'érosion de la diversité au sein des espèces (Des Roches *et al.* 2021).

1.2 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

L'objectif principal de cette recherche est d'évaluer la capacité de dissémination et le compromis évolutif entre la dissémination et la reproduction chez l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) le long d'un gradient latitudinal allant du nord de la forêt tempérée jusqu'à la limite des arbres de chaque espèce. Notre première hypothèse, suivant les prédictions du modèle du tri spatial, stipule que les arbres au front de colonisation auront une faible charge alaire (et donc une capacité de dissémination accrue) par rapport aux arbres de populations centrales. Puisque le tri spatial implique un compromis évolutif entre la dispersion et la reproduction, notre seconde hypothèse postule l'existence d'une relation positive entre la probabilité de germination et la charge alaire qui s'exprimera géographiquement par une capacité de germination plus faible au front de colonisation. Le second objectif de cette étude est d'analyser la variabilité intraspécifique et interspécifique du potentiel de dissémination et de germination des deux espèces. Notre hypothèse nulle postule que la variabilité interspécifique sera plus grande que la variabilité intraspécifique le long du gradient latitudinal. Alors que la migration des espèces est une réponse fondamentale face aux changements climatiques, ses mécanismes demeurent peu connus. La variabilité intraspécifique de la capacité de dispersion au front de colonisation pourrait cependant jouer un rôle clé encore peu exploré.

1.3 ESPÈCES À L'ÉTUDE

L'épinette noire est une espèce ubiquiste au Québec et on la retrouve dans plusieurs domaines bioclimatiques (Lesven *et al.* 2024). C'est une espèce résiliente qui pousse dans divers types d'environnement aux conditions de croissance difficiles. On peut par exemple trouver les épinettes noires dans les sols acides d'une tourbière ou encore sur des escarpements rocheux exposés où il y a peu de nutriments et/ou d'eau disponible. On peut également trouver ce conifère dans les forêts mixtes, mais sa densité maximale est atteinte dans la sous-zone boréale de la pessière à mousse, où elle forme l'essentiel de la matrice forestière. En progressant au nord, le paysage s'ouvre graduellement jusqu'à la limite des arbres, en passant par la pessière à lichen, puis par la toundra forestière (Payette et Delwaide 2018). La colonisation postglaciaire de l'épinette noire s'est stabilisée il y a *c.* 3000 ans dans la région de la rivière Boniface (*c.* 58°N) (Payette et Lavoie 1994) et constitue encore à ce jour la limite latitudinale nordique de l'espèce sous forme arborescente à l'ouest du Québec. L'épinette noire est une espèce tolérante à l'ombre. Ses cônes sont petits et trapus et sont persistants sur l'arbre. Cette espèce est adaptée aux feux de forêt, qui est la principale perturbation en forêt boréale (Bergeron *et al.*, 1999), notamment grâce au sérotonisme de ses cônes. Cela lui permet de maintenir les graines matures dans les cimes des arbres et de les libérer lors d'un feu (Greene *et al.*, 1999).

Dans l'est de l'Amérique du Nord, l'épinette blanche est typiquement une espèce compagne dans la sapinière méridionale (de Lafontaine et Payette 2010). Elle domine rarement les peuplements en forêt boréale, sauf en position côtière, et elle est présente notamment dans des peuplements mixtes au sud de 49°N, et ce en faible densité. Les cônes libèrent leurs graines à maturité et tombent à la fin de l'été, ils ne persistent pas sur l'arbre (Gouvernement du Canada 2022). Les épinettes blanches poussent mieux sur des sites bien drainés. L'espèce est mal adaptée aux feux de forêt, c'est pourquoi on la retrouve dans des environnements nordiques humides comme les côtes du Québec maritime (Payette, 1993). Elle a colonisé le nord du Québec le long des côtes de la Baie-James et de la baie d'Hudson. Le long de la côte est de la Baie-James, l'épinette blanche forme une bande continue de 0,2 à 0,5 km de largeur (Parisien et Sirois 2003). La limite latitudinale de l'épinette blanche à

l'ouest du Québec se situe à Umiujaq. On y retrouve quelques individus isolés les uns des autres par plusieurs centaines de mètres (Caccianiga et Payette 2006). Contrairement à l'épinette noire qui a atteint son actuelle limite nordique, l'épinette blanche continue de nos jours sa migration postglaciaire et progresse vers le nord en longeant la côte de la baie d'Hudson (Payette et Fillion 1985 ; Caccianiga et Payette 2006). En effet, la baie d'Hudson est une des dernières régions du nord de l'Amérique où le glacier s'est retiré durant l'Holocène (Fulton 1989). Le glacier qui recouvrait le plateau continental, le long de la côte de l'ancienne mer de Tyrell, atteignait plusieurs kilomètres d'épaisseur. Sa fonte a libéré la croûte continentale, jusqu'alors fortement compressée par le poids de la glace. Ce relâchement a entraîné l'émergence progressive des terres, un phénomène connu sous le nom de relèvement glacio-isostatique (Lajeunesse et Allard 2003 ; Laliberté et Payette 2008). Dans cette région, la vitesse de l'émergence des terres atteint 1,3 m par siècle (Hillaire-Marcel 1976 ; Bégin *et al.* 1993 ; Lafortune *et al.* 2006). Ces terres nouvellement exondées deviennent ainsi disponibles pour la colonisation par l'épinette blanche, qui poursuit sa migration postglaciaire à son front de colonisation le long de la côte de la baie d'Hudson.

Afin de répondre à nos objectifs, nous avons échantillonné le long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec, traversant la forêt boréale à partir du nord de la forêt tempérée jusqu'à la limite des arbres, à l'interface avec la toundra arbustive. Nous avons échantillonné 11 sites entre Mont-Laurier et la rivière Boniface pour l'épinette noire et 8 sites entre Mont-Laurier et Umiujaq pour l'épinette blanche (Figure 2 ; voir annexe A pour des photos de certains sites). Ce gradient latitudinal suit une voie de colonisation postglaciaire. Nous avons récolté les semences d'au moins 10 cônes femelles matures par individu sur 10 arbres matures d'épinette noire dans un peuplement dominé par l'épinette noire et 10 arbres matures d'épinette blanche, lorsqu'il était possible de le faire, dans des peuplements dominés par l'épinette blanche. Pour chaque cône, nous avons sélectionné aléatoirement 10 graines avec les ailes intactes provenant de la section centrale du cône et nous les avons conservées pour les prochaines étapes des analyses en laboratoire ($n = 7013$ graines d'épinette noire et 3835 graines d'épinette blanche). Nous avons photographié sous une loupe binoculaire (Leica M60, Wetzlar, Allemagne) munie d'une caméra (Leica IC90 E), les ailes des

semences. Nous avons par la suite mesuré leur superficie avec le logiciel ImageJ 1.53 (Schneider *et al.*, 2012). Nous avons également retiré l'aile et avons mesuré la masse des graines à l'aide d'une balance micro-analytique ($\pm 1.0 \mu\text{g}$; Mettler Toledo XP6, Greifensee, Suisse). Ces deux mesures nous ont permis de calculer la charge alaire pour chaque semence (annexe B). La charge alaire est le rapport entre la masse de la graine et la superficie de l'aile et nous a permis d'estimer la capacité de dissémination. Nous avons également réalisé des tests de germination dans des chambres de croissance en laboratoire avec des sous-ensembles de 2906 graines d'épinette noire et 1758 graines d'épinette blanche choisies aléatoirement pour tester l'existence d'un compromis d'allocation des ressources.

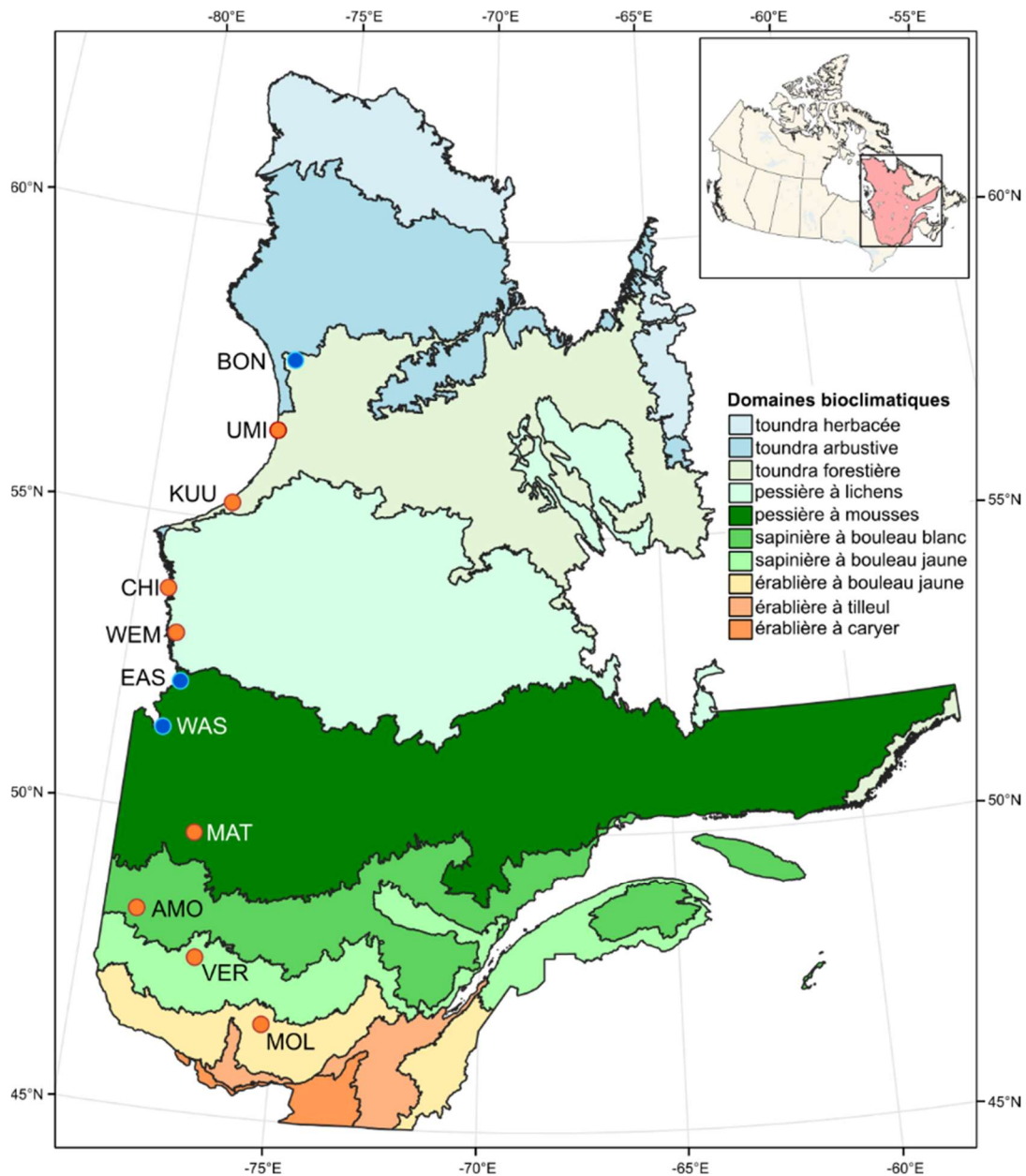


Figure 2 Localisation des sites d'étude de l'épinette noire (*Picea mariana*) et de l'épinette blanche (*Picea glauca*) le long d'un transect latitudinal de 1250 km traversant plusieurs domaines bioclimatiques allant de la forêt tempérée nordique jusqu'à la limite des arbres dans l'ouest du Québec, Canada. Les cercles orangés indiquent les sites où les peuplements des deux espèces ont été échantillonnés alors que les cercles bleus représentent les sites incluant seulement l'épinette noire

CHAPITRE 2

DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE CHEZ DEUX ESPÈCES D'ARBRES
BORÉAUX EN CONTEXTE D'EXPANSION D'AIRE DE RÉPARTITION
GÉOGRAPHIQUE

2.1 RÉSUMÉ

Étant donné la forte vélocité des changements climatiques contemporains, il devient essentiel d'examiner la dynamique d'expansion des espèces végétales longévives et la migration de leur aire de répartition dans un contexte de réchauffement du climat. Le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting*) propose un processus cumulatif s'opérant au front de colonisation qui amplifierait les traits phénotypiques permettant d'accroître localement et temporairement la capacité de dissémination rapide sur de plus grandes distances, sans égard à la valeur adaptative des individus. C'est plutôt lors de la densification locale du peuplement suivant l'établissement des premiers individus au front d'expansion que la sélection naturelle entrerait en jeu permettant aux individus exhibant la meilleure valeur adaptative d'augmenter en abondance dans la population. Le premier objectif de cette étude est d'évaluer la capacité de dissémination et le compromis évolutif entre la capacité de dissémination et le potentiel de reproduction chez l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) le long d'un gradient latitudinal allant du nord de la forêt tempérée jusqu'à leur limite nordique respective. Le second objectif est de comparer la variabilité intraspécifique et interspécifique du potentiel de dissémination et de germination sur le même gradient latitudinal entre l'épinette blanche et l'épinette noire. Nous avons testé empiriquement le modèle du tri spatial en évaluant la capacité de dissémination sur 7 013 graines d'épinette noire et sur 3 835 graines d'épinettes blanches et en testant la germination d'un sous-ensemble de graines. Pour les deux espèces, le potentiel de dissémination est plus grand pour les sites situés vers la limite nordique en comparaison avec les populations centrales. Un compromis d'allocation des ressources se traduit par une relation linéaire entre la germination des graines et la charge alaire des semences. Au front de colonisation, les individus pionniers bénéficient temporairement d'une capacité de dissémination accrue, au détriment d'une valeur adaptative sous-optimale. La sélection naturelle opère localement seulement à partir du moment où la population se densifie. Au front d'expansion, la présence d'une espèce n'assure donc pas que celle-ci soit bien adaptée aux conditions locales. La variabilité intraspécifique de la charge alaire est plus grande que la variabilité interspécifique. Il existe donc une plus grande différence quant à la capacité de dissémination entre deux populations d'une même espèce situées à des latitudes différentes qu'entre les deux espèces d'épinette. Les deux espèces ont une répartition transcontinentale, or leur vitesse de migration en réponse aux réchauffement climatiques devrait être estimée là où le processus de colonisation a lieu, c'est-à-dire à partir des individus provenant du front d'expansion, sans quoi les valeurs inférées risquent d'être sous-estimées.

2.2 ABSTRACT

Given the rapid pace of contemporary climate change, it is essential to assess the expansion dynamics of long-lived plant species and their potential range shift rate in the context of global warming. Spatial sorting is a theoretical eco-evolutionary model that posits a cumulative process occurring at the colonization front, which amplifies phenotypic traits fostering a local and temporary capacity for long-distance dispersal, regardless of the individuals' fitness. It is rather during local population densification—following the establishment of the first individuals at the expansion front—that natural selection comes into play, allowing individuals with higher fitness to increase in abundance within the population. The first objective of this study is to assess the dispersal capacity and the evolutionary trade-off between dispersal capacity and reproductive potential in white spruce (*Picea glauca*) and black spruce (*Picea mariana*) along a latitudinal gradient ranging from the northern temperate forest to their respective northern range limits. The second objective is to compare intraspecific and interspecific trait variability in dispersal and germination potential along the same latitudinal gradient between white spruce and black spruce. We empirically tested the spatial sorting model by evaluating dispersal capacity in 7,013 black spruce seeds and 3,835 white spruce seeds, and by testing germination in a subset of seeds. For both species, dispersal potential was higher in populations located near the northern range limit compared to central populations. A resource allocation trade-off is reflected in a linear relationship between seed germination and seed wing loading. At the colonization front, pioneer individuals temporarily benefit from increased dispersal capacity at the expense of suboptimal fitness. Natural selection operates locally only once population density increases. Therefore, the presence of a species at the expansion front does not warrant that individuals are well adapted to local conditions. Intraspecific variability in wing loading is greater than interspecific variability, indicating that differences in dispersal capacity between populations of the same species at different latitudes are greater than those between the two spruce species. Both species have transcontinental distributions; however, their migration rates in response to climate warming should be estimated from individuals at the colonization front, where the expansion process is actually taking place—otherwise, these inferred values are likely to be underestimated.

2.3 INTRODUCTION

Depuis le début du Quaternaire (2,6 Ma), les écosystèmes sont exposés à des variations climatiques en raison de l'alternance entre des périodes glaciaires froides et des périodes interglaciaires chaudes (Webb et Bartlein 1992 ; Hewitt 2000). Selon le dernier rapport de l'IPCC (2023), un forçage anthropique sur le climat global cause une hausse de la moyenne de température généralisée depuis 1960. Les changements climatiques, qu'ils soient d'origine naturelle ou anthropique, induisent nécessairement de nouvelles conditions environnementales auxquelles doivent répondre les espèces (Parmesan et Yohe 2003 ; de Lafontaine *et al.* 2018 ; Nadeau et Urban 2019). Face à ces changements, les espèces peuvent réagir par la migration, l'évolution adaptative et la plasticité phénotypique ou l'extinction (Huntley et Webb 1989 ; Hampe et Petit 2005 ; Aitken *et al.* 2008 ; de Lafontaine *et al.* 2018). La migration est un processus qui implique l'établissement de populations au-delà de l'aire de répartition de l'espèce à partir du front d'expansion, entraînant des changements dans la distribution de l'espèce. L'évolution adaptative permet à une population de persister localement grâce à des changements de fréquences alléliques sous l'effet des pressions sélectives dans de nouveaux environnements. L'extirpation à l'échelle d'une population (ou extinction) implique la mortalité des individus adultes ou un échec de la régénération dans un environnement qui est devenu moins favorable. Davis et Shaw (2001) ont proposé que l'interaction entre la migration des aires de répartition et l'adaptation locale des populations a été déterminant pour assurer la réponse biotique des espèces face aux changements climatiques du Quaternaire. Selon cette présomption, les populations en expansion à la limite de l'enveloppe climatique de l'espèce seraient déjà préadaptées au nouvel environnement climatique, ce qui permettrait un établissement accru lors de la migration de l'espèce (Davis et Shaw 2001). Cependant, certains auteurs suggèrent que la capacité de migration et/ou d'adaptation locale pourrait être insuffisante pour suivre la vitesse des changements globaux actuels (Corlett et Westcott 2013 ; Bertrand *et al.* 2016 ; Browne *et al.* 2019 ; Fréjaville *et al.* 2019).

Dans l'hémisphère nord, la limite latitudinale de répartition des arbres boréaux forme une transition entre la forêt boréale et la toundra arbustive (Payette *et al.* 2001 ; Holtmeier et

Broll 2005). Les populations naturelles qui se situent à la limite des arbres font face à des conditions extrêmes, à la périphérie de l'enveloppe climatique de l'espèce (Holtmeier et Broll 2005 ; Rehm 2015). Ces populations marginales sont potentiellement mieux adaptées aux environnements rigoureux (froid, amplitude et extrêmes climatiques) par rapport aux populations centrales situées au cœur du biome boréal (Savolainen *et al.* 2007 ; Rehm *et al.* 2015). Or, les hautes latitudes sont particulièrement affectées par les changements climatiques contemporains (Seddon *et al.* 2016 ; Saulnier-Talbot *et al.* 2024). Par exemple, le biome boréal se réchauffe au moins deux fois plus rapidement que la moyenne globale (Bush et Lemmen 2019). Ce réchauffement pourrait adoucir les conditions climatiques qui étaient jusque-là limitantes et ainsi rendre de nouveaux territoires nordiques accessibles pour l'établissement d'arbres et d'arbustes boréaux à leur limite latitudinale et altitudinale, comme en témoigne l'expansion récente de certaines espèces (p.ex., Payette et Fillion 1985 ; Luckman et Kavanagh 2000 ; Kullman 2002 ; Lloyd et Fastie 2002 ; Dufour-Tremblay *et al.* 2012a ; Truchon-Savard *et al.* 2019). Les populations marginales à la limite des arbres devraient donc être parmi les premières à répondre aux nouvelles conditions environnementales imposées par les changements globaux (Nadeau et Urban 2019 ; Dial *et al.* 2022).

Les territoires nouvellement disponibles offrent la possibilité que les populations marginales puissent migrer au-delà de leur limite latitudinale (limite nord) actuelle puisque les conditions d'établissement deviennent graduellement plus favorables (MacDonald *et al.* 1998). Or, le potentiel d'expansion est aussi déterminé par la capacité de dissémination, la viabilité des semences, l'établissement et la survie des plantules (Brubaker 1986 ; Brown 1988 ; Mamet 2013 ; Trant *et al.* 2018 ; Sharma *et al.* 2021). Au cours de l'expansion postglaciaire de l'aire de répartition des espèces, les arbres ont migré à partir des refuges glaciaires grâce à l'établissement de petites populations isolées au nord de la limite nordique de l'espèce, suivant des événements de dispersion sur de longues distances (Ritchie et MacDonald 1986 ; Cwynar et MacDonald 1987 ; Clark *et al.* 1998). Ces rares événements permettent aux arbres établis au front de colonisation de disperser leurs semences plus loin que la distance moyenne, au-delà de la limite actuelle de répartition (Cain *et al.* 2000 ; Nathan

2006). Les individus pionniers ainsi dispersés établissent une population périphérique contribuant d'abord à faire progresser le front de colonisation. Pendant que le front continue sa progression par ce même processus, chaque population locale nouvellement formée se densifie graduellement, notamment par propagation locale, et finit éventuellement par se fondre avec les populations centrales pour intégrer l'aire de répartition continue (Phillips *et al.* 2010 ; Chuang et Peterson 2016).

Le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting*) propose une interaction dynamique entre la migration et l'évolution au front d'expansion des espèces (Shine *et al.* 2011). Il s'agit d'un processus cumulatif amplifiant les traits phénotypiques qui permettent d'accroître temporairement et localement la capacité de dissémination rapide sur de plus grandes distances, sans égard à la valeur adaptative des individus (Shine *et al.* 2011 ; Phillips et Perkins 2019 ; Miller *et al.* 2020). Pendant la migration, les individus qui se trouvent au front de colonisation ont atteint cette limite plus rapidement que les autres individus dont la capacité de dissémination est moindre et qui sont ainsi laissés derrière (Phillips *et al.* 2010 ; Miller *et al.* 2020). Ces individus pionniers, avec une plus petite charge alaire, se reproduisent préférentiellement ensemble puisqu'ils sont isolés au front de colonisation (Travis et Dytham 2002 ; Hughes *et al.* 2007). Alors que l'aire de répartition progresse vers le nord, les générations successives devraient ainsi accumuler des caractères héréditaires permettant de se disperser de plus en plus rapidement 'en surfant' sur la 'vague' d'expansion (Shine *et al.* 2011, 2021). Chaque population nouvellement implantée au-delà du front de colonisation précédent devient la source de dissémination pour la prochaine génération qui fera *de facto* avancer le front d'expansion (Excoffier *et al.* 2009 ; Slatkin et Excoffier 2012). Cependant, les individus avec une grande capacité de dissémination et qui contribuent ainsi à l'établissement de la prochaine génération au front de colonisation ne sont pas nécessairement les plus performants en termes de succès de germination ou de recrutement (Burton *et al.* 2010 ; Peischl *et al.* 2013 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). C'est donc plutôt lors de l'étape subséquente de densification par propagation locale de la population que la sélection naturelle entre en jeu, contribuant à améliorer la valeur adaptative des individus (Phillips *et al.* 2010). À ce stade, la sélection naturelle devrait devenir localement

plus importante que le tri spatial et les individus avec les traits phénotypiques permettant un meilleur succès reproducteur et une survie accrue devraient être favorisés (Perkins *et al.* 2016). Le tri spatial et la sélection naturelle reposent donc sur des mécanismes fondamentalement différents : le tri spatial amplifie les traits (héréditaires) de dispersion au fil des générations qui se succèdent dans l'espace alors que la sélection amplifie les traits (héréditaires) de succès reproducteur et de survie au fil des générations qui se succèdent dans le temps (Shine *et al.* 2011 ; Phillips et Perkins 2019 ; Miller *et al.* 2020).

Les individus pionniers au front de colonisation ne sont donc pas nécessairement des individus avec une valeur adaptative optimale par rapport à l'environnement local (Hugues *et al.* 2003, 2007 ; Suarez et Tsutsui 2008 ; Shine *et al.* 2011 ; Duthie *et al.* 2015 ; Hudson *et al.* 2015). Ceci pourrait s'expliquer par l'existence d'un compromis d'allocation des ressources entre la dissémination et la reproduction (Chuang et Peterson 2016 ; Perkins *et al.* 2016 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). Par exemple, chez les plantes anémochores, la capacité de dissémination est estimée par la charge alaire des semences (Green 1980 ; Cwynar et MacDonald 1987 ; Dufour-Tremblay *et al.* 2012b). Puisque la charge alaire exprime le rapport entre la masse de la graine et la superficie de l'aile, une petite valeur indique une capacité de dissémination accrue. En effet, les graines qui ont de grandes ailes par rapport à leur masse (petite charge alaire) descendent plus lentement et peuvent donc être dispersées plus loin par les vents horizontaux pendant leur descente (Green 1980). Dans ce cas, le compromis entre la dissémination et la reproduction vient du fait que la petite masse de la graine implique que moins de ressources sont disponibles pour la germination, l'établissement et/ou la survie de la plantule (Pothier Guerra et de Lafontaine 2024).

L'étude pionnière de Cwynar et MacDonald (1987) indique une diminution de la charge alaire le long d'une voie de colonisation postglaciaire chez le pin tordu (*Pinus contorta*). La variabilité intraspécifique des traits liés à la dispersion, en accord avec le modèle du tri spatial, pourrait contribuer à expliquer le paradoxe de Reid qui stipule que la vitesse de la migration postglaciaire inférée chez les arbres a été plus rapide que ce que leur capacité de dissémination actuelle semble permettre (Clark *et al.* 1998). Effectivement, des

estimations de dissémination provenant de populations stables qui ne sont pas en expansion et qui ne sont donc pas soumises au tri spatial pourraient sous-estimer la vitesse réelle de la migration se déployant au front de colonisation. Par exemple, l'étude de Pothier Guerra et de Lafontaine (2024) rapporte une diminution de la charge alaire et un compromis entre la reproduction et la dissémination chez l'épinette blanche (*Picea glauca*) en processus de recolonisation après-feu le long du gradient altitudinal dans les hauts sommets au cœur de la forêt boréale. À l'inverse, le tri spatial et le compromis d'allocation ne sont pas observés dans d'autres sommets boréaux où il n'y a pas de feu et où la limite alpine des arbres est donc en équilibre avec le climat depuis plusieurs millénaires. Pothier Guerra et de Lafontaine (2024) proposent que le tri spatial et le compromis s'estompent avec le temps depuis l'établissement du peuplement, vraisemblablement en raison de la sélection naturelle qui tend à optimiser la reproduction au détriment de la dispersion dans les populations à l'équilibre démographique.

Le modèle du tri spatial souligne l'importance de la variabilité intraspécifique de traits fonctionnels liés à la capacité de dissémination et au succès de germination, qui se manifeste par une différence entre les populations situées au front de colonisation, et celles établies au cœur de l'aire de répartition. La variabilité intraspécifique des traits fonctionnels (*intraspecific trait variability* [ITV]), désigne les différences de traits observées entre les individus d'une même espèce. Plusieurs études montrent que la variabilité interspécifique est supérieure à l'ITV (Garnier *et al.* 2001; Shipley 2003; Haj Khaled *et al.* 2005), ce qui constitue l'hypothèse prédominante dans le domaine. Par exemple, Albert *et al.* (2010) rapportent que, pour plusieurs espèces d'herbacés et d'arbustes des Alpes françaises, la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels est généralement moindre que la variabilité interspécifique. Toutefois l'ITV représente tout de même près de 30% de la variation totale des traits fonctionnels, ce qui n'est pas négligeable. Jung *et al.* (2010) ont étudié le rôle de la variabilité intraspécifique de trois traits fonctionnels (surface foliaire spécifique, teneur en matière sèche des feuilles et hauteur) dans la structure des communautés de prairies réparties le long d'un gradient d'inondation. Leurs résultats indiquent que la variabilité intraspécifique de la surface foliaire spécifique et de la hauteur explique respectivement 44 % et 32 % de la relation entre la moyenne de ces traits pour l'ensemble de la communauté et le gradient

d'inondation, soulignant l'importance de considérer l'ITV. D'autres études confirment également l'influence de l'ITV sur l'assemblage des communautés, la sélection des habitats et le fonctionnement des écosystèmes (Callaway *et al.* 2003 ; Boege et Dirzo 2004 ; Cornwell et Ackerly 2009 ; Gross *et al.* 2009 ; Thuiller *et al.* 2009 ; Violle *et al.* 2012 ; Siefert *et al.* 2015). Enfin, certaines études suggèrent que l'ITV peut être équivalente, voire supérieure à la variabilité interspécifique. Par exemple, une méta-analyse évaluant divers traits spécifiques chez plusieurs espèces montre que, dans certains cas, la variabilité intraspécifique est au moins égale à la variabilité interspécifique (Des Roches *et al.* 2018). Or, la perte rapide de la variation intraspécifique constitue un angle mort de l'actuelle crise de biodiversité puisque les évaluations de la biodiversité négligent souvent de considérer l'érosion de la diversité au sein des espèces (Des Roches *et al.* 2021).

Afin d'approfondir notre compréhension du processus de migration des arbres dans un contexte de changement climatique, que ce soit à l'échelle postglaciaire ou contemporaine, il est donc crucial d'évaluer comment la dynamique éco-évolutive du tri spatial se manifeste au front d'expansion dans les populations marginales actuelles, en plus d'évaluer la variabilité intraspécifique des traits liés à la capacité de dispersion et à la reproduction le long d'une voie de migration postglaciaire appartenant à une même lignée génétique. L'objectif principal de cette recherche est d'évaluer la capacité de dissémination et le compromis évolutif entre dissémination et reproduction chez l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) le long d'un gradient latitudinal allant du nord de la forêt tempérée jusqu'à la limite des arbres. Suivant les prédictions du modèle du tri spatial, notre première hypothèse postule que les arbres situés à la limite latitudinale auront une capacité de dissémination accrue (donc une faible charge alaire) par rapport aux sites au sud de la forêt boréale. Étant donné le compromis évolutif attendu entre la dispersion et la reproduction lors du tri spatial, notre seconde hypothèse stipule l'existence d'une relation positive entre la probabilité de germination et la charge alaire qui s'exprimera géographiquement par une germination plus faible au front d'expansion. Cette recherche permettra également de comparer la variabilité intraspécifique et interspécifique du potentiel de dissémination et de germination sur un même gradient latitudinal entre l'épinette blanche et l'épinette noire.

Notre hypothèse nulle postule que la variabilité interspécifique des traits sera supérieure à la variabilité intraspécifique le long du gradient. Alors que la migration des espèces est une réponse fondamentale face aux changements climatiques, sa dynamique demeure peu connue. La variabilité intraspécifique de la capacité de dispersion au front de colonisation pourrait cependant jouer un rôle clé encore peu exploré.

2.4 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.4.1 Espèces étudiées

L'étude porte sur deux espèces transcontinentales de conifères boréaux largement répandues en Amérique du Nord. Dans l'est du continent, l'épinette noire (*Picea mariana*) domine la forêt boréale au nord de la sapinière méridionale (49°N). Sa densité est maximale dans la forêt boréale fermée (domaine bioclimatique de la pessière à mousses), puis le paysage s'ouvre graduellement jusqu'à la limite des arbres (Payette et Delwaide 2018). L'épinette noire est bien adaptée aux feux de forêt, la principale perturbation écologique en forêt boréale (Bergeron *et al.* 1999) notamment grâce au sérotinisme de ses cônes qui permet le maintien des graines matures dans la cime des arbres et leur libération massive suivant le passage du feu (Greene *et al.* 1999). Suivant le retrait de l'inlandsis laurentidien qui recouvrait complètement la péninsule du Québec-Labrador, l'épinette noire a entamé sa migration postglaciaire vers le nord à une vitesse moyenne de 25 km par siècle (Serge Payette et al., 2022). La répartition de l'espèce s'est stabilisée il y a *c.* 3000 ans dans la région de la rivière Boniface (*c.* 58°N) à 35 km à l'est de la baie d'Hudson (Lavoie et Payette 1996 ; Gajewski 2019). En effet, sa limite latitudinale nordique dans la partie occidentale du Québec se situe encore aujourd'hui à la rivière Boniface (Payette et Lavoie 1994), formant *de facto* l'interface entre la toundra forestière et la toundra arbustive dans ce secteur. Le feu représente la principale perturbation écologique dans cette région et son action, combinée au climat froid, aurait considérablement réduit le couvert forestier au cours des 2000 dernières années (Payette et Gagnon 1985 ; Asselin et Payette 2005 ; Gajewski *et al.* 2021). Durant cette période froide, un faible établissement et/ou recrutement des plantules après feu aurait contribué à l'ouverture du couvert arborescent (Sirois et Payette 1991). Bien que la densité

des épinettes noires ait diminué au cours du dernier millénaire, les peuplements de la limite nordique se sont toutefois maintenus localement par marcottage (Laberge *et al.*, 2001). La fin du Petit âge glaciaire (PAG; 1450-1850 EC), combinée à l'effet des changements climatiques contemporains pourraient toutefois venir modifier cette dynamique, notamment en relançant les processus d'expansion nordique et de densification du couvert forestier (Gamache et Payette 2004, 2005 ; Truchon-Savard *et al.* 2019).

Dans l'est de l'Amérique du Nord, l'épinette blanche (*Picea glauca*) est typiquement une espèce compagne dans la sapinière méridionale (de Lafontaine et Payette 2010). Elle domine donc rarement les peuplements en forêt boréale, mais elle est surtout présente à faible densité dans des peuplements mixtes au sud de 49°N. L'épinette blanche n'est pas bien adaptée aux feux qui dynamisent la pessière noire à l'intérieur des terres, mais elle forme exceptionnellement des peuplements monospécifiques le long de la côte est de la Baie-James et de la baie d'Hudson (Payette 1993, 2013). Le long de la côte est de la Baie-James, l'épinette blanche forme une bande continue de 0,2 à 0,5 km de largeur (Parisien et Sirois 2003). Entre Kuujjuarapik-Whapmagoostui et Umiujaq, des îlots de plusieurs individus ou des peuplements clairsemés sont présents sporadiquement le long de la côte de la baie d'Hudson (Laliberté et Payette 2008). La limite nordique de l'épinette blanche se situe à Umiujaq où l'on retrouve quelques individus isolés les uns des autres par plusieurs centaines de mètres (Caccianiga et Payette 2006). Contrairement à l'épinette noire qui a atteint son actuelle limite nordique il y a *c.* 3000 ans à la rivière Boniface, l'épinette blanche poursuit actuellement sa migration postglaciaire et progresse graduellement vers le nord en longeant la côte de la baie d'Hudson (Payette et Filion 1985 ; Caccianiga et Payette 2006 ; de Lafontaine *et al.* 2010). En effet, la baie d'Hudson est une des dernières régions du nord de l'Amérique où le glacier s'est retiré durant l'Holocène (Fulton 1989). Le glacier qui recouvrait le plateau continental, le long de la côte de l'ancienne mer de Tyrell, atteignait plusieurs kilomètres d'épaisseur. Sa fonte a libéré la croûte continentale, jusqu'alors fortement compressée par le poids de la glace. Ce relâchement a entraîné l'émergence progressive des terres, un phénomène connu sous le nom de relèvement glacio-isostatique (Lajeunesse et Allard 2003 ; Laliberté et Payette 2008). Dans cette région, la vitesse de

l'émergence des terres atteint 1,3 m par siècle (Hillaire-Marcel 1976 ; Bégin *et al.* 1993 ; Lafortune *et al.* 2006). Ces terres nouvellement exondées deviennent ainsi disponibles pour la colonisation par l'épinette blanche, qui poursuit sa migration postglaciaire à son front de colonisation le long de la côte de la baie d'Hudson.

2.4.2 Sites d'étude

L'étude se déploie le long d'un gradient latitudinal qui traverse l'ensemble de la forêt boréale dans l'ouest du Québec, depuis le nord de la forêt tempérée jusqu'à la limite des arbres, à l'interface avec la toundra arbustive (Figure 3). Au total, 11 sites ont été échantillonnés pour l'épinette noire le long d'un transect latitudinal de *c.* 1250 km entre Mont-Laurier et la rivière Boniface (Tableau 1). Pour l'épinette blanche, 8 sites ont été échantillonnés le long du même transect latitudinal sur une distance de *c.* 1100 km allant de Mont-Laurier jusqu'à Umiujaq (Tableau 1). Ce gradient latitudinal traverse plusieurs domaines bioclimatiques, allant de l'érablière à bouleau jaune jusqu'à la toundra arbustive et longe la Baie-James et la baie d'Hudson (Figure 3). Pour chacune des deux espèces étudiées, les populations le long de ce transect appartiennent à une seule lignée génétique et proviennent donc d'une seule voie de migration postglaciaire (de Lafontaine *et al.* 2010, Gérardi *et al.* 2010, Nondier en préparation). Les sites d'étude sont ainsi organisés afin d'évaluer la capacité de dissémination des propagules (et le compromis reproductif) le long d'une même voie de colonisation postglaciaire jusqu'à la limite nordique de chaque espèce. Ceci implique que la variabilité phénotypique des traits mesurés le long du gradient ne peut être attribuée à un mélange de pools génétiques issus de différentes lignées lors de la migration postglaciaire. La variabilité phénotypique intraspécifique reflète donc la plasticité, l'adaptation locale et/ou un tri spatial au sein d'un même pool génétique.

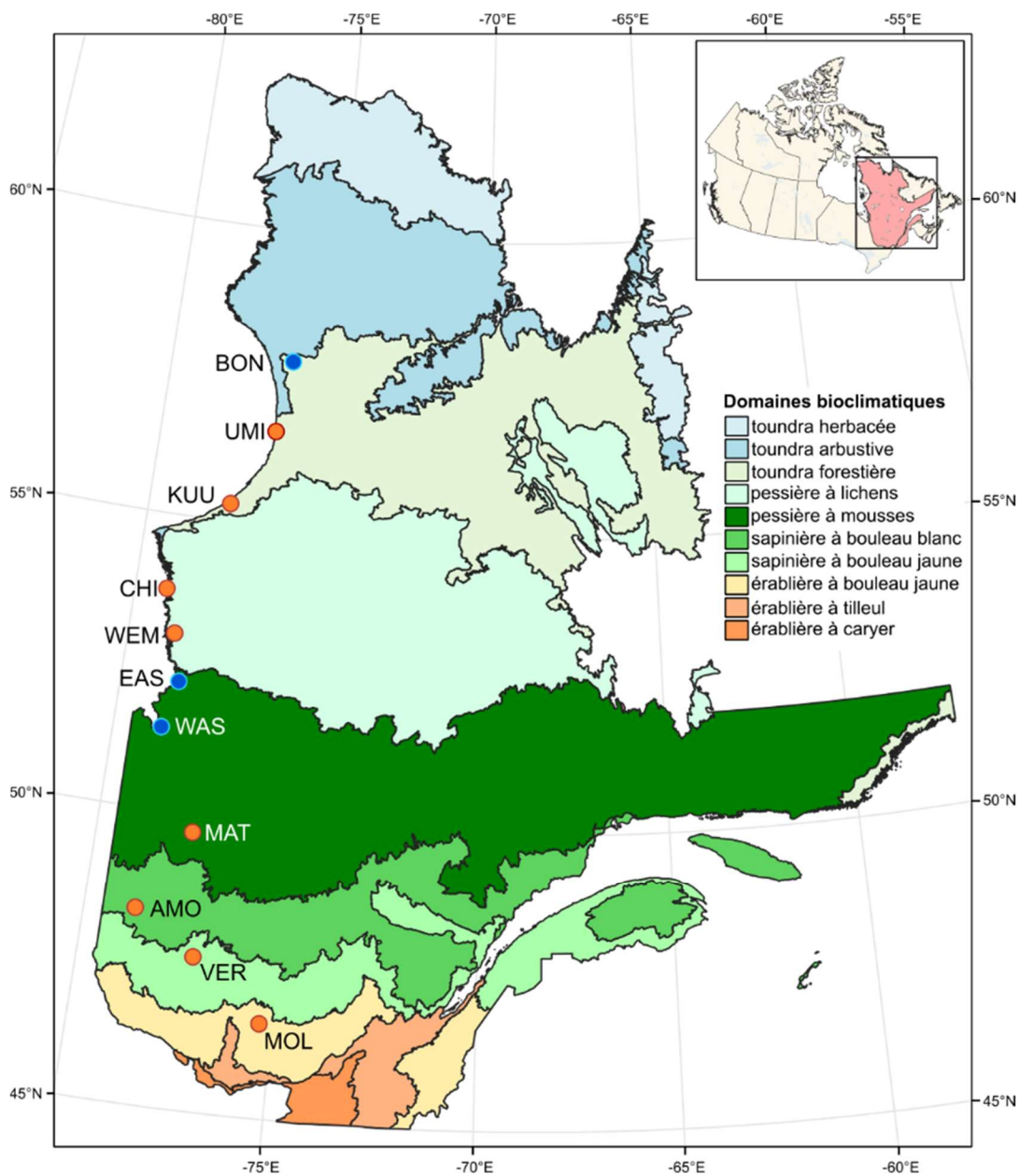


Figure 3 Localisation des sites d'étude de l'épinette noire (*Picea mariana*) et de l'épinette blanche (*Picea glauca*) le long d'un transect latitudinal de 1250 km traversant plusieurs domaines bioclimatiques allant de la forêt tempérée nordique jusqu'à la limite des arbres dans l'ouest du Québec, Canada. Les cercles orangés indiquent les sites où les peuplements des deux espèces ont été échantillonnés alors que les cercles bleus représentent les sites incluant seulement l'épinette noire

Tableau 1 Caractéristiques des sites échantillonnés le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec, Canada

Code du site	Nom du site	Latitude (°N)	Longitude (°E)	Domaine bioclimatique	Sites <i>Picea mariana</i> Type de peuplement ; Autres espèces principales	Sites <i>Picea glauca</i> Type de peuplement ; Autres espèces principales
MOL	Mont-Laurier	46,6	-75,3	Érablière à bouleau jaune	Résineux ; <i>Pinus banksiana</i>	Résineux mixte ; <i>Betula papyrifera</i>
VER	Réserve faunique La Vérendrye	47,6	-77,1	Sapinière à bouleau jaune	Résineux ; <i>Betula papyrifera</i>	Feuillue mixte ; <i>Betula papyrifera</i> , <i>Populus tremuloides</i>
AMO	Amos	48,3	-78,7	Sapinière à bouleau blanc	Résineux ; <i>Pinus banksiana</i>	Résineux mixte ; <i>Abies balsamea</i> , <i>Populus tremuloides</i>
MAT	Matagami	49,7	-77,5	Pessière à mousses	Résineux ; <i>Betula papyrifera</i> , <i>Populus tremuloides</i>	Résineux mixte ; <i>Abies balsamea</i> , <i>Betula papyrifera</i> , <i>Populus tremuloides</i>
WAS	Waskaganish	51,4	-78,7	Pessière à mousses	Résineux	-
EAS	Eastmain	52,2	-78,4	Pessière à mousses	Résineux ; <i>Pinus banksiana</i>	-
WEM	Wemindji	53,0	-78,7	Pessière à lichens	Résineux ; <i>Larix laricina</i>	Résineux ; <i>Picea mariana</i>
CHI	Chisasibi	53,7	-79,1	Pessière à lichens	Résineux ; <i>Pinus banksiana</i>	Résineux
KUU	Kuujuarapik - Whapmagoostui	55,3	-77,6	Toundra forestière	Résineux ouvert ; <i>Larix laricina</i>	Résineux ouvert
UMI	Umiujaq	56,6	-76,5	Toundra forestière	Résineux	Individus isolés
BON	Rivière Boniface	57,8	-76,2	Toundra forestière	Résineux ouvert	-

2.4.3 Échantillonnage sur le terrain et analyses en laboratoire

À chaque site, au moins 10 cônes femelles matures par individu ont été récoltés aléatoirement à l'aide d'un élagueur extensible ou d'un fusil de calibre 12 sur 10 arbres matures d'épinette noire dans un peuplement dominé par l'épinette noire ($n = 11$ sites) et 10 arbres matures d'épinette blanche, lorsque possible, dans un peuplement dominé par l'épinette blanche ou dans un peuplement mixte ($n = 8$ sites). Les années d'échantillonnage (2022 et 2023) n'ont pas été favorables à la production de graines chez l'épinette blanche. En absence de cônes récents, ceux des années précédentes ont été récoltés.

Dès le retour au laboratoire, tous les cônes ont été séchés à l'étuve (JeioTech ON-12GW, Séoul, Corée du Sud) à 40 °C pendant 24 h afin d'éviter la formation de moisissure pendant leur entreposage en attente des traitements subséquents. Les graines ailées ont délicatement été retirées des écailles à l'aide de pincettes. À cette fin, les cônes ont été remis à l'étuve à 70 °C pendant 2 h pour ouvrir les cônes afin de faciliter l'extraction des graines intactes (Briand *et al.*, 2015). Pour chaque cône, 10 graines avec des ailes intactes provenant de la section centrale du cône ont été sélectionnées aléatoirement et conservées pour les analyses subséquentes ($n = 7013$ graines d'épinette noire et 3835 graines d'épinette blanche). Chaque graine ailée a été photographiée sous une loupe binoculaire (Leica M60, Wetzlar, Allemagne) munie d'une caméra (Leica IC90 E). La superficie de l'aile a été mesurée (mm²) avec le logiciel de traitement et d'analyse d'images ImageJ 1.53 (Schneider *et al.*, 2012). Un étalon de 2 mm, présent sur chaque photographie, a permis d'uniformiser les analyses d'images. Les ailes ont été retirées puis chaque graine a été pesée à l'aide d'une balance micro-analytique ($\pm 1.0 \mu\text{g}$; Mettler Toledo XP6, Greifensee, Suisse).

Les graines sans leur aile ont été conservées et des sous-ensembles de 2906 graines d'épinette noire et 1758 graines d'épinette blanche ont été réutilisées pour les tests de germination. Cinq graines choisies aléatoirement par cône ont été disposées sur un papier filtre Whatman n° 4 dans un quadrant d'une boîte de Petri de 9 cm de diamètre divisé en quatre sections de taille égale (c.-à-d., 20 graines par boîte provenant de 4 cônes différents). Avant d'induire la germination, les graines ont été stratifiées à froid pour rompre la

dormance. À cette fin, les papiers filtres ont été humidifiés avec de l'eau déminéralisée, osmosée, distillée (Type III) et les boîtes de Petri ont été conservées dans un réfrigérateur à 4°C dans l'obscurité pendant 21 jours (Edwards 1987). Pour les tests de germination, les boîtes de Petri ont été placées aléatoirement dans une chambre de croissance Caron 7314-22 gBrite LED (Caron Scientific, Marietta OH, États-Unis) à 28 °C-jour / 20 °C-nuit et 85% d'humidité relative avec une intensité lumineuse de 300 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant 16 h de jour et de 0 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant 8 h de nuit (Edwards 1987). Les papiers filtres ont été maintenus humides tout au long de l'expérience de germination. La germination des graines a été suivie pendant 21 jours et les graines germées (radicule >2 mm) ont été dénombrées, puis retirées aux deux jours. Toutes les boîtes de Petri ont été redistribuées au hasard une fois par semaine. L'expérience de germination a échoué pour l'épinette blanche, vraisemblablement en raison de la perte de viabilité des semences provenant de cônes des années précédentes. Nous rapportons ainsi uniquement les résultats des tests de germination pour l'épinette noire.

2.4.4 Analyses statistiques

Nous avons estimé la capacité de dissémination des propagules de deux espèces dans plusieurs sites répartis le long d'un transect latitudinal en se basant sur la superficie de l'aile, la masse de la graine et la charge alaire (rapport entre la masse de la graine et la superficie de l'aile). Pour chaque espèce, une analyse de la variance (ANOVA) a été employée pour évaluer les différences de la charge alaire entre les sites d'étude. Un test DHS de Tukey a ensuite permis d'effectuer la comparaison multiple des moyennes.

La variabilité intraspécifique de la charge alaire pourrait refléter une variation intraspécifique de la superficie de l'aile ou de la masse des graines (ou des deux), avec des conséquences différentes sur la viabilité des graines. Pour mieux comprendre la variation des traits phénotypiques responsables de la variabilité de la charge alaire chez chacune des deux espèces d'épinette, nous avons comparé les relations linéaires entre la superficie de l'aile et la masse des graines des deux espèces en effectuant une analyse de la covariance

(ANCOVA). De même, nous avons employé une ANCOVA pour comparer la variation de la charge alaire des deux espèces le long du gradient latitudinal. Finalement, nous avons calculé les coefficients de variation de la charge alaire afin de comparer la variabilité intraspécifique de chaque espèce avec la variabilité interspécifique.

Les analyses portant sur le potentiel de germination des graines ont été agrégées (moyenne) au niveau de l'arbre ou du cône, puisqu'en pratique il aurait été trop laborieux de faire un suivi individuel de chaque graine tout au long du protocole. Le pourcentage moyen de germination de l'épinette noire par arbre a été comparé entre les sites d'étude à l'aide d'une ANOVA, suivie d'une comparaison multiple des moyennes avec le test de DHS de Tukey. Afin de tester le compromis entre la germination et la capacité de dissémination, nous avons d'abord évalué la relation générale (sans égard aux sites) entre le pourcentage de germination par arbre et la charge alaire moyenne par arbre, à l'aide d'un modèle linéaire mixte avec les sites comme facteur aléatoire (fonction `lmer()` dans la librairie R `lmerTest` ; Kuznetsova *et al.* 2017, R Core Team, 2024). Puisque les sites sont répartis le long d'un vaste gradient environnemental, nous avons vérifié l'existence de ce même compromis dans les différents environnements climatiques correspondant à chaque site d'étude. À cette fin, nous avons évalué si la relation linéaire entre le pourcentage de germination par cône et la charge alaire moyenne par cône varie entre les sites, en utilisant une ANCOVA. De la même manière, nous avons testé indépendamment les relations linéaires entre le pourcentage de germination par cône et chacune des composantes de la charge alaire (masse de la graine, superficie de l'aile) en considérant l'interaction avec les sites. Afin de détailler toutes ces relations au sein de chaque site d'étude, nous avons ensuite évalué individuellement les relations linéaires simples entre le pourcentage de germination par cône en fonction de la charge alaire moyenne par cône et de chacune de ses deux composantes (masse de la graine et superficie de l'aile) à chaque site. Puisque la variation de la charge alaire implique une variation à la fois de la masse de la graine et de la superficie de l'aile, nous avons utilisé un modèle linéaire mixte pour déterminer si la masse des graines, la superficie de l'aile et leur interaction sont liées au pourcentage de germination, avec les sites d'étude comme facteur aléatoire.

Un seuil de significativité de $\alpha = 0,05$ a été utilisé pour tous les tests statistiques. Toutes les données ont été testées pour la normalité et l'homogénéité de la variance avant l'analyse en utilisant des diagrammes de diagnostic à l'aide du package « `check_model` ». Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec la version 4.3.1 de R (R Core Team, 2024).

2.5 RÉSULTATS

2.5.1 Potentiel de dispersion

Pour les deux espèces à l'étude, la charge alaire varie entre les sites étudiés (épinette noire : $F_{10;7002} = 40,26$; $P < 0,001$; épinette blanche : $F_{7;3478} = 76,66$; $P < 0,001$; Figure 4). De manière générale, les plus grandes valeurs de charge alaire se trouvent au sud du gradient latitudinal alors que les sites plus nordiques ont des valeurs plus faibles. Pour l'épinette noire, bien que la charge alaire soit significativement plus faible au site Mont-Laurier (MOL), le trait varie relativement peu entre les sites au sud de Chisasibi (CHI). La charge alaire diminue ensuite de manière abrupte entre les sites de Chisasibi (CHI) et Kuujjuarapik-Whapmagoostui (KUU), puis décline encore vers le nord pour atteindre ses valeurs les plus faibles aux sites Umiujaq et Boniface (UMI et BON ; Figure 4a). Pour l'épinette blanche, la charge alaire diminue entre les sites en progressant vers le nord et atteint une valeur inférieure au site Umiujaq (UMI), soit à la limite nordique de l'espèce (Figure 4b).

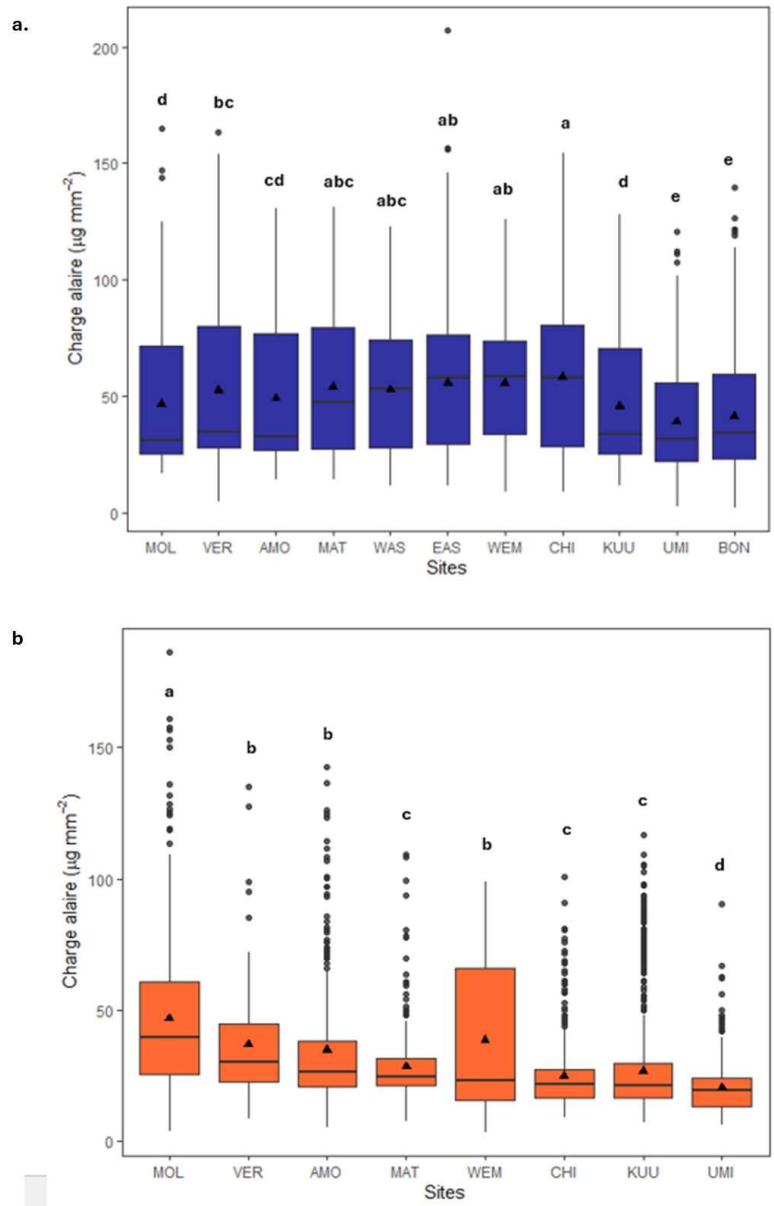


Figure 4 Charge alaire de 7013 graines d'épinette noire (*Picea mariana*) (a) et 3835 graines d'épinette blanche (*Picea glauca*) (b) à différents sites d'échantillonnage le long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada. Les sites sont ordonnés selon la latitude, du sud vers le nord. Les diagrammes en boîte de Tukey illustrent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur. La longueur des lignes vaut $1,5 \times$ l'écart interquartile. Le triangle représente la moyenne. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives

2.5.2 Comparaison des deux espèces

Afin de comparer le potentiel de dissémination des propagules des deux espèces à l'étude, nous avons décomposé la charge alaire en mettant en relation la masse de la graine en fonction de la superficie de l'aile pour les deux espèces (Figure 5). De manière générale, la masse de la graine augmente de manière linéaire avec la superficie de l'aile ($F_{1;10\,496} = 2255,68$; $P < 0,001$). Cependant, cette relation allométrique entre les deux composantes de la charge alaire (la pente de la relation linéaire) diffère entre les deux espèces (terme d'interaction ; $F_{1;10\,496} = 18,25$; $P < 0,001$). L'intervalle des valeurs de la superficie de l'aile est plus grand chez l'épinette blanche que chez l'épinette noire. Or, pour une même superficie d'aile, les graines de l'épinette noire sont plus lourdes que celles de l'épinette blanche ($F_{1;10\,496} = 409,50$; $P < 0,001$). L'épinette noire aurait donc généralement une charge alaire supérieure à l'épinette blanche (Figure 5).

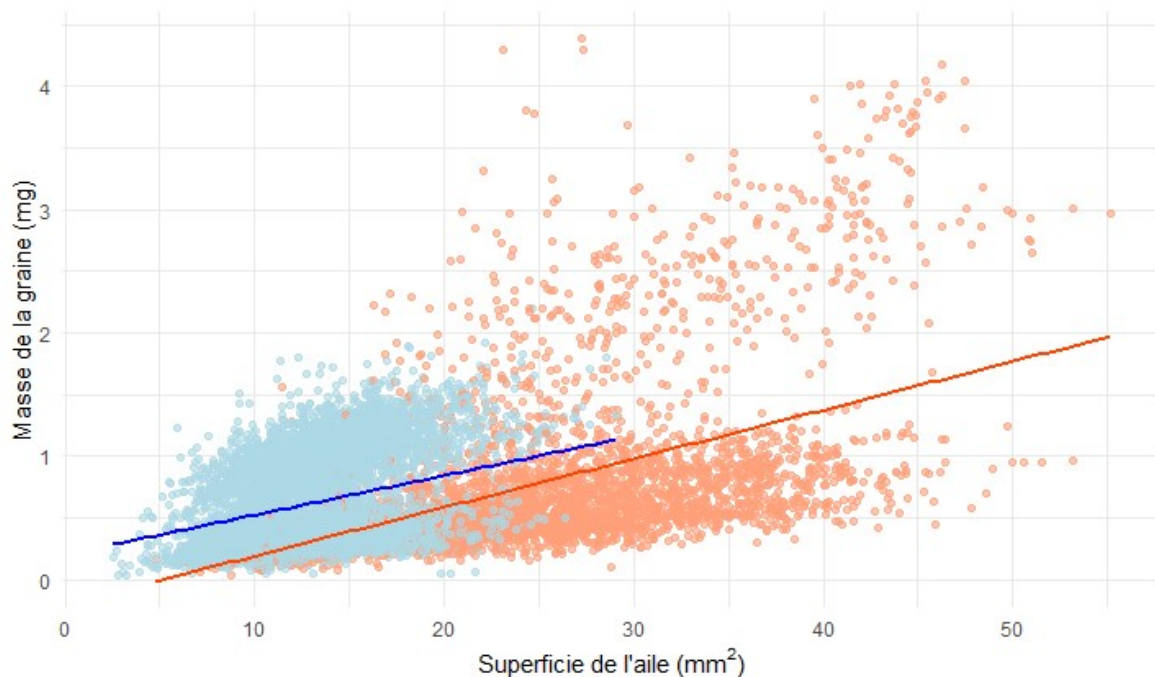


Figure 5 Masse de la graine en fonction de la superficie de l'aile des propagules de *Picea mariana* (bleu) et de *Picea glauca* (rouge) échantillonnées le long d'un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada

Pour corroborer ce dernier résultat, nous avons directement comparé les charges alaires des deux espèces en fonction de la latitude (Figure 6). Pour les deux espèces, la charge alaire diminue linéairement avec la latitude ($F_{1;8301} = 256,18$; $P < 0,001$). Cette relation diffère toutefois entre les deux espèces (terme d'interaction ; $F_{1;8301} = 45,80$; $P < 0,001$) puisque la charge alaire de l'épinette blanche décroît plus rapidement que celle de l'épinette noire en fonction de la latitude. En général, l'épinette noire a donc une charge alaire significativement plus élevée que celle de l'épinette blanche ($F_{1;8301} = 979,07$, $P < 0,001$). Sur l'ensemble du gradient latitudinal échantillonné, la variation intraspécifique de la charge alaire de l'épinette blanche ($CV_{\text{intra_}P.\text{glauca}} = 69,28$) est plus grande que celle de l'épinette noire ($CV_{\text{intra_}P.\text{mariana}} = 56,70$) et ces deux valeurs de variations phénotypiques intraspécifiques sont supérieures à la variation interspécifique du trait ($CV_{\text{inter}} = 50,66$).

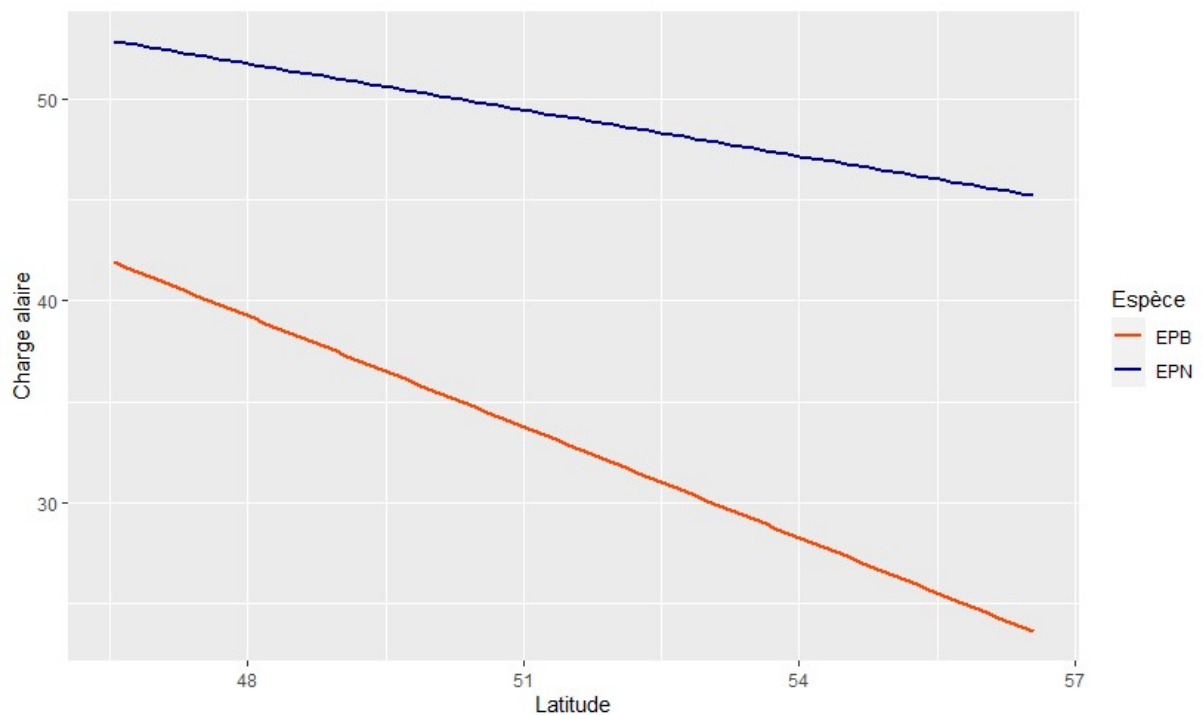


Figure 6 Charge alaire en fonction de la latitude pour les propagules de *Picea mariana* (trait bleu) de *Picea glauca* (trait rouge) échantillonnées le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada

2.5.3 Potentiel de germination

Nous avons estimé la variation de la viabilité des semences d'épinette noire en comparant le pourcentage moyen de germination par arbre entre les sites (Figure 7). De manière analogue à la charge alaire, le potentiel de germination varie significativement entre les sites étudiés ($F_{10;138} = 8,28$; $P < 0,001$). Les sites les plus au sud (entre Mont-Laurier [MOL] et Chisasibi [CHI]) exhibent des pourcentages de germination accrus qui ne sont pas différents entre eux. Comme pour la charge alaire, la capacité de germination des semences commence toutefois à diminuer entre Chisasibi (CHI) et Kuujjuarapik-Whapmagoostui (KUU), pour atteindre ses valeurs les plus faibles aux sites Umiujaq et Boniface (UMI et BON ; Figure 7).

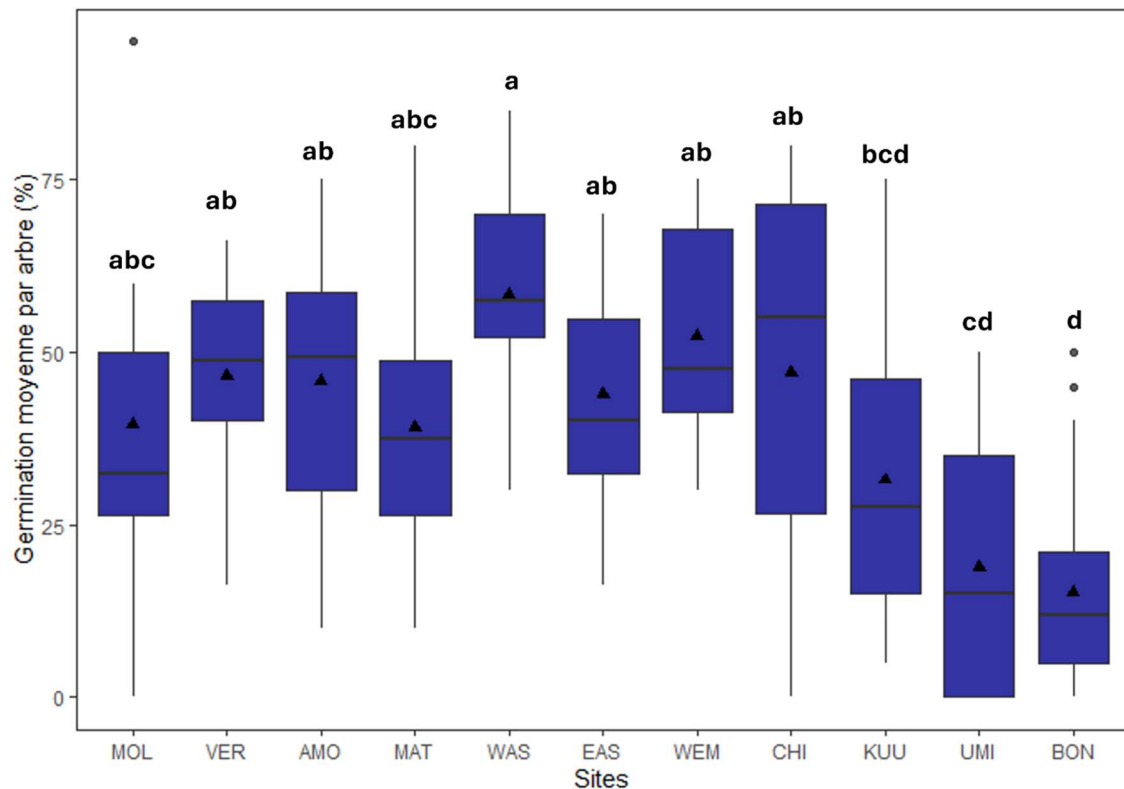


Figure 7 Germination de 2906 graines d'épinette noire (*Picea mariana*) à différents sites d'échantillonnage le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada. Les sites sont ordonnés selon la latitude, du sud vers le nord. Les diagrammes en boîte de Tukey illustrent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur. La longueur des lignes vaut 1,5× l'écart interquartile. Le triangle représente la moyenne. Les différentes lettres indiquent des différences statistiquement significatives

De manière générale, le pourcentage de germination de l'épinette noire augmente linéairement en fonction de la charge alaire ($F_{1;147} = 41,95$; $R^2_{\text{GLMM}(m)} = 0,214$; $P < 0,001$; Figure 8). Toutefois, le pourcentage de germination et sa relation linéaire avec la charge alaire varient entre les sites (Table 2a). En évaluant indépendamment les deux composantes de la charge alaire, on note que la masse des graines et la superficie de l'aile sont toutes deux associées au pourcentage de germination et ces relations varient entre les sites (Table 2b et c).

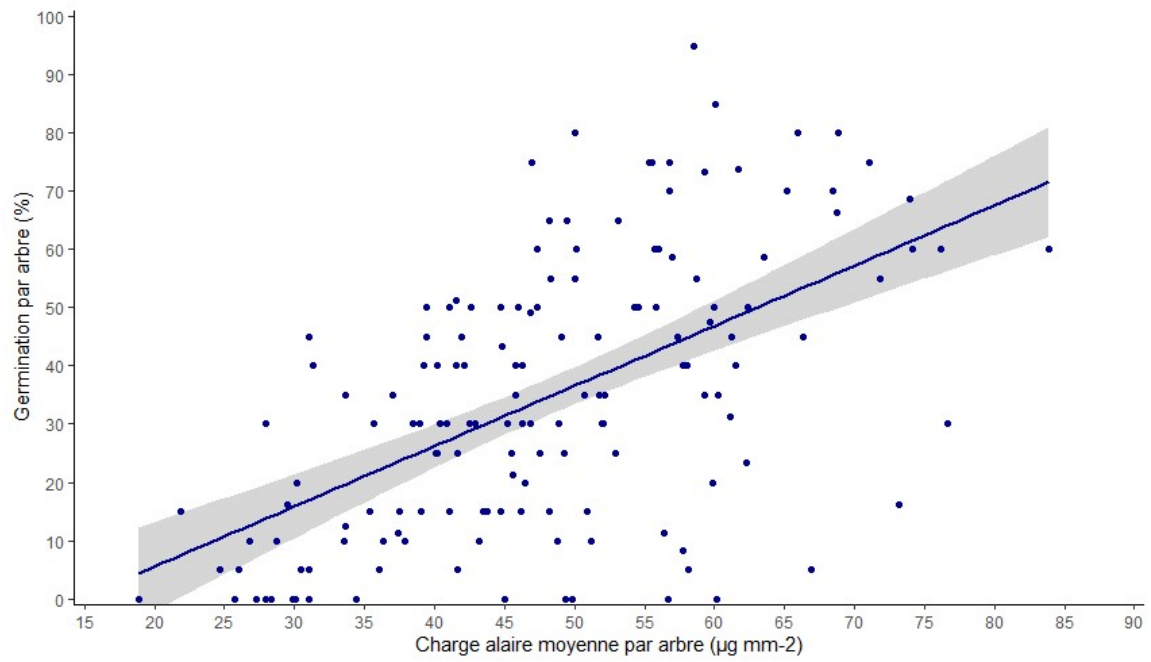


Figure 8 Variation du pourcentage de germination en fonction de la charge alaire chez l'épinette noire (*Picea mariana*)

Tableau 2 Variation du potentiel de germination en fonction de la charge alaire chez l'épinette noire (*Picea mariana*)

a) Charge alaire ($P_{\text{modèle}} < 0,0001$; $R^2_{\text{adj}} = 0,376$)				
Effet	df	SS	F	P
Charge alaire	1	158 443	262,17	<0,001
Sites	10	56 526	9,35	<0,001
Charge alaire × Sites	10	14 189	2,35	0,010
b) Masse de la graine ($P_{\text{modèle}} < 0,0001$; $R^2_{\text{adj}} = 0,513$)				
Effet	df	SS	F	P
Masse de la graine	1	246 760	522,53	<0,001
Sites	10	4 372	9,26	<0,001
Masse × Sites	10	1 437	3,04	0,001
c) Superficie de l'aile ($P_{\text{modèle}} < 0,0001$; $R^2_{\text{adj}} = 0,239$)				
Effet	df	SS	F	P
Superficie de l'aile	1	16 702	22,67	<0,001
Sites	10	120 435	16,34	<0,001
Superficie × Sites	10	16 086	2,18	0,017

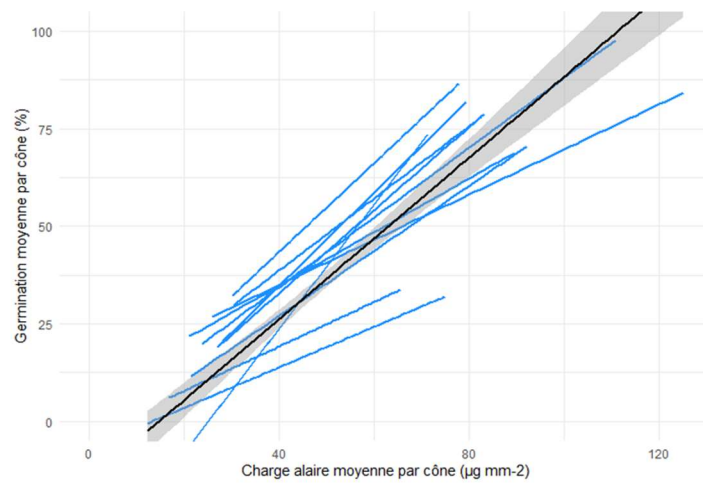
Puisque le compromis entre la germination et la charge alaire varie entre les sites le long d'un vaste gradient environnemental, nous avons analysé les relations linéaires simples entre le pourcentage de germination par cône et la charge alaire moyenne par cône, ainsi qu'avec chacune de ses deux composantes (masse de la graine et superficie de l'aile), pour chaque site considéré individuellement. La relation entre le pourcentage moyen de germination par cône et la charge alaire est linéaire et positive à chaque site d'étude, indépendamment de sa latitude (Figure 9a, Table 3). Cette relation reflète essentiellement la variation de la masse de la graine et non la superficie de l'aile puisque le pourcentage de germination est positivement associé avec la masse de la graine à tous les sites (Figure 9b,

Table 3), mais rarement avec la superficie de l'aile (Figure 9c, Table 3). En effet, le modèle linéaire mixte qui décompose l'effet des deux variables constituantes de la charge alaire indique que la masse de la graine explique une part de la variance du pourcentage de germination ($\eta^2_p = 0,369$; $P < 0,001$) beaucoup plus grande que la superficie de l'aile ($\eta^2_p = 0,007$; $P = 0,016$).

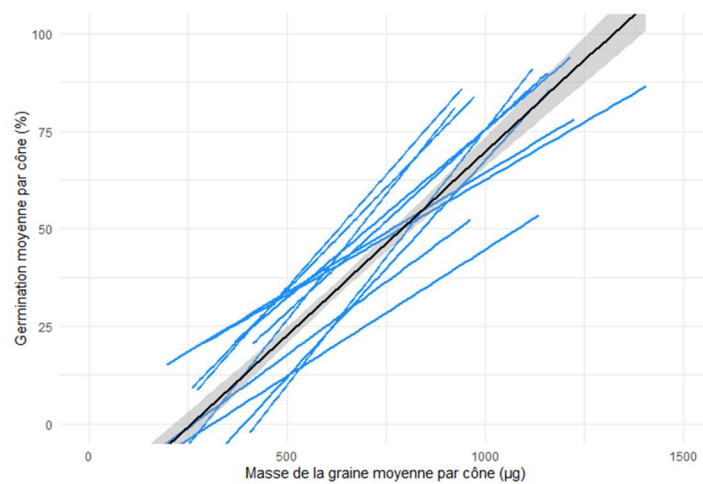
Tableau 3 Valeur de P , R^2 ajusté et pente des modèles linéaires simples mettant en relation le pourcentage moyen de germination par cône d'épinette noire (*Picea mariana*) en fonction de la charge alaire, de la masse ou de la superficie de l'aile à chaque site échantillonné le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada

Site	Charge alaire			Masse de la graine			Superficie de l'aile		
	P	R^2_{adj}	Pente	P	R^2_{adj}	Pente	P	R^2_{adj}	Pente
MOL	0,007	0,154	1,065	<0,001	0,595	0,131	0,052	0,072	3,239
VER	<0,001	0,331	0,894	<0,001	0,513	0,105	0,179	0,022	3,735
AMO	<0,001	0,336	1,197	<0,001	0,484	0,116	0,13	0,039	3,914
MAT	<0,001	0,266	0,833	<0,001	0,504	0,111	0,993	-0,026	0,011
WAS	0,007	0,154	1,139	<0,001	0,334	0,086	0,021	0,110	4,167
EAS	0,022	0,107	0,579	<0,001	0,260	0,059	0,005	0,170	4,799
WEM	0,008	0,152	0,925	<0,001	0,333	0,093	0,345	-0,002	1,160
CHI	0,033	0,091	0,688	0,003	0,185	0,061	0,048	0,075	3,426
KUU	<0,001	0,552	1,594	<0,001	0,508	0,128	0,188	0,010	-1,715
UMI	0,005	0,084	0,570	<0,001	0,328	0,075	0,002	0,103	2,252
BON	0,001	0,088	0,520	<0,001	0,276	0,065	0,058	0,022	1,050

a.



b.



c.

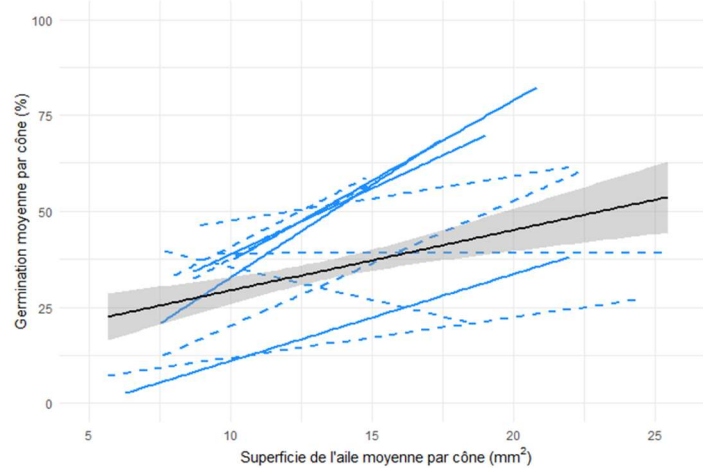


Figure 9 Pourcentage de germination en fonction de la charge alaire (a), de la masse de la graine (b) et de la superficie de l'aile (c) pour l'épinette noire (*Picea mariana*) à 11 sites échantillonnés le long d'un transect latitudinal dans l'ouest du Québec, Canada. Les lignes bleues représentent la relation linéaire simple à chaque site d'étude et la ligne noire représente la relation générale sur tout le gradient sans égard aux sites (avec son intervalle de confiance à 95% en grisé). Les lignes pointillées indiquent des modèles non-significatifs

2.6 DISCUSSION

Afin d'évaluer la dynamique éco-évolutive du tri spatial au front d'expansion des espèces boréales transcontinentales, nous avons estimé la capacité de dissémination des semences de deux espèces d'épinette le long d'un gradient latitudinal traversant tout le biome boréal, allant de la forêt tempérée jusqu'aux populations marginales formant le front de colonisation nordique (Cwynar et MacDonald 1987 ; Shine *et al.* 2011). Nous avons également testé le potentiel de germination des graines sur le même gradient afin d'évaluer le compromis évolutif transitoire entre dissémination et reproduction qui représente le coût du tri spatial sur la valeur adaptative au front d'expansion (Chuang et Peterson, 2016 ; Perkins *et al.* 2016 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). Enfin, nous avons comparé la variabilité intraspécifique et interspécifique du potentiel de dissémination entre les deux espèces sur un même gradient latitudinal. Pour chacune des deux espèces, le gradient étudié correspond à une seule voie de migration postglaciaire appartenant à une même lignée génétique (de Lafontaine *et al.* 2010 ; Gérardi *et al.* 2010 ; Nondier en préparation). Pour les deux espèces, la capacité de dissémination des semences augmente linéairement avec la latitude, mais la différence est particulièrement notable dans les sites formant le front d'expansion à la limite nordique où la charge alaire est significativement réduite par rapport au reste du gradient. De manière analogue, le potentiel de germination des graines de l'épinette noire est inférieur dans les sites au front de colonisation. Conséquemment, il existe, chez l'épinette noire, une relation linéaire et positive entre la charge alaire et le pourcentage de germination à travers tous les sites. Bien qu'il varie entre les sites, ce compromis entre la dissémination et la reproduction est rapporté indépendamment dans chaque site d'étude et est principalement dû à la masse de la graine. L'épinette blanche a une plus grande capacité de dissémination que l'épinette noire, et elle déploie une plus grande variabilité intraspécifique. La variabilité intraspécifique de la capacité de dissémination des graines de chacune des espèces est supérieure à la variabilité interspécifique.

2.6.1 Capacité de dissémination

La charge alaire des semences de l'épinette blanche diminue avec la latitude, ce qui implique que la capacité de dissémination de l'espèce augmente en approchant de sa limite nordique. Le modèle éco-évolutif du tri spatial prédit une capacité de dissémination accrue chez les individus au front d'expansion d'une population marginale en processus de colonisation (Travis et Dytham 2002 ; Hughes *et al.* 2007 ; Phillips *et al.* 2008, 2010 ; Shine *et al.* 2011 ; Miller *et al.* 2020 ; Weiss-Lehman et Shaw 2022 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). En raison de la transgression marine de la mer de Tyrell et du relèvement isostatique subséquent qui expose progressivement les terres, l'épinette blanche a subi un décalage temporel lors de sa migration postglaciaire le long de la côte est de la baie d'Hudson (Laliberté et Payette 2008). L'espèce est toutefois actuellement en processus actif de colonisation à sa limite nordique, particulièrement depuis la fin du Petit âge glaciaire (Payette et Fillion 1985 ; Caccianiga et Payette 2006 ; Payette 2007). La charge alaire réduite à Umiujaq (UMI), le site le plus nordique, correspond donc bien à un attendu du modèle éco-évolutif du tri spatial. La limite nordique de l'espèce se trouve effectivement à Umiujaq (Caccianiga et Payette 2006), où les individus qui forment le front d'expansion se trouvent isolés ou en petits groupes de quelques arbres et sont parfois accompagnés de quelques individus immatures (Laliberté et Payette 2008). Ce peuplement marginal longe la côte de la baie d'Hudson sur une longueur de 16,4 km et la distance moyenne entre les 38 individus matures est de 220 m alors que la distance maximale entre deux individus voisins est de 4,5 km (Angarita Ospina, en préparation). Les quelques 134 plantules répertoriées dans le peuplement témoignent d'un début de densification locale qui s'amorce graduellement autour des arbres matures pionniers (Angarita Ospina, en préparation). Cette structure du peuplement indique que le processus de colonisation est actuellement en progression active au front d'expansion de l'épinette blanche. Le front de colonisation avance lorsque les individus pionniers s'établissent au-delà de la limite nordique suivant de rares événements de dissémination à longue distance (p.ex., la distance $\geq 4,5$ km observés entre deux arbres voisins) (Cwynar et McDonald 1987 ; Cain *et al.* 2000) alors que la densification locale du

peuplement nouvellement établi est encore restreinte (Excoffier *et al.* 2009 ; Slatkin et Excoffier 2012).

Comme pour l'épinette blanche, la charge alaire des semences de l'épinette noire diminue avec la latitude. Spécifiquement, la capacité de dissémination commence à s'accroître entre les sites de Chisasibi (CHI) et de Kuujjuarapik-Whapmagoostui (KUU) et est maximale aux deux sites les plus nordiques (Umijuaq [UMI] et rivière Boniface [BON]). Ce patron rapporté chez l'épinette noire est, encore une fois, cohérent avec les attendus du modèle du tri spatial, un processus cumulatif amplifiant les traits phénotypiques liés à une capacité de dissémination accrue lors de la migration de l'espèce (Cwynar et McDonald 1987 ; Shine *et al.* 2011 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). La charge alaire au site méridional de Mont-Laurier (MOL) est toutefois plus basse par rapport aux autres sites au sud de Chisasibi. La pression des activités humaines s'accroît vers le sud du gradient. Il est possible que l'anthropisation du paysage (notamment les coupes forestières) ait contribué à moduler la dynamique naturelle à ce site en favorisant un processus local de recolonisation lors de la succession secondaire après perturbation. Par ailleurs, les moyennes diffèrent peu chez l'épinette noire entre les sites de La Vérendrye (VER) et de Chisasibi (CHI). La charge alaire généralement plus élevée au cœur de l'aire de répartition par rapport au front de colonisation reflète probablement les conséquences de la sélection naturelle qui supplante le tri spatial dès la densification locale du peuplement, contribuant ainsi à optimiser la valeur adaptative locale du peuplement dans le nouvel environnement au détriment de la dissémination (Hughes *et al.* 2003 ; Simmons et Thomas 2004 ; Burton *et al.* 2010 ; Chuang et Peterson 2016 ; Perkins *et al.* 2016 ; Phillips et Perkins 2019 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). En effet, la théorie prédit que le modèle éco-évolutif du tri spatial est seulement effectif dans les populations en processus de colonisation, maximisant temporairement les traits favorisant la dissémination sans égard à la valeur adaptative locale (Shine *et al.* 2011). En absence de compétition intraspécifique lors de la colonisation, seul l'accès à de nouveaux territoires importe et les avantages de la dissémination dépassent largement les coûts associés à maintenir les traits optimisant la valeur adaptative locale, rendant la sélection naturelle temporairement moins effective. La densification subséquente du peuplement entraîne une

augmentation graduelle de la compétition intraspécifique. Dans les populations établies depuis longtemps au cœur de l'aire de répartition, la sélection naturelle exerce une pression sur les traits de germination et de survie, qui favorisent la valeur adaptative dans l'environnement local (p. ex., compétition, reproduction et survie), éventuellement au détriment de la dissémination (Chuang et Peterson 2016 ; Perkins *et al.* 2016).

2.6.2 Potentiel de germination

Le potentiel de germination des semences d'épinette noire correspond étroitement au patron rapporté pour la charge alaire. Spécifiquement, comme pour la charge alaire, le pourcentage de germination commence à diminuer entre les sites de Chisasibi (CHI) et de Kuujjuarapik-Whapmagoostui (KUU) et est minimal aux deux sites les plus nordiques (Umijuaq [UMI] et rivière Boniface [BON]). Incidemment, la relation linéaire positive entre le pourcentage de germination et la charge alaire suggère qu'un compromis d'allocation des ressources s'exprime entre la dissémination et la reproduction (Hughes *et al.* 2003 ; Burton *et al.* 2010 ; Duthie *et al.* 2015 ; Hudson *et al.* 2015 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). Un tel compromis est attendu selon le modèle éco-évolutif du tri spatial puisque celui-ci maximise la capacité de dissémination rapide sur de longues distances sans égard à la valeur adaptative des individus (Shine *et al.* 2011 ; Phillips et Perkins 2019 ; Miller *et al.* 2020 ; Shine *et al.* 2021). Au front de colonisation, le tri spatial supplante donc temporairement la sélection naturelle. Le compromis d'allocation des ressources implique que la dissémination est alors maximisée au détriment de la reproduction (Shine *et al.* 2011). En effet, une plus petite charge alaire se traduit par des semences ayant de grandes ailes, mais surtout des graines plus légères, ce qui implique que moins de ressources sont disponibles pour assurer la germination et la croissance primaire (Kambo et Danby 2018). Au front d'expansion, la sélection naturelle est temporairement ineffective par rapport au tri spatial et les individus pionniers ne sont donc pas nécessairement les mieux adaptés localement (Shine *et al.* 2011 ; Chuang et Peterson 2016). Par ailleurs, entre les sites de Mont-Laurier (MOL) et Chisasibi (CHI) au cœur de l'aire de répartition, le potentiel de germination varie peu et est

généralement plus élevé alors que la dissémination est moindre qu'aux sites formant la limite nordique. La compétition accrue qui s'opère dans les peuplements plus denses au cœur de l'aire de répartition contribue à augmenter la pression de sélection naturelle qui favorise les individus exhibant des traits phénotypiques optimisant la valeur adaptative (compétition, reproduction et survie). Le tri spatial est inopérant dans les peuplements établis depuis longtemps qui ne sont pas en processus d'expansion (Shine *et al.* 2011). La capacité compétitive y est donc favorisée par la sélection naturelle et le compromis d'allocation des ressources atténue la propension à la dissémination (Perkins *et al.* 2016). Ainsi, lorsque l'expansion est terminée, comme au cœur de l'aire de répartition de l'épinette noire entre les sites de Mont-Laurier (MOL) et Chisasibi (CHI), la sélection naturelle accroît la capacité des individus à être plus performants et compétitifs dans l'environnement local, au détriment de la capacité à se disséminer sur de longues distances (Travis et Dytham 2002 ; Burton *et al.* 2010).

Les populations actuellement en expansion au front de colonisation se situent à la limite nordique des arbres où le climat froid pourrait représenter un effet confondant puisque la maturation des graines d'épinette noire est limitée par la somme thermique (Meunier *et al.*, 2007). En effet, nos résultats indiquent que le compromis entre la germination et la charge alaire varie entre les sites le long du gradient environnemental. Or, les relations linéaires simples entre le pourcentage de germination et la charge alaire supportent l'existence du compromis d'allocation entre la reproduction et la dissémination à l'intérieur de chaque site considéré individuellement et donc indépendamment du gradient climatique. Les relations linéaires qui associent le potentiel de germination avec chacune des deux composantes de la charge alaire indiquent que la masse de la graine (et non la superficie de l'aile) est étroitement associée à la germination sur l'ensemble du gradient et à chaque site individuellement. Chez l'épinette noire, le tri spatial (au front de colonisation) ou la sélection naturelle (au cœur de l'aire de répartition) optimisent localement les traits de dissémination ou de reproduction, respectivement, ce qui implique un compromis d'allocation évolutif qui s'exprime principalement à travers la masse de la graine qui entrepose les nutriments et les ressources nécessaires pour la germination et la croissance primaire.

2.6.3 Comparaison des deux espèces d'épinette

Nous avons comparé la capacité de dissémination des deux espèces en analysant leur charge alaire et ses deux composantes (surface de l'aile et masse de la graine) le long du gradient latitudinal. Nos résultats indiquent que la superficie de l'aile de l'épinette blanche est généralement plus grande que celle de l'épinette noire. En effet, l'allométrie des propagules est différente entre les deux espèces. Les cônes de l'épinette blanche sont plus longs que ceux de l'épinette noire (Nienstaedt et Zasada 1990 ; Viereck et Johnston 1990 ; Payette 2013), ce qui semble directement lié à la différence de morphologie de l'aile des graines (Luo *et al.*, 2005). Or, nos résultats montrent que pour une même superficie d'aile, les graines d'épinette noire ont généralement une masse supérieure par rapport à l'épinette blanche. Nos résultats suggèrent donc que l'épinette blanche a une meilleure capacité de dissémination que l'épinette noire. Bien que la charge alaire des deux espèces diminue avec la latitude, la charge alaire de l'épinette noire est effectivement toujours plus grande que celle de l'épinette blanche, peu importe la latitude, ce qui suggère des différences morphologiques fondamentales entre les semences des deux espèces. Aussi, la charge alaire des semences d'épinette noire varie moins en fonction de la latitude que celle des propagules d'épinette blanche. Ce résultat suggère que le tri spatial a un effet différent sur la charge alaire des deux espèces, ce qui contribue encore davantage à exacerber la différence interspécifique de la capacité de dissémination au front de colonisation. Puisque les propagules d'épinette blanche exhibent généralement une meilleure capacité de dissémination et que l'effet du tri spatial accentue cette différence interspécifique au front d'expansion, l'épinette blanche devrait donc être plus rapide que l'épinette noire lors du processus de migration. En effet, l'épinette blanche est actuellement en processus de colonisation rapide à sa limite nordique de répartition (Payette et Fillion 1985 ; Caccianiga et Payette 2006 ; Payette 2007), alors que l'aire de répartition de l'épinette noire demeure relativement stable depuis environ 3000 ans (Payette et Lavoie 1994 ; Lavoie et Payette 1996) à l'exception d'une expansion récente enregistrée depuis la fin du Petit âge glaciaire (Gamache et Payette 2004, 2005 ; Truchon-Savard *et al.* 2019). Aussi, la vitesse de la migration postglaciaire de l'épinette blanche a

été plus rapide que celle de l'épinette noire au début de l'Holocène (Lamb 1980 ; Engstrom et Hansen 1985 ; Ritchie et MacDonald 1986 ; de Lafontaine *et al.* 2010).

Nos résultats suggèrent que la capacité de dissémination au front de colonisation de l'épinette blanche et de l'épinette noire est supérieure à celle des individus situés au cœur de l'aire de répartition. Cette propriété, attendue selon le modèle du tri spatial, pourrait contribuer à résoudre le paradoxe de Reid qui stipule que la migration postglaciaire des arbres aurait été trop rapide compte tenu de leur capacité de dissémination estimée. Effectivement, les études sur la dissémination des graines indiquent que la grande majorité des graines voyagent à moins de 100 m de leur arbre mère (Clark *et al.* 1998, 2005 ; Snell et Cowling 2015). Or, les études paléoécologiques suggèrent que l'épinette noire aurait migré à une vitesse moyenne estimée à 250 mètres par année (Payette *et al.* 2022) et l'épinette blanche à une vitesse moyenne entre 300 et 500 m par année (Clark *et al.* 1998 ; Snell et Cowling 2015). La résolution du paradoxe de Reid qui permet d'expliquer la rapidité de la migration postglaciaire se concentre actuellement sur deux hypothèses, soit le rôle exacerbé des événements aberrants de dissémination des graines sur de très longues distances (Clark 1998 ; Nathan 2006) et la présence de refuges glaciaires cryptiques préétablis à proximité des glaciers (Feurdean *et al.* 2013 ; Gavin *et al.* 2014 ; de Lafontaine *et al.* 2014, 2018). Nos résultats suggèrent que la dynamique éco-évolutive du tri spatial qui maximise la vitesse de migration localement et temporairement au front de colonisation pourrait aussi contribuer à résoudre le paradoxe de Reid. Les études qui évaluent le potentiel de migration et le taux de dispersion devraient dorénavant se concentrer sur les populations situées au front d'expansion. Éviter de prendre en compte la variabilité intraspécifique des traits induite par la dynamique éco-évolutive de tri spatial pourrait fausser les estimations du potentiel de migration là où l'expansion de l'aire de répartition a effectivement lieu.

Nos résultats indiquent que la variabilité intraspécifique de la charge alaire est plus grande que la variabilité interspécifique. Ainsi, la capacité de dissémination d'une épinette située au cœur de son aire de répartition ressemble davantage à celle de l'autre espèce d'épinette qu'à un conspécifique situé au front de colonisation. Plusieurs études suggèrent

que la variabilité intraspécifique des traits peut influencer la structure de la communauté et la fonction de l'écosystème au moins autant que les différences interspécifiques (Palkovacs et Post 2009 ; Harmon *et al.* 2009 ; Crutsinger *et al.* 2009 ; Govaert *et al.* 2016 ; Westerland *et al.* 2021). Les espèces ne sont pas des entités uniformes, elles sont composées de populations distinctes, qui peuvent être adaptées localement et se distinguer par leur plasticité (Valladares *et al.*, 2014), ou encore par l'impact d'autres processus éco-évolutifs comme le tri spatial, tel qu'illustré par la présente étude. La variabilité intraspécifique peut jouer un rôle crucial pour déterminer la réponse des espèces, et par extension des écosystèmes, face aux changements environnementaux imposés par les changements globaux (Violle *et al.* 2012 ; Des Roches *et al.* 2018 ; Matesanz et Ramírez-Valiente 2019 ; Pelletier *et al.* 2023). La variabilité intraspécifique pourrait avoir un effet égal ou même plus grand que la variabilité interspécifique dans certains cas (Des Roches *et al.* 2018, Raffard *et al.* 2018) comme celui présenté ici.

2.7 CONCLUSION

Il est essentiel d'étudier la dynamique des populations en expansion et la variabilité intraspécifique des traits pour aborder la résilience des écosystèmes face aux changements globaux. La présente étude permet d'éclairer le processus de migration des espèces boréales dans le contexte du réchauffement climatique contemporain. Les individus au front de colonisation seront vraisemblablement les plus en mesure d'assurer la migration des espèces et leur expansion vers le nord, mais une migration rapide s'effectuera au détriment de l'adaptation locale potentiellement sous-optimale pour les individus pionniers. Ce sera donc plutôt lors de la densification locale que la sélection naturelle pourra entrer en jeu et que des individus les mieux adaptés localement supplanteront les individus pionniers et permettront d'augmenter graduellement la fréquence des allèles les plus favorables au sein des populations nouvellement établies. La migration assistée, qui implique la translocation d'arbres hors de leur aire de répartition historique pour s'assurer de suivre la niche climatique, est une stratégie de gestion qui gagne en popularité (Hoegh-Guldberg *et al.* 2008

; Hewitt *et al.* 2011 ; Aitken et Bemmels 2016). Cependant, nos résultats impliquent que l'introduction d'individus provenant du cœur de l'aire de répartition à la limite nordique d'une espèce pourrait perturber le processus de tri spatial au front de colonisation et ainsi ralentir l'expansion naturelle de la population. Au contraire, nos résultats suggèrent que le tri spatial qui optimise la capacité de dispersion au front d'expansion peut constituer une stratégie naturelle pour échapper aux conséquences délétères du réchauffement climatique. Il serait donc judicieux d'évaluer comment la variation intraspécifique des traits de dispersion se traduit réellement par une différence effective de la vitesse de migration avant de mettre en œuvre des stratégies de migration assistée à grande échelle.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 PRINCIPAUX RÉSULTATS

Dans cette étude, nous avons testé empiriquement le modèle éco-évolutif du tri spatial sur deux espèces d'arbres boréaux, l'épinette noire et l'épinette blanche, ce qui a été très peu réalisé dans le passé (Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). Plus spécifiquement, nous avons comme objectif i) d'évaluer la capacité de dissémination ainsi que le compromis évolutif entre la dissémination et la reproduction chez l'épinette noire et l'épinette blanche le long d'un gradient latitudinal et ii) d'analyser la variabilité interspécifique du potentiel de dissémination et de germination des deux espèces, le long du même gradient. Comprendre le potentiel de migration et d'expansion des espèces est essentiel, notamment à la limite nordique où la vitesse des changements climatiques actuels est particulièrement rapide.

Pour l'épinette blanche, la charge alaire diminue graduellement vers le nord, ce qui suggère que la capacité de dissémination serait plus grande au front de colonisation pour cette espèce, en comparaison avec les populations centrales. Ces résultats concordent avec le modèle du tri spatial, qui prédit une capacité de dissémination accrue au front d'expansion (Travis et Dytham 2002, Hughes *et al.* 2007, Phillips *et al.* 2008, 2010, Shine *et al.* 2011, Weiss-Lehman *et al.* 2017, Miller *et al.* 2020, Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). De plus, plusieurs études suggèrent que l'épinette blanche serait en processus de colonisation à ce jour (Payette et Filion 1985 ; Caccianiga et Payette 2006 ; Payette 2007) et les changements climatiques qui rendent de nouveaux territoires accessibles à l'espèce, pourraient exacerber la vitesse d'expansion de l'espèce. Pour l'épinette noire, les plus petites valeurs de charges alaires sont également observées à la limite nordique, ce qui implique que la capacité de dissémination est meilleure dans les sites marginaux. Ces résultats peuvent aussi être expliquées par le tri spatial. Les moyennes de la charge alaire varient peu entre les

sites d'Amos et de Chisasibi, alors que le potentiel de dissémination commence à augmenter entre les sites de Chisasibi et Kuujjuarapik-Whapmagoostui et ce jusque dans les sites plus au nord. Les sites au nord seraient donc encore influencés par l'effet du tri spatial, alors que les sites au sud du gradient d'échantillonnage sont plus homogènes quant à leur capacité de dissémination, possiblement dû à l'effet de la sélection naturelle qui optimise plutôt la valeur adaptative. En effet, les populations des sites au sud du gradient latitudinal sont établies localement depuis beaucoup plus longtemps que les sites à la limite nordique et les peuplements ont eu le temps de se densifier localement. La sélection naturelle des individus les mieux adaptés aux conditions environnementales locales aurait érodé le signal du tri spatial à travers le temps étant donné le compromis d'allocation entre la dispersion et la reproduction/survie (Hughes *et al.* 2003 ; Simmons et Thomas 2004 ; Burton *et al.* 2010 ; Chuang et Peterson 2016 ; Perkins *et al.* 2016 ; Phillips et Perkins 2019 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024).

En comparant les charges alaires de l'épinette noire et de l'épinette blanche, il a été observé que la capacité de dissémination de l'épinette blanche est plus grande que celle de l'épinette noire, car elle a, de manière générale, de meilleures caractéristiques de dissémination (grande superficie d'aile et petite masse de la graine). Cela peut s'expliquer par l'allométrie des semences qui est différente, mais également par une pression du tri spatial qui est différente et plus prononcée chez l'épinette blanche tel que suggéré par une charge alaire qui diminue plus rapidement avec la latitude chez cette espèce par rapport à l'épinette noire. En ayant de meilleurs traits de dissémination que l'épinette noire, l'épinette blanche serait donc potentiellement une espèce pionnière lors de la colonisation. Or, selon plusieurs études, l'épinette blanche serait effectivement toujours en colonisation, malgré des décalages temporels liés au climat inopportun ou à des barrières géographiques (Payette et Fillion 1985 ; Caccianiga et Payette 2006 ; Laliberté et Payette 2008 ; Payette 2007). Historiquement, c'est également l'épinette blanche qui aurait été pionnière à l'est de la baie d'Hudson et au Labrador pour assurer l'afforestation lors de la migration postglaciaire (Lamb 1980 ; Engstrom et Hansen 1985 ; Ritchie et MacDonald 1986 ; de Lafontaine et Payette 2010, de Lafontaine *et al.* 2010). La dynamique éco-évolutive du tri spatial pourrait également

s'ajouter aux hypothèses qui tentent d'expliquer le paradoxe de Reid. Si la capacité de migration et d'expansion est plus grande à la limite nordique, cela voudrait dire que certaines semences peuvent aller beaucoup plus loin (lors des rares événements de dissémination longue distance,) que la moyenne des semences dans le reste de l'aire de répartition. Afin d'estimer les vitesses de migration, il serait donc préférable d'évaluer la capacité de dissémination des populations marginales au front de colonisation plutôt que celle des populations centrales qui sont généralement plus accessibles.

En comparant les coefficients de variation, la variabilité intraspécifique de la capacité de dissémination est plus grande que la variabilité interspécifique. Ce résultat inattendu est intéressant puisque la variabilité interspécifique est souvent mise de l'avant, comme le fait Albert *et al.* (2010) dans son étude. Nos résultats indiquent que ce n'est pas le cas pour la charge alaire, un estimateur du potentiel de dissémination. La capacité de dissémination de l'épinette blanche au sud de son aire de répartition ressemble davantage à celle de l'épinette noire qu'à celle de l'épinette blanche au front de colonisation de l'espèce.

La capacité de dissémination est plus grande au nord, mais la tendance inverse est rapportée pour le potentiel de germination chez l'épinette noire. En effet, les sites au front de colonisation ont un potentiel de germination plus faible que les individus des populations centrales. Les semences ayant de bonnes caractéristiques de dissémination assureraient donc une migration plus rapide, mais pas nécessairement un bon succès de germination. Un compromis d'allocation des ressources pourrait expliquer ce potentiel de germination plus bas chez les bons disséminateurs (Hughes *et al.* 2003 ; Burton *et al.* 2010 ; Duthie *et al.* 2015 ; Hudson *et al.* 2015 ; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024). La relation entre la charge alaire et germination est observée indépendamment sur chaque site d'étude et le compromis entre dispersion et reproduction est donc indépendant d'une potentielle contrainte climatique sur la maturation des graines. Ce compromis est également prédit par le modèle du tri spatial : les individus ayant une capacité de dissémination accrue et sur de longues distances n'auraient pas nécessairement une bonne valeur adaptative (Shine 2011 ; Phillips et Perkins 2019 ; Miller *et al.* 2020 ; Shine *et al.* 2021). Ce serait plutôt lors de la densification locale

que la sélection naturelle entrerait en jeu, sélectionnant les individus les mieux adaptés localement.

3.1 PORTÉE DE L'ÉTUDE

Mieux comprendre la dynamique éco-évolutive de ces deux espèces contribuera à prendre des décisions quant aux actions à poser à des fins de conservation. Différents représentants des milieux suggèrent d'implanter une migration assistée, qui constitue à 'aider' les espèces à migrer vers le nord en plantant certains arbres au nord de leur aire de répartition actuelle. Les plants choisis seraient notamment cultivés en pépinière et les arbres sélectionnés auraient des traits permettant à ces individus de bien s'implanter et croître, afin d'être déjà relativement bien adaptés à leur nouvel environnement. Les inquiétudes proviennent également de l'industrie du bois, car la biomasse forestière pourrait diminuer au fil des années, en partie en raison de l'augmentation des feux de forêt (Gauthier *et al.*, 2015). En connaître plus sur le potentiel de dissémination à plusieurs latitudes constitue une aide de prise à la décision. Des modèles de simulations futures du couvert forestier ont été utilisés, notamment le LANDIS-II (De Bruijn *et al.* 2014 ; Boulanger *et al.* 2017 ; Gustafson *et al.* 2023). Ce même modèle a été utilisé pour simuler le paysage forestier dans le futur au Québec en tenant compte des cycles d'insectes ravageurs (Boulanger *et al.* 2016 ; Tonini *et al.* 2018) et d'autres perturbations. L'augmentation du régime de feux de forêt pourrait également poser un défi pour la migration des espèces et le maintien de volumes de bois similaires à aujourd'hui (Boulanger *et al.*, 2013). Cependant, si une migration assistée est effectuée, les individus plantés plus au nord n'auront pas nécessairement de bonnes caractéristiques de dissémination. Déplacer des individus au sein de l'aire de répartition de l'espèce pourrait perturber le processus du tri spatial en cours (Ochocki et Miller 2017). Pour effectuer une migration assistée, si c'est l'option choisie, il serait pertinent de sélectionner des arbres qui maximisent une bonne adaptation à leur milieu d'implantation et de bonnes capacités de dissémination pour reproduire le processus naturel. Il resterait à vérifier si la capacité d'expansion au front de colonisation est suffisante pour suivre la vélocité des changements

climatiques, auquel cas la migration assistée ne serait même pas nécessaire. Plutôt que d'assister à la migration, il pourrait par exemple être plus stratégique d'effectuer une translocation des génotypes à l'intérieur de l'aire de répartition déjà bien établie afin d'optimiser la sélection naturelle favorisant l'adaptation aux conditions locales.

3.2 LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES FUTURES

Notre étude contribue grandement à mieux comprendre la migration de l'épinette noire et de l'épinette blanche, au front de colonisation comme dans les populations centrales de l'aire de répartition de ces deux espèces. Cette recherche est l'une des premières études, avec celle de Pothier Guerra et de Lafontaine (2024), à tester empiriquement le modèle du tri spatial sur des végétaux. L'autre étude qui a parlé de l'évolution des traits de dissémination lors de l'expansion d'une espèce d'arbre est celle de Cwynar et MacDonald (1987). Notre étude propose également une hypothèse pour résoudre le paradoxe de Reid. En effet, en se fiant à la distance moyenne de dissémination des semences de l'arbre mère, la vitesse de migration des espèces semble beaucoup plus lente que celle estimée avec les données polliniques (Clark *et al.* 1998; de Lafontaine *et al.* 2018; Feurdean *et al.* 2013 ; McLachlan *et al.* 2005). On peut postuler que la distance de dispersion estimée au front de colonisation serait probablement plus représentative de la vitesse de migration postglaciaire.

Malgré ces avancées scientifiques, notre étude a certaines limites à garder en tête. Les épinettes blanches, tout comme d'autres conifères, adoptent la stratégie des années semencières, qui sont des années de production massive de cônes (LaMontagne et Boutin 2009). Ces productions massives de semences surviennent lorsque les conditions climatiques sont favorables à la maturation des graines, comme des températures clémentes et lorsque les ressources sont abondantes (Kelly *et al.*, 2013). Cela permet de réduire la prédation des graines, car lorsqu'il y a peu de graines produites, les populations de prédateurs comme les écureuils, les oiseaux et les insectes diminuent également (Koenig et Knops 2001 ; Strong *et al.* 2015). Lorsqu'une année semencière survient, la production massive de graines dépasse la capacité de consommation des prédateurs (Janzen 1971), laissant donc beaucoup de

semences intouchées, prêtes à germer et à s'établir. Cela permet également à l'espèce d'améliorer la diversité génétique des futurs individus puisque beaucoup de fécondation croisée peut s'effectuer. Bref, les années semencières sont une stratégie adaptative qui permet à l'épinette blanche de maximiser sa reproduction tout en déjouant les prédateurs et en optimisant ses ressources. Malheureusement, les deux étés d'échantillonnage ne correspondaient pas à des années semencières, il y avait donc très peu de cônes dans les arbres, malgré nos efforts de recherche, ce qui nous a poussés à récolter des cônes des années passées dans les arbres. Les graines étant plus vieilles, elles avaient moins de chances de germer. C'est ce qui est arrivé lors des tests de germination en chambre de croissance pour l'épinette blanche. Trop peu de graines ont germé, ce qui rendait ces données inutilisables.

Il serait donc très intéressant de recommencer cette étude avec des cônes et des semences de l'année. Ma collègue Lisa Nondier a également récolté des pousses de l'année pour chaque arbre échantillonné afin de mener une étude génomique. Il sera donc possible de faire une association entre la capacité de dissémination et le génotype de chaque individu au sein d'une même voie de colonisation. Il serait également possible de réaliser une étude similaire avec les épinettes qui longent la côte est du Labrador, le long de l'océan Atlantique. Il serait extrêmement intéressant de comparer les résultats.

ANNEXE A

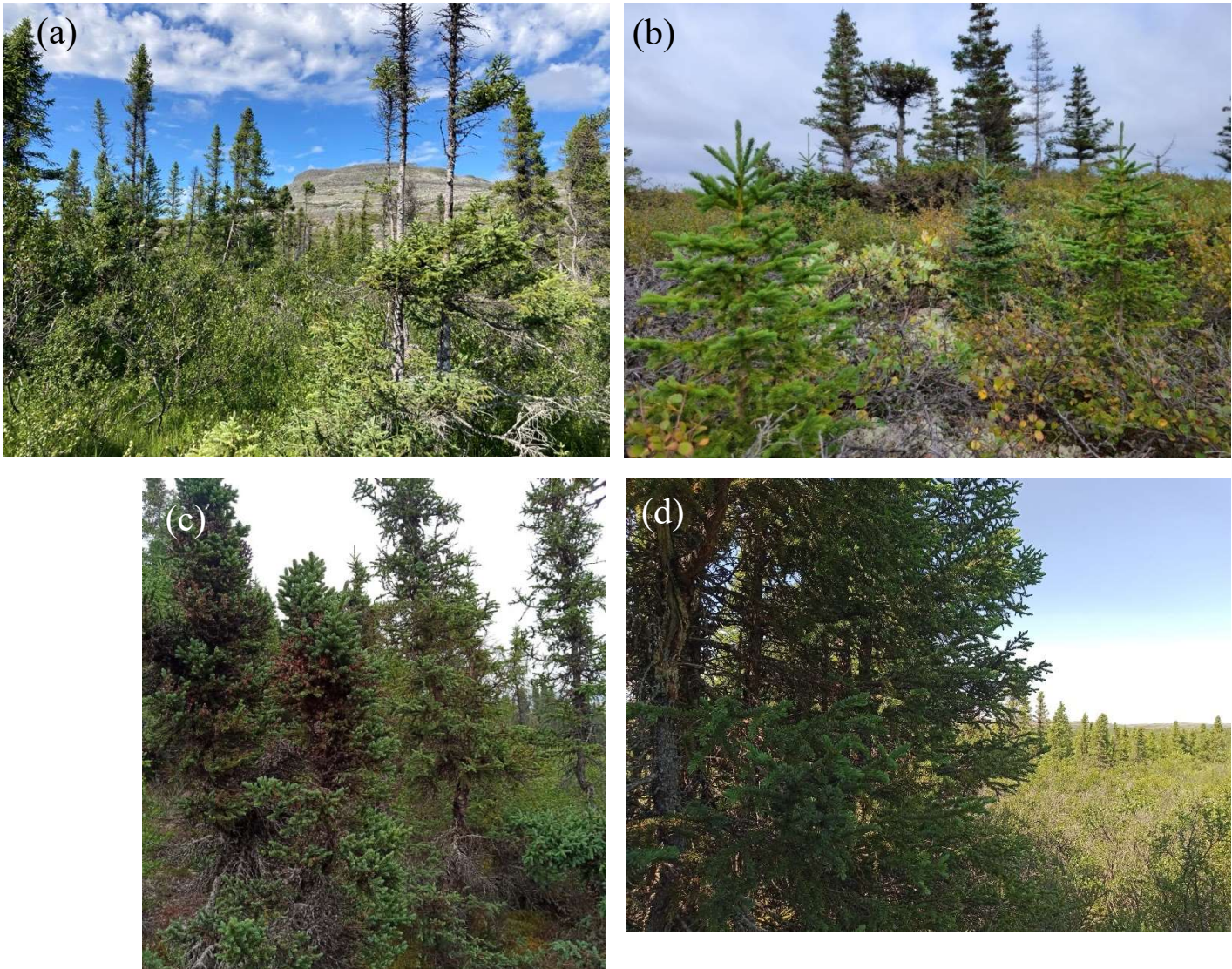


Figure S1 Photos de différents sites d'échantillonnage : (a) épinettes noires dans la vallée Tasiapik à Umiujaq, (b) épinette blanche sur la côte de la baie d'Hudson à Umiujaq au front de colonisation de l'espèce, (c) épinettes noires à la rivière Boniface au front de colonisation de l'espèce, (d) épinettes noires à la rivière Boniface au front de colonisation de l'espèce

ANNEXE B

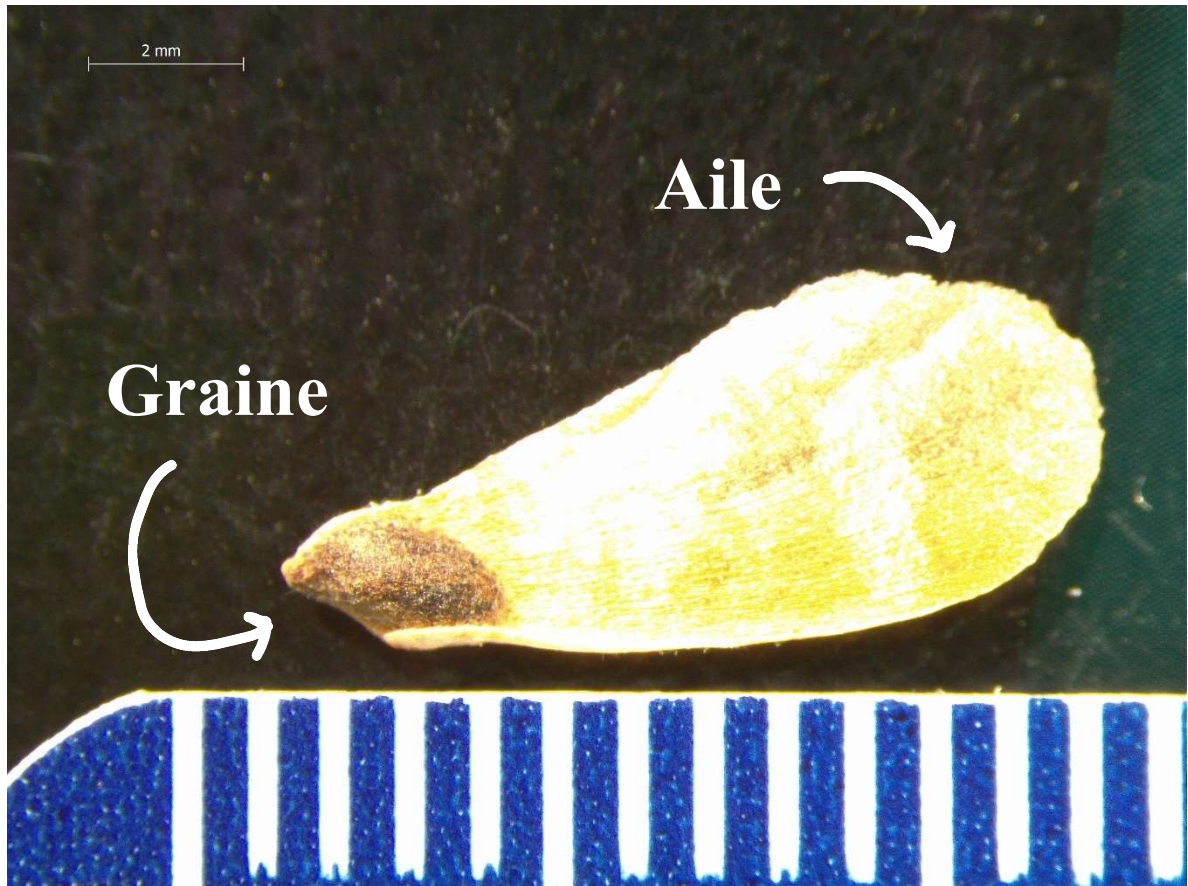


Figure S2 Semence ailée d'une épinette blanche (*Picea glauca*)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aitken, S. N., et Bemmels, J. B. (2016). Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*, 9(1), 271–290.
<https://doi.org/10.1111/EVA.12293>
- 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.
<https://doi.org/10.1111/J.1752-4571.2007.00013.x>
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., et Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192–1201.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
- Asselin, H., et Payette, S. (2005). Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Québec, Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 307–313.
<https://www.jstor.org/stable/3697599>
- Bégin, Y., Bérubé, D., & Grégoire, M. (1993). Downward migration of coastal conifers as a response to recent land emergence in eastern Hudson Bay, Québec. *Quaternary Research*, 40(1), 81–88. <https://doi.org/10.1006/QRES.1993.1058>
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle*, 75(1), 49–54.
<https://doi.org/10.5558/tfc75049-1>
- Berthouly-Salazar, C., van Rensburg, B. J., Le Roux, J. J., van Vuuren, B. J., et Hui, C. (2012). Spatial sorting drives morphological variation in the invasive bird, *acridotheris tristis*. *Plos One*, 7(5), 1-9.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038145>
- Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., De Ruffray, P., Gégout, J. C., et Loreau, M. (2016). Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications*, 7(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/ncomms12643>

- Boege, K., & Dirzo, R. (2004). Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (*Caesalpiniaceae*) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, 175(1), 59–69.
<https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000048092.82296.9A/METRICS>
- Boulanger, Y., Gauthier, S., Gray, D. R., Le Goff, H., Lefort, P., et Morissette, J. (2013). Fire regime zonation under current and future climate over eastern Canada. *Ecological Applications*, 23(4), 904–923. <https://doi.org/10.1890/12-0698.1>
- Boulanger, Y., Gray, D. R., Cooke, B. J., et De Grandpré, L. (2016). Model-specification uncertainty in future forest pest outbreak. *Global Change Biology*, 22(4), 1595–1607. <https://doi.org/10.1111/GCB.13142>
- Boulanger, Y., Taylor, A. R., Price, D. T., Cyr, D., McGarrigle, E., Rammer, W., Sainte-Marie, G., Beaudoin, A., Guindon, L., et Mansuy, N. (2017). Climate change impacts on forest landscapes along the Canadian southern boreal forest transition zone. *Landscape Ecology*, 32(7), 1415–1431. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0421-7>
- Bourgeau-Chavez, L. L., Alexander, M. E., Stocks, B. J., et Kasischke, E. S. (2000). Distribution of Forest Ecosystems and the Role of Fire in the North American Boreal Region. *Ecological Studies*, 138, 111–131. https://doi.org/10.1007/978-0-387-21629-4_7
- Briand, C. H., Schwilk, D. W., Gauthier, S., et Bergeron, Y. (2015). Does fire regime influence life history traits of jack pine in the southern boreal forest of Québec, Canada? *Plant Ecology*, 216(1), 157–164. <https://doi.org/10.1007/S11258-014-0424>
- Brown, K. R., Zobel, D. B., et Zasada, J. C. (1988). Seed dispersal, seedling emergence, and early survival of *Larix laricina* (DuRoi) K. Koch in the Tanana Valley, Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(3), 306–314.
<https://doi.org/10.1139/x88-047>
- Browne, L., Wright, J. W., Fitz-Gibbon, S., Gugger, P. F., et Sork, V. L. (2019). Adaptational lag to temperature in valley oak (*Quercus lobata*) can be mitigated by genome-informed assisted gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(50), 25179–25185.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1908771116>
- Brubaker, L. B. (1986). Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio*, 67(2), 119–130. <https://doi.org/10.1007/BF00037362>

- Burton, O. J., Phillips, B. L., et Travis, J. M. J. (2010). Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters*, 13(10), 1210–1220. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2010.01505.X>
- Bush, E. et Lemmen, D.S. (2019). *Canada's Changing Climate Report*. Government of Canada, Ottawa, ON.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01563.x>
- Cain, M. L., Milligan, B. G., et Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9), 1217–1227. <https://doi.org/10.2307/2656714>
- Callaway, R. M., Pennings Christina L Richards, S. C., Pennings, S. C., & Richards, C. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants phenotypic plasticity and interactions among plants recommended citation recommended citation. *Ecology*, 84(5), 1115–1128. https://scholarworks.umt.edu/biosci_pubs/307
- Chuang, A., et Peterson, C. R. (2016). Expanding population edges: theories, traits, and trade-offs. *Global Change Biology*, 22(2), 494–512. <https://doi.org/10.1111/GCB.13107>
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Bolker, B. M., Connor, E. F., et Parker, V. T. (2005). Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology*, 86(10), 2684–2694. <https://doi.org/10.1890/04-1325>
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb, T., et Wyckoff, P. (1998). Reid's Paradox of Rapid Plant Migration: Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience*, 48(1), 13–24. <https://doi.org/10.2307/1313224>
- Corlett, R. T., et Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology and Evolution*. 28(8), 482-488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109–126.

- Crutsinger, G. M., Sanders, N. J., et Classen, A. T. (2009). Comparing intra- and inter-specific effects on litter decomposition in an old-field ecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 10(6), 535–543. <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2008.10.011>
- Cwynar, L. C., et Macdonald, G. M. (1987). Geographical variation of lodgepole pine in relation to population history. *American Naturalist*, 129(3), 463–469. <https://doi.org/10.1086/284651>
- Davis, M. B., et Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673–679. <https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673>
- De Bruijn, A., Gustafson, E. J., Sturtevant, B. R., Foster, J. R., Miranda, B. R., Lichti, N. I., et Jacobs, D. F. (2014). Toward more robust projections of forest landscape dynamics under novel environmental conditions: Embedding PnET within LANDIS-II. *Ecological Modelling*, 287, 44–57. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2014.05.004>
- Dial, R. J., Maher, C. T., Hewitt, R. E., & Sullivan, P. F. (2022). Sufficient conditions for rapid range expansion of a boreal conifer. *Nature*, 608(7923), 546–551. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05093-2>
- Dial, R. J., Maher, C. T., Hewitt, R. E., Wockenfuss, A. M., Wong, R. E., Crawford, D. J., Zietlow, M. G., & Sullivan, P. F. (2024). Arctic sea ice retreat fuels boreal forest advance. *Science*, 383(6685), 877–884. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ADH2339/SUPPL_FILE/SCIENCE.ADH2339_M DAR_REPRODUCIBILITY_CHECKLIST.PDF
- Duthie, B.A., Abbott, K. C., et Nason, J. D. (2015). Trade-Offs and Coexistence in Fluctuating Environments: Evidence for a Key Dispersal-Fecundity Trade-Off in Five Nonpollinating Fig Wasps. *American Society of Naturalists*, 186(1), 151–158. <https://doi.org/10.1086/681621>
- de Lafontaine, G., Amasifuen Guerra, C. A., Ducousso, A., et Petit, R. J. (2014). Cryptic no more: soil macrofossils uncover Pleistocene forest microrefugia within a periglacial desert. *New Phytologist*, 204(3), 715–729. <https://doi.org/10.1111/NPH.12833>
- de Lafontaine, G., Napier, J. D., Petit, R. J., et Hu, F. S. (2018). Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*, 99(7), 1530–1546. <https://doi.org/10.1002/ecy.2382>
- de Lafontaine, G., et Payette, S. (2010). The origin and dynamics of subalpine white spruce and balsam fir stands in boreal Eastern North America. *Ecosystems*, 13(6), 932–947. <https://doi.org/10.1007/S10021-010-9366-X/FIGURES/8>

- 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.
<https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2009.02241.X>
- Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., et Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology and Evolution*, 2(1), 57–64.
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>
- Des Roches, S., Pendleton, L. H., Shapiro, B., et Palkovacs, E. P. (2021). Conserving intraspecific variation for nature's contributions to people. *Nature Ecology and Evolution*, 5(5), 574–582. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01403-5>
- Dufour-Tremblay, G., Lévesque, E., et Boudreau, S. (2012a). Dynamics at the treeline: differential responses of *Picea mariana* and *Larix laricina* to climate change in eastern subarctic Québec. *Environmental Research Letters*, 7(4), 044038.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044038>
- Dufour-Tremblay, G., de Vriendt, L., Lévesque, E., et Boudreau, S. (2012b). The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in Eastern Nunavik, Québec. *American Journal of Botany*, 99(10), 1638–1646. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200279>
- Edwards, D. G. W. (1987). *Methods and procedures for testing tree seeds in Canada*. Minister of supply and services Canada, Pacific and Yukon region, Victoria, BC.
- Engstrom, D. R., et Hansen, B. C. S. (1985). Postglacial vegetational change and soil development in southeastern Labrador as inferred from pollen and chemical stratigraphy. *Canadian Journal of Botany*, 63(3), 543–561.
<https://doi.org/10.1139/B85-070>
- Excoffier, L., Foll, M., et Petit, R. J. (2009). Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 481–501.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173414>
- Feurdean, A., Bhagwat, S. A., Willis, K. J., Birks, H. J. B., Lischke, H., et Hickler, T. (2013). Tree Migration-Rates: Narrowing the Gap between Inferred Post-Glacial Rates and Projected Rates. *Plos One*, 8(8), e71797.
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0071797>
- Forsman, A., Merilä, J., et Ebenhard, T. (2011). Phenotypic evolution of dispersal-enhancing traits in insular voles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1703), 225–232. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2010.1325>

- Fréjaville, T., Vizcaíno-Palomar, N., Fady, B., Kremer, A., et Benito Garzón, M. (2019). Range margin populations show high climate adaptation lags in European trees. *Global Change Biology*, 26(2), 484–495. <https://doi.org/10.1111/gcb.14881>
- Fulton, R.J. (ed.) (1989) Le Quaternaire du Canada et du Groenland, Vol. 1. Commission géologique du Canada, Ottawa.
- Gajewski, K. (2019). Environmental history of the northwestern Québec Treeline. *Quaternary Science Reviews*, 206, 29–43. <https://doi.org/10.1016/J.QUASCIREV.2018.12.025>
- Gajewski, Konrad, Grenier, A., et Payette, S. (2021). Climate, fire and vegetation history at treeline east of Hudson Bay, northern Québec. *Quaternary Science Reviews*, 254, 106794. <https://doi.org/10.1016/J.QUASCIREV.2021.106794>
- Gamache, I., et Payette, S. (2004). Height growth response of tree line black spruce to recent climate warming across the forest-tundra of eastern Canada. *Journal of Ecology*, 92(5), 835–845. <https://doi.org/10.1111/J.0022-0477.2004.00913.X>
- Gamache, I., et Payette, S. (2005). Latitudinal response of subarctic tree lines to recent climate change in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 32(5), 849–862. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2004.01182.X>
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., & Navas, M.-L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69–83. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x>
- Gauthier, S., Bernier, P. Y., Boulanger, Y., Guo, J., Guindon, L., Beaudoin, A., et Boucher, D. (2015). Vulnerability of timber supply to projected changes in fire regime in Canada's managed forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(11), 1439–1447. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0079>
- Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Gugger, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., Hampe, A., Hu, F. S., Ashcroft, M. B., Bartlein, P. J., Blois, J. L., Carstens, B. C., Davis, E. B., de Lafontaine, G., Edwards, M. E., Fernandez, M., Henne, P. D., Herring, E. M., Holden, Z. A., et Williams, J. W. (2014). Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1), 37–54. <https://doi.org/10.1111/NPH.12929>
- Gérardi, S., Jaramillo-Correa, J. P., Beaulieu, J., et Bousquet, J. (2010). From glacial refugia to modern populations: new assemblages of organelle genomes generated by differential cytoplasmic gene flow in transcontinental black spruce. *Molecular Ecology*, 19(23), 5265–5280. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2010.04881.X>

- Gouvernement du Canada. (2022). *Épinette blanche : Botanique, physiologie – nutrition par Roy F. Sutton, Ph. D.* Ressources naturelles Canada.
https://publications.gc.ca/collections/collection_2024/rncan-nrcan/Fo123-2-33-2023-fra.pdf
- Govaert, L., Pantel, J. H., et De Meester, L. (2016). Eco-evolutionary partitioning metrics: assessing the importance of ecological and evolutionary contributions to population and community change. *Ecology Letters*, 19(8), 839–853.
<https://doi.org/10.1111/ELE.12632>
- Green, D. S. (1980). The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany*, 67(8), 1218–1224. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07754.x>
- Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., et Simard, M. J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824–839.
<https://doi.org/10.1139/X98-112>
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K. N., & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: A trait-based framework. *Functional Ecology*, 23(6), 1167–1178.
<https://doi.org/10.1111/J.1365-2435.2009.01591.X>; WEBSITE: WEBSITE: BESJOURNALS; REQUESTED JOURNAL: JOURNAL: 13652435; WGROU: STRING: PUBLICATION
- Gustafson, E. J., Kern, C. C., et Kabrick, J. M. (2023). Can assisted tree migration today sustain forest ecosystem goods and services for the future? *Forest Ecology and Management*, 529, 120723. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120723>
- Haj Khaled, A., & Pierre, J. (2005). Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16, 391–398. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02378.x>
- Hampe, A., et Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461–467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>
- Harmon, L. J., Matthews, B., Des Roches, S., Chase, J. M., Shurin, J. B., et Schluter, D. (2009). Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. *Nature*, 458(7242), 1167–1170. <https://doi.org/10.1038/nature07974>
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>

- Hewitt, N., Klenk, N., Smith, A. L., Bazely, D. R., Yan, N., Wood, S., MacLellan, J. I., Lipsig-Mumme, C., et Henriques, I. (2011). Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation*, 144(11), 2560–2572. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2011.04.031>
- Hillaire-Marcel, C. (1976). La déglaciation et le relèvement isostatique sur la côte est de la baie d'Hudson. *Cahiers de Géographie Du Québec*, 20(50), 185–220. <https://doi.org/10.7202/021319AR>
- Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D. B., Parmesan, C., Possingham, H. P., et Thomas, C. D. (2008). Assisted colonization and rapid climate change. *Science*, 321(5887), 345–346. <https://doi.org/10.1126/science.115789>
- Holtmeier, F. K., et Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 395–410. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00168.x>
- Hudson, C.M., Phillips, B.L., Brown, G.P. et Shine, R. (2015). Virgins in the vanguard: Low reproductive frequency in invasion-front cane toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116, 743–747. <https://core.ac.uk/reader/212690140#page=23>
- Hughes, C. L., Dytham, C., et Hill, J. K. (2007). Modelling and analysing evolution of dispersal in populations at expanding range boundaries. *Ecological Entomology*, 32(5), 437–445. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2311.2007.00890.X>
- Hughes, C. L., Hill, J. K., et Dytham, C. (2003). Evolutionary trade-offs between reproduction and dispersal in populations at expanding range boundaries. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl.2). <https://doi.org/10.1098/RSBL.2003.0049>
- Huntley, B., et Webb, T. (1989). Migration: Species' Response to Climatic Variations Caused by Changes in the Earth's Orbit. *Journal of Biogeography*, 16(1), 5–19. <https://doi.org/10.2307/2845307>
- IPCC. (2023). *Climate change 2023: The physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Janzen, D. H. (1971). Seed Predation by Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492. <https://about.jstor.org/terms>

- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134–1140. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2745.2010.01687.X>
- Kambo, D., et Danby, R. K. (2018). Factors influencing the establishment and growth of tree seedlings at Subarctic alpine treelines. *Ecosphere*, 9(4), 1–17. <https://doi.org/10.1002/ECS2.2176>
- Kelly, D., Geldenhuys, A., James, A., Penelope Holland, E., Plank, M. J., Brockie, R. E., Cowan, P. E., Harper, G. A., Lee, W. G., Maitland, M. J., Mark, A. F., Mills, J. A., Wilson, P. R., et Byrom, A. E. (2013). Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 16(1), 90–98. <https://doi.org/10.1111/ELE.12020>
- Koenig, W. D., et Knops, J. M. H. (2001). Seed-crop size and eruptions of North American boreal seed-eating birds. *Journal of Animal Ecology*, 70(4), 609–620. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2656.2001.00516.X>
- Kullman, L. (2002). Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology*, 90(1), 68–77. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00630.x>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., et Christensen, R. H. B. (2017). Lmer test package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–16. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Laberge, M. J., Payette, S., et Pitre, N. (2001). Development of stunted black spruce (*Picea mariana*) clones in the subarctic environment: A dendroarchitectural analysis. *Écoscience*, 8(4), 489–498. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682679>
- Lafortune, V., Filion, L., & Hétu, B. (2006). Land emersion and development of well-drained soils at Lake Guillaume-Delisle, Subarctic Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 60(2), 165–182. <https://doi.org/10.7202/016827AR>
- Lajeunesse, P., & Allard, M. (2003). Late Quaternary Deglaciation, Glaciomarine Sedimentation and Glacioisostatic Recovery in the Rivière Nastapoka Area. *Géographie Physique et Quaternaire*, 57(1), 65–83. <https://doi.org/10.7202/010331ar>
- Laliberté, A. C., et Payette, S. (2008). Primary succession of subarctic vegetation and soil on the fast-rising coast of eastern Hudson Bay, Canada. *Journal of Biogeography*, 35(11), 1989–1999. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2699.2008.01932.X>

- Lamb, H. F. (1980). Late Quaternary Vegetational History of Southeastern Labrador. *Arctic and Alpine Research*, 12(2), 117–135.
<https://doi.org/10.1080/00040851.1980.12004172>
- LaMontagne Jalene, M., et Boutin, S. (2009). Quantitative methods for defining mast-seeding years across species and studies. *Journal of Vegetation Science*, 20(4), 745–753. <https://doi.org/10.1111/J.1654-1103.2009.01068.X>
- Lavoie, C., et Payette, S. (1996). The Long-Term Stability of the Boreal Forest Limit in Subarctic Quebec. *Ecology*, 77(4), 1226–1233. <https://doi.org/10.2307/2265591>
- Lesven, J. A., Dayras, M.D., Cazabonne, J., Gillet, F., Arsenault A., Rius, D., et Bergeron, Y. (2024). Futur impacts of climate change on black spruce growth and mortality: review and challenges. *Canadian Science Publishing*, 32(2), 214–230.
<https://doi.org/10.1139/ER-2023-0075>
- Lloyd, A. H., et Fastie, C. L. (2003). Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience*, 10(2), 176–185.
<https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682765>
- Lombaert, E., Estoup, A., Facon, B., Joubard, B., Grégoire, J. C., Jannin, A., Blin, A., et Guillemaud, T. (2014). Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(3), 508–517. <https://doi.org/10.1111/JEB.12316>
- Lowe, W. H., Muhlfeld, C. C., et Allendorf, F. W. (2015). Spatial sorting promotes the spread of maladaptive hybridization. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(8), 456–462. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.05.008>
- Luckman, B., et Kavanagh, T. (2000). Impact of climate fluctuations on mountain environments in the Canadian Rockies. *Ambio*, 29(7), 371–380.
<https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.371>
- Luo, J., Zhang, X., et Gu, W. (2005). Biogeographic differences in cone, needle and seed morphology among natural *Picea asperata* populations in Western China. *Forestry Studies in China*, 7(2), 1–6. <https://doi.org/10.1007/S11632-005-0012-1>
- MacDonald, G. M., Szeicz, J. M., Claricoates, J., et Dale, K. A. (1998). Response of the central Canadian treeline to recent climatic changes. *Annals of the Association of American Geographers*, 88(2), 183–208. <https://doi.org/10.1111/1467-8306.00090>
- Mamet, S. D., et Kershaw, G. P. (2012). Multi-scale Analysis of Environmental Conditions and Conifer Seedling Distribution Across the Treeline Ecotone of Northern Manitoba, Canada. *Ecosystems*, 16(2), 295–309.
<https://doi.org/10.1007/s10021-012-9614-3>

- Matesanz, S., et Ramírez-Valiente, J. A. (2019). A review and meta-analysis of intraspecific differences in phenotypic plasticity: Implications to forecast plant responses to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11), 1682–1694. <https://doi.org/10.1111/GEB.12972>
- McLachlan, J. S., Clark, J. S., et Manos, P. S. (2005). Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86(8), 2088–2098. <https://doi.org/10.1890/04-1036>
- Merwin, A. C. (2019). Flight capacity increases then declines from the core to the margins of an invasive species' range. *Biology Letters*, 15(11). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0496>
- Meunier, C., Sirois, L., et Bégin, Y. (2007). Climate and *Picea Mariana* seed maturation relationships: a multi-scale perspective. *Ecological Monographs*, 77(3), 361–376. <https://doi.org/10.1890/06-1543.1>
- Miller, T. E. X., Angert, A. L., Brown, C. D., Lee-Yaw, J. A., Lewis, M., Lutscher, F., Marculis, N. G., Melbourne, B. A., Shaw, A. K., Szűcs, M., Tabares, O., Usui, T., Weiss-Lehman, C., et Williams, J. L. (2020). Eco-evolutionary dynamics of range expansion. *Ecology*, 101(10). <https://doi.org/10.1002/ecy.3139>
- Nadeau, C. P., et Urban, M. C. (2019). Eco-evolution on the edge during climate change. *Ecography*, 42(7), 1280–1297. <https://doi.org/10.1111/ecog.04404>
- Narimanov, N., Bauer, T., Bonte, D., Fahse, L., et Entling, M. H. (2022). Accelerated invasion through the evolution of dispersal behaviour. *Global Ecology and Biogeography*, 31(12), 2423–2436. <https://doi.org/10.1111/GEB.13599>
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313(5788), 786–788. <https://doi.org/10.1126/science.1124975>
- Nienstaedt, H. et Zasada, J.C. (1990). *Picea glauca* (Moench) Voss White Spruce. Dans *Silvics of North America* (R. M. Burns et B. H. Honkala, eds). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington.
- Ochocki, B. M., et Miller, T. E. X. (2017). Rapid evolution of dispersal ability makes biological invasions faster and more variable. *Nature Communications*, 8(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms14315>
- Palkovacs, E. P., et Post, D. M. (2009). Experimental evidence that phenotypic divergence in predators drives community divergence in prey. *Ecology*, 90(2), 300–305. <https://doi.org/10.1890/08-1673.1>

- 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. *National Research Council Canada*, 33(2), 243–256. <https://doi.org/10.1139/X02-182>
- Parmesan, C., et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Payette, S., et Fillion, L. (1985). White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(1), 241–251. <https://doi.org/10.1139/x85-042>
- 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. <https://doi.org/10.1139/A94-004>
- Payette, Serge. (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. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90036-T](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90036-T)
- Payette, Serge. (2007). Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag. *Ecological Society of America*, 88(3), 770–780. <https://doi.org/10.1890/06-0265>
- Payette S. (dir.) (2013). *Flore nordique du Québec et du Labrador. Volume 1*. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Payette, Serge, Couillard, P. L., Frégeau, M., Laflamme, J., et Lavoie, M. (2022). The velocity of postglacial migration of fire-adapted boreal tree species in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(43). <https://doi.org/10.1073/pnas.2210496119>
- Payette, Serge, et Delwaide, A. (2018). Tamm review: The North-American lichen woodland. *Forest Ecology and Management*, 417, 167–183. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.02.043>
- Payette, Serge, et Gagnon, R. (1985). Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest–tundra of Québec. *Nature*, 313(6003), 570–572. <https://doi.org/10.1038/313570a0>

- Payette, Serge, Marie-Josée, F., et Isabelle, G. (2001). The Subarctic Forest–Tundra: The Structure of a Biome in a Changing Climate: The shifting of local subarctic tree lines throughout the forest–tundra biome, which is linked to ecological processes at different spatiotemporal scales, will reflect future glo. *BioScience*, 51(9), 709–718. [https://doi.org/doi.org/10.1641/00063568\(2001\)051\[0709:TSFTTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/doi.org/10.1641/00063568(2001)051[0709:TSFTTS]2.0.CO;2)
- Peischl, S., Dupanloup, I., Kirkpatrick, M., et Excoffier, L. (2013). On the accumulation of deleterious mutations during range expansions. *Molecular Ecology*, 22(24), 5972–5982. <https://doi.org/10.1111/mec.12524>
- Pelletier, E., Couture, M., et de Lafontaine, G. (2023). Hedging at the rear edge: Intraspecific trait variability drives the trajectory of marginal populations in a widespread boreal tree species. *Journal of Ecology*, 111(2), 479–494. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14041>
- Perkins, T. A., Boettiger, C., et Phillips, B. L. (2016). After the games are over: life-history trade-offs drive dispersal attenuation following range expansion. *Ecology and Evolution*, 6(18), 6425–6434. <https://doi.org/10.1002/ECE3.2314>
- Phillips, Ben L., et Perkins, T. A. (2019). Spatial sorting as the spatial analogue of natural selection. *Theoretical Ecology*, 12(2), 155–163. <https://doi.org/10.1007/s12080-019-0412-9>
- Phillips, Benjamin L., Brown, G. P., et Shine, R. (2010). Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology*, 91(6), 1617–1627. <https://doi.org/10.1890/09-0910.1>
- Phillips, Benjamin L., Brown, G. P., Travis, J. M. J., et Shine, R. (2008). Reid’s Paradox Revisited: The Evolution of Dispersal Kernels during Range Expansion. *The American Naturalist*, 172(Suppl.1). <https://doi.org/10.1086/588255>
- Phillips, Benjamin L., Brown, G. P., Webb, J. K., et Shine, R. (2006). Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*, 439(7078), 803–803. <https://doi.org/10.1038/439803a>
- Pothier Guerra, L., et de Lafontaine, G. (2024). Eco-evolutionary dynamics at the altitudinal limit of a transcontinental boreal conifer. *Evolutionary Ecology*, 38(6), 905–926. <https://doi.org/10.1007/s10682-024-10317-0>
- Raffard, A., Santoul, F., Cucherousset, J., et Blanchet, S. (2018). The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 94(2), 648–661. <https://doi.org/10.1111/BRV.12472>

- Rehm, E. M., Olivas, P., Stroud, J., et Feeley, K. J. (2015). Losing your edge: Climate change and the conservation value of range-edge populations. *Ecology and Evolution*, 5(19), 4315–4326. <https://doi.org/10.1002/ece3.1645>
- Richard, P. (1979). Contribution à l’histoire postglaciaire de la végétation au nord-est de la Jamésie, Nouveau-Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 33(1), 93–112. <https://doi.org/10.7202/1000324AR>
- Richard, P. J.H., Larouche, A., et Bouchard, M. A. (1982). Âge de la déglaciation finale et histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Nouveau-Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 36(1–2), 63–90. <https://doi.org/10.7202/032470AR>
- Richard, Pierre J H, Fréchette, B., Grondin, P., et Lavoie, M. (2020). Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste Canadien*, 144(1), 63–76. <https://doi.org/10.7202/1070086ar>
- Ritchie, J. C., et MacDonald, G. M. (1986). The Patterns of Post-Glacial Spread of White Spruce. *Journal of Biogeography*, 13(6), 527–540. <https://doi.org/10.2307/2844816>
- Saulnier-Talbot, É., Duchesne, É., Antoniades, D., Arseneault, D., Barnard, C., Berteaux, D., Bhiry, N., Bouchard, F., Boudreau, S., Cazelles, K., Comte, J., Corbeil-Robitaille, M.-Z., Côté, S. D., Couture, R.-M., de Lafontaine, G., Domine, F., Fauteux, D., Fortier, D., Garneau, M., et Bêty, J. (2024). Expert elicitation of state shifts and divergent sensitivities to climate warming across northern ecosystems. *Communications Earth & Environment*, 5(1), 1–15. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01791-z>
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., et Knürr, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 595–619. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646>
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., et Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Seddon, A. W. R., Macias-Fauria, M., Long, P. R., Benz, D., et Willis, K. J. (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature*, 531(7593), 229–232. <https://doi.org/10.1038/nature16986>

- Sharma, S., Andrus, R., Bergeron, Y., Bogdziewicz, M., Bragg, D. C., Brockway, D., Cleavitt, N. L., Courbaud, B., Das, A. J., Dietze, M., Fahey, T. J., Franklin, J. F., Gilbert, G. S., Greenberg, C. H., Guo, Q., Lambers, J. H. R., Ibanez, I., Johnstone, J. F., Kilner, C. L., et Clark, J. S. (2021). North American tree migration paced by climate in the West, lagging in the East. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(3), 1–8.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2116691118>
- Shine, R., Alford, R. A., Blennerhasset, R., Brown, G. P., DeVore, J. L., Ducatez, S., Finnerty, P., Greenlees, M., Kaiser, S. W., McCann, S., Pettit, L., Pizzatto, L., Schwarzkopf, L., Ward-Fear, G., et Phillips, B. L. (2021). Increased rates of dispersal of free-ranging cane toads (*Rhinella marina*) during their global invasion. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02828-5>
- Shine, R., Brown, G. P., et Phillips, B. L. (2011). An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(14), 5708–5711. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018989110>
- Shipley, B., & Almeida-Cortez, J. (2003). Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Écoscience*, 10(1), 74–79. <https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682753>
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12), 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ELE.12508>;WGROU:STRING:PUBLICATION
- Simmons, A. D., et Thomas, C. D. (2004). Changes in Dispersal during Species' Range Expansions. *The American Naturalist*, 164(3), 378–395.
<https://doi.org/10.1086/423430>
- Sirois, L., et Payette, S. (1991). Reduced Postfire Tree Regeneration Along A Boreal Forest-Forest-Tundra Transect in Northern Quebec. *Ecology*, 72(2), 619–627.
<https://doi.org/10.2307/2937202>
- Slatkin, M., et Excoffier, L. (2012). Serial founder effects during range expansion: A spatial analog of genetic drift. *Genetics*, 191(1), 171–181.
<https://doi.org/10.1534/genetics.112.139022>

- Snell, R. S., et Cowling, S. A. (2015). Consideration of dispersal processes and northern refugia can improve our understanding of past plant migration rates in North America. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1677–1688. <https://doi.org/10.1111/JBI.12544>
- Strong, C., Zuckerberg, B., Betancourt, J. L., et Koenig, W. D. (2015). Climatic dipoles drive two principal modes of North American boreal bird irruption. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(21), E2795–E2802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418414112>
- Suarez, A. V., et Tsutsui, N. D. (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, 17(1), 351–360. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2007.03456.X>
- Thuiller, W., Albert, C. H., Dubuis, A., Randin, C., & Guisan, A. (2009). Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters*, 6(1), 120–123. <https://doi.org/10.1098/RSBL.2009.0669>
- Tonini, F., Jones, C., Miranda, B. R., Cobb, R. C., Sturtevant, B. R., et Meentemeyer, R. K. (2018). Modeling epidemiological disturbances in LANDIS-II. *Ecography*, 41(12), 2038–2044. <https://doi.org/10.1111/ECOG.03539>
- Trant, A. J., Jameson, R. G., et Hermanutz, L. (2018). Variation in reproductive potential across a multi-species treeline. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 50(1). <https://doi.org/10.1080/15230430.2018.1524191>
- Travis, J. M. J., et Dytham, C. (2002). Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research*, 4(8), 1119–1129.
- Truchon-Savard, A., Jean, M., et Payette, S. (2019). Black spruce (*Picea mariana*) colonization of subarctic snowpatches in response to warmer climate. *Journal of Ecology*, 107(3), 1154–1166. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13123>
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., Cornwell, W., Gianoli, E., van Kleunen, M., Naya, D. E., Nicotra, A. B., Poorter, H., et Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351–1364. <https://doi.org/10.1111/ELE.12348>
- Viereck, L. et Johnston, W. (1990). *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Black Spruce. Dans *Silvics of North America* (R. M. Burns et B. H. Honkala, eds). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington.

- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., et Messier, J. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4), 244–252. [https://doi.org/ 10.1016/j.tree.2011.11.014](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014)
- Webb, T., et Bartlein, P. J. (1992). Global changes during the last 3 million years: Climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1), 141–173. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001041>
- Weiss-Lehman, C., Hufbauer, R. A., et Melbourne, B. A. (2017). Rapid trait evolution drives increased speed and variance in experimental range expansions. *Nature Communications*, 8(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms14303>
- Weiss-Lehman, C. et Shaw, A. K. (2022). Understanding the drivers of dispersal evolution in range expansions and their ecological consequences. *Evolutionary Ecology*, 36(2), 181–197. <https://doi.org/10.1007/S10682-022-10166-9>
- Westerband, A. C., Funk, J. L., et Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany*, 127(4), 397–410. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCAB011>

