







Université du Québec  
à Rimouski

# **Dynamique éco-évolutive de l'épinette blanche (*Picea glauca*) à sa limite altitudinale**

Mémoire présenté

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

PAR

© **Laura Pothier Guerra**

**11 décembre 2023**



**Composition du jury :**

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

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

**Esther Lévesque, examinatrice externe, Université du Québec à Trois-Rivières**

Dépôt initial le 17 août 2023

Dépôt final le 11 décembre 2023



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 souhaite tout d'abord remercier mon directeur, Guillaume de Lafontaine, pour sa confiance et son écoute tout au long de mon parcours. Tu m'as beaucoup appris, depuis les premiers jours de terrain, aux Monts Uapishka, jusqu'aux dernières rencontres de laboratoire à Rimouski. Grâce à toi, j'ai su accomplir ce que je n'aurais jamais pensé pouvoir faire. Tu m'as toujours encouragé et tu as toujours complimenté mon travail, ce qui a rendu la maîtrise vraiment plus facile malgré le nombre de graines photographiées !

Je souhaite également remercier tou.tes les assistant.es et ami.es qui m'ont aidé lors de la récolte de mes données sur le terrain et en laboratoire. Merci à Muriel Deslauriers, Emmanuelle Pelletier, Todor Minchev, Samuel Harimanana, Aurélien Martin et Thomas Côté. Malgré ces longues journées au soleil ou sous la pluie, parmi les mouches et après tellement d'heures de marche, vous avez gardé le sourire et l'enthousiasme dont nous avons besoin pour continuer ! Sans vous, je n'aurais jamais pu récolter autant de précieuses données !

Merci à mes ami.es, Raphaël Turquin, Maude Boissonneault, Jérémie Martel-Côté, Gaëlle Belleau-Magnat, Éric Fjord-Bouillé, Catherine Fortin, Énya Kerhoas et Antony Gosselin pour leur précieux conseils et leur support quand j'en avais besoin. Un merci spécial à Marie-Ève Labonté-Dupras, qui m'a donné le courage de continuer à travailler jour après jour durant nos nombreuses sessions pomodoro ! Merci à mes parents, qui ont toujours cru en moi et qui m'ont encouragé depuis le tout début de mes études, je vous aime fort !

Finalement je souhaite remercier tou.tes cell.eux qui m'ont porté compagnie lors de mes nombreuses heures de laboratoire. Alice Atikessé, Laurianne Dumont, Camille Bussière et Romain Claudepierre. Sans vous, ces heures m'auraient semblé interminables !



## RÉSUMÉ

Comprendre les processus écologiques et évolutifs qui déterminent l'expansion de l'aire de répartition des espèces en réponse aux changements climatiques contemporains est essentiel pour réduire les risques d'extirpation et de perte de la biodiversité. Selon la théorie synthétique de l'évolution, la sélection naturelle agit en maximisant la valeur adaptative des individus au sein d'une population. Or, lors de l'expansion d'une aire de répartition, le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting*) prédit qu'une augmentation de la capacité de dispersion dans les populations situées au front d'expansion s'opère par l'accumulation locale de traits phénotypiques liés à la dissémination. Ceci pourrait même donner lieu à un compromis où la valeur adaptative est temporairement sacrifiée au profit de la dispersion pendant la phase d'expansion. Dans la présente étude, nous avons testé empiriquement le modèle théorique du tri spatial et le compromis que ce modèle implique sur la valeur adaptative. À cette fin, nous avons évalué la capacité de dispersion de 8138 graines ailées d'épinettes blanches (*Picea glauca*) et la viabilité de leurs semences le long de gradients altitudinaux de végétation (forêt fermée, limite des arbres et toundra alpine) dans deux massifs montagneux québécois (monts Uapishka et monts McGerrigle). Notre hypothèse postule que la capacité de dispersion varie le long du gradient altitudinal de végétation : i) la capacité de dispersion serait accrue (indiquée par une faible charge alaire) au front de colonisation à la limite des arbres et en toundra, alors que ii) la viabilité des graines (indiquée par la probabilité de germination) serait réduite dans les sites à haut potentiel de dispersion. Dans les monts Uapishka, nos résultats indiquent que la capacité de dispersion augmente au front de colonisation alors que le potentiel de germination diminue. Dans ce massif, soumis aux feux récurrents, le processus d'expansion après-feu est en cours et les populations exhibent un compromis maximisant la dispersion au détriment de la valeur adaptative, suivant les postulats du tri spatial. Ces résultats contrastent avec ceux des monts McGerrigle, où nos résultats invariables le long du gradient altitudinal suggèrent plutôt l'atteinte d'un optimum des traits soumis au compromis entre la capacité de dispersion et la viabilité des graines, qui se sont stabilisées à des valeurs intermédiaires. Dans ce massif où les feux sont absents, les peuplements sont à l'équilibre et le processus d'expansion des populations est terminé depuis plusieurs générations. Dans une placette témoin du cœur de l'aire de répartition (Parc national du Bic), la capacité de dispersion est minimale alors que le potentiel de germination est maximal, ce qui suggère l'absence de tri spatial, mais que la sélection naturelle est le principal processus évolutif qui opère pour accroître la valeur adaptative. Cette étude met en lumière la variabilité intraspécifique de traits liés à la capacité de dispersion des individus et son impact transitoire sur leur valeur adaptative dans les populations situées au front de colonisation des espèces en expansion.

*Mots clé* : capacité de dispersion, charge alaire, épinette blanche, expansion, forêt fermée, limite des arbres, sélection naturelle, toundra alpine, tri spatial, valeur adaptative

## ABSTRACT

Understanding ecological and evolutionary processes driving species' range expansion in response to contemporary climate changes is instrumental to reduce risks of extirpation and future biodiversity loss. According to the synthetic theory of evolution, natural selection maximizes fitness of individuals within natural populations. Yet, during range expansion, spatial sorting is an emerging eco-evolutionary model predicting enhanced migration rate in leading-edge populations through local accumulation of phenotypic traits related to dispersal. This process may even result in a trade-off, whereby fitness is temporarily sacrificed over dispersal during the expansion phase. Here, we empirically tested the theoretical model of spatial sorting and its putative fitness cost. We assessed dispersal ability of 8138 white spruce (*Picea glauca*) winged seeds and seed viability along altitudinal gradients (closed-crown montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in two Quebec mountain ranges (Uapishka and McGerrigle). We expected differences in dispersal ability along altitudinal gradients with: i) increased dispersal ability (lower wing loading) in treeline and tundra leading-edge populations at the expansion front, and ii) reduced seed viability (germination probability) in populations displaying higher dispersal ability. In Uapishka mountains, our results indicate enhanced dispersal ability at the expansion front while germination potential decreases. Historical wildfires have opened the forest cover, which implies that a post-fire expansion process is still ongoing. Populations exhibit a trade-off maximizing dispersal over fitness, as expected from the spatial sorting model. These results contrast with those from McGerrigle mountains, where no trait variation was found along the altitudinal gradient, suggesting that an optimum was reached for the traits involved in the trade-off between dispersal ability and seed viability, which stabilized at intermediate values. In the absence of fire, the stands are in demographic equilibrium and the expansion process has been completed for several generations. In a control plot from the core of the range (Bic National Park), dispersal ability reaches its lowest values while germination potential is maximal, suggesting the absence of a spatial sorting mechanism, but natural selection as the primary evolutionary process operating to increase fitness. This study sheds light on the importance of intraspecific trait variation related to the dispersal ability of individuals and its transient impact on fitness in populations located at the leading edge of species migration.

*Keywords:* alpine tundra, dispersal ability, expansion, fitness, montane forest, natural selection, spatial sorting, subalpine treeline, white spruce, wing loading



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ .....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX .....	xv
LISTE DES FIGURES .....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xix
CHAPITRE 1 Introduction générale.....	1
1.1 CONTEXTE GENERAL.....	1
1.2 OBJECTIFS ET HYPOTHESES .....	10
1.3 METHODES UTILISEES .....	11
CHAPITRE 2 Dynamique éco-évolutive de l'épinette blanche ( <i>Picea glauca</i> ) à sa limite altitudinale .....	15
2.1 RESUME .....	16
2.2 ABSTRACT .....	17
2.3 INTRODUCTION .....	17
2.4 METHODS.....	22
2.4.1 Study area .....	22
2.4.2 Field sampling .....	23
2.4.3 Laboratory treatments.....	24
2.4.4 Data analysis.....	25
2.5 RESULTS .....	26
2.5.1 Dispersal ability.....	26
2.5.2 Germination potential.....	30

2.5.3 Stand-scale dynamics.....	31
2.6 DISCUSSION.....	34
2.6.1 McGerrigle mountains .....	35
2.6.2 Uapishka mountains.....	36
2.6.3 Bic National Park.....	38
2.7 CONCLUSION .....	38
2.8 SUPPLEMENTARY INFORMATION .....	40
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	43
1. PRINCIPAUX RESULTATS ET PORTEE DE L'ETUDE.....	43
2. LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVE DE RECHERCHES FUTURES .....	47
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	51



## LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.** Traits involved in dispersal ability of white spruce (*Picea glauca*) winged seeds according to altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in the McGerrigle and Uapishka ranges and one lowland stand from the range core (mean  $\pm$  standard error). Different letters indicate statistically significant differences across elevational levels of a mountain range. ....27
- Table 2.** ANCOVA results for wing area to seed mass relationships across altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in the McGerrigle and Uapishka ranges with their degrees of freedom (df), sum of squares (SS), *F*- and *P*-values, and effect size (partial eta-squared,  $\eta_p^2$ ). ....29
- Table 3.** Minimal age of the largest white spruce (*Picea glauca*) stems at three altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in McGerrigle and Uapishka ranges. ....34



## LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Modèle d'étagement de la végétation dans les hauts sommets de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord (modifiée d'après de Lafontaine & Payette, 2010).....6
- Figure 2.** Photos de la toundra de l'étage alpin au (a) mont Jacques-Cartier et au (b) mont Jauffret, la limite des arbres dans l'étage subalpin au (c) mont Richardson et au (c) mont Jauffret et la forêt fermée de l'étage montagnard au (e) mont Jacques-Cartier et au (f) mont Provencher. ....8
- Figure 3.** Graine d'épinette blanche (*Picea glauca*) avec son aile. ....9
- Figure 4.** Localisation des sites d'étude de la capacité de dissémination de l'épinette blanche (*Picea glauca*) dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Les monts Jauffret et Provencher sont dans le massif des monts Uapishka (Manicouagan) dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses; les monts Jacques-Cartier et Richardson sont dans le massif des monts McGerrigle (Gaspésie) dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau à papier, et le Parc national du Bic (Bas-Saint-Laurent) est un site forestier de basse altitude représentatif du cœur de l'aire de répartition de l'épinette blanche .....13
- Figure 5.** Location of white spruce (*Picea glauca*) study sites in northeastern North America. Mount Jauffret and Mount Provencher are in the Uapishka range (Manicouagan region) within the black spruce-feathermoss bioclimatic domain, Mount Jacques-Cartier and Mount Richardson are in the McGerrigle range (Gaspé Peninsula) within the balsam fir-white birch bioclimatic domain, and Bic National Park (Lower St. Lawrence region) is a lowland forest site in the white spruce range core. ....23
- Figure 6.** Wing loading of 8138 white spruce (*Picea glauca*) winged seeds according to elevational levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in eastern North America. Bic is a lowland forest site from white spruce range core, Mount Jacques-Cartier and Mount Richardson are within the McGerrigle range (Gaspé peninsula), Mount Jauffret and Mount Provencher are within the Uapishka range (Manicouagan region). Boxplots indicate lower quartile, median and upper quartile, and whisker length is 1.5× interquartile range. Different letters indicate statistically significant differences. ....28

<b>Figure 7.</b> Variation in seed mass according to wing area (components of wing loading) of white spruce ( <i>Picea glauca</i> ) winged seeds sampled at three altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in two mountain ranges of eastern North America (a) McGerrigle mountains (n = 5016 seeds) and (b) Uapishka mountains (n = 2672 seeds). .....	30
<b>Figure 8.</b> Germination probability of white spruce ( <i>Picea glauca</i> ) seeds sampled at increasing altitude within the McGerrigle range (n = 1505 seeds), the Uapishka range (n = 1833 seeds), and among all sampling sites (n = 3568). Binary logistic regression models are shown with their 95% confidence intervals.....	31
<b>Figure 9.</b> Soil charcoal record in white spruce ( <i>Picea glauca</i> ) populations sampled at three altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in McGerrigle (left) and Uapishka (right) ranges. Each bar represents the mean number of charcoal particles ( $\pm$ SE) extracted from 750 cm <sup>3</sup> mineral soil samples.....	33
<b>Figure S1.</b> White spruce ( <i>Picea glauca</i> ) winged seed.....	40
<b>Figure S2.</b> Biogeographic model representing vegetation levels from the high summits of boreal eastern North America (modified from de Lafontaine & Payette, 2010). .....	41
<b>Figure S3.</b> Photos of the alpine level in (a) Mounts Jacques-Cartier and (b) Jauffret, the subalpine treeline level in (c) Mounts Richardson and (d) Jauffret and the montane forest level in (e) Mounts Jacques-Cartier and (f) Provencher, Québec, Canada. ....	42

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>AD</b>	<i>Anno Domini</i> , « an du Seigneur »
<b>c.</b>	<i>Circa</i> , « environ »
<b>i.e.</b>	<i>Id est</i> , « c'est-à-dire »
<b>e.g.</b>	<i>Exempli gratia</i> , « par exemple »
<b>m a.s.l.</b>	<i>Meter above sea level</i> , « mètre au-dessus du niveau de la mer »



# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1.1 CONTEXTE GENERAL

En écologie, la dispersion est décrite comme un processus impliquant le déplacement géographique d'un organisme à partir de sa population d'origine vers un nouveau territoire (Levin *et al.*, 2003). Les variations climatiques naturelles (Jackson & Overpeck, 2000; Davis & Shaw, 2001), ainsi que plusieurs autres phénomènes, tels que les interactions entre les proches ou l'évitement de la consanguinité (Travis, 2001; Levin *et al.*, 2003; Bowler & Benton, 2005; Ronce, 2007), peuvent être la cause de la dispersion qui mène ultimement à la modification ou à l'expansion de l'aire de répartition des espèces (Burton *et al.*, 2010). À l'heure actuelle, on assiste surtout à des espèces qui changent ou étendent leur aire de répartition en réponse aux changements globaux (Jackson & Overpeck, 2000; Davis & Shaw, 2001; Parmesan & Yohe, 2003; Burton *et al.*, 2010). Cependant, la vitesse de migration des populations naturelles pourrait être insuffisante pour suivre la vitesse des changements climatiques d'origine anthropique menaçant ainsi la biodiversité actuelle (Bertrand *et al.*, 2011; Corlett & Westcott, 2013; Jezkova & Wiens, 2016). Par conséquent, il est essentiel de comprendre les processus écologiques et évolutifs à l'origine de l'expansion de l'aire de répartition des populations afin de déterminer les risques d'extirpation (Travis & Dytham, 2002; Thomas *et al.*, 2004) et d'aider à la réalisation de stratégies de conservation adéquates pour réduire les futures pertes de biodiversité (Dawson *et al.*, 2011; de Lafontaine *et al.*, 2018; Nadeau & Urban, 2019).

Le processus d'expansion débute par la formation d'une nouvelle colonie sur un nouveau territoire au-delà de l'aire de répartition d'une espèce (Excoffier *et al.*, 2009; Slatkin & Excoffier, 2012). Selon le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting*), les premiers

individus à arriver au front de colonisation sont ceux qui possèdent les meilleurs phénotypes de dispersion (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2007) qui auront été spatialement filtrés (Phillips *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). Ce modèle postule que les individus ayant une faible capacité de dispersion sont moins susceptibles d'étendre les limites de l'aire de répartition, laissant uniquement les individus plus rapides se reproduire entre eux à la marge (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). Alors que progresse l'expansion, les traits phénotypiques héréditaires favorisant une longue dispersion s'accumulent graduellement au front de colonisation et sont transmis aux générations successives par accouplement assortatif (Phillips *et al.*, 2008, 2010; Phillips & Perkins, 2019). Le processus de tri spatial diffère de la sélection naturelle principalement par le fait que les traits sont sélectionnés à travers l'espace plutôt qu'à travers le temps (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019), mais aussi parce que la valeur adaptative des individus peut être temporairement déplacée par rapport à son optimum (Hughes *et al.*, 2007; Duthie *et al.*, 2015; Hudson *et al.*, 2015). Ceci est possible puisque selon le modèle, seule la capacité de dispersion serait sélectionnée pendant l'expansion, et ce, même au détriment de la valeur adaptative optimale dans le nouvel environnement (Hughes *et al.*, 2007; Duthie *et al.*, 2015; Hudson *et al.*, 2015). Puisque les phénotypes liés à la dispersion ne sont pas nécessairement associés à une bonne valeur adaptative (qui peut, par exemple, se traduire par la capacité à compétitionner, à se reproduire et à survivre) (Burton *et al.*, 2010), en pratique la sélection naturelle serait donc temporairement inactive au sein des populations en expansion (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). On devrait donc s'attendre à un compromis entre la dispersion et la valeur adaptative.

Dans un nouvel environnement qui n'a encore jamais été colonisé, les individus dispersés bénéficient généralement d'une faible compétition intraspécifique (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2008). Or, ils rencontrent de nouvelles conditions biotiques et abiotiques (Nadeau & Urban, 2019) faisant d'eux les premiers à subir de nouvelles pressions de sélection (Suarez & Tsutsui, 2008). Après que les populations se soient bien établies et que leur densité ait atteint un équilibre dans les habitats récemment colonisés, il devrait y avoir une baisse des bénéfices pour les individus à se disperser



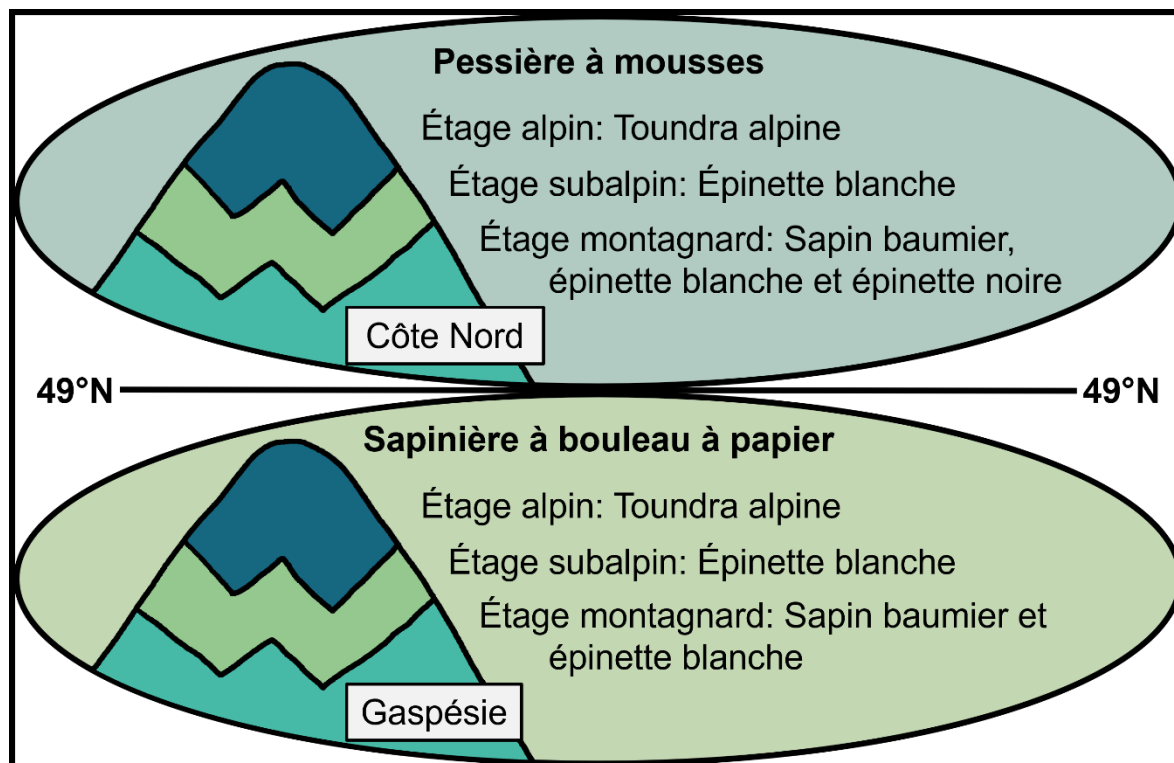
davantage (Travis & Dytham, 2002). À partir du moment où les coûts associés à la dispersion surpassent ses bénéfices, la sélection naturelle devrait reprendre le dessus et recommencer à sélectionner des phénotypes favorisant la valeur adaptative au détriment des traits liés à la capacité de dispersion. Après un certain temps suivant la colonisation, le compromis entre la dispersion et la valeur adaptative atteint un optimum, atténuant ainsi la capacité de dispersion au sein des populations des secteurs plus statiques de l'aire de répartition (Travis & Dytham, 2002; Burton *et al.*, 2010; Perkins *et al.*, 2016).

Le modèle du tri spatial a déjà été testé empiriquement, surtout chez les petits mammifères (Phillips *et al.*, 2006; Forsman *et al.*, 2011), les insectes (Hughes *et al.*, 2003, 2007; Duthie *et al.*, 2015; Ochocki & Miller, 2017; Weiss-Lehman *et al.*, 2017) et ce, principalement pour des espèces exotiques envahissantes (Lombaert *et al.*, 2014; Merwin, 2019; Shine *et al.*, 2021; Narimanov *et al.*, 2022). Dans ces études, les traits morphologiques ou comportementaux différaient entre les individus du centre et ceux des marges de l'aire de répartition des populations. Par exemple, Forsman *et al.* (2011) rapportent que les métapopulations de campagnols agrestes (*Microtus agrestis*) de l'archipel de Stockholm sont plus gros et possèdent des pattes postérieures plus longues par rapport à leurs congénères du continent. Ces traits favorisent la dispersion des campagnols en facilitant la nage et la flottabilité, ainsi qu'en diminuant la perte de chaleur au contact de l'eau (Forsman *et al.*, 2011). En ce qui concerne le compromis entre la capacité de dispersion et la valeur adaptative, Hughes *et al.* (2003) démontrent que les femelles de papillons tircis (*Pararge aegeria*) situées près des marges de leur aire de répartition possèdent un thorax plus large, mais pondent moins d'œufs que les individus du centre de l'aire de répartition. Ces résultats suggèrent l'évidence d'un compromis entre le vol (dispersion) et la ponte (valeur adaptative), puisque les papillons des habitats nouvellement colonisés se dispersent plus rapidement, mais investissent moins dans la reproduction (Hughes *et al.*, 2003). Bien que le modèle du tri spatial ait un certain support en biologie animale, peu d'études abordent les organismes sessiles tels que les espèces végétales pourtant à la base des écosystèmes terrestres planétaires (mais voir Cwynar & MacDonald, 1987).

La portion nordique de l'hémisphère nord est marqué par un gradient latitudinal de végétation qui passe de la forêt circumboréale à la toundra, où la limite des arbres correspond à la marge septentrionale de la répartition des espèces d'arbres boréaux (Payette *et al.*, 2001; Holtmeier & Broll, 2005, 2007). À cette marge froide de l'enveloppe bioclimatique des espèces, les conditions climatiques difficiles limitent normalement la croissance et la régénération des arbres (Payette *et al.*, 2001; Holtmeier & Broll, 2005, 2007). Alors que le climat se réchauffe, les conditions au-delà de la limite froide de l'aire de répartition des espèces deviennent généralement plus clémentes, permettant éventuellement l'expansion des populations par la colonisation de ces nouveaux habitats disponibles (Nadeau & Urban, 2019). Puisque le réchauffement climatique est amplifié dans les régions arctiques et boréales par rapport à la moyenne globale (Serreze & Francis, 2006; Smith *et al.*, 2015; Bush & Lemmen, 2019; IPCC, 2021), les populations d'arbres boréaux devraient déployer des réponses éco-évolutives exacerbées, et ce, particulièrement aux marges des aires de répartition (Rehm *et al.*, 2015; de Lafontaine *et al.*, 2018). Ainsi, selon le modèle éco-évolutif du tri spatial, l'interaction entre l'évolution et la dispersion lors de la colonisation devrait accroître la capacité de dispersion aux fronts d'expansion (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2003, 2007; Phillips *et al.*, 2008), permettant potentiellement aux populations d'espèces d'arbres boréaux de mieux suivre la vitesse des changements climatiques (Cwynar & MacDonald, 1987).

L'épinette blanche (*Picea glauca*) est une espèce arborescente boréale transcontinentale en Amérique (de Lafontaine *et al.*, 2010). À l'est de l'Amérique du Nord, elle accompagne typiquement le sapin baumier (*Abies balsamea*) dans le domaine bioclimatique de la sapinière qui domine la partie sud de la forêt boréale (Grondin & Leduc, 2009). Or, l'épinette blanche domine des peuplements montagnards, notamment dans les monts Uapishka sur la Côte-Nord et dans les monts McGerrigle en Gaspésie (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a; b). Ces populations isolées forment une ceinture subalpine comprise entre une matrice forestière dominée par l'épinette noire (*Picea mariana*) et la toundra alpine sur la Côte-Nord, et entre la sapinière et la toundra alpine en Gaspésie (Figure 1 ; de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a; b). La composition floristique de ces deux régions reflète

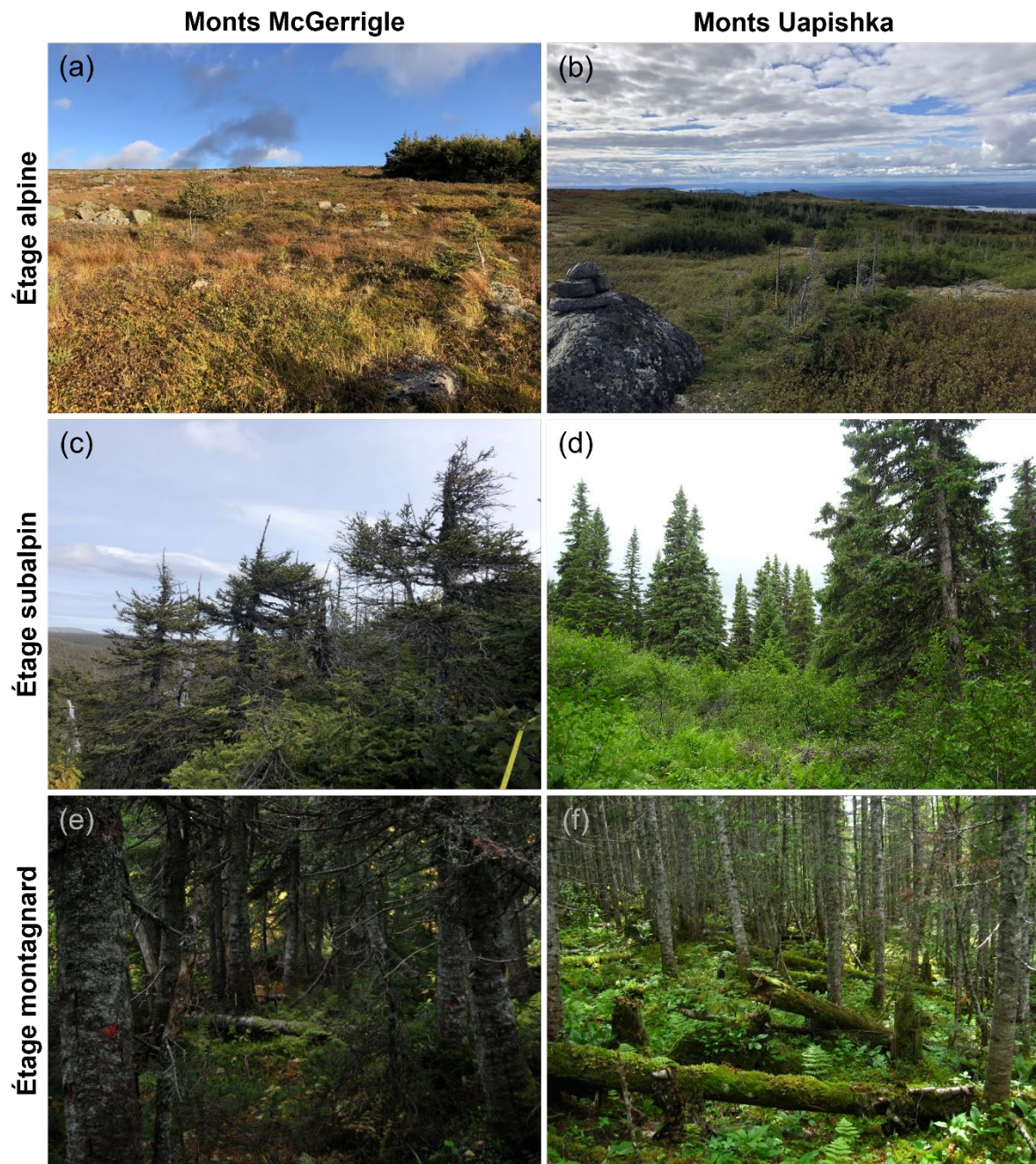
notamment leur réponse à des régimes de feux contrastés (de Lafontaine & Payette, 2010, 2011, 2012a). En effet, alors que les feux naturels furent virtuellement absents au cours de l'Holocène dans les hauts sommets gaspésiens (de Lafontaine & Payette, 2011), les intervalles de retour de feux d'environ 270 ans (Bouchard *et al.*, 2008) au nord du 49° parallèle ont modulé la composition forestière de la Côte-Nord en remplaçant graduellement la sapinière par une forêt dominée par l'épinette noire, plus tolérante aux feux récurrents (de Lafontaine & Payette, 2011, 2012a). Or, en raison d'un climat relativement plus humide en altitude, les intervalles entre les feux y sont plus longs (540 ans depuis les derniers 5600 ans) ce qui a permis le maintien local d'espèces intolérantes aux feux comme l'épinette blanche et le sapin baumier dans les forêts montagnardes et subalpines nordiques (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a).



**Figure 1.** Modèle d'étagement de la végétation dans les hauts sommets de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord (modifiée d'après de Lafontaine & Payette, 2010).

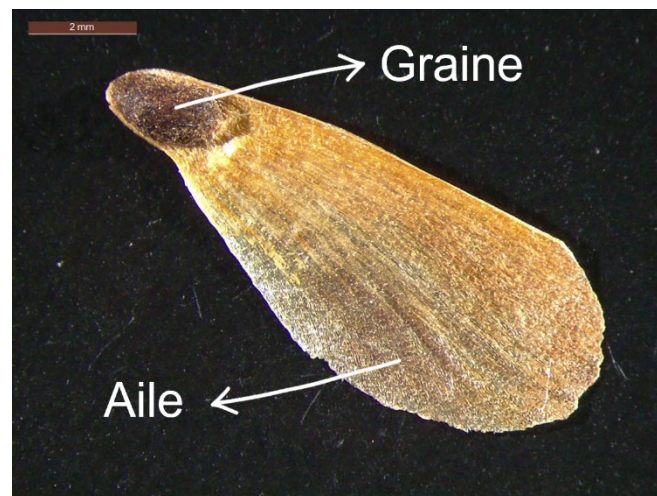
Le gradient altitudinal de la végétation aux monts McGerrigle et aux monts Uapishka est analogue au gradient latitudinal, puisque la forêt subalpine correspond à la limite altitudinale des arbres, à l'interface avec la toundra alpine (Payette *et al.*, 2001; Holtmeier & Broll, 2005, 2007; Smith *et al.*, 2009). Le gradient végétal est composé de trois étages en fonction de l'altitude. L'étage montagnard (Figure 2e, f) est caractérisé par une forêt fermée, dominée par le sapin baumier et codominée par l'épinette blanche (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a). L'étage subalpin (limite des arbres; Figure 2c, d) est plutôt représenté par une forêt ouverte à dominance d'épinettes blanches (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a). Puis, l'étage alpin (toundra alpine; Figure 2a, b) est surtout composé de quelques épinettes blanches de forme prostrée de moins de deux mètres de hauteur (krumholz). Dans le contexte actuel des changements climatiques, les populations subalpines d'épinettes blanches

sont situées au front d'expansion advenant une éventuelle colonisation de l'étage alpin (Danby & Hik, 2007; de Lafontaine & Payette, 2010; Trant *et al.*, 2020).



**Figure 2.** Photos de la toundra de l'étage alpin au (a) mont Jacques-Cartier et au (b) mont Jauffret, la limite des arbres dans l'étage subalpin au (c) mont Richardson et au (c) mont Jauffret et la forêt fermée de l'étage montagnard au (e) mont Jacques-Cartier et au (f) mont Provencher.

La dissémination des semences de l'épinette blanche est assurée par le vent (Nienstaedt & Zasada, 1990). La migration postglaciaire rapide de l'espèce (300-400 m/an; Clark *et al.*, 1998) a probablement impliqué une série d'événements de dispersion à longue-distance encouragés par les vents de surface au front du glacier (Ritchie & MacDonald, 1986), selon un processus d'expansion similaire à celui suggéré pour le pin tordu (*Pinus contorta*; Cwynar & MacDonald, 1987). Les graines de l'épinette blanche sont formées d'une graine et d'une aile (graines ailées ; Figure 3) et sont libérées à maturité lors de l'ouverture des cônes (Nienstaedt & Zasada, 1990). Sa capacité de dispersion est déterminée par la charge alaire, soit le rapport entre la masse de la graine sur la superficie de l'aile (Green, 1980; Cwynar & MacDonald, 1987; Dufour-Tremblay *et al.*, 2012). Une faible charge alaire indique une bonne capacité de dispersion (Cwynar & MacDonald, 1987; Dufour-Tremblay *et al.*, 2012; Wyse & Hulme, 2021), mais implique potentiellement une graine plus légère ayant moins de ressources et donc une viabilité moindre (i.e., une valeur adaptive réduite).



**Figure 3.** Graine d'épinette blanche (*Picea glauca*) avec son aile.

## 1.2 OBJECTIFS ET HYPOTHESES

L'objectif principal de cette étude est de tester le modèle du tri spatial et son coût sur la valeur adaptative en évaluant la capacité de dispersion et la viabilité des semences de l'épinette blanche le long du gradient altitudinal de végétation. À cette fin, nous analysons la charge alaire des graines ailées et la probabilité de germination des graines de l'épinette blanche à deux différentes échelles spatiales. En latitude, les populations marginales situées au nord, dans le domaine bioclimatique de la pessières à mousses (monts Uapishka, 51.5°N, Côte-Nord) sont comparées avec celles au cœur de l'aire de répartition dans la sapinière à bouleau à papier (monts McGerrigle, 49°N, Gaspésie) et la sapinière à bouleau jaune (Parc national du Bic, 48.3°N, Bas Saint-Laurent). Notre hypothèse est que les populations des monts Uapishka, ayant migré plus récemment et sur une plus longue distance lors de la colonisation postglaciaire, ont une capacité de dispersion plus élevée (charge alaire plus faible) que celles des monts McGerrigle, qui ont une capacité de dispersion plus élevée que celles du Bic, établies depuis encore plus longtemps. En altitude, la capacité de dispersion dans un même massif montagneux est comparée le long du gradient altitudinal de végétation, soit entre la forêt montagnarde fermée, la limite subalpine des arbres et la toundra alpine. Suivant le modèle du tri spatial, notre hypothèse est que les populations de la limite des arbres et de la toundra alpine présentent une capacité de dispersion plus élevée par rapport à la forêt fermée, ce qui suggérerait une dynamique éco-évolutive qui favorise l'expansion rapide des populations marginales lors de la colonisation en réponse aux changements climatiques. Puisque l'énergie disponible aux graines devrait être réduite si elles sont plus légères, on s'attend aussi à une viabilité réduite (probabilité de germination plus faible) pour les semences des populations en expansion (limite des arbres et toundra alpine) par rapport à celles des populations stables et établies depuis plus longtemps en forêt fermée et au cœur de l'aire de répartition. Ceci indiquerait un compromis transitoire entre la dispersion et la valeur adaptative (régénération) au front d'expansion.

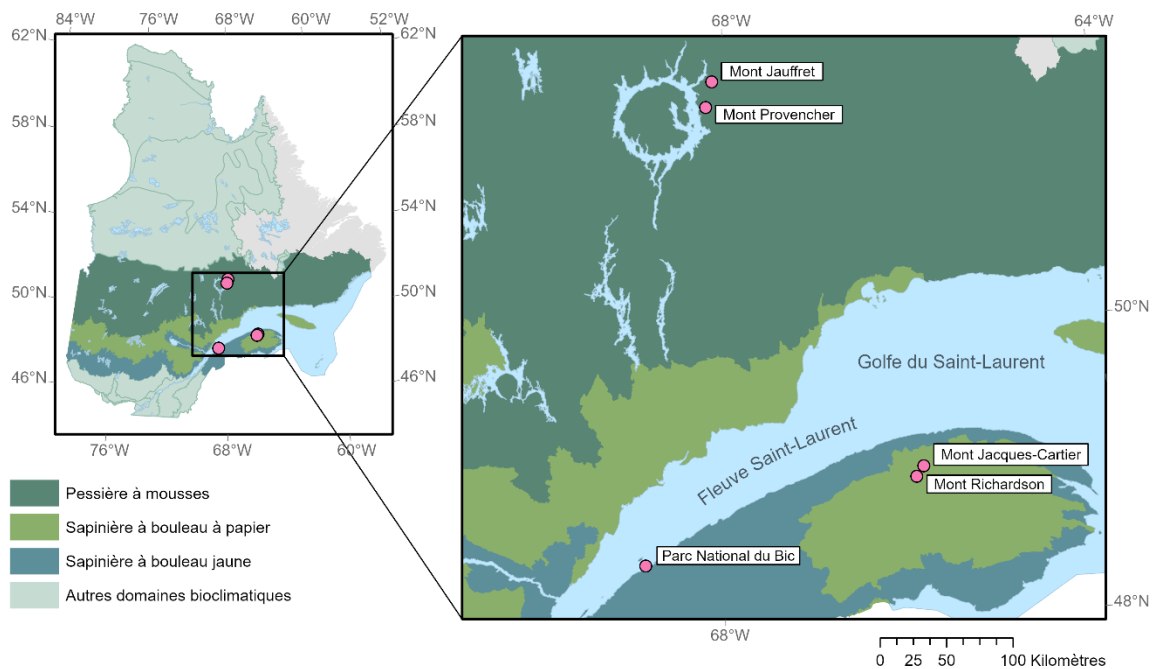


### 1.3 METHODES UTILISEES

Nous avons établi des transects altitudinaux dans deux régions du Québec, soit sur la Côte-Nord, dans les monts Uapishka et en Gaspésie, dans les monts McGerrigle (Figure 4). Deux montagnes ont été étudiées sur chacun de ces massifs montagneux, dont les monts Jauffret et Provencher (Uapishka) et les monts Jacques-Cartier et Richardson (McGerrigle). Chaque site d'étude est composé d'un transect incluant trois parcelles de 1000 m<sup>2</sup> disposées le long du gradient altitudinal afin de représenter l'étagement de la végétation, soit la forêt fermée de l'étage montagnard, la limite des arbres dans l'étage subalpin et la toundra de l'étage alpin. En plus des quatre transects altitudinaux, un dernier site d'étude représentatif de la matrice forestière du cœur de l'aire de répartition de l'épinette blanche en basse altitude (une seule parcelle de 1000 m<sup>2</sup>) est établi dans le Parc national du Bic au Bas Saint-Laurent. Sur chaque parcelle, 10 cônes matures femelles ont été récoltés aléatoirement sur chacun de 10 individus sélectionnés (lorsque possible). En laboratoire, toutes les graines ont été retirées de tous les cônes récoltés et 8138 graines intactes ont été aléatoirement sélectionnées (c. 10 graines par cône). Chaque graine ailée a été photographiée à l'aide d'une loupe binoculaire équipée d'une caméra Leica IC90 E (Leica Microsystems, Wetzlar, Allemagne). À partir des photographies, la superficie des ailes des graines a été mesurée à l'aide de l'outil de seuil du logiciel d'analyse d'images ImageJ 1.53 (Schneider *et al.*, 2012). Ensuite, toutes les graines ont été délicatement détachées de leur aile et pesées à l'aide d'une balance micro-analytique Mettler Toledo CP6 ( $\pm 1,0 \mu\text{g}$ ; Mettler Toledo, Greifensee, Suisse). Parmi les graines pesées, 3568 ont été utilisées afin de tester la probabilité de germination (c. 5 graines par cône). Elles ont été réparties sur du papier filtre humidifié dans des boîtes de pétri divisées en quatre quart (5 graines par quart/20 graines par boîte). Afin d'assurer la levée de dormance lors des tests de germination, les graines ont préalablement été stratifiées à froid. Pour ce faire, chaque boîte de pétri a été humidifiée avec de l'eau de type III et placée dans un réfrigérateur à 4°C durant 21 jours (Edwards, 1987). Ensuite, pour procéder aux tests de germination, ces mêmes boîtes ont été placées aléatoirement dans une chambre de croissance Caron à 25°C de jour et 15°C de nuit pour une photopériode de 16 heures et ont été réhumidifiée à tous les deux jours.

La germination (dès l'émergence de la radicule) a été documentée tous les jours durant 21 jours (trois semaines) et les boîtes de pétri ont été déplacées aléatoirement dans la chambre de croissance à toutes les semaines afin d'assurer des conditions de croissance les plus homogènes possible.

Afin d'obtenir plus d'information sur la dynamique locale des peuplements étudiés, nous avons récolté au moins cinq échantillons de sol minéral (750 cm<sup>3</sup>) sur chacune des 12 parcelles pour vérifier la présence éventuelle de charbons de bois dans le sol témoignant de feux de forêts historiques. Les échantillons ont été immergés dans une solution d'hydroxyde de sodium (NaOH 1%) durant 12 heures afin de séparer les agrégats. Les échantillons de sol ont ensuite été rincés à l'eau courante dans une colonne de tamis de mailles 4 mm et 2 mm. Puis, les refus de tamis ont été observés sous une loupe binoculaire afin de dénombrer les particules de charbon de bois.



**Figure 4.** Localisation des sites d'étude de la capacité de dissémination de l'épinette blanche (*Picea glauca*) dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Les monts Jauffret et Provencher sont dans le massif des monts Uapishka (Manicouagan) dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses; les monts Jacques-Cartier et Richardson sont dans le massif des monts McGerrigle (Gaspésie) dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau à papier, et le Parc national du Bic (Bas-Saint-Laurent) est un site forestier de basse altitude représentatif du cœur de l'aire de répartition de l'épinette blanche.



**CHAPITRE 2**  
**DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE DE L'ÉPINETTE BLANCHE (*PICEA*  
*GLAUCA*) À SA LIMITE ALTITUDINALE**

## 2.1 RESUME

Comprendre les processus écologiques et évolutifs qui mènent à l'expansion de l'aire de répartition des espèces en réponses aux changements climatiques contemporains est essentiel pour réduire les risques d'extinctions et la future perte de biodiversité. Selon la théorie synthétique de l'évolution, la sélection naturelle agit en maximisant la valeur adaptative (*fitness*) des individus au sein d'une population. Or, lors de l'expansion d'une aire de répartition, le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting*) prédit qu'une augmentation de la capacité de dispersion dans les populations situées au front d'expansion s'opère par l'accumulation locale de traits phénotypiques liés à la dissémination. Ceci pourrait même donner lieu à un compromis où la valeur adaptative est temporairement sacrifiée au profit de la dispersion pendant la phase d'expansion. Dans la présente étude, nous avons testé empiriquement le modèle du tri spatial et le compromis sur la valeur adaptative en évaluant le potentiel de dispersion de 8138 graines ailées d'épinettes blanches (*Picea glauca*) et la viabilité des semences le long de gradients altitudinaux dans deux massifs montagneux du Québec (Uapishka et McGerrigle) ainsi que dans un site à faible élévation au cœur de l'aire de répartition. Dans les monts Uapishka, la capacité de dispersion augmente au front d'expansion alors que le potentiel de germination diminue. Dans ce massif, soumis aux feux récurrents, le processus d'expansion après-feu est en cours et les populations exhibent un compromis maximisant la dispersion au détriment de la valeur adaptative, suivant les postulats du tri spatial. Ces résultats contrastent avec ceux des monts McGerrigle, où l'absence de variation le long du gradient altitudinal suggère plutôt l'atteinte d'un optimum des traits soumis au compromis entre la capacité de dispersion et la viabilité des graines, qui se sont stabilisées à des valeurs intermédiaires. Dans ce massif où les feux sont absents, les peuplements sont à l'équilibre démographique et le processus d'expansion des populations est terminé depuis plusieurs générations. Au cœur de l'aire de répartition, la capacité de dispersion est minimale alors que le potentiel de germination est maximal, ce qui suggère l'absence de tri spatial, mais que la sélection naturelle est le principal processus évolutif qui opère pour accroître la valeur adaptative. Cette étude met en lumière la variabilité intraspécifique de traits liés à la capacité de dispersion des individus et son impact transitoire sur leur valeur adaptative dans les populations situées au front de colonisation des espèces en expansion.

## 2.2 ABSTRACT

Understanding ecological and evolutionary processes driving species range expansion in response to contemporary climate changes is essential to assess extirpation risks and reduce future biodiversity loss. According to the synthetic theory of evolution, natural selection maximises fitness of individuals within natural populations. Yet, during range expansion, spatial sorting is an emerging eco-evolutionary model predicting enhanced dispersal rate in leading-edge populations through local accumulation of phenotypic traits related to dispersal. This process may even result in a trade-off, whereby fitness is temporarily sacrificed at the expense of dispersal during the expansion phase. Here, we empirically tested the spatial sorting model and its fitness cost by assessing dispersal ability of 8138 white spruce (*Picea glauca*) winged seeds and seed viability along altitudinal gradients in two Quebec mountain ranges (Uapishka and McGerrigle) as well as in a lowland site in the species range core. In Uapishka mountains, dispersal ability was enhanced at the expansion front while germination potential decreases. Recent wildfires have opened the forest cover, which implies that a post-fire expansion process is still ongoing. Populations exhibit a trade-off maximizing dispersal over fitness, as expected from the spatial sorting model. These results contrast with those from McGerrigle mountains, where no trait variation was found along the altitudinal gradient, suggesting that an optimum was reached for the traits involved in the trade-off between dispersal ability and seed viability, which stabilized at intermediate values. In absence of fire, the stands were in demographic equilibrium and the expansion process has been completed for several generations. In the core of the range, dispersal ability reaches its lowest values while germination potential is maximal, suggesting the absence of a spatial sorting mechanism, but natural selection as the primary evolutionary process operating to increase fitness. This study shed light on the importance of intraspecific trait variation related to the dispersal ability of individuals and its transient impact on fitness in populations located at the leading edge of species migration.

## 2.3 INTRODUCTION

Dispersal is an ecological process involving the geographic movement of an organism, from its source population to a new territory (Levin *et al.*, 2003; Travis *et al.*, 2013). Natural climatic variations (Jackson & Overpeck, 2000; Davis & Shaw, 2001; de Lafontaine *et al.*, 2018), among many other phenomena such as kin interactions or inbreeding avoidance (Travis, 2001; Levin *et al.*, 2003; Bowler & Benton, 2005; Ronce, 2007), can trigger dispersal, which results in population migration and species range shift (Burton *et al.*, 2010). Indeed, species are already shifting or expanding their range as a consequence of rapid,

human-induced climate warming (Parmesan & Yohe, 2003; Beckage *et al.*, 2008; Harsch *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2011; Lenoir *et al.*, 2020). However, there is a growing concern that ongoing anthropogenic climate change velocity might outpace the migration speed of natural populations, thus threatening extant biodiversity (Bertrand *et al.*, 2011; Corlett & Westcott, 2013; Jezkova & Wiens, 2016; Lu *et al.*, 2021). Understanding ecological and evolutionary processes driving range expansion (Travis & Dytham, 2002; Kubisch *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2019; Miller *et al.*, 2020) is thus crucial to determine extirpation risks (Thomas *et al.*, 2004) and design proper conservation strategies to reduce future biodiversity loss (Dawson *et al.*, 2011; de Lafontaine *et al.*, 2018; Nadeau & Urban, 2019).

Expansion process involves a series of nested founder events whereby small, isolated populations are iteratively established in new territories beyond the former colonizing front, ergo advancing the leading edge of a species range (Excoffier *et al.*, 2009; Slatkin & Excoffier, 2012). With time, colonizing populations sustaining demographic growth eventually coalesce with one another and with the core of the range, which has been settled long enough for population dynamics to reach a stable equilibrium (Chuang & Peterson, 2016). According to the spatial sorting eco-evolutionary model, the first individuals to establish at the colonisation front are those possessing the best dispersal phenotypes (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2007), which have thus been spatially filtered (Phillips *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). The model assumes that individuals with low dispersal ability are less likely to reach the leading edge, therefore leaving only fast dispersers to interbreed at the range margin (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). As expansion proceeds, heritable phenotypic traits fostering long-distance dispersal gradually accumulate at the colonization front and are transmitted to successive generations by assortative mating (Phillips *et al.*, 2008, 2010; Phillips & Perkins, 2019). Spatial sorting mostly differs from natural selection by selecting (dispersal) traits through space rather than through time (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). Furthermore, it implies that the fitness of individuals may be temporarily displaced from its optimum because only dispersal ability is selected during expansion, at the expense of an optimal fitness in the new habitat (Hughes *et al.*, 2007; Duthie *et al.*, 2015; Hudson *et al.*, 2015). Since dispersal-related



phenotypes are not necessarily associated with fitness (e.g. ability to compete, reproduce, and survive) in the novel environment (Burton *et al.*, 2010), natural selection would thus be temporarily ineffective in expanding populations (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019) and a transient life-history trade-off between dispersal and fitness should be expected (Chuang & Peterson, 2016).

During range expansion, dispersing individuals generally benefit from a reproduction advantage due to low intraspecific competition in the new, previously unpopulated habitat (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2008). Yet, they may also encounter novel biotic and abiotic conditions (Nadeau & Urban, 2019) making them the first to experience new selection pressures to which they may not be well adapted a priori (Suarez & Tsutsui, 2008). As recently founded populations become well established and their density increases towards a demographic equilibrium in newly colonized habitats, individual benefits of trait selection to further dispersal should decline (Travis & Dytham, 2002). Once the costs associated with dispersal outweigh its benefits, natural selection should take over and resume selecting for phenotypes promoting fitness, at the expense of dispersal. Hence, after enough time following colonization, the trade-off between dispersal and fitness should reach a local optimum, reducing dispersal ability in more static parts of the range (Travis & Dytham, 2002; Burton *et al.*, 2010; Perkins *et al.*, 2016).

Spatial sorting has some empirical support, especially in small terrestrial vertebrates (Phillips *et al.*, 2006; Forsman *et al.*, 2011) or arthropods (Hughes *et al.*, 2003; Simmons & Thomas, 2004a; Hughes *et al.*, 2007; Duthie *et al.*, 2015; Ochocki & Miller, 2017; Weiss-Lehman *et al.*, 2017; Van Petegem *et al.*, 2018), and primarily for non-indigenous invasive species (Lombaert *et al.*, 2014; Merwin, 2019; Shine *et al.*, 2021; Narimanov *et al.*, 2022). These studies have found contrasting morphological or behavioral traits between individuals from the range core and the leading edge. For instance, Forsman *et al.* (2011) report that the metapopulations of field voles (*Microtus agrestis*) on islands of the Stockholm Archipelago have larger body size and longer hind feet compared to their mainland conspecifics. These traits increase voles successful dispersal by facilitating swimming and buoyancy and

reducing heat loss (Forsman *et al.*, 2011). Trade-off between dispersal and fitness is best exemplified by female speckled wood butterflies (*Pararge aegeria*) near the leading edge that have larger and broader thoraxes but lay fewer eggs than range-core individuals (Hughes *et al.*, 2003). These findings suggest a trade-off between flight (dispersal) and spawn (fitness), as butterflies in newly colonized sites disperse farther, but invest less in reproduction (Hughes *et al.*, 2003). Although spatial sorting has some support in animal biology, assays involving natural plant populations are still scarce (but see Cwynar & MacDonald, 1987).

The northern hemisphere is marked by a latitudinal vegetation gradient from the closed-crown circumboreal forest to the arctic tundra, where the treeline corresponds to the leading edge of boreal tree species range (Payette *et al.*, 2001; Holtmeier & Broll, 2005, 2007). Harsh climatic conditions beyond species bioclimatic envelope typically limit tree growth and post-fire regeneration at the forest-tundra ecotone (Gamache & Payette, 2004, 2005). As climate warms, conditions beyond the leading edge generally become milder, eventually allowing populations to expand by colonizing these newly available habitats (Nadeau & Urban, 2019). Because global warming is amplified in arctic and boreal regions relative to the global average (Smith *et al.*, 2015; Seddon *et al.*, 2016; Bush & Lemmen, 2019; IPCC, 2021), boreal tree populations are expected to deploy exacerbated eco-evolutionary responses, particularly towards the edge of species range (Rehm *et al.*, 2015; de Lafontaine *et al.*, 2018; Pelletier *et al.*, 2023). Accordingly, the spatial sorting model posits that the interplay between evolution and dispersal during migration should increase dispersal ability at the expansion fronts (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011), potentially allowing populations of boreal tree species to better track the velocity of climate change (Cwynar & MacDonald, 1987).

White spruce (*Picea glauca*) is an American, transcontinental boreal coniferous species (Nienstaedt & Zasada, 1990). In eastern North America, it is typically a companion species in the balsam fir-white birch bioclimatic domain, in the southern part of the boreal forest (Grondin & Leduc, 2009). Yet, sporadic white spruce-dominated stands are found locally, at

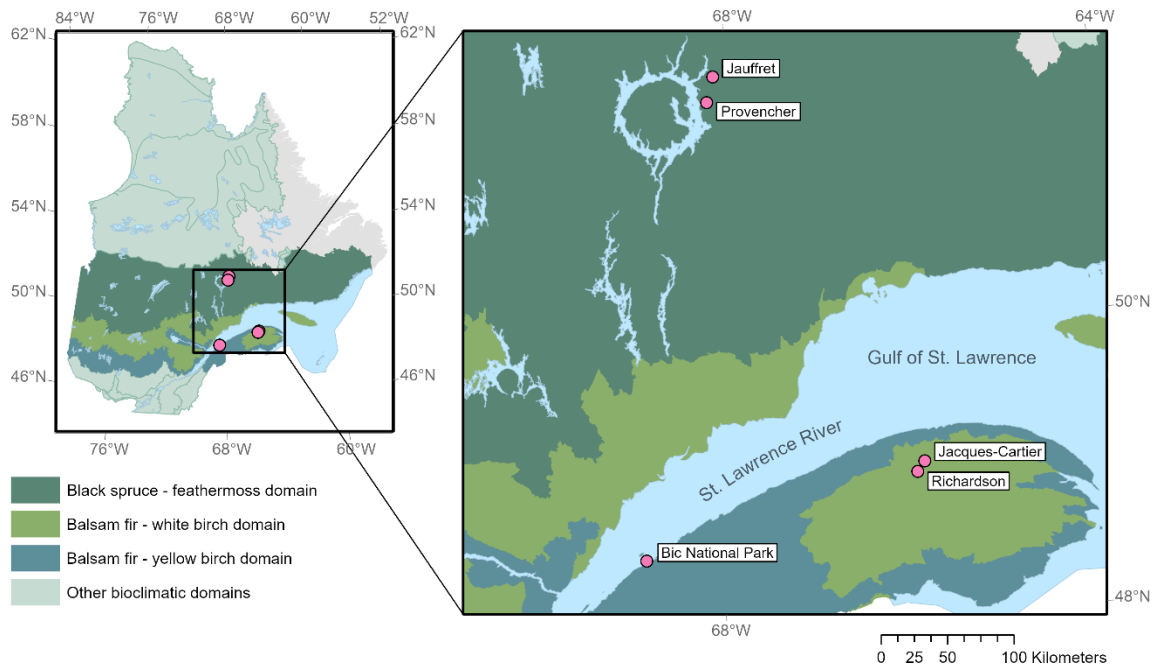
high elevation on the few boreal mountain ranges reaching > 1000 m a.s.l. (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a; b). There, the altitudinal vegetation is analogous to the latitudinal gradient (Jump *et al.*, 2009), whereby subalpine forest ends with the altitudinal treeline at the interface with the alpine tundra (Payette *et al.*, 2001; Holtmeier & Broll, 2005, 2007; Smith *et al.*, 2009). In the context of ongoing climate warming, these subalpine populations are thus located at the leading edge of the species' expected range expansion into the alpine tundra (Danby & Hik, 2007; Trant *et al.*, 2020). White spruce propagules are wind-dispersed (Nienstaedt & Zasada, 1990). The rapid post-glacial migration of the species probably involved a series of long-distance dispersal events triggered by surface winds blowing off the ice sheet (Ritchie & MacDonald, 1986), likely resulting in an expansion process similar to that invoked for lodgepole pine (*Pinus contorta*; Cwynar & MacDonald, 1987). White spruce seeds consist of a seed and a wing (see Figure S1 in Supplementary Information) that are released at maturity when cones open (Nienstaedt & Zasada, 1990). Their dispersal ability is determined by wing loading, which is the ratio of seed mass to wing area (Green, 1980; Cwynar & MacDonald, 1987; Dufour-Tremblay *et al.*, 2012). A low wing loading indicates good dispersal ability (Cwynar & MacDonald, 1987; Dufour-Tremblay *et al.*, 2012; Wyse & Hulme, 2021), but potentially entails a lighter seed and thus lower viability (i.e., reduced fitness). Here, we tested the spatial sorting model and its fitness cost by assessing white spruce seed dispersal ability and viability along the altitudinal vegetation gradient. We hypothesized differences in wing loading along the altitudinal gradient with lower wing loading (i.e., higher dispersal ability) at expanding subalpine treeline and alpine tundra compared to montane forest, suggesting an eco-evolutionary dynamic fostering a rapid expansion of leading-edge populations during colonization. Because less energy is available to lighter seeds, we also expect reduced seed germination probability in recently expanding treeline and tundra populations compared to the longer-established montane forest, which would indicate a transient life-history trade-off between dispersal and fitness at the expansion front.

## 2.4 METHODS

### 2.4.1 Study area

We established altitudinal transects in two mountain ranges from different geographic regions in boreal Quebec, namely Uapishka mountains (51.6°N; -68.1°E) in Manicouagan region and McGerrigle mountains (49.0°N, -66.0°E) in Gaspé Peninsula (Figure 5). Two mountains were studied on each of these ranges, including Mount Jauffret and Mount Provencher (Uapishka), as well as Mount Jacques-Cartier and Mount Richardson (McGerrigle). Uapishka mountains are located within the spruce-moss bioclimatic domain dominated by closed-crowned black spruce (*Picea mariana*) forest whereas McGerrigle mountains are within the balsam fir-white birch bioclimatic domain, which is the core of white spruce range. Although fire events are relatively uncommon in mountain ranges due to orographic effects, the closed-crown black spruce forest of the Manicouagan region is regularly disturbed by recurrent wildfires (Bouchard *et al.*, 2008) whereas natural wildfires are virtually absent in the high elevation balsam fir (*Abies balsamea*) dominated forest of the Gaspé Peninsula (de Lafontaine & Payette, 2010, 2011). The altitudinal vegetation gradient is roughly similar in both ranges and includes three levels according to increasing elevation (Figures S2 and S3 in Supporting Information). The montane forest level is typified by an old-growth closed-crown balsam fir stand with varying abundance of white birch (*Betula papyrifera*) and white spruce (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a). The subalpine treeline level is an open-canopy woodland dominated almost exclusively by white spruce (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a). The alpine tundra consists of an alpine heathland with a few prostrate trees, including mostly white spruce but also sporadic black spruce and balsam fir, less than two meters high (krummholz). A control site representative of range-core white spruce populations both in terms of latitude and altitude, was also studied at low elevation in the Lower St. Lawrence region, at the Bic National Park (48.3°N; -68.8°E) located in the balsam fir-yellow birch bioclimatic domain (Figure 5). There, balsam fir prevails with a variable abundance of white spruce, white birch, yellow birch (*Betula*

*alleghaniensis*), eastern white cedar (*Thuja occidentalis*), trembling aspen (*Populus tremuloides*), and scattered red pine (*Pinus resinosa*).



**Figure 5.** Location of white spruce (*Picea glauca*) study sites in northeastern North America. Mount Jauffret and Mount Provencher are in the Uapishka range (Manicouagan region) within the black spruce-feathermoss bioclimatic domain, Mount Jacques-Cartier and Mount Richardson are in the McGerrigle range (Gaspé Peninsula) within the balsam fir-white birch bioclimatic domain, and Bic National Park (Lower St. Lawrence region) is a lowland forest site in the white spruce range core.

#### 2.4.2 Field sampling

Each study site (altitudinal transect) included three 1000 m<sup>2</sup> sampling plots along a mountain slope to represent the three vegetation levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra). Each rectangular plot (50 m × 20 m) was oriented perpendicular to the slope and a last sampling plot was established on a flat terrain at the control site (n = 13 plots). Within each plot, 10 mature female cones were randomly collected from each of 10 white spruce individuals (wherever possible). To estimate the minimal age of stand

establishment, increment cores were sampled using a Pressler borer (Haglöf, Sweden) on at least five of the largest trees at the base of the trunk, as close as possible to the root collar. Finally, at least five 750 cm<sup>3</sup> mineral soil samples per plot were collected with a root auger (Eijkelkamp, Netherlands) to assess the presence of macrofossil wood charcoal indicative of the local past fire activity (de Lafontaine & Payette, 2011, 2012b).

### 2.4.3 Laboratory treatments

At the laboratory, all winged seeds were extracted from the central part of each cone, of which 8138 intact seeds were randomly selected (*c.* 10 seeds per cone). Each winged seed was digitally photographed under a Leica M60 stereomicroscope equipped with a Leica IC90 E microscope camera (Leica Microsystems, Germany). Wing area was measured from the digital photographs using the threshold tool from the ImageJ 1.53 image analysis software (Schneider *et al.*, 2012). Each seed was gently detached from the wing and its mass was measured using Mettler Toledo XP6 microbalance (Mettler Toledo, Switzerland). Of all the weighed seeds, 3568 were used to assess germination probability. At most five seeds per cone were sown on a Whatman No. 4 filter paper in a quadrant of 9-cm Petri dish divided into four equal-size sections (*c.* 20 seeds per dish). Before inducing germination, seeds were cold stratified to break dormancy. The filter papers were dampened with primary grade pure water and the Petri dishes were stored in a refrigerator at 4°C in the dark for 21 days. For germination assays, the Petri dishes were randomly placed in a Caron 7314-22 gBrite LED Plant Seedling Growth Chamber (Caron Products & Services Inc, USA) at 25°C-day/15°C-night with 75% relative humidity and a light intensity of 300  $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{s}$  during 16 h of daylight and 0  $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{s}$  during 8 h of night. Filter papers were kept moist throughout the experiment. Seed germination (radicle  $\geq 2\text{mm}$ ) was recorded every day for 21 days and all Petri dishes were randomly redistributed once a week.

Increment cores were glued on wooden mounts and finely sanded to make the xylem cells clearly visible at 45 $\times$  magnification under a stereomicroscope. Tree-rings were counted,

and the age of the oldest sampled tree was used to estimate the minimum age of establishment for each stand. To assess past fire activity at the stand scale, soil samples were soaked in a sodium hydroxide solution (NaOH 1%) for 12 h to disperse soil aggregates. Each soil solution was then washed under running water for 10 min in sieves with mesh sizes of 4 and 2 mm using a Retsch AS200 vibratory wet sieve shaker (Verder Scientific, Germany). The mineral fractions were manually sorted under a stereomicroscope to extract macrofossil wood charcoal particles.

#### **2.4.4 Data analysis**

We estimated dispersal ability using wing area, seed mass, and wing loading (ratio of seed mass to wing area). Overall differences in wing loading across sampling plots were first assessed with analysis of variance (ANOVA), followed by post hoc comparisons of means with Tukey's honestly significant difference (HSD) test. Significant differences in wing loading across altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, alpine tundra) and study sites were then tested using linear mixed models with individual trees as a random factor and a type III ANOVA with Satterthwaite's method to provide inferences on the model parameters (function `anova()` in R package *car*; Fox & Weisberg, 2019). Contrasted wing loading values might reflect intraspecific variation in wing area or seed mass (or both), with different outcomes on seed viability. To gain further insights on the trait variation responsible for differences in wing loading, we assessed differences in slope and intercepts of wing area to seed mass relationships among altitudinal levels for each region by performing repeated-measures (within individual trees) analysis of covariance (ANCOVA). Germination probability according to altitude was compared between study regions using a binary logistic regression. A significance level of  $\alpha = 0.05$  was used for all statistical tests. All data were tested for normality and homogeneity of variance before analysis using Shapiro-Wilk's test, Levene's test, and diagnostic plots. Wing loading was log-transformed to fit parametric test assumptions. All statistical analyses were carried out in R version 4.2.0 (R Core Team, 2022).

## 2.5 RESULTS

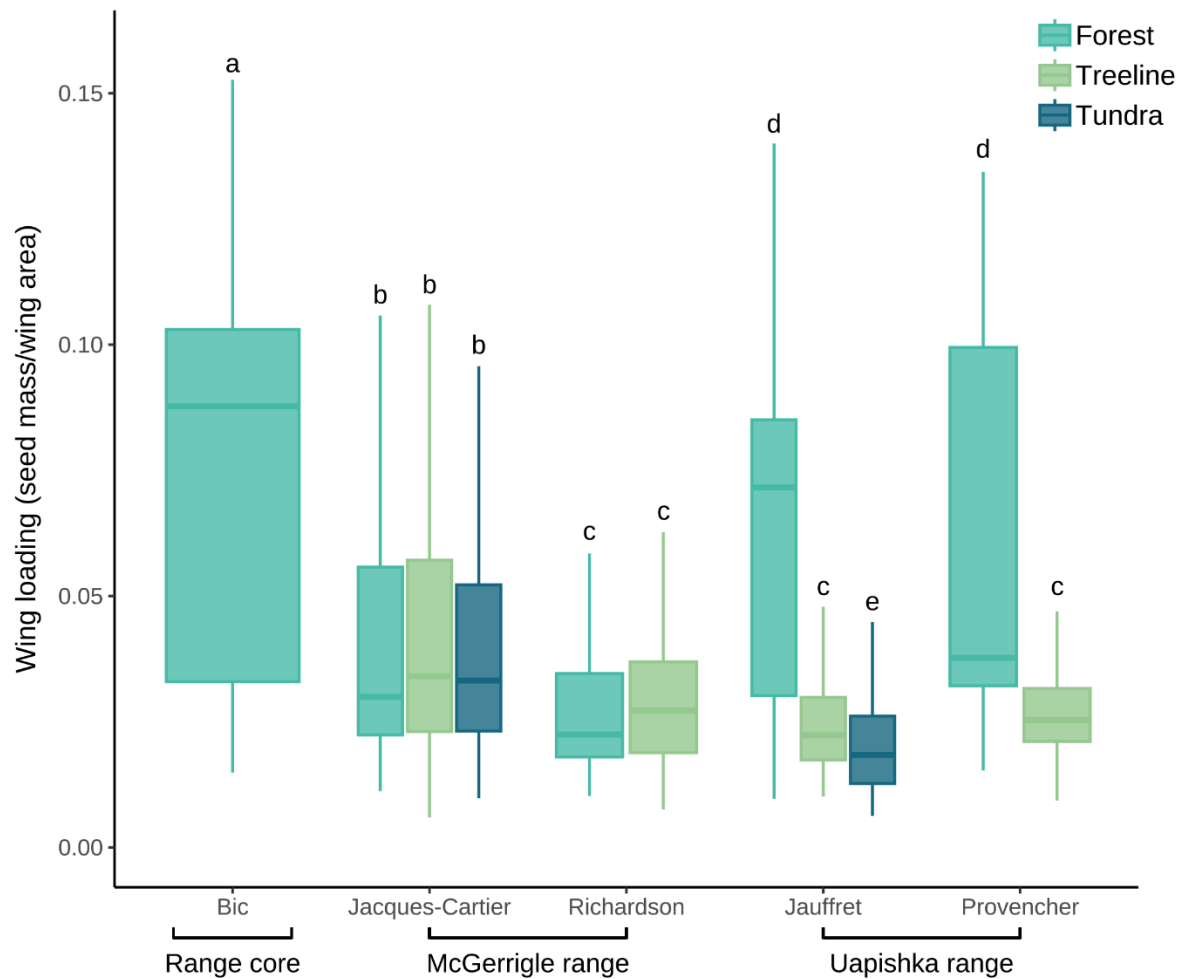
### 2.5.1 Dispersal ability

Wing loading was compared across altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) and study sites (Figure 6; Table 1). No cone was found in white spruce krummholz of the tundra plots of Mount Richardson (McGerrigle) and Mount Provencher (Uapishka). These two plots are thus excluded from all analyses on seed dispersal ability. Wing loading did not differ across altitudinal levels in Mount Jacques-Cartier ( $F_{2;61} = 0.143$ ,  $P = 0.867$ ) and Mount Richardson ( $F_{1;27} = 0.016$ ,  $P = 0.899$ ) of the McGerrigle range. By contrast, there were significant differences in wing loading among altitudinal levels in Mount Jauffret ( $F_{2;23} = 9.87$ ,  $P < 0.001$ ) and Mount Provencher ( $F_{1;12} = 80.47$ ,  $P < 0.001$ ) of the Uapishka range. In these two mountains, wing loading was lower at the subalpine treeline than in the montane forest. Furthermore, it was lower in the alpine tundra compared to the subalpine treeline at Mount Jauffret. Highest wing loading values were found in the range-core lowland site of the Bic National Park. Across montane forest plots, wing loading in the McGerrigle mountains was lower compared to the Uapishka range ( $F_{1;48} = 9.99$ ;  $P = 0.003$ ). However, this trend reversed in the subalpine treeline and the alpine tundra where wing loading values decreased to lower values in the Uapishka range compared to the McGerrigle mountains (treeline:  $F_{1;56} = 10.29$ ;  $P = 0.002$ ; tundra:  $F_{1;19} = 7.79$ ;  $P = 0.012$ ). Indeed, lowest wing loading values were found in the alpine tundra of Mount Jauffret (Figure 6; Table 1).



**Table 1.** Traits involved in dispersal ability of white spruce (*Picea glauca*) winged seeds according to altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in the McGerrigle and Uapishka ranges and one lowland stand from the range core (mean  $\pm$  standard error). Different letters indicate statistically significant differences across elevational levels of a mountain range.

	McGerrigle mountains			Uapishka mountains			Bic National Park
	Montane forest	Subalpine treeline	Alpine tundra	Montane forest	Subalpine treeline	Alpine tundra	Lowland forest
Seed mass (mg)	1.01 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	0.96 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	0.94 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	1.63 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	0.67 $\pm$ 0.01 <sup>b</sup>	0.29 $\pm$ 0.01 <sup>c</sup>	1.85 $\pm$ 0.05
Wing area (mm <sup>2</sup> )	23.8 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	23.8 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	22.8 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	26.6 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	22.8 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	13.6 $\pm$ 0.3 <sup>c</sup>	25.7 $\pm$ 0.3
Wing loading (mg/mm <sup>2</sup> )	0.041 $\pm$ 0.001 <sup>a</sup>	0.040 $\pm$ 0.001 <sup>a</sup>	0.041 $\pm$ 0.001 <sup>a</sup>	0.062 $\pm$ 0.001 <sup>a</sup>	0.029 $\pm$ 0.001 <sup>b</sup>	0.021 $\pm$ 0.000 <sup>c</sup>	0.073 $\pm$ 0.001



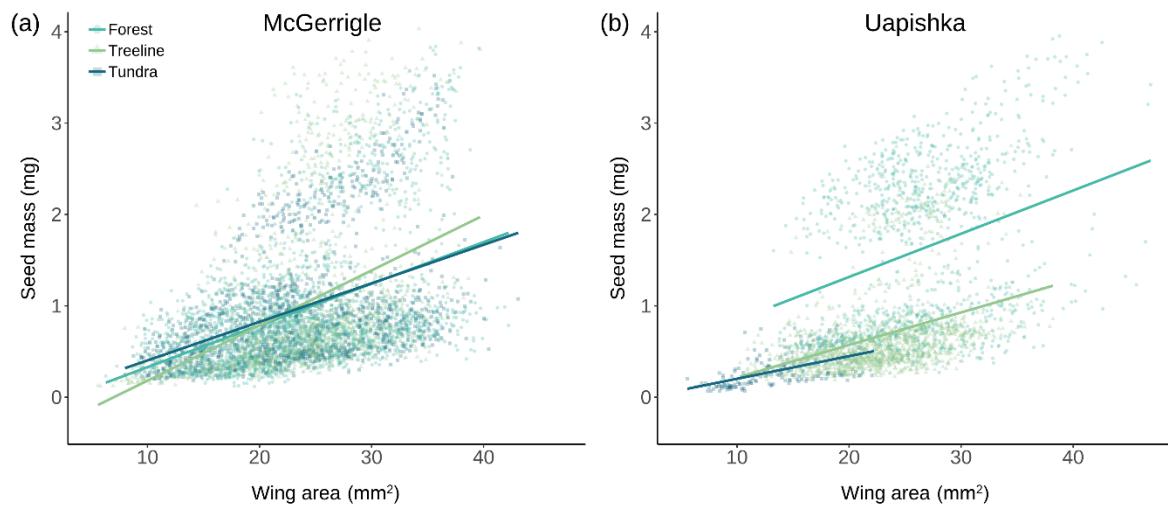
**Figure 6.** Wing loading of 8138 white spruce (*Picea glauca*) winged seeds according to elevational levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in eastern North America. Bic is a lowland forest site from white spruce range core, Mount Jacques-Cartier and Mount Richardson are within the McGerrigle range (Gaspé peninsula), Mount Jauffret and Mount Provencher are within the Uapishka range (Manicouagan region). Boxplots indicate lower quartile, median and upper quartile, and whisker length is 1.5× interquartile range. Different letters indicate statistically significant differences.

In the two ranges, seed mass increased linearly with wing area and the allometric scaling (the slope of the relationship) between these two components of wing loading did not vary across altitudinal levels (i.e., interaction term not significant; Figure 7, Table 2). For any given wing area, seed mass did not vary significantly across altitudinal levels in the

McGerrigle range (i.e., altitudinal level effect not significant; Figure 7a, Table 2). By contrast, seeds collected in montane forest are heavier compared to those with similar wing area sampled at the treeline and the tundra of the Uapishka range (i.e., significant altitudinal level effect; Figure 7b, Table 2).

**Table 2.** ANCOVA results for wing area to seed mass relationships across altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in the McGerrigle and Uapishka ranges with their degrees of freedom (df), sum of squares (SS), *F*- and *P*-values, and effect size (partial eta-squared,  $\eta_p^2$ ).

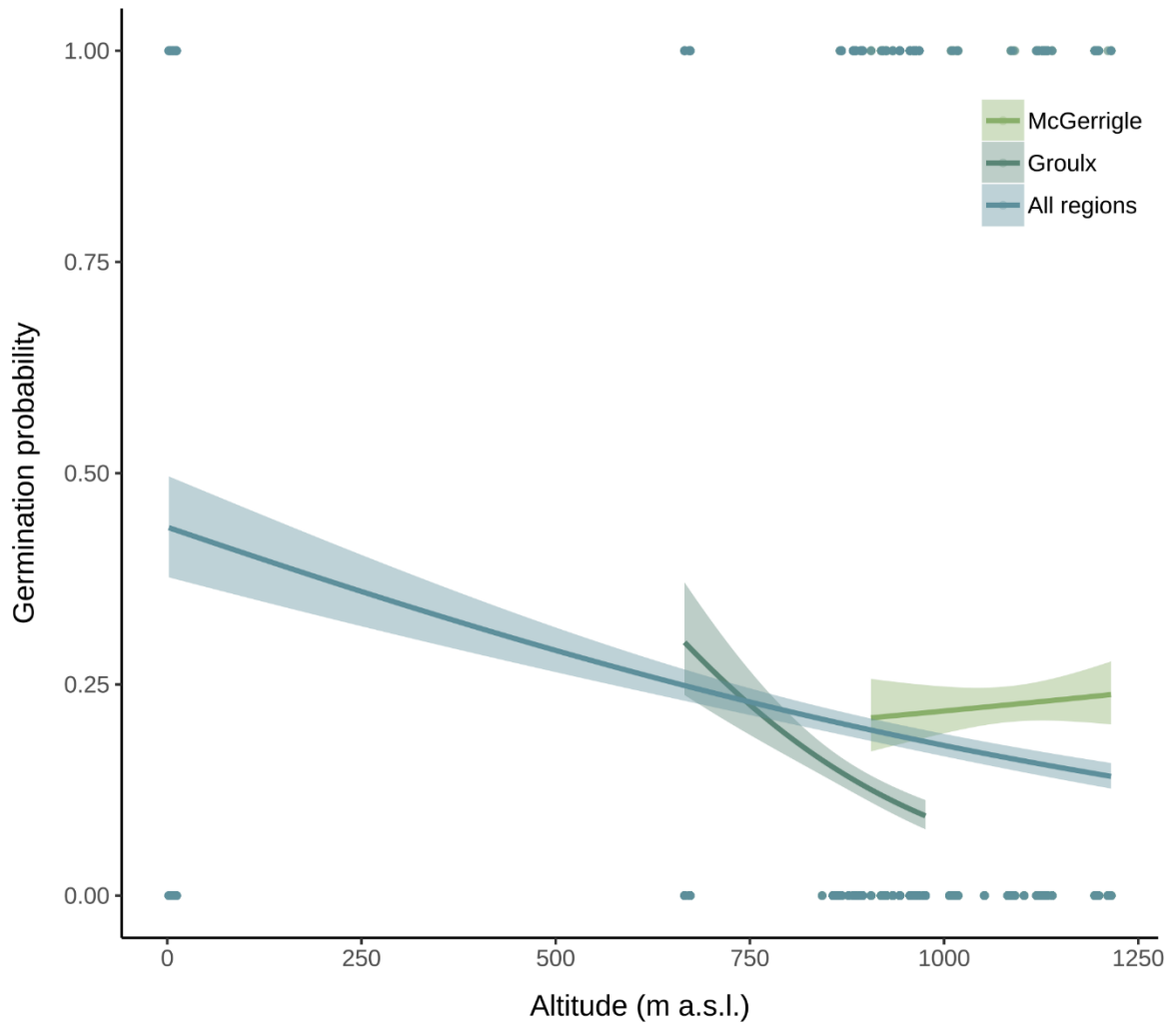
Mountain range	Effect	df	SS	<i>F</i>	<i>P</i>	$\eta_p^2$
McGerrigle	Altitudinal level	2	3.9	0.41	0.665	0.009
	Area	1	350.2	72.98	< 0.001	0.448
	Level × area	2	5.1	1.07	0.349	0.023
	Residuals	90	431.9			
Uapishka	Altitudinal level	2	649.3	59.41	< 0.001	0.772
	Area	1	33.2	6.08	0.019	0.148
	Level × area	2	1.1	0.09	0.908	0.006
	Residuals	35	191.3			



**Figure 7.** Variation in seed mass according to wing area (components of wing loading) of white spruce (*Picea glauca*) winged seeds sampled at three altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in two mountain ranges of eastern North America (a) McGerrigle mountains (n = 5016 seeds) and (b) Uapishka mountains (n = 2672 seeds).

### 2.5.2 Germination potential

We estimated variation in seed viability by comparing germination probability according to sampling altitude in the McGerrigle range, the Uapishka range, and all study regions including the lowland forest site at Bic National Park (Figure 8). Germination probability was similar for seeds sampled in the montane forest of the McGerrigle and Uapishka ranges (21% and 29% at lowest elevations, respectively). In the McGerrigle range, this probability remained constant regardless of sampling altitude (mean = 23 %;  $P = 0.431$ ). By contrast, germination probability decreased with sampling altitude ( $P < 0.001$ ), reaching a value of 9.4% for seeds collected in the tundra of the Uapishka range. Overall, germination probability was highest (44%) for seeds collected in the lowland forest of the Bic National Park representative of range-core white spruce populations.

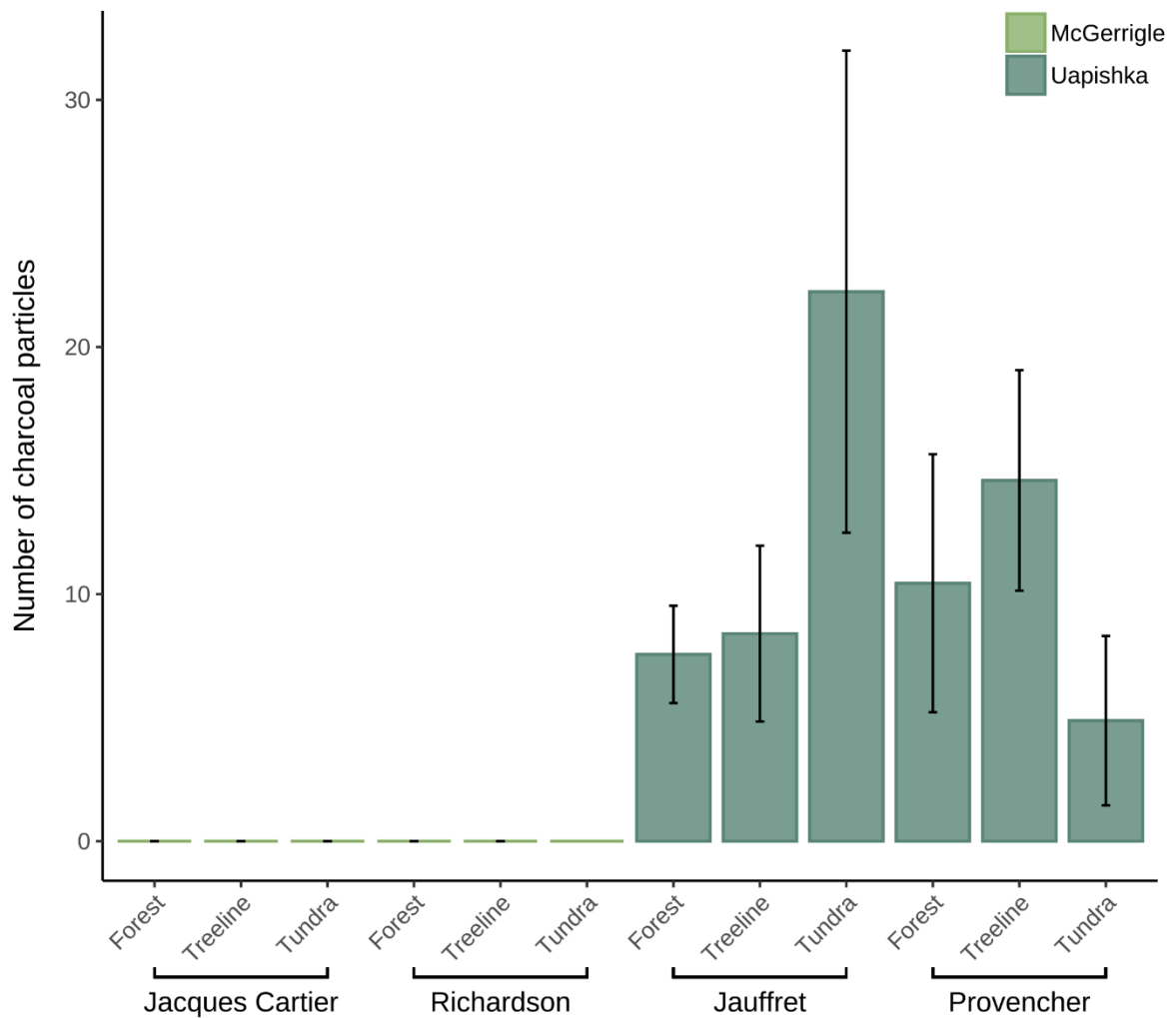


**Figure 8.** Germination probability of white spruce (*Picea glauca*) seeds sampled at increasing altitude within the McGerrigle range (n = 1505 seeds), the Uapishka range (n = 1833 seeds), and among all sampling sites (n = 3568). Binary logistic regression models are shown with their 95% confidence intervals.

### 2.5.3 Stand-scale dynamics

The presence of macrofossil charcoal particles buried in mineral soil was assayed to indicate past stand-scale fire activity. No charcoal particle was recovered in the McGerrigle range (Figure 9). In absence of wildfire, the age of the oldest sampled tree does not provide

a reliable estimate of the minimum age of stand establishment but can roughly indicate a maximum of tree lifespan. In the McGerrigle range, the oldest sampled trees were slightly younger in the montane forest (142 and 114 years at Jacques-Cartier and Richardson, respectively) compared to the subalpine treeline (191 and 166 years at Jacques-Cartier and Richardson, respectively). Charcoal particles were found at all altitudinal levels of the two study sites in the Uapishka range (mean values between 5 and 22 particles per 750 cm<sup>3</sup> soil sample; Figure 9). In the Uapishka range, the minimal age of stand establishment is older in the montane forest (277 and 215 years at Jauffret and Provencher, respectively) compared to the subalpine treeline (182 and 195 years at Jauffret and Provencher, respectively) and the alpine tundra (33 years at Jauffret).



**Figure 9.** Soil charcoal record in white spruce (*Picea glauca*) populations sampled at three altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in McGerrigle (left) and Uapishka (right) ranges. Each bar represents the mean number of charcoal particles ( $\pm$  SE) extracted from 750 cm<sup>3</sup> mineral soil samples.

**Table 3.** Minimal age of the largest white spruce (*Picea glauca*) stems at three altitudinal levels (montane forest, subalpine treeline, and alpine tundra) in McGerrigle and Uapishka ranges.

Range	Mountain	Altitudinal level	Mean tree age $\pm$ SE (years)	Oldest tree age (years)
McGerrigle	Jacques-Cartier	Montane forest	133 $\pm$ 2	142
		Subalpine treeline	115 $\pm$ 11	191
	Richardson	Montane forest	94 $\pm$ 4	114
		Subalpine treeline	133 $\pm$ 12	166
Uapishka	Jauffret	Montane forest	210 $\pm$ 15	277
		Subalpine treeline	127 $\pm$ 13	182
	Provencher	Alpine tundra	33	33
		Montane forest	174 $\pm$ 19	215
		Subalpine treeline	133 $\pm$ 20	195

## 2.6 DISCUSSION

By assessing white spruce seed dispersal ability and viability along replicated altitudinal vegetation gradients spanning species range core and leading edges, we tested the spatial sorting eco-evolutionary model and its fitness cost during the range expansion of a transcontinental boreal tree species. Theoretical and empirical studies have suggested that spatial sorting can promote the evolution of increased dispersal ability from the core to the leading edges of expanding populations (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2008; Forsman *et al.*, 2011; Lombaert *et al.*, 2014; Ochocki & Miller, 2017; Weiss-Lehman *et al.*, 2017; Merwin, 2019; Shine *et al.*, 2021). Yet, the trade-off between dispersal and fitness might eventually reach an optimal equilibrium once populations become established and natural selection resumes selecting for fitness traits at the expense of dispersal phenotypes (Hughes *et al.*, 2003; Simmons & Thomas, 2004b; Burton *et al.*, 2010; Duthie *et*



*al.*, 2015; Hudson *et al.*, 2015; Phillips & Perkins, 2019). Here, both situations were observed in altitudinal white spruce populations of two mountain ranges from different geographic regions in boreal Quebec.

### **2.6.1 McGerrigle mountains**

In Gaspé Peninsula, wing loading, and germination probability did not vary along the altitudinal gradient. These results suggest that the trade-off between dispersal and fitness might have reached a stable optimal equilibrium. During expansion, fast dispersers are selected by spatial sorting at the leading edge (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019) where they benefit from low intraspecific competition (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2008), which results in an increased individual growth rate (Phillips, 2009; Burton *et al.*, 2010) and allow individuals to reproduce earlier (Phillips, 2009). A high reproduction rate leads to a fast increase in population growth rate (Phillips, 2009; Burton *et al.*, 2010) and after multiple generations, population density together with intraspecific competition increase and reach a stable demographic equilibrium modulated by local abiotic environment (Travis & Dytham, 2002). Hence, quickly after the initial colonization pulse, a life history trade-off operates towards higher competitive ability, which attenuate dispersal propensity, at high densities (Perkins *et al.*, 2016). When and where there is no longer advantage to expand further, the ability to perform and compete in the local environment is thus selected by natural selection over the ability to disperse (Travis & Dytham, 2002; Burton *et al.*, 2010). This is what we observed in the McGerrigle mountains, where we report steady dispersal traits and germination probability along the altitudinal gradient from the core to the edges of the white spruce's range, suggesting that spatial sorting is no longer ongoing.

We found no evidence of charcoal indicative of historical wildfire in the McGerrigle mountains. This result is consistent with a previous study reporting minimal stand ages between 3500 and 5300 cal yr BP (calibrated years before present, i.e. 1950 AD) in these high plateaus of the Gaspé Peninsula (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a). Younger tree age at lower elevation montane forests compared to subalpine treelines is yet another

indication that range expansion is not currently ongoing in McGerrigle range, a situation that might eventually change with contemporary global warming (de Lafontaine & Payette, 2010). Tundra and treeline colonization by montane populations thus occurred several millennia ago (Dalton *et al.*, 2020), leaving ample time and opportunity for natural selection to reach a stable optimal equilibrium between dispersal and fitness phenotypic traits over multiple generations.

### **2.6.2 Uapishka mountains**

In Manicouagan region, wing loading, and germination probability decreased steadily along the altitudinal gradient, both being lower in the tundra compared to the treeline, which in turn were lower than in the montane forest. Unlike individuals of the core montane forest, those at the leading altitudinal edge thus possessed higher dispersal ability traits (i.e., lower wing loading; lighter seeds at a given wing area) but lower seed viability (likely reflecting reduced seed mass). These results suggest that subalpine and tundra white spruce populations of the Uapishka mountains are currently at early stages of expansion when spatial sorting process is still ongoing, fostering dispersal ability at the expense of individual fitness. Conceptually, our findings are consistent with those from expanding populations of speckled wood butterfly using thorax length and width and number of eggs as proxies for dispersal capacity and reproduction, respectively (Hughes *et al.*, 2003). Individuals from the leading edge had larger thoraxes than those at the range core, but laid fewer eggs, suggesting a spatial sorting process favouring dispersal over reproduction during range expansion (Hughes *et al.*, 2003).

Spatial sorting is a transient eco-evolutionary process expected to operate at the early stages of colonization (Perkins *et al.*, 2016) by sieving dispersal traits through space, keeping only good dispersers at the leading edge and leaving poor dispersers behind, in the core of the range (Phillips *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). The first individuals to colonize the leading edge should thus possess ‘high-dispersal’ traits (Phillips

*et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). Correspondingly, white spruce individuals at the treeline and in the tundra of Uapishka mountains have higher dispersal ability than their montane forest conspecifics. During early stages of expansion, reaching new territories is pretty much the only game in town and the benefits of dispersing far outweigh its reproductive costs. When and where spatial sorting process is at play, natural selection is expected to be temporarily ineffective and fitness traits might thus be readily sacrificed to maintain high dispersal (Phillips & Perkins, 2019). Specifically, lower wing loading in the treeline and tundra compared to the montane forest of Uapishka mountains entails lighter white spruce seeds, which have reduced probability to germinate likely because less resources are allocated to reproduction (Kambo & Danby, 2018). However, long-dispersed individuals benefit from low intraspecific competition at the leading edge allowing their establishment and survival despite lighter seeds (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2008).

Unlike McGerrigle mountains, we found multiple charcoal particles in all sampled plots of the Uapishka mountains indicative of wildfire activity. These results concur with a mean fire return interval between 230 and 330 years over the last 3200 years reported in Mount Jauffret, where the last wildfire occurred *c.* 200 years ago at the treeline (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a; b) In Mount Provencher, the mean fire return interval is *c.* 720 years over the last 5000 years and the last fire recorded occurred at 615 cal yr BP (de Lafontaine & Payette, 2010, 2012a; b). Thus, white spruce trees at the treeline and tundra of Uapishka mountains represent the first generations still expanding at the leading edge after the last wildfires. Indeed, ages of the oldest trees suggest tundra post-fire colonization from subalpine populations is ongoing, whereas the first post-fire colonization of the subalpine treeline from the montane forest is quite recent. Our results suggest that the spatial sorting process is still ongoing in expanding treeline and tundra populations of Uapishka mountains, which is in sharp contrast with the natural selection process suggested within the static range of the McGerrigle mountains. There have not yet been enough successive post-fire generations at the treeline and in the tundra of Uapishka mountains populations to reach a

stable optimal equilibrium between dispersal and fitness phenotypic traits as we invoked for the McGerrigle mountains.

### **2.6.3 Bic National Park**

Wing loading and germination probability were highest at the lowland site of Bic National Park, representative of range-core white spruce populations. These results suggest that natural selection is the main process that drives range core population dynamics by selecting fitness traits over dispersal. Heavier seeds have better chances to germinate (Kambo & Danby, 2018), and provide more resources to compete with other individuals in crowded environments. However, heavy seeds and small wing area makes for high wing loading, which is detrimental to dispersal. Compared to the Bic National Park, which represents the core of white spruce range both in terms of latitude and altitude, the montane forests of the two studied mountain ranges (McGerrigle and Uapishka) were colonized more recently during post-glacial migration (Richard *et al.*, 2020). Lower wing loading in montane forests compared to the lower elevation range core site might thus reflect the lingering effect of a more recent spatial sorting process at the Holocene time scale (Cwynar & MacDonald, 1987). Indeed, spatial sorting processes fostering dispersal traits probably occurred more recently in the montane forests, whereas natural selection acted over more generations to promote fitness traits in Bic National Park.

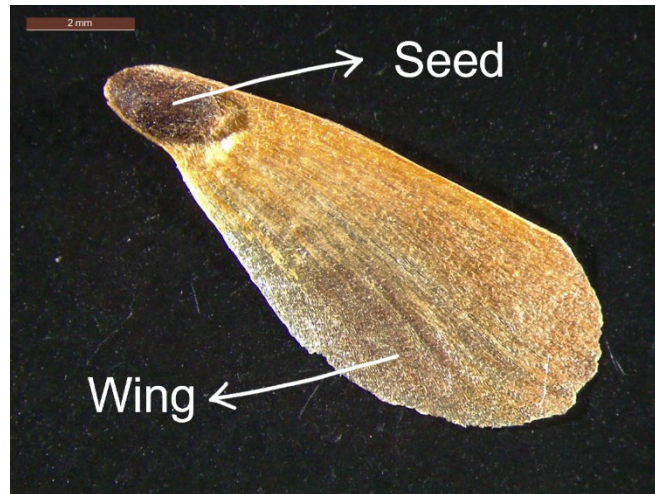
## **2.7 CONCLUSION**

Although species are already shifting their geographical range (Parmesan & Yohe, 2003; Beckage *et al.*, 2008; Lenoir *et al.*, 2008) its has been argued that anthropogenic climate change velocity might outpace the migration potential of tree populations (Corlett & Westcott, 2013; Rogers *et al.*, 2017). We hereby provide empirical evidence of an eco-evolutionary process promoting increased plant dispersal capacity at the leading edge of range expansion. We argue that range-core populations are in fact poor indicators of the dispersal potential of a given tree species because natural selection is maximising

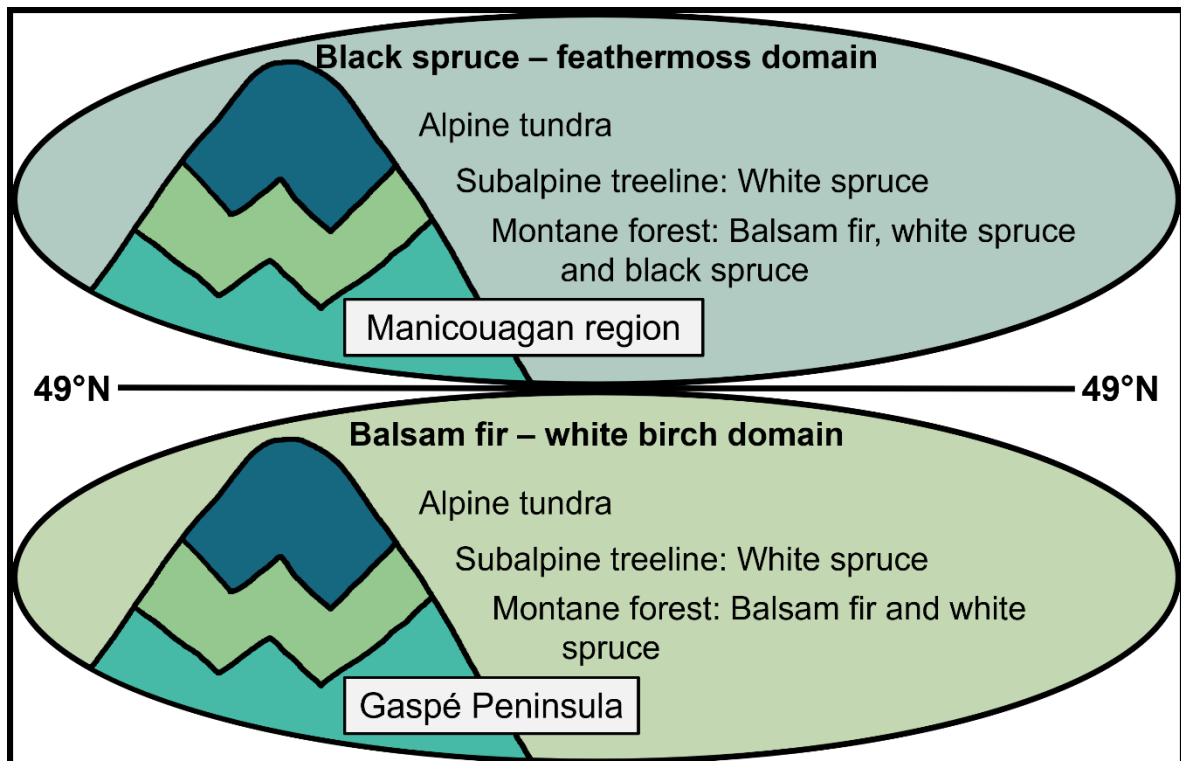
reproduction and survival over dispersal in static parts of the range. By contrast, dynamic populations at the leading edge of expansion fronts represent better study models to assess the actual dispersal ability and potential species migration rate. These results outline the importance of considering intraspecific trait variability when assessing species vulnerability to climate change (Valladares *et al.*, 2014; Pelletier *et al.*, 2023).

It is thus crucial to further understand expanding populations dynamics and intraspecific trait variability to prevent local extirpation and loss of biodiversity (Travis *et al.*, 2013). Assisted migration, which implies a translocation of trees outside their historical species range by humans to track seemingly suitable environments, is a management strategy gaining in popularity (Ste-Marie *et al.*, 2011). However, our results imply that introducing range core individuals at the leading edge might disturb the spatial sorting process at the colonization front and thus slow down natural population expansion ((Ochocki & Miller, 2017; Weiss-Lehman *et al.*, 2017). Instead, our results suggest that spatial sorting promoting white spruce dispersal capacity at the leading edge of expansion front may provide a natural strategy to escape putative deleterious consequences of a warming climate. In such cases, it might thus be wise to assess how intraspecific variation in dispersal capacity actually translates into contrasted migration rates before implementing assisted migration as a mitigation strategy over the landscape. Not all species will be naturally protected from extinction risks, especially those with poor dispersal ability (Travis & Dytham, 2002). In these instances, assisted migration might actually represent a valuable strategy as long as individuals come from various source populations (Travis *et al.*, 2013). To mimic intraspecific variability found within natural ranges, it will be essential to select highly dispersive individuals (providing the genetic material for spatial sorting to promote future dispersal) along with individuals from preadapted populations (insuring local adaptation to new selection pressures).

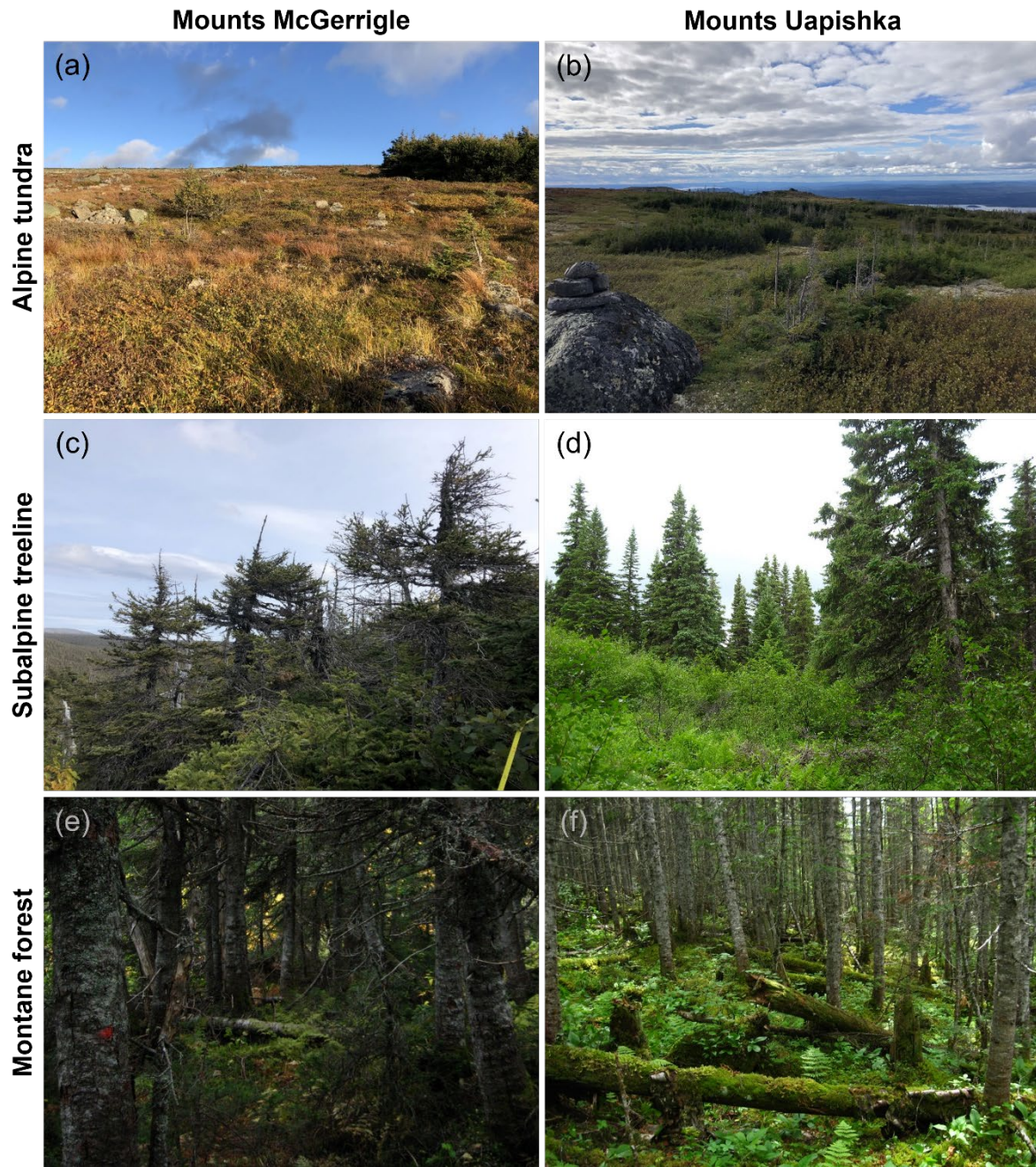
2.8 SUPPLEMENTARY INFORMATION



**Figure S1.** White spruce (*Picea glauca*) winged seed.



**Figure S2.** Biogeographic model representing vegetation levels from the high summits of boreal eastern North America (modified from de Lafontaine & Payette, 2010).



**Figure S3.** Photos of the alpine level in (a) Mounts Jacques-Cartier and (b) Jauffret, the subalpine treeline level in (c) Mounts Richardson and (d) Jauffret and the montane forest level in (e) Mounts Jacques-Cartier and (f) Provencher, Québec, Canada.



## CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans cette étude, nous avons mis en évidence l'interaction entre les processus écologiques et évolutifs qui se déploient lors de l'expansion de l'aire de répartition des populations naturelles, en testant empiriquement le modèle éco-évolutif du tri spatial et l'optimisation d'un compromis entre la dispersion et la valeur adaptative. Étant donné la vitesse à laquelle évoluent les changements climatiques et leurs effets anticipés sur les écosystèmes nordiques (Seddon *et al.*, 2016), il devient essentiel de mieux comprendre la dynamique des populations en expansion, en particulier celles qui se retrouvent aux limites froides de leur aire de répartition. Les études empiriques sur diverses espèces contribuent à l'avancement des connaissances et permettent de déterminer les potentiels risques d'extinction et de réaliser des stratégies de conservation adéquates pour le maintien des populations naturelles. La présente étude visait à évaluer la capacité de dispersion et de germination de l'épinette blanche le long du gradient altitudinal de végétation en testant le modèle du tri spatial et son coût sur la valeur adaptative.

### 1. PRINCIPAUX RESULTATS ET PORTEE DE L'ETUDE

Les résultats obtenus suggèrent deux scénarios possibles liés à la dynamique d'expansion des populations. Premièrement, aux monts McGerrigle, nous avons trouvé que la charge alaire et la probabilité de germination n'étaient pas significativement différentes le long du gradient altitudinal de végétation. Ces résultats suggèrent l'atteinte d'un optimum stable du compromis entre la dispersion et la valeur adaptative. Au moment de l'expansion, les individus qui se dispersent rapidement s'accumulent au front de colonisation par le processus de tri spatial (Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). Ces individus dispersés

bénéficient de la faible compétition intraspécifique retrouvée au-delà de l'aire de répartition continue puisqu'il s'agit d'un milieu nouvellement colonisé (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2008). Il en résulte un taux de croissance individuel plus élevé permettant aux individus de se reproduire plus rapidement (Phillips, 2009). L'augmentation de la reproduction des individus entraîne une hausse du taux de croissance de la population (Phillips, 2009; Burton *et al.*, 2010). Au fil des générations, la densité de la population ainsi que la compétition intraspécifique ont augmenté jusqu'à l'atteinte d'un équilibre démographique modulé par les conditions abiotiques du milieu (Travis & Dytham, 2002). Rapidement suivant la colonisation initiale, le compromis entre les stratégies biodémographiques commence à opérer vers une plus grande compétitivité, ce qui atténue graduellement le potentiel de dispersion à des densités élevées (Perkins *et al.*, 2016). Lorsqu'il n'y a plus de bénéfice à s'étendre davantage, la capacité à performer et à compétitionner dans l'environnement local est sélectionnée par la sélection naturelle au détriment des traits liés à la dispersion (Travis & Dytham, 2002; Burton *et al.*, 2010). C'est ce que l'on observe aux monts McGerrigle où les individus ont des traits de dispersion et une probabilité de germination similaires le long du gradient d'élévation, à partir de la forêt fermée jusqu'à la limite altitudinale de l'épinette blanche. La colonisation de la toundra et de la limite des arbres par les populations montagnardes a probablement eu lieu il y a longtemps, laissant à la sélection naturelle plusieurs générations pour amener les traits phénotypiques de dispersion et de valeur adaptative à une stratégie optimale. Ceci pourrait s'expliquer par l'absence de feux dans les hauts sommets de Gaspésie (de Lafontaine & Payette, 2010). En effet, les hauts plateaux de la péninsule gaspésienne n'ont pas été soumis à des feux de forêts depuis au moins 3500 à 5300 ans (de Lafontaine & Payette, 2010, 2011, 2012a), ce qui concorde avec nos résultats indiquant une absence de macrofossile de charbon sur la totalité des sites. L'absence de feu a donc laissé suffisamment de temps aux populations de s'établir en altitude et suite à plusieurs générations successives, le compromis entre les traits phénotypiques de dispersion et de fitness a été amené à un équilibre optimal.

Deuxièmement, aux monts Uapishka la charge alaire et la probabilité de germination diminuent le long du gradient altitudinal, avec des valeurs plus faibles dans la toundra qu'à

la limite des arbres, qui sont elles-mêmes plus faibles que dans la forêt fermée. Contrairement aux individus du centre de l'aire de répartition géographique, les individus à la limite des arbres possédaient des traits de bonne capacité de dispersion (graines légères, ailes de grande superficie et faible charge alaire). Nos résultats suggèrent que ces populations sont en début de colonisation et sont sujettes à un compromis entre la dispersion et la valeur adaptative résultant du tri spatial. Conceptuellement, nos résultats sont cohérents avec ceux de Hughes *et al.* (2003), qui ont analysé la capacité de dispersion et de reproduction de la population en expansion de papillons tricus en utilisant des proxys tels que la largeur et longueur du thorax ainsi que le nombre d'œufs pondus. Les individus situés aux marges de l'aire de répartition possédaient de plus gros thorax que ceux du centre, mais pondaient moins d'œufs, ce qui suggère un compromis entre la dispersion et la reproduction (Hughes *et al.*, 2003). En effet, un thorax plus large favorise le vol, alors qu'un faible nombre d'œufs pondus réduit le potentiel reproductif (Hughes *et al.*, 2003). Le tri spatial est un processus éco-évolutif qui opère surtout aux premiers stades de la colonisation (Perkins *et al.*, 2016) et qui favorise les traits liés à la dispersion à travers l'espace, ce qui permet seulement aux individus se dispersant bien de se rendre aux marges en laissant les autres derrière, vers le cœur de l'aire de répartition (Phillips *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019). Les premiers individus à coloniser les marges possèdent donc des traits favorisant la dispersion (Phillips *et al.*, 2008; Shine *et al.*, 2011; Phillips & Perkins, 2019) tel que l'on observe chez les épinettes blanches à la limite des arbres et dans la toundra, qui possèdent des graines plus légères et une charge alaire plus faible que leurs conspécifiques de la forêt fermée. À ce stade, les bénéfices de la dispersion surpassent ses coûts et les traits augmentant la valeur adaptative sont sacrifiés pour maintenir la dispersion (Phillips & Perkins, 2019). Malgré que les graines légères d'épinettes blanches ont des probabilités plus faibles de germer puisque moins d'énergie est allouée pour la reproduction (Kambo & Danby, 2018), les individus dispersés bénéficient de la faible compétition intraspécifique aux marges de la répartition, ce qui leur permet tout de même de s'établir (Travis & Dytham, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Phillips *et al.*, 2008). Dans les monts Uapishka, la colonisation de la toundra par les populations subalpines est probablement récente et le tri spatial est encore actif aux dépens de la

sélection naturelle. Contrairement à la Gaspésie, les feux de forêt y sont plus fréquents (de Lafontaine & Payette, 2010). Dans l'étage subalpin du mont Jauffret, le dernier feu serait survenu il y a environ 230 à 330 ans, alors qu'au mont Provencher, il date d'environ 615 ans (de Lafontaine & Payette, 2010, 2011). Les arbres actuellement présents représentent encore les premières générations toujours en expansion depuis l'occurrence des derniers feux de forêt, ce qui expliquerait les dissimilarités de dynamique des populations entre la Côte-Nord et la Gaspésie. Aux monts Uapishka, il n'y aurait pas encore eu assez de générations après-feu pour atteindre une stratégie optimale de compromis entre la dispersion et la valeur adaptative comme on observe aux monts McGerrigle.

Finalement, nous avons trouvé que la charge alaire et la probabilité de germination étaient plus élevées à la placette témoin du Parc national du Bic par rapport à tous les autres sites. Les individus possédaient des traits témoignant d'une capacité de dispersion faible (graines lourdes et forte charge alaire) et d'une probabilité de germination élevée. Nos résultats suggèrent donc que la sélection naturelle est le processus principal qui régule la dynamique des populations du centre de l'aire de répartition en sélectionnant des traits favorisant la valeur adaptative. Les graines plus massives ont une meilleure chance de germer (Kambo & Danby, 2018) et de compétitionner avec les autres individus dans un environnement densément peuplé. Or, de lourdes graines impliquent une charge alaire plus élevée et sont désavantageuses pour la dispersion. Cette situation peut être comparée à celle observée sur la Côte-Nord, mais à une différente échelle spatiale. Le site contrôle au Parc national du Bic est situé près du niveau de la mer et représente le centre de l'aire de répartition aux échelles latitudinale et altitudinale de l'épinette blanche, alors que les étages montagnards des monts McGerrigle et des monts Uapishka ont probablement été colonisés plus récemment au cours de l'Holocène (Cwynar & MacDonald, 1987).

Une meilleure connaissance de la dynamique éco-évolutive des populations d'épinettes blanches en expansion est essentielle pour guider les efforts de conservation de l'espèce, mais aussi pour comprendre les processus qui entraînent les mouvements chez d'autres espèces en contexte de changements climatiques. La migration assistée est une

stratégie d'aménagement de plus en plus utilisée qui consiste au déplacement par l'humain d'individus vers des milieux auxquels ils sont déjà adaptés (Ste-Marie *et al.*, 2011). Bien que ce soit une stratégie populaire, elle pourrait perturber le processus de tri spatial et ralentir l'expansion naturelle des populations comme l'ont montré Ochocki & Miller (2017) et Weiss-Lehman *et al.* (2017) dans leur étude remaniant des individus au sein de leur aire de répartition. D'ailleurs, nos travaux suggèrent que pour l'épinette blanche, le tri spatial favorisant une augmentation de la vitesse de dispersion pourrait lui permettre de faire naturellement face aux conséquences des changements climatiques. Il convient maintenant de savoir si cette capacité de dispersion accrue peut éventuellement se traduire en une vitesse de migration suffisante afin de bien évaluer le besoin d'implémenter la migration assistée sur le territoire. Il est donc important de considérer les processus écologiques et évolutifs impliqués dans l'expansion des populations (Travis *et al.*, 2013) afin de choisir les stratégies adaptées, en cas de nécessité. Cependant, ce ne sont pas toutes les espèces qui auront une capacité de résilience aussi importante que l'épinette blanche. Celles ayant une faible capacité de dispersion ne seront pas nécessairement à l'abris des risques d'extinction (Travis & Dytham, 2002). Dans ce cas, la migration assistée peut effectivement être une bonne approche, dans la mesure où les individus utilisés proviennent de différentes populations (Travis *et al.*, 2013). Ainsi, pour reproduire la variabilité intraspécifique retrouvée au sein des populations en expansion, il sera important de sélectionner des individus ayant de bons traits de dispersion ainsi que des individus provenant de populations préadaptés. Cela permettra ainsi d'assurer les futurs événements de dispersion et une bonne adaptation aux nouvelles pressions de sélection.

## **2. LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVE DE RECHERCHES FUTURES**

Cette étude contribue de manière importante aux avancées des connaissances en matière de processus écologiques et évolutifs liés à l'expansion des populations en réponse aux changements climatiques. Une des premières et seules études ayant traitée de l'évolution

des traits de dispersion lors de l'expansion de populations végétales est celle de Cwynar & MacDonald (1987) qui étudiait l'expansion du pin tordu (*Pinus contorta*) le long de sa route de migration postglaciaire. Cette étude, résolument avant-gardiste, prédate la formulation du modèle du tri spatial. Depuis, plusieurs études ont testé le modèle, particulièrement chez les espèces envahissantes (Lombaert *et al.*, 2014; Merwin, 2019; Shine *et al.*, 2021; Narimanov *et al.*, 2022), les petits vertébrés (Forsman *et al.*, 2011) et les insectes (Hughes *et al.*, 2003, 2007; Duthie *et al.*, 2015; Ochocki & Miller, 2017; Weiss-Lehman *et al.*, 2017). Notre étude suggère que les populations issues du centre de l'aire de répartition d'une espèce donnée, où la sélection naturelle maximise la reproduction et la survie plutôt que la dispersion, ne sont pas de bons indicateurs du potentiel de dispersion de l'espèce. Cependant, nous avons observé une variabilité phénotypique intraspécifique le long du gradient altitudinal et latitudinal indiquant que les individus de populations marginales représentent de bons modèles pour tester le tri spatial et évaluer le potentiel de dispersion maximale des espèces.

Malgré cette avancée de connaissances, notre étude contient certaines limites à considérer. Tout d'abord, l'épinette blanche est une espèce de conifère dont l'établissement et la régénération dépend grandement de la production périodique d'une grande quantité de cônes (*mast*) (Peters *et al.*, 2005). Entre ces périodes de *mast*, qui se produisent à des intervalles de 2 à 6 ans (Fowells, 1965), très peu ou aucun cônes ne sont produits (Kambo & Danby, 2018). La période optimale pour récolter et tester la viabilité des semences est de deux à quatre semaines avant le mûrissement des cônes (Nienstaedt & Zasada, 1990). Puis, la viabilité des semences diminue après un à deux ans (Nienstaedt & Zasada, 1990). Dans notre cas, la récolte des cônes a été effectuée lors de l'automne 2020 et 2021. À défaut de ne pas avoir été en mesure de récolter des cônes produits l'année même, nous avons eu à récolter des cônes datant de l'année précédente pour certains sites (limite des arbres et toundra sur Jauffret). Les tests de viabilités ont été réalisés lors de l'hiver 2021 et 2022, ce qui auraient pu biaiser les probabilités de germination pour les sites ayant seulement des échantillons de vieux cônes. Nous avons donc essayé deux analyses, une incluant toutes les semences et l'autre excluant les vieilles semences. Les deux analyses ont donné des résultats similaires. Aussi, les semences datant d'un an et plus avaient germées aussi bien que les graines de

l'année en cours pour le site de Jauffret à la limite des arbres, ce qui nous a mené à la décision de garder toutes les données pour l'interprétation des résultats. Dans notre étude, il ne semblerait donc pas que les données aient été biaisées par le moment de la récolte. Malgré tout, il serait pertinent pour des recherches futures, d'étaler l'échantillonnage sur une période assez importante afin de récolter des cônes issus de l'année même pour éviter un potentiel biais au moment de l'analyse des probabilités de germination.

Ensuite, dans une perspective de recherches futures, il serait intéressant de considérer l'aspect génétique des populations d'épinettes blanches en expansion. En effet, la présente étude dresse un portrait des traits phénotypiques retrouvés à différentes échelles spatiales le long de l'aire de répartition de l'espèce, mais ne s'attarde pas aux génotypes leur étant associés. En ayant des informations sur le génome, il serait possible de déterminer la provenance des individus présents sur chacun des étages de végétation ainsi que de comparer les traits au sein d'une même lignée génétique.





## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D.G., Pucko, C., Siccama, T. & Perkins, T. 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 4197–4202.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., De Ruffray, P., Vidal, C., *et al.* 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* **479**: 517–520.
- Bouchard, M., Pothier, D. & Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **38**: 1621–1633.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80**: 205–225.
- Burton, O.J., Phillips, B.L. & Travis, J.M.J. 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion: Evolution during range expansion. *Ecology Letters* **13**: 1210–1220.
- Bush, E. & Lemmen, D.S. 2019. *Canada's Changing Climate Report*. Government of Canada, Ottawa, ON.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* **333**: 1024–1026.
- Chuang, A. & Peterson, C.R. 2016. Expanding population edges: Theories, traits, and trade-offs. *Global Change Biology* **22**: 494–512.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., *et al.* 1998. Reid's paradox of rapid plant migration. *BioScience* **48**: 13–24.
- Corlett, R.T. & Westcott, D.A. 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 482–488.
- Cwynar, L.C. & MacDonald, G.M. 1987. Geographical variation of lodgepole pine in relation to population history. *The American Naturalist* **129**: 463–469.

- Dalton, A.S., Margold, M., Stokes, C.R., Tarasov, L., Dyke, A.S., Adams, R.S., *et al.* 2020. An updated radiocarbon-based ice margin chronology for the last deglaciation of the North American Ice Sheet Complex. *Quaternary Science Reviews* **234**: 106223.
- Danby, R.K. & Hik, D.S. 2007. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology* **95**: 352–363.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* **292**: 673–679.
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C. & Mace, G.M. 2011. Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. *Science* **332**: 53–58.
- de Lafontaine, G., Napier, J.D., Petit, R.J. & Hu, F.S. 2018. Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology* **99**: 1530–1546.
- de Lafontaine, G. & Payette, S. 2012a. How climate and fire disturbances influence contrasted dynamics of *Picea glauca* ecotones at alpine tree lines in atlantic and continental eastern North America. In: *Ecotones Between Forest and Grassland* (R. W. Myster, ed), pp. 299–312. Springer New York, New York, NY.
- de Lafontaine, G. & Payette, S. 2012b. Long-term fire and forest history of subalpine balsam fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*) stands in eastern Canada inferred from soil charcoal analysis. *The Holocene* **22**: 191–201.
- de Lafontaine, G. & Payette, S. 2011. Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quaternary Science Reviews* **30**: 867–875.
- de Lafontaine, G. & Payette, S. 2010. The origin and dynamics of subalpine white spruce and balsam fir stands in boreal eastern North America. *Ecosystems* **13**: 932–947.
- de Lafontaine, G., Turgeon, J. & Payette, S. 2010. Phylogeography of white spruce (*Picea glauca*) in eastern North America reveals contrasting ecological trajectories. *Journal of Biogeography* **37**: 741–751.
- Dufour-Tremblay, G., De Vriendt, L., Lévesque, E. & Boudreau, S. 2012. The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in eastern Nunavik, Québec. *American Journal of Botany* **99**: 1638–1646.
- Duthie, A.B., Abbott, K.C. & Nason, J.D. 2015. Trade-offs and coexistence in fluctuating environments: Evidence for a key dispersal-fecundity trade-off in five nonpollinating fig wasps. *The American Naturalist* **186**: 151–158.

- 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.
- Excoffier, L., Foll, M. & Petit, R.J. 2009. Genetic consequences of range expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 481–501.
- Forsman, A., Merilä, J. & Ebenhard, T. 2011. Phenotypic evolution of dispersal-enhancing traits in insular voles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**: 225–232.
- Fowells, H.A. 1965. *Silvics of forest trees of the United States*, U.S. Department of Agriculture Forest Service. Washington, D.C.
- Fox, J. & Weisberg, S. 2019. *An R Companion to Applied Regression*, Third Edition. Sage, Thousand Oaks CA.
- Gamache, I. & 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**: 835–845.
- Gamache, I. & Payette, S. 2005. Latitudinal response of subarctic tree lines to recent climate change in eastern Canada: Response of tree lines to recent climate change. *Journal of Biogeography* **32**: 849–862.
- Green, D.S. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany* **67**: 1218–1224.
- Grondin, P. & Leduc, A. 2009. Écologie forestière—Domaine de la sapinière à bouleau blanc. In: *Manuel de foresterie*, pp. 165–316. Multimondes, Québec.
- Harsch, M.A., Hulme, P.E., McGlone, M.S. & Duncan, R.P. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters* **12**: 1040–1049.
- Holtmeier, F.-K. & Broll, G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales: Treeline and environmental change. *Global Ecology and Biogeography* **14**: 395–410.
- Holtmeier, F.K. & Broll, G.E. 2007. Treeline advance - Driving processes and adverse factors. *Landscape Online* **1**: 1–33.
- Hudson, C.M., Phillips, B.L., Brown, G.P. & Shine, R. 2015. Virgins in the vanguard: Low reproductive frequency in invasion-front cane toads. *Biological Journal of the Linnean Society* **116**: 743–747.

- Hughes, C.L., Dytham, C. & Hill, J.K. 2007. Modelling and analysing evolution of dispersal in populations at expanding range boundaries. *Ecological Entomology* **32**: 437–445.
- Hughes, C.L., Hill, J.K. & 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**: S147–S149.
- IPCC. 2021. *Climate change 2021: The physical science basis*. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* **26**: 194–220.
- Jezkova, T. & Wiens, J.J. 2016. Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**: 20162104.
- Jump, A.S., Mátyás, C. & Peñuelas, J. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 694–701.
- Kambo, D. & Danby, R.K. 2018. Constraints on treeline Advance in a warming climate: A test of the reproduction limitation hypothesis. *Journal of Plant Ecology* **11**: 411–422.
- Kubisch, A., Holt, R.D., Poethke, H.-J. & Fronhofer, E.A. 2014. Where am I and why? Synthesizing range biology and the eco-evolutionary dynamics of dispersal. *Oikos* **123**: 5–22.
- Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Muriene, J., *et al.* 2020. Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nature Ecology & Evolution* **4**: 1044–1059.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., De Ruffray, P. & Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* **320**: 1768–1771.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R. & Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**: 575–604.

- Lombaert, E., Estoup, A., Facon, B., Joubard, B., Grégoire, J.-C., Jannin, A., *et al.* 2014. Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology* **27**: 508–517.
- Lu, X., Liang, E., Wang, Y., Babst, F. & Camarero, J.J. 2021. Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming. *Global Ecology and Biogeography* **30**: 305–315.
- Merwin, A.C. 2019. Flight capacity increases then declines from the core to the margins of an invasive species' range. *Biology Letters* **15**: 20190496.
- Miller, T.E.X., Angert, A.L., Brown, C.D., Lee-Yaw, J.A., Lewis, M., Lutscher, F., *et al.* 2020. Eco-evolutionary dynamics of range expansion. *Ecology* **101**.
- Nadeau, C.P. & Urban, M.C. 2019. Eco-evolution on the edge during climate change. *Ecography* **42**: 1280–1297.
- Narimanov, N., Bonte, D. & Entling, M.H. 2022. Heritability of dispersal in a rapidly spreading invasive spider. *Animal Behaviour* **183**: 93–101.
- Nienstaedt, H. & Zasada, J.C. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss White Spruce. In: *Silvics of North America* (R. M. Burns & B. H. Honkala, eds). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington.
- Ochocki, B.M. & Miller, T.E.X. 2017. Rapid evolution of dispersal ability makes biological invasions faster and more variable. *Nature Communications* **8**.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37–42.
- Payette, S., Fortin, M.-J. & Gamache, I. 2001. The subarctic forest–tundra: The structure of a biome in a changing climate. *BioScience* **51**: 709–718.
- Pelletier, E., Couture, M. & 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**: 479–494.
- Perkins, T.A., Boettiger, C. & Phillips, B.L. 2016. After the games are over: Life-history trade-offs drive dispersal attenuation following range expansion. *Ecology and Evolution* **6**: 6425–6434.
- Peters, V.S., Macdonald, S.E. & Dale, M.R.T. 2005. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration. *Ecology* **86**: 1744–1750.

- Phillips, B.L. 2009. The evolution of growth rates on an expanding range edge. *Biology Letters* **5**: 802–804.
- Phillips, B.L., Brown, G.P. & Shine, R. 2010. Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology* **91**: 1617–1627.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Travis, J.M.J. & Shine, R. 2008. Reid's paradox revisited: The evolution of dispersal kernels during range expansion. *The American Naturalist* **172**: S34–S48.
- Phillips, B.L., Brown, G.P., Webb, J.K. & Shine, R. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* **439**: 803–803.
- Phillips, B.L. & Perkins, T.A. 2019. Spatial sorting as the spatial analogue of natural selection. *Theoretical Ecology* **12**: 155–163.
- Rehm, E.M., Olivas, P., Stroud, J. & Feeley, K.J. 2015. Losing your edge: Climate change and the conservation value of range-edge populations. *Ecology and Evolution* **5**: 4315–4326.
- Richard, P.J.H., Fréchette, B., Grondin, P. & Lavoie, M. 2020. Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste canadien* **144**: 63–76.
- Ritchie, J.C. & MacDonald, G.M. 1986. The Patterns of Post-Glacial Spread of White Spruce. *Journal of Biogeography* **13**: 527.
- Rogers, B.M., Jantz, P. & Goetz, S.J. 2017. Vulnerability of eastern US tree species to climate change. *Global Change Biology* **23**: 3302–3320.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**: 231–253.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**: 671–675.
- Seddon, A.W.R., Macias-Fauria, M., Long, P.R., Benz, D. & Willis, K.J. 2016. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* **531**: 229–232.
- Serreze, M.C. & Francis, J.A. 2006. The Arctic on the fast track of change. *Weather* **61**: 65–69.
- Shine, R., Alford, R.A., Blennerhasset, R., Brown, G.P., DeVore, J.L., Ducatez, S., *et al.* 2021. Increased rates of dispersal of free-ranging cane toads (*Rhinella marina*) during their global invasion. *Scientific Reports* **11**.

- Shine, R., Brown, G.P. & Phillips, B.L. 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 5708–5711.
- Simmons, A.D. & Thomas, C.D. 2004a. Changes in dispersal during species' range expansions. *The American Naturalist* **164**: 378–395.
- Simmons, A.D. & Thomas, C.D. 2004b. Changes in Dispersal during Species' Range Expansions. *The American Naturalist* **164**: 378–395.
- Slatkin, M. & Excoffier, L. 2012. Serial founder effects during range expansion: A spatial analog of genetic drift. *Genetics* **191**: 171–181.
- Smith, S.J., Edmonds, J., Hartin, C.A., Mundra, A. & Calvin, K. 2015. Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nature Climate Change* **5**: 333–336.
- Smith, W.K., Germino, M.J., Johnson, D.M. & Reinhardt, K. 2009. The altitude of alpine treeline: A bellwether of climate change effects. *The Botanical Review* **75**: 163–190.
- Ste-Marie, C., Nelson, E., Dabros, A. & Bonneau, M.-E. 2011. Assisted migration: Introduction to a multifaceted concept. *The Forestry Chronicle* **87**: 724–730.
- Suarez, A.V. & Tsutsui, N.D. 2008. The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology* **17**: 351–360.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., *et al.* 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**: 145–148.
- Trant, A., Higgs, E. & Starzomski, B.M. 2020. A century of high elevation ecosystem change in the Canadian Rocky Mountains. *Scientific Reports* **10**.
- Travis, J.M.J. 2001. The color of noise and the evolution of dispersal. *Ecological Research* **16**: 157–163.
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., *et al.* 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* **122**: 1532–1540.
- Travis, J.M.J. & Dytham, C. 2002. Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research* **4**: 1119–1129.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., *et al.* 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters* **17**: 1351–1364.

- Van Petegem, K., Moerman, F., Dahirel, M., Fronhofer, E.A., Vandegehuchte, M.L., Van Leeuwen, T., *et al.* 2018. Kin competition accelerates experimental range expansion in an arthropod herbivore. *Ecology Letters* **21**: 225–234.
- Weiss-Lehman, C., Hufbauer, R.A. & Melbourne, B.A. 2017. Rapid trait evolution drives increased speed and variance in experimental range expansions. *Nature Communications* **8**.
- Williams, J.L., Hufbauer, R.A. & Miller, T.E.X. 2019. How evolution modifies the variability of range expansion. *Trends in Ecology & Evolution* **34**: 903–913.
- Wyse, S.V. & Hulme, P.E. 2021. Limited evidence for a consistent seed mass-dispersal trade-off in wind-dispersed pines. *Journal of Ecology* **109**: 284–293.





