

1 **Lire le passé forestier dans un borbier : histoire écologique et**  
2 **dynamique contemporaine d'une population marginale nordique**  
3 **d'érable rouge (*Acer rubrum*)**

4 Camille Bussièrès<sup>a</sup>, Pierre-Yves Mondou Laperrière<sup>b</sup>, Pierre Grondin<sup>b</sup>,  
5 Martin Lavoie<sup>c,d</sup> et Guillaume de Lafontaine<sup>a,d,e\*</sup>

6 *<sup>a</sup>Chaire de recherche du Canada en biologie intégrative de la flore nordique,*  
7 *Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski,*  
8 *Rimouski QC, G5L 3A1, Canada*

9 *<sup>b</sup>Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Direction de la recherche forestière,*  
10 *Québec QC, G1P 3W8, Canada*

11 *<sup>c</sup>Département de géographie, Université Laval, Québec QC, G1V 0A6, Canada*

12 *<sup>d</sup>Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec QC, G1V 0A6, Canada*

13 *<sup>e</sup>Centre d'étude de la forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal QC, H3C 3P8,*  
14 *Canada*

15 \*Contact:

16 Guillaume de Lafontaine

17 Chaire de recherche du Canada en biologie intégrative de la flore nordique, Département  
18 de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC,  
19 G5L 3A1, Canada

20 [guillaume\\_delafontaine@uqar.ca](mailto:guillaume_delafontaine@uqar.ca)

21 1-418-723-1986 poste 1061

22 ORCID: 0000-0001-6889-1733

23

24 **Abstract**

25 Populations at the edge of a species range are vulnerable to climate change. Studying their  
26 ecological history helps understanding resilience processes acting at the limit of the species'  
27 tolerance envelope. In the mixedwood forest ecotone, several thermophilic species, such as white  
28 pine and red maple, reach the northern limit of their geographical range. Here we rely on  
29 macrofossil analysis of charcoal particles and plant macroremains of a forest hollow to reconstruct  
30 the local history of thermophilic species in a marginal red maple stand isolated within the  
31 mixedwood forest ecotone. Taxonomic identification and radiocarbon dating of charred particles  
32 and wood remains extracted along the peat accumulation profile indicated dominance of white  
33 pine during the Holocene Climate Optimum (6200 to 4300 cal yr BP). The fossil assemblage  
34 suggests the transition of a black spruce - feathermoss (>9500 to 6200 cal yr BP) to a balsam fir  
35 forest that developed after the decline of white pine (since 4300 cal yr BP). Red maple is not  
36 detected in the fossil assemblage suggesting a late arrival and/or expansion on the site, likely  
37 favored by anthropogenic activities and the climate warming ongoing since the end of the Little  
38 Ice Age.

39

40 **Keywords**

41 Forest dynamics; forest hollow; Holocene; leading edge; mixedwood forest ecotone; wood  
42 charcoal

43

44 **Résumé**

45 Les populations aux marges de l'aire de répartition d'une espèce sont vulnérables aux  
46 changements du climat. L'étude de leur histoire écologique permet d'aborder les processus de  
47 résilience à la limite de l'enveloppe de tolérance de l'espèce et d'anticiper comment son aire de  
48 répartition évoluera dans le contexte des changements climatiques actuels. Dans l'écotone de la  
49 forêt mixte, plusieurs espèces thermophiles, telles que le pin blanc et l'érable rouge, atteignent la  
50 limite nordique de leur aire de répartition géographique. En se basant sur l'analyse macrofossile  
51 des charbons de bois et de macrorestes ligneux d'un borbier forestier, cette étude vise à  
52 reconstituer l'histoire locale des espèces thermophiles d'un peuplement marginal d'érable rouge  
53 isolé dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc. L'identification et la datation de charbons  
54 et de bois fossiles extraits le long du profil d'accumulation de tourbe permettent de retracer la  
55 présence plus importante de pin blanc pendant la période climatique plus chaude de  
56 l'Hypsithermique (6200 à 4300 ans AA). L'assemblage fossile indique le passage d'une pessière  
57 d'épinette noire (> 9500 à 6200 ans AA) vers une sapinière qui s'est développée après un déclin  
58 du pin blanc (depuis 4300 ans AA). L'érable rouge n'a pas été détecté dans l'assemblage fossile  
59 ce qui suggère une arrivée et/ou une expansion tardive de l'espèce sur le site, probablement

- 60 favorisée par les activités anthropiques et le réchauffement du climat amorcé depuis la fin du Petit  
61 âge glaciaire.
- 62 **Mots clés**
- 63 Bourbier forestier; Charbons de bois; Dynamique forestière; Écotone de la forêt mixte; Holocène;  
64 Limite nordique

## 65 **Introduction**

66 À l'échelle biogéographique, les écotones sont des zones de transition entre deux biomes  
67 ou domaines bioclimatiques (Ferro et Morrone 2014). Étant donné les conditions  
68 variables et intermédiaires de l'écotone, on y trouve des individus localisés à la marge de  
69 l'aire de répartition de leur espèce, regroupés en petits peuplements périphériques et  
70 isolés les uns des autres (Gosz 1993; Farina 2010). Déjà poussées à leur limite de  
71 tolérance, de telles populations marginales apparaissent particulièrement sensibles aux  
72 variations environnementales, d'autant plus que leur petite taille augmente la  
73 vulnérabilité associée à une plus grande stochasticité démographique (Antonovics et al.  
74 2006; Kawecki 2008). Pour une espèce donnée, les populations marginales peuvent  
75 représenter les avant-postes d'une expansion de l'aire ou les reliques de la contraction  
76 d'une aire historique. Peu importe leur origine, elles devraient être les premières à réagir  
77 face aux changements environnementaux (Rehm et al. 2015; Nadeau et Urban 2019). À  
78 cet égard, documenter la dynamique historique de peuplements marginaux permet  
79 d'inférer les réponses déployées face aux changements climatiques passés et donc de  
80 mieux évaluer les conséquences des changements environnementaux contemporains sur  
81 les espèces et les écosystèmes (Blois et al. 2013).

82 Si des changements surviennent dans l'environnement d'une population, les  
83 réponses possibles sont l'adaptation locale, la migration vers des environnements  
84 favorables ou une régression menant éventuellement à l'extirpation (Davis et Shaw 2001;  
85 de Lafontaine et al. 2018). Les modèles bioclimatiques indiquent que la limite nordique  
86 de plusieurs espèces d'arbres de l'est de l'Amérique du Nord devrait être repoussée vers  
87 de plus hautes latitudes afin de suivre le déplacement de leur enveloppe climatique  
88 (Shafer et al. 2001; McKenney et al. 2007). Or, la vitesse des changements climatiques  
89 actuels est possiblement trop grande pour permettre aux espèces de migrer assez

90 rapidement pour suivre leur niche climatique à partir du cœur de leur aire de répartition  
91 (Chen et al. 2011; Zhu et al. 2012; Corlett et Westcott 2013; Lenoir et al. 2020). Les  
92 petites populations marginales formant la limite septentrionale de l'aire de répartition  
93 d'une espèce pourraient alors jouer un rôle clé pour la migration nordique de l'espèce, en  
94 agissant comme sources de propagules préétablies au front de colonisation (McLachlan  
95 et al. 2005; Feurdean et al. 2013; Gavin et al. 2014).

96       La forêt mixte correspond à un écotone entre la forêt tempérée décidue (au sud)  
97 et la forêt boréale (au nord) (Goldblum et Rigg 2010). Au Québec, cet écotone comprend  
98 les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau jaune au sud et de la sapinière à  
99 bouleau blanc au nord (Saucier et al. 2003, 2009; Morneau et al. 2023). La forêt mixte est  
100 bordée au sud par le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune dont on  
101 retrouve les peuplements marginaux les plus nordiques jusque dans la sapinière à bouleau  
102 blanc (Paillard et al. 2023; Dumont et al. en évaluation), et où plusieurs espèces tempérées  
103 atteignent la limite nord de leur aire de répartition. C'est notamment le cas du pin blanc  
104 (*Pinus strobus* L.) et de l'érable rouge (*Acer rubrum* L.), qui sont présents en petites  
105 populations disjointes et isolées (Engelmark et al. 2000; Tremblay et al. 2002; Uprety et  
106 al. 2014; Larochelle et al. 2018; Mondou Laperrière et al. en évaluation).

107       La présence de peuplements marginaux d'espèces thermophiles comme le pin  
108 blanc et l'érable rouge dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc pourrait remonter  
109 à la période climatique de l'Hypsithermique pendant l'Holocène moyen (entre 8000 et  
110 5000 ans AA), pendant laquelle la température mondiale a atteint son optimum holocène  
111 (Kaufman et Broadman 2023). Les conditions climatiques plus clémentes auraient alors  
112 permis l'expansion maximale nordique de la colonisation postglaciaire par les espèces de  
113 la forêt tempérée (Terasmae et Anderson 1970; Liu 1990; Anderson 1995; Richard et al.  
114 2020). En contrepartie, il fut aussi proposé que le régime des perturbations, davantage

115 que l'effet direct du climat, aurait été instrumental à l'établissement de certaines espèces  
116 tempérées (Paillard et al. 2023; Mondou Laperrière et al. en évaluation). Puisque le climat  
117 plus frais du Néoglaciale pendant l'Holocène supérieur (depuis 4200 ans) fut propice à  
118 des feux de forêts moins fréquents, mais sans doute plus sévères (Carcaillet et al. 2001;  
119 Ali et al. 2012), il est possible que la limite nordique de certaines espèces thermophiles  
120 qui se régénèrent bien après feu ait été atteinte plus tardivement que proposé initialement  
121 sur une base strictement climatique (Paul et al. 2014). De manière analogue, les activités  
122 anthropiques, telles que les coupes forestières et les feux d'origine humaine, couplées au  
123 réchauffement climatique depuis la fin du Petit âge glaciaire (PAG; 1450-1850 EC)  
124 auraient pu être déterminantes pour l'établissement et l'expansion de certaines espèces  
125 thermophiles à leur limite nordique (Boucher et al. 2006, 2009; Mondou Laperrière et al.  
126 en évaluation). Les divers scénarios proposés impliquent donc différentes interprétations  
127 quant à la colonisation, à la résilience passée et à la trajectoire démographique future des  
128 peuplements marginaux dans un contexte de changements environnementaux.

129         Il est possible de reconstituer l'histoire passée de la végétation en analysant les  
130 dépôts sédimentaires lacustres, les tourbes, les sols minéraux forestiers ou encore les  
131 bourniers forestiers (Figure 1; Birks 2019). Les approches paléoécologiques s'appuyant  
132 sur le registre du pollen fossile des sédiments lacustres et des dépôts tourbeux sont  
133 généralement employées pour retracer l'histoire postglaciaire de la végétation à l'échelle  
134 du paysage local à régional, provenant de peuplements *ex situ* (p.ex., Ritchie 1987;  
135 Richard 1993; Birks et Birks 2000; Giesecke et al. 2017). Puisque le pollen est souvent  
136 transporté sur de longues distances, il est peu commun d'avoir recours à l'analyse  
137 pollinique des sédiments lacustres pour étudier l'origine et la dynamique passée des  
138 peuplements marginaux directement à l'échelle du peuplement (*in situ*). L'étude du  
139 pollen, des macrorestes ligneux et des macrofossiles de charbons de bois dans les

140 bourbiers forestiers permet de pallier cette limite (p.ex., Bjune et al. 2009). Un bourbier  
141 forestier (*forest hollow*) permet de retracer l'histoire de la végétation *in situ*, soit dans un  
142 rayon approximatif de 20 à 100 m autour du point d'échantillonnage (Larocque et al.  
143 2003; Overballe-Petersen et Bradshaw 2011; Bradshaw 2013). Les bourbiers forestiers,  
144 au même titre que les tourbières et les lacs, sont des milieux anoxiques caractérisés par le  
145 ralentissement ou l'inhibition de la décomposition de la matière organique. Un faible taux  
146 de décomposition permet l'accumulation graduelle de couches sédimentaires et le  
147 maintien de leur intégrité au fil du temps. Il est ainsi possible d'inférer l'histoire de la  
148 composition forestière directement dans un peuplement en analysant le contenu en restes  
149 fossiles d'origine ligneuse (macrorestes macroscopiques tels que les bois fossiles et les  
150 charbons de bois) le long du profil sédimentaire d'un bourbier (Colpron-Tremblay et  
151 Lavoie 2010; Overballe-Petersen et Bradshaw 2011; Pató et al. 2020).

152 L'identification des macrorestes ligneux grâce à l'anatomie microscopique du  
153 bois et leur datation au radiocarbone permettent de reconstituer la composition passée de  
154 la végétation à l'échelle d'un peuplement (Birks 2001; Blarquez et al. 2010). Pour leur  
155 part, les charbons de bois trouvés dans les bourbiers forestiers et dans les sols minéraux  
156 forestiers, permettent d'inférer l'histoire des feux de forêt et de la composition forestière  
157 d'un peuplement à l'échelle locale (de Lafontaine et Payette 2011, 2012; Couillard et al.  
158 2018). Cette analyse se base sur l'extraction, l'identification taxonomique et la  
159 radiodation de particules de charbon de bois macrofossiles produites *in situ* et  
160 préservées dans les sols forestiers et les dépôts organiques (de Lafontaine et al. 2014).  
161 Lors d'un feu, les charbons de bois ( $\text{Ø} > 2 \text{ mm}$ ) sont déposés au maximum à quelques  
162 mètres de là où ils ont été produits (Ohlson et Tryterud 2000; Asselin et Payette 2005) et  
163 ils peuvent se conserver pendant des millénaires dans les sols grâce à leur résistance à la  
164 dégradation physique, chimique et biologique (de Lafontaine et Asselin 2011;

165 de Lafontaine et al. 2011). Au même titre que les macrorestes ligneux, les particules de  
166 charbons peuvent être identifiées grâce à l'anatomie microscopique du bois et datées au  
167 radiocarbone. L'analyse macrofossile des charbons de bois représente une approche  
168 intéressante pour étudier l'histoire des écosystèmes forestiers à l'échelle locale, et qui  
169 s'avère donc particulièrement utile pour reconstituer l'origine et la dynamique de  
170 peuplements marginaux isolés (de Lafontaine et al. 2014; Jules et al. 2018; Dumont et al.  
171 en évaluation).

172 Mondou Laperrière et al. (en évaluation) ont étudié l'origine et la dynamique  
173 postglaciaire de la limite nordique des peuplements d'érable rouge en se basant sur  
174 l'analyse macrofossile des charbons de bois des sols minéraux issus de huit sites répartis  
175 le long d'un transect longitudinal dans la sapinière à bouleau blanc. Ils proposent un  
176 scénario de la dynamique holocène des espèces thermophiles (Figure 2) impliquant  
177 l'établissement du pin blanc dans la région pendant l'Hypsithermique (6200 ans AA) et  
178 son déclin subséquent, il y a 2500 ans. À l'inverse, l'érable rouge, sporadique à  
179 l'Holocène moyen, se serait plutôt densifié depuis *c.* 4000 ans à la faveur de feux moins  
180 fréquents, mais plus sévères au Néoglaciale. En outre, l'érable rouge aurait aussi été  
181 avantagé par les perturbations anthropiques (feux et coupes forestières industrielles) au  
182 XXe siècle. La présente étude se fonde sur l'analyse macrofossile des charbons de bois  
183 et des macrorestes ligneux d'un borbier forestier situé dans un peuplement marginal  
184 d'érable rouge. Ceci permettra d'évaluer si le scénario de la dynamique holocène des  
185 espèces tempérées proposée à l'échelle régionale par la chronoséquence de Mondou  
186 Laperrière et al. (en évaluation) s'exprime à travers le temps à l'échelle d'un même  
187 peuplement (Figure 2). L'objectif principal est donc de comparer les compositions  
188 forestières historique et actuelle afin de mieux comprendre l'origine et la dynamique de  
189 ce petit peuplement marginal d'érable rouge, à la limite nordique de la répartition des



190 espèces tempérées. Plus spécifiquement, nous évaluerons trois scénarios alternatifs : i)  
191 l'assemblage forestier actuel persiste depuis au moins 5000 ans, indiquant un vestige de  
192 l'expansion postglaciaire maximale de la forêt tempérée à l'Hypsithermique; ii)  
193 l'assemblage forestier actuel s'est formé plus tardivement, au Néoglaciale, soit pendant  
194 une période de plus forte sévérité des feux; iii) l'assemblage s'est établi récemment, en  
195 réponse aux activités anthropiques et au réchauffement depuis la fin du PAG.

## 196 **Matériel et méthodes**

### 197 *Site et région d'étude*

198 Le site d'étude (T83; 47.59011°N, -74.75425°E) est localisé à environ 300 km au nord  
199 de Montréal (Québec, Canada), au cœur de l'écotone de la forêt mixte entre le sud de la  
200 forêt boréale et le nord de la forêt tempérée décidue (Figure 3). Au nord de cet écotone  
201 se trouve le domaine bioclimatique de la pessière à mousses où l'épinette noire (*Picea*  
202 *mariana* (Mill.) B.S.P.) domine la majorité des peuplements sauf pour quelques pinèdes  
203 de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb). Le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), le  
204 peuplier faux tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et parfois le peuplier baumier  
205 (*Populus balsamifera* L.) sont les espèces feuillues compagnes. L'écotone de la forêt  
206 mixte est dominé par le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Dans le domaine  
207 bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, plus nordique, le sapin baumier et l'épinette  
208 blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) sont les espèces résineuses les plus abondantes  
209 accompagnées du bouleau blanc. Plusieurs espèces tempérées y atteignent la limite de  
210 leur aire de répartition dont le pin blanc, le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), le  
211 bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) et l'érable rouge, qui forment de petites  
212 populations marginales isolées. Dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau  
213 jaune, on trouve aussi des peuplements de sapin baumier accompagné de bouleau jaune,  
214 d'épinette blanche, de thuya occidental et d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) qui

215 atteint la limite nord de son aire de répartition (Saucier et al. 2003; Larochelle et al. 2018;  
216 Morneau et al. 2023).

217 La région abritant le site d'étude est marquée par un relief peu accidenté, mais  
218 présentant quelques collines. La température moyenne y est de 1,4°C, le nombre de  
219 degrés-jours au-dessus de 5°C se situe entre 1200 et 1400 et les précipitations annuelles  
220 atteignent entre 995 et 1032 mm (Morneau et al. 2023). L'intervalle de retour moyen des  
221 feux, estimé sur la base du dernier millénaire, est d'environ 270 ans (Couillard et al.  
222 2022). Le bournier forestier à l'étude est d'une longueur d'environ 50 m et d'une largeur  
223 d'une dizaine de mètres. La forêt autour du bournier est principalement composée de  
224 bouleau blanc et de sapin baumier, accompagnés d'épinette blanche, d'épinette noire et  
225 de quelques érables rouges. Le bouleau blanc est l'espèce dominante (9,6 m<sup>2</sup>/ha) alors  
226 que l'érable rouge montre une surface terrière relativement faible (0,9 m<sup>2</sup>/ha) et aucune  
227 régénération de l'espèce n'est recensée (Mondou Laperrière et al. en évaluation).

### 228 *Échantillonnage sur le terrain et traitements au laboratoire*

229 Le site d'étude a été visité à plusieurs reprises afin de combiner les différentes approches  
230 qui sont intégrées dans le cadre de la présente analyse. Certains échantillons ont d'abord  
231 été recueillis à l'été 2020 et les données sont rapportées dans l'étude multisite de Mondou  
232 Laperrière et al. (en évaluation) qui aborde l'origine et la dynamique de l'érable rouge à  
233 l'échelle régionale. Ceux-ci incluent 1) des disques basaux provenant de 26 arbres  
234 dominants, 2) des macrofossiles de charbons de bois extraits du sol minéral forestier dans  
235 le peuplement autour du bournier, et 3) des macrorestes ligneux excavés du bournier.  
236 Ensuite, les échantillonnages des macrofossiles de charbons de bois extraits du bournier  
237 proviennent de nouveaux prélèvements effectués sur le terrain à l'été 2021,  
238 spécifiquement réalisés pour la présente étude.

239 Les approches employées par Mondou Laperrière et al. (en évaluation) sont  
240 détaillées dans l'étude originale. Brièvement, les plus grosses tiges d'érable rouge (n =  
241 17) et de bouleau blanc (n = 9) ont été tronçonnées le plus près possible du collet pour en  
242 prélever un disque basal qui fut ensuite séché à l'air libre et sablé. Les cernes annuels de  
243 croissance ont été dénombrés le long de deux rayons afin de connaître l'année minimale  
244 d'établissement des arbres. Pour l'analyse des charbons du sol forestier, 20 échantillons  
245 de sol minéral d'un volume de 750 cm<sup>3</sup> chacun ont été prélevés, soit un échantillon à tous  
246 les 5 m le long de la périphérie d'une parcelle de 400 m<sup>2</sup> (20 m × 20 m) établie dans le  
247 peuplement adjacent au borbier. Un total de 204 charbons de taille ≥2 mm ont été  
248 extraits, desquels 74 ont été identifiés au plus petit rang taxonomique possible. Pour  
249 l'analyse des macrorestes ligneux, une excavation (1 m × 1 m × 1,5 m) a été creusée à la  
250 pelle dans le borbier jusqu'au sol minéral à l'endroit où la matière organique était la plus  
251 épaisse (Matériel supplémentaire S1). Des tranches de tourbe de 10 cm d'épaisseur ont  
252 ensuite été prélevées successivement à partir de la surface du dépôt organique sur une  
253 superficie de 1 m<sup>2</sup> afin que les macrorestes ligneux (bois fossiles) soient extraits  
254 manuellement directement sur le terrain. Pour chaque tranche, au moins six pièces fossiles  
255 d'origine ligneuse, soit le minimum rencontré pour une même tranche, ont été choisies  
256 au hasard pour l'identification taxonomique.

257 Le même borbier a été rééchantillonné spécifiquement pour la présente étude  
258 afin d'effectuer une analyse paléoécologique à partir de l'identification et de la datation  
259 des macrofossiles de charbons de bois. À cette fin, un carottier manuel de type Box de 90  
260 cm de long et une sonde russe de 50 cm de long ont été utilisés (Matériel supplémentaire  
261 S2). La portion supérieure du dépôt de tourbe a été prélevée à l'aide du carottier Box à  
262 partir de la surface du sol (carotte B1, 0 à 90 cm de profondeur). La sonde russe a ensuite  
263 été utilisée une première fois à une profondeur de 60 cm du niveau du sol (sonde russe 2-

264 SR2, 60 à 110 cm), et une deuxième fois à 78 cm de profondeur (sonde russe 3-SR3, 78  
265 à 133 cm). Les prélèvements de tourbe ont été coupés de manière contigüe en tranches-  
266 échantillons de 1 cm d'épaisseur. Une colonne de tamisage humide (4 mm, 2 mm, 850  
267  $\mu\text{m}$  et 425  $\mu\text{m}$ ) a ensuite été préparée pour extraire les charbons de chaque tranche-  
268 échantillon. Les refus des tamis de 4 et 2 mm ont été observés sous la loupe binoculaire  
269 (Olympus SZ61, Tokyo, Japon) pour en extraire les charbons qui ont ensuite été séchés à  
270 température ambiante, puis pesés à l'aide d'une balance analytique (Sartorius Entris64-  
271 1S, Goettingen, Allemagne). Les charbons de plus de 2,5 mg ont été identifiés au plus  
272 petit rang taxonomique possible (genre ou espèce) sous un microscope à éclairage  
273 épiscopique (Olympus BX53M, Tokyo, Japon). Leur identification taxonomique s'appuie  
274 sur les critères microanatomiques, à l'aide de la collection de référence de charbon de  
275 bois de la Chaire de recherche du Canada en biologie intégrative de la flore nordique  
276 (Université du Québec à Rimouski), d'une clé d'identification des conifères arborescents  
277 de la forêt boréale d'Amérique du Nord (Morin-Rivat et de Lafontaine 2019) et de guides  
278 d'identification des structures microanatomiques du bois (p.ex., IAWA Committee 1989,  
279 2004; Hoadley 1990; Vernet et al. 2002; Schoch et al. 2004; Robichaud et al. 2012). La  
280 totalité des échantillons de SR2, SR3 et B1 ont été tamisés et tous les charbons en ont été  
281 extraits. Pour l'identification taxonomique, tous les charbons des échantillons de SR2 et  
282 SR3 ont été observés au microscope, alors que ceux extraits de B1 ont été sous-  
283 échantillonnés à tous le 5 cm d'intervalle dû à la grande quantité de charbon.

#### 284 *Datations au radiocarbone*

285 Au total, 19 dates radiocarbone provenant de 11 charbons et six macrorestes  
286 ligneux prélevés dans le bournier en plus de deux charbons de bois extraits du sol minéral  
287 sont incluses dans notre analyse. Certaines de ces dates proviennent de l'étude de Mondou  
288 Laperrière et al. (en évaluation), alors que d'autres ont été générées spécifiquement pour

289 la présente étude afin de compléter ce premier jeu de données. Au site T83, l'étude  
290 de Mondou Laperrière et al. (en évaluation) rapporte cinq dates  $^{14}\text{C}$ , obtenues à partir de  
291 trois macrorestes ligneux de *Pinus strobus* enfouis dans le bourbier et de deux charbons  
292 de bois de *P. strobus* extraits du sol minéral du peuplement forestier adjacent. Nous avons  
293 procédé ici à 14 nouvelles datations  $^{14}\text{C}$ , dont trois sur d'autres macrorestes ligneux déjà  
294 extraits et identifiés dans l'étude de Mondou Laperrière et al. (en évaluation) en plus des  
295 11 datations effectuées sur des charbons de bois du bourbier. Ainsi, outre les deux  
296 charbons provenant du sol minéral huit charbons de bois et trois macrorestes ligneux  
297 identifiés à l'espèce *P. strobus* ont été sélectionnés entre les profondeurs 50 et 85 cm du  
298 bourbier (soit un charbon à chaque intervalle de 5 cm et trois macrorestes entre 50 et 70  
299 cm de profondeur) afin de circonscrire la période de forte accumulation des charbons de  
300 pin blanc dans le bourbier (voir la section *Résultats*). Deux charbons de bois et un  
301 macroreste ligneux identifiés au genre *Picea* ont été sélectionnés à chaque 20 cm entre  
302 les profondeurs 90 et 130 cm afin de caractériser la période précédant la forte  
303 accumulation de charbons de pin blanc. Le même processus a été effectué avec un  
304 charbon et deux macrorestes ligneux identifiés à l'espèce *Abies balsamea*, sélectionnés à  
305 chaque 20 cm entre la surface du bourbier (0 cm) et 40 cm de profondeur afin de cerner  
306 la période d'accumulation de charbons de sapin baumier suivant la période  
307 d'accumulation des charbons de pin blanc. Tous les échantillons ( $n = 19$ ) ont été préparés  
308 (fractionnement des composantes carbonées, oxydation en  $\text{CO}_2$  et graphitisation) au  
309 Laboratoire de radiochronologie du Centre d'études nordiques (Université Laval,  
310 Québec, Canada) et envoyés au Keck Carbon Cycle AMS Facility (Université de  
311 Californie, Irvine CA, États-Unis) pour le comptage des ions dans un accélérateur de  
312 particules. Les âges  $^{14}\text{C}$  ont été étalonnés en années calendaires avant 1950 (ans AA;  
313 étendue 2-sigma, probabilité = 0,954) avec le jeu de données d'étalonnage IntCal20

314 (Reimer et al. 2020) inclus dans la bibliothèque *rcarbon* (Crema et Bevan 2021) du  
315 logiciel *R* version 4.2.2 (R Core Team 2022). La fonction *spd* a été employée pour générer  
316 la distribution des probabilités cumulées des dates étalonnées. Un modèle bayésien âge-  
317 profondeur a été ajusté à l'aide de la bibliothèque *rbacon* (Blaauw et Christen 2011).

## 318 **Résultats**

319 Au total, 1733 charbons de bois ont été retirés des prélèvements B1, SR2 et SR3 (Figure  
320 4A). On constate une quantité plus importante de particules de charbon (1610) entre les  
321 profondeurs 90 et 50 cm, représentant 93 % de tous les charbons du profil. Seuls 26  
322 charbons (1,5 %) ont été trouvés entre 133 et 90 cm de profondeur, alors que 97 charbons  
323 (5,5 %) ont été extraits des 50 premiers cm supérieurs du dépôt. La datation au  $^{14}\text{C}$  de  
324 trois macrorestes ligneux et de 11 charbons de bois a permis d'ajuster un modèle âge-  
325 profondeur pour le site d'étude qui s'étend de *c.* 8600 ans AA jusqu'à aujourd'hui (Figure  
326 4B; Tableau 1). Une date plus ancienne de 9500 ans AA a toutefois été obtenue à partir  
327 d'un morceau de bois excavé à 110 cm de profondeur. L'inversion est ignorée par le  
328 modèle bayésien, puisque les itérations qui passent par la date aberrante sont considérées  
329 peu probables selon les postulats du modèle statistique (la date tombe en dehors de  
330 l'enveloppe 95% du modèle final). Bien que cette date n'affecte pas le modèle âge-  
331 profondeur, elle indique toutefois une différence à partir de *c.* 90 cm de profondeur entre  
332 les dates obtenues par les macrorestes ligneux excavés et les charbons extraits des  
333 prélèvements B1, S2 et S3. Cette différence pourrait refléter une disparité entre les deux  
334 techniques d'échantillonnage (excavation et carottage) ou encore le temps de résidence  
335 du bois à la surface du sol avant la carbonisation et l'ensevelissement dans les sédiments.  
336 Ainsi, les macrorestes ligneux trouvés en dessous de 110 cm de profondeur dans  
337 l'excavation effectuée par Mondou Laperrière et al. (en évaluation) ont un âge supérieur  
338 à 9500 ans AA. Le modèle indique un taux d'accumulation de la tourbe variable tout au

339 long de la séquence (Figure 4C). Entre 133 et 110 cm (8630-7920 ans AA), le taux moyen  
340 est de 0,035 cm/an. Ce taux diminue à 0,015 cm/an entre 110 et 90 cm (7920-6260 ans  
341 AA) avant d'augmenter pour atteindre sa valeur maximale de 0,15 cm/an (taux maximal  
342 = 0,23 cm/an) entre 90 et 50 cm (6260-5910 ans AA). Cette valeur maximale, concordant  
343 avec l'accumulation d'une importante quantité de charbons provenant possiblement d'un  
344 même feu sévère (ou alors de plusieurs feux peu sévères très rapprochés), pourrait  
345 s'expliquer par un remplissage rapide de la dépression où se trouve le bourbier par érosion  
346 et ruissellement après-feu. Ali et al. (2008) rapportent un patron similaire de déposition  
347 rapide de sédiments dans un lac (Lac aux Cèdres) qu'ils attribuent également à un  
348 événement d'érosion. Le taux moyen redescend ensuite de nouveau pour atteindre sa  
349 valeur la plus basse de 0,008 cm/an (taux minimal = 0,003 cm/an) entre 50 et 20 cm  
350 (5910-235 ans AA), puis un taux rapide de 0,085 cm/an dans les 20 cm supérieurs de la  
351 séquence (depuis 235 ans AA).

352 L'identification taxonomique des charbons de bois extraits des prélèvements B1,  
353 SR2 et SR3 permet de dresser un profil de la répartition des différents taxa arborescents  
354 le long de la séquence temporelle (Figure 5A). La plupart des charbons trouvés entre les  
355 profondeurs 90 et 50 cm (6260-5910 ans AA) appartiennent à l'espèce *Pinus strobus*. Or,  
356 aucun autre charbon de cette espèce n'a été identifié en dehors de cet intervalle (Figure  
357 5A) qui est également caractérisé par la plus importante quantité de charbons de bois et  
358 le taux d'accumulation de tourbe le plus rapide de la séquence temporelle (Figure 4). La  
359 présence de charbons de sapin baumier a été détectée sur l'ensemble de l'épaisseur du  
360 dépôt organique, mais son abondance relative augmente en progressant vers le haut de la  
361 séquence et c'est la seule espèce identifiée au-dessus de 50 cm de profondeur (depuis  
362 5910 ans AA). Les charbons de bois identifiés au genre *Picea* ont tous été trouvés plus  
363 profondément que ceux du pin blanc (133-90 cm; 8630-6260 ans AA). Quelques charbons

364 ont été identifiés au genre *Populus* sur une dizaine de centimètres d'épaisseur au début  
365 de l'accumulation des charbons de pin blanc (90-80 cm; 6260-6150 ans AA).

366 L'identification des macrorestes ligneux par Mondou Laperrière et al. (en  
367 évaluation) révèle une histoire généralement similaire à celle des charbons tout en  
368 apportant un éclairage supplémentaire (Figure 5B). Les pièces identifiées au genre *Picea*  
369 sont détectées sur l'ensemble de l'épaisseur du dépôt organique, mais leur abondance  
370 relative est plus élevée vers le bas de la séquence, notamment aux profondeurs  $\geq 110$  cm  
371 ( $\geq 9500$  ans AA). Les macrorestes ligneux identifiés à l'espèce *Pinus strobus* sont trouvés  
372 exclusivement aux mêmes profondeurs que les charbons de bois de la même espèce. Tel  
373 qu'observé avec les charbons, les macrorestes ligneux de sapin baumier sont ici aussi  
374 généralement présents au-dessus de l'horizon de pin blanc. Alors que le peuplier n'a pas  
375 été trouvé dans les restes ligneux, le genre *Betula* et l'espèce *Larix laricina*, qui sont  
376 absents dans l'assemblage de charbons de bois, sont ici détectés à des profondeurs  
377 variables. Les pièces de bois fossiles du genre *Betula* précèdent l'horizon de pin blanc  
378 alors que *Larix laricina* apparaît sporadiquement pendant cette période (85-70 cm) et dans  
379 le haut de la séquence (30-10 cm).

380 En combinant les 14 nouvelles dates  $^{14}\text{C}$  de la présente étude (11 charbons de bois  
381 et 3 macrorestes ligneux extraits du boubier) avec les 5 dates déjà rapportées par Mondou  
382 Laperrière et al. (en évaluation) sur le même site (3 macrorestes ligneux extraits du  
383 boubier et 2 charbons de bois extraits du sol minéral dans le peuplement forestier  
384 adjacent), il est possible d'établir un scénario de la dynamique holocène de la forêt du  
385 site d'étude (Figure 6; Tableau 1). Treize fossiles de pin blanc datés permettent de bien  
386 contraindre la période historique pendant laquelle cette espèce dominait l'assemblage  
387 fossile. Tous les pins blanc datés proviennent de la même période, entre 6240 et 4340 ans  
388 AA. Les six autres dates incluent trois épinettes et trois sapins qui témoignent de



389 l'assemblage fossile dominant avant et après la période de forte abondance de pin blanc.  
390 Le genre *Picea* a généré des dates entre 9480 et 6240 ans AA, alors les âges obtenus par  
391 le sapin baumier s'étendent de 3120 ans AA à aujourd'hui.

392 L'analyse des disques basaux récoltés sur les arbres dominants indique que la  
393 plupart des tiges d'érable rouge se sont établies massivement au cours de la décennie  
394 1950 (Figure 7). Cette cohorte suit une coupe forestière qui a eu lieu à la fin des années  
395 1940 (Mondou Laperrière et al. en évaluation). Le plus vieil érable rouge date toutefois  
396 de la décennie 1880. D'autres individus de taille similaire n'ont pu être datés en raison de  
397 la présence de carie de cœur. Les plus vieux arbres vivants répertoriés sont deux bouleaux  
398 blancs établis dans la décennie 1770.

### 399 **Discussion**

400 L'analyse conjointe des macrofossiles de charbons de bois et des macrorestes ligneux  
401 préservés au sein d'un borbier forestier a permis de comparer les compositions  
402 forestières historique et actuelle d'un petit peuplement marginal d'érable rouge afin de  
403 mieux comprendre l'origine et la dynamique des espèces tempérées à leur limite nordique  
404 de répartition. L'étude des borbiers forestiers constitue une approche encore  
405 relativement peu exploitée pour reconstituer l'histoire passée de la végétation et des  
406 perturbations écologiques à l'échelle du peuplement (Colpron-Tremblay et Lavoie 2010;  
407 Bradshaw 2013; Pató et al. 2020). Or, la présente étude rapporte les résultats de deux  
408 indicateurs complémentaires provenant d'un même borbier. Ceux-ci sont ici comparés  
409 et combinés afin d'inférer les grandes lignes de l'histoire holocène locale, ce qui permet  
410 d'enrichir les reconstitutions régionales existantes établies sur la base de l'analyse  
411 pollinique des sédiments lacustres et des tourbes. L'approche intégrative combinant  
412 plusieurs archives complémentaires (disques basaux, bois fossiles et macrofossiles de

413 charbons de bois) améliore la compréhension de la dynamique des peuplements  
414 marginaux (Ali et al. 2008).

415 L'afforestation sur le site a probablement débuté par les épinettes vers 9500 ans  
416 AA, qui auraient dominé la communauté forestière jusqu'à l'arrivée du pin blanc à  
417 l'Holocène moyen. Bien que présents sur l'ensemble de la séquence, l'abondance relative  
418 des macrorestes ligneux d'épinettes est plus élevée dans la portion inférieure du dépôt.  
419 De plus, aucun charbon d'épinette n'a été trouvé dans les centimètres supérieurs du  
420 borbier (au-dessus de 80 cm) et tous les charbons identifiés au genre *Picea* prédatent  
421 6000 ans AA. Alors que les épinettes dominaient vraisemblablement le peuplement  
422 pendant cette phase initiale, les assemblages fossiles indiquent qu'elles devaient toutefois  
423 être accompagnées par le sapin baumier. Ces résultats concordent avec les reconstitutions  
424 de l'histoire postglaciaire de la végétation inférées par l'analyse pollinique qui suggèrent  
425 une colonisation du territoire amorcée par une forêt ouverte d'épinettes et de sapins  
426 (Fréchette et al. 2018; Richard et al. 2020). Les épinettes auraient donc dominé le  
427 peuplement forestier jusqu'à environ 6300 ans AA, soit la période pendant laquelle le pin  
428 blanc se serait établi sur le site. Le pin blanc se serait possiblement installé initialement  
429 dans une pessière où des individus de peupliers, de bouleaux et de sapins cohabitaient.  
430 La présence de peupliers et de bouleaux pourrait d'ailleurs avoir joué un rôle clé dans la  
431 colonisation du site par le pin blanc. En effet, la litière générée par ces espèces au feuillage  
432 décidu change la composition de la macrofaune et l'activité microbienne des sols, ce qui  
433 favorise les processus de décomposition et de minéralisation dans les peuplements  
434 d'épinettes (Légaré 2005; Laganière 2009, 2010; Lafleur 2010).

435 Le pin blanc était assurément présent et probablement abondant sur le site entre  
436 6300 et 4300 ans AA. Cette espèce thermophile se serait donc établie dans le peuplement  
437 pendant l'Hypsithermique, une période plus chaude que l'actuel avec une incidence de

438 feux sévères relativement peu élevée (Bajolle et al. 2018). Le pin blanc aurait profité des  
439 saisons de croissances plus longues, des gels printaniers moins fréquents et des hivers  
440 plus doux pendant cette période pour coloniser les plus hautes latitudes (Terasmae et  
441 Anderson 1970; Laroche et al. 2018). Ces résultats concordent avec des analyses  
442 macrofossiles et polliniques effectuées au Québec et dans l'est de l'Ontario qui concluent  
443 à une expansion du pin blanc jusqu'à environ 70 km au nord de sa limite actuelle à  
444 l'Hypsithermique (Terasmae et Anderson 1970; Ritchie 1987; Liu 1990; Anderson 1995).  
445 L'abondance locale de pin blanc aurait toutefois décliné depuis la fin de l'Holocène  
446 moyen et sa présence n'est plus détectée dans nos registres fossiles après 4300 ans AA.  
447 Le pin blanc étant une espèce thermophile peu résistante aux feux sévères, son déclin  
448 concorde avec les températures plus fraîches et l'augmentation de la sévérité des feux  
449 depuis le début de l'Holocène supérieur (Liu 1990; Anderson 1995; de Lafontaine et  
450 Payette 2010, 2011; Ali et al. 2012; Bajolle et al. 2018).

451 Les macrorestes ligneux de sapin baumier sont relativement plus abondants dans  
452 la partie supérieure du bournier, jusqu'à la surface. C'est aussi la seule espèce identifiée  
453 dans les macrofossiles de charbons de bois extraits au-dessus de ceux du pin blanc, soit  
454 depuis au moins 3100 ans AA. Le retrait du pin blanc a ainsi fait place à l'assemblage  
455 forestier typique du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc qui représente  
456 l'actuelle matrice forestière régionale. Cette dominance du sapin baumier pourrait  
457 notamment s'expliquer par sa meilleure compétitivité en fin de succession malgré une  
458 moins bonne adaptation aux feux récurrents par rapport aux épinettes (Richard 1993;  
459 de Lafontaine et Payette 2012). L'augmentation de la sévérité des feux associée à une  
460 diminution de leur fréquence au Néoglaciale auraient permis l'établissement du sapin  
461 baumier sur le site, possiblement par la présence continue de semenciers ayant échappés  
462 aux feux autour du bournier (Bergeron et al. 2004; Payette et al. 2023). L'érable rouge se

463 serait donc éventuellement installé au sein d'un peuplement de sapinière à bouleau blanc  
464 établi au Néoglaciale. Ce scénario concorde avec les résultats d'études récentes qui  
465 indiquent que l'érable rouge a une tendance à coloniser les sites dominés par le sapin  
466 baumier et le bouleau blanc (Boisvert-Marsh et de Blois 2021; Soubeyrand et al. 2023).  
467 L'érable rouge forme effectivement une association positive avec le bouleau blanc,  
468 puisque la présence du bouleau dans les peuplements de conifères augmente la  
469 décomposition et la mobilisation de carbone, d'azote et d'autres nutriments essentiels à  
470 l'établissement et à la croissance de l'érable rouge (Bradley et Fyles 1995; Bauhus et al.  
471 1998). L'érable rouge profiterait donc des meilleures conditions de sol créées par le  
472 bouleau blanc pour coloniser les sites de la forêt boréale (Dumont et al. en évaluation).

473 L'absence des restes de l'érable rouge dans le bournier empêche de conclure quant  
474 à l'époque de l'arrivée locale de l'espèce. En effet, il demeure possible que des restes  
475 d'érable rouge n'aient pas été détectés malgré l'échantillonnage exhaustif effectué sur ce  
476 site. L'érable rouge semble toutefois s'être établi localement seulement au cours des  
477 dernières décennies et/ou siècles. Son établissement pourrait être attribué à un feu  
478 relativement récent dont l'activité est révélée par la présence de charbons de bois dans les  
479 centimètres supérieurs du bournier et par l'âge des plus vieux bouleaux blancs dans le  
480 peuplement (*c.* 1770 EC). De plus, le plus vieil individu d'érable rouge trouvé dans le  
481 peuplement du site à l'étude date de la décennie 1880. Nos résultats à l'échelle locale ne  
482 concordent donc pas avec le scénario de la dynamique des assemblages forestiers  
483 holocènes proposé à l'échelle régionale par Mondou Laperrière et al. (en évaluation;  
484 Figure 2). En effet, l'espèce est probablement arrivée beaucoup plus tardivement que  
485 proposé initialement selon ce scénario. Une possible colonisation récente du site par  
486 l'érable rouge cadre toutefois avec les modèles prévoyant des altérations dans la  
487 composition des forêts en réponse aux changements climatiques, notamment ceux

488 prévoyant une augmentation de l'abondance des espèces feuillues et un déclin des  
489 conifères dans l'écotone de la forêt mixte (Steenberg et al. 2013; Boulanger et Pascual  
490 Puigdevall 2021). L'érable rouge est une espèce thermophile dont la colonisation vers de  
491 nouveaux sites est favorisée par les changements climatiques en cours depuis la fin du  
492 PAG (Fuller et al. 1998; Barnes 2009; Périé et al. 2014; Nowacki et Abrams 2015). De  
493 plus, les activités anthropiques telles que l'exploitation forestière et les feux d'origine  
494 humaine accentueraient cet avantage et permettraient une colonisation encore plus rapide  
495 de l'érable rouge au-delà de ses limites actuelles (Steenberg et al. 2013). Ces prédictions  
496 s'accordent avec le fait que la présence la plus ancienne d'érable rouge détectée dans le  
497 peuplement remonte à la décennie 1880 alors que l'espèce a pris de l'expansion sur le site  
498 seulement à la suite d'une coupe forestière survenue à la fin de la décennie 1940.

499         Il a été démontré sur divers sites dans l'est de l'Amérique du Nord que les coupes  
500 forestières favorisent l'établissement massif de l'érable rouge (Alderman et al. 2005;  
501 Boucher et al. 2006; Brice et al. 2020). Les coupes forestières, tout comme les feux de  
502 forêts, sont des perturbations qui réduisent la compétition interspécifique et augmentent  
503 la quantité de lumière atteignant le sol (Steenberg et al. 2013; Zhang et al. 2015), ce qui  
504 est bénéfique pour l'érable rouge. Une ouverture du couvert favorise surtout l'espèce  
505 durant ses premiers stades de développement, ce qui lui permet ensuite de s'établir  
506 rapidement grâce à un taux de croissance parmi les plus élevés en forêt mixte (Walters et  
507 Yawney 1990; Abrams 2008; Zhang et al. 2015). En revanche, un couvert forestier plus  
508 dense empêchant la lumière d'atteindre le sol n'entrave pas la production des semences,  
509 bien que peu d'individus soient recrutées (Marquis 1975; Tremblay et al. 2002). Les  
510 jeunes plantules tolèrent assez bien l'ombre pour qu'une petite ouverture de la canopée  
511 permette un recrutement suffisant pour le maintien de l'espèce (Horn 1980). L'érable  
512 rouge est donc une espèce généraliste qui exhibe un mélange de caractéristiques typiques

513 d'espèces de début et de fin de succession lui permettant de demeurer compétitive sur des  
514 sites pauvres en lumière, en eau et en nutriments. Il peut ainsi profiter des perturbations  
515 créant des ouvertures de la canopée, comme les feux ou les coupes forestières, pour  
516 s'établir massivement, mais arrive aussi à persister sur le site après la maturation du  
517 peuplement (Abrams 1998). Toutefois, les graines de l'érable rouge se dispersent sur de  
518 plus courtes distances par rapport à d'autres espèces pionnières (bouleau blanc, peuplier  
519 faux-tremble) et la production de graines diminue avec l'augmentation de la latitude, ce  
520 qui réduit le potentiel des populations nordiques à s'établir sur de nouveaux sites  
521 (Tremblay et al. 2002). Les peuplements marginaux nordiques d'érable rouge reposent  
522 probablement sur un apport local de propagules provenant d'arbres semenciers à  
523 proximité et pouvant s'établir suivant une perturbation. Ainsi, la présence régionale de  
524 l'érable rouge à sa limite nordique depuis c. 4000 ans (Mondou Laperrière et al. en  
525 évaluation) aurait pu permettre la colonisation rapide du site, à partir du moment où toutes  
526 les conditions propices étaient localement réunies. Un échantillonnage plus exhaustif des  
527 charbons macrofossiles du sol forestier dans le peuplement d'érable rouge et à sa  
528 périphérie pourrait potentiellement révéler une présence locale plus ancienne de l'espèce  
529 (de Lafontaine et al. 2014).

530 Malgré l'effet probable de la coupe forestière à la fin des années 1940 sur  
531 l'expansion de l'érable rouge, il importe de mentionner que la colonisation de nouveaux  
532 sites au-delà de l'actuelle limite nord de son aire de répartition dépendra aussi du climat  
533 (Zhang et al. 2015). L'espèce ne pourra profiter des ouvertures de la canopée créées par  
534 les perturbations naturelles ou anthropiques que si les conditions climatiques se situent à  
535 l'intérieur de son enveloppe de tolérance physiologique (Boisvert-Marsh et al. 2014).  
536 Dans le cas de l'érable rouge, les conditions climatiques devraient être favorables sur de  
537 nouveaux territoires représentant près de 55 % de la superficie actuelle de la forêt

538 commerciale québécoise d'ici la fin du XXI<sup>e</sup> siècle (Périé et al. 2014). D'autres modèles  
539 proposent que l'érable rouge répond et répondra favorablement aux changements  
540 climatiques en repoussant la limite septentrionale de sa répartition plus au nord  
541 qu'actuellement (Steenberg et al. 2013; Boisvert-Marsh et al. 2014; Boulanger et Pascual  
542 Puigdevall 2021).

### 543 **Conclusion**

544 Cette étude paléocéologique fournit de précieux indices quant aux processus permettant  
545 l'établissement des espèces thermophiles dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc.  
546 L'analyse macrofossile des charbons de bois et des restes ligneux suggère que le pin blanc  
547 a étendu son aire de répartition dans la région à l'étude pendant la période chaude de  
548 l'Hypsithermique, pour ensuite décliner au Néoglaciale. À l'échelle régionale, le  
549 processus de colonisation de l'érable rouge à sa limite nordique est en cours depuis c.  
550 4000 ans (Mondou Laperrière et al. en évaluation). Or, dans le peuplement étudié, l'érable  
551 rouge est seulement présent depuis au moins 1880 EC, et possiblement suivant un feu  
552 survenu à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle. Il aurait toutefois profité de coupes forestières à la fin  
553 des années 1940 et du réchauffement du climat depuis la fin du PAG pour s'établir plus  
554 massivement sur le site. L'arrivée et/ou l'expansion récente de l'érable rouge sur le site  
555 illustre bien la dynamique attendue selon les modèles qui prédisent que l'espèce s'étendra  
556 vers des latitudes nordiques en réponse aux changements climatiques et anthropiques  
557 contemporains (Steenberg et al. 2013; Périé et al. 2014; Boulanger et Pascual Puigdevall  
558 2021).

### 559 **Remerciements**

560 L'autrice et les auteurs remercient Laurianne Dumont et Todor S. Minchev pour l'aide  
561 sur le terrain et à l'identification des charbons de bois. Merci à Magalie Bussièrès,

562 Victorien Devaudais, Laurianne Dumont et Killian Marcel pour l'assistance avec les  
563 figures.

#### 564 **Matériel supplémentaire en ligne**

565 Le matériel complémentaire à cet article est accessible en ligne.

#### 566 **Divulcation de conflits d'intérêts**

567 L'autrice et les auteurs ne rapportent aucun conflit d'intérêt.

#### 568 **Déclaration d'accessibilité des données**

569 Les données sont disponibles dans le référentiel de données en libre accès figshare  
570 (Bussières et al. 2023)

#### 571 **ORCID**

572 Martin Lavoie <https://orcid.org/0000-0003-2348-7686>

573 Guillaume de Lafontaine <https://orcid.org/0000-0001-6889-1733>

#### 574 **Financement**

575 Ce travail a été financé par le ministère des Ressources naturelles et des Forêts du Québec  
576 (Direction de la recherche forestière projet 142332159 sous la supervision de PG). GdL  
577 reconnaît également le soutien financier du Programme des chaires de recherche du  
578 Canada (CRC-2017-00112, CRC-2022-00518), du Fonds de recherche du Québec-Nature  
579 et technologies (2021-NC-286562) et du Conseil de recherches en sciences naturelles et  
580 en génie du Canada (RGPIN-2018-06586 et ALLRP 560728-20).



581 **Références**

- 582 Abrams MD. 1998. The red maple paradox. *Bioscience*. 48(5):355–364.
- 583 Alderman DR Jr, Bumgardner MS, Baumgras JE. 2005. An assessment of the red maple  
584 resource in the northeastern United States. *North J Appl For*. 22(3):181–189.
- 585 Ali AA, Asselin H, Larouche AC, Bergeron Y, Carcaillet C, Richard PJH. 2008. Changes  
586 in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous  
587 forests of western Québec, Canada. *Holocene*. 18(5):693–793.
- 588 Ali AA, Blarquez O, Girardin MP, Hély C, Tinquaut F, El Guellab A, Valsecchi V,  
589 Terrier A, Bremond L, Genries A, et al. 2012. Control of the multimillennial wildfire  
590 size in boreal North America by spring climatic conditions. *Proc Natl Acad Sci*.  
591 109(51):20966–20970.
- 592 Anderson TW. 1995. Forest changes in the Great Lakes region at 5-7 ka BP. *Géogr Phys*  
593 *Quat*. 49(1):99–116.
- 594 Antonovics J, McKane AJ, Newman TJ. 2006. Spatiotemporal dynamics in marginal  
595 populations. *Am Nat*. 167(1):16–27.
- 596 Asselin H, Payette S. 2005. Late Holocene deforestation of a tree line site: estimation of  
597 pre-fire vegetation composition and black spruce cover using soil charcoal.  
598 *Ecography*. 28(6):801-805.
- 599 Bajolle L, Larocque-Tobler I, Gandouin E, Lavoie M, Bergeron Y, Ali AA. 2018. Major  
600 postglacial summer temperature changes in the central coniferous boreal forest of  
601 Quebec (Canada) inferred using chironomid assemblages. *J Quat Sci*. 33(4):409–420.
- 602 Barnes BV. 2009. Tree response to ecosystem change at the landscape level in Eastern  
603 North America. *Forstarchiv*. 80(3):76–89.
- 604 Bauhus J, Paré D. 1998. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial  
605 biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biol Biochem*. 30(8–9):1077–  
606 1089.
- 607 Bergeron Y, Gauthier S, Flannigan M, Kafka V. 2004. Fire regimes at the transition  
608 between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern  
609 Quebec. *Ecology*. 85(7):1916-1932.
- 610 Birks HH. 2001. Plant macrofossils. Ch. 4. In: Smol JP, Birks HJB, Last WM, editors.  
611 Tracking environmental change using lake sediments. Volume 3: Terrestrial, algal,  
612 and siliceous indicators. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers; p. 49–74.
- 613 Birks HH, Birks HJB. 2000. Future uses of pollen analysis must include plant  
614 macrofossils. *J Biogeogr*. 27(1):31–35.

- 615 Birks HJB. 2019. Contributions of Quaternary botany to modern ecology and  
616 biogeography. *Plant Ecol Divers.* 12(3–4):189–385.
- 617 Bjune AE, Ohlson M, Birks HJB, Bradshaw RHW. 2009. The development and local  
618 stand-scale dynamics of a *Picea abies* forest in southeastern Norway. *Holocene.*  
619 19(7):1073–1082.
- 620 Blaauw M, Christen JA. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an  
621 autoregressive gamma process. *Bayesian Anal.* 6(3):457–474.
- 622 Blarquez O, Carcaillet C, Bremond L, Mourier B, Radakovitch O. 2010. Trees in the  
623 subalpine belt since 11 700 cal. BP: origin, expansion and alteration of the modern  
624 forest. *Holocene.* 20(1):139–146.
- 625 Blois JL, Zarnetske PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S. 2013. Climate change and the past,  
626 present, and future of biotic interactions. *Science.* 341(6145):499–504.
- 627 Boisvert-Marsh LC, Périé C, de Blois S. 2014. Shifting with climate? Evidence for recent  
628 changes in tree species distribution at high latitudes. *Ecosphere.* 5(7):1–33.
- 629 Boisvert-Marsh L, de Blois S. 2021. Unravelling potential northward migration pathways  
630 for tree species under climate change. *J Biogeogr.* 48(5):1088–1100.
- 631 Boucher Y, Arseneault D, Sirois L. 2006. Logging-induced change (1930-2002) of a  
632 preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern  
633 Canada. *Can J For Res.* 36(2):505–517.
- 634 Boucher Y, Arseneault D, Sirois L, Blais L. 2009. Logging pattern and landscape changes  
635 over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada.  
636 *Landsc Ecol.* 24(2):171–184.
- 637 Boulanger Y, Pascual Puigdevall J. 2021. Boreal forests will be more severely affected  
638 by projected anthropogenic climate forcing than mixedwood and northern hardwood  
639 forests in eastern Canada. *Landsc Ecol.* 36(6):1725–1740.
- 640 Bradley RL, Fyles JW. 1995. Growth of paper birch (*Betula papyrifera*) seedlings  
641 increases soil available C and microbial acquisition of soil-nutrients. *Soil Biol*  
642 *Biochem.* 27(12):1565–1571.
- 643 Bradshaw RHW. 2013. Pollen methods and studies | Stand-Scale Palynology. In: Elias  
644 SA, Mock CJ, editors. *Encyclopedia of Quaternary Science.* Amsterdam: Elsevier; p.  
645 846–853.
- 646 Brice MH, Vissault S, Vieira W, Gravel D, Legendre P, Fortin MJ. 2020. Moderate  
647 disturbances accelerate forest transition dynamics under climate change in the

- 648 temperate–boreal ecotone of eastern North America. *Glob Change Biol.* 26(8):4418–  
649 4435.
- 650 Bussi eres C, Mondou Laperri ere PY, Grondin P, Lavoie M, de Lafontaine G. 2023.  
651 DATA from: Lire le pass e forestier dans un boubier : histoire  cologique et  
652 dynamique contemporaine d’une population marginale nordique d’ rable rouge (*Acer*  
653 *rubrum*) [Dataset]. Figshare. Doi : 10.6084/m9.figshare.24306535.
- 654 Carcaillet C, Bergeron Y, Richard PJH, Fr chette B, Gauthier S, Prairie YT. 2001.  
655 Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene:  
656 Does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *J Ecol.* 89(6):930–  
657 946.
- 658 Chen IC, Hill JK, Ohlem uller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of  
659 species associated with high levels of climate warming. *Science.* 333(6045):1024–  
660 1026.
- 661 Colpron-Tremblay J, Lavoie M. 2010. Long-term stand-scale dynamics of a boreal mixed  
662 forest in Qu bec, Canada. *Rev Palaeobot Palynol.* 161(1–2):43–58.
- 663 Corlett RT, Westcott DA. 2013. Will plant movements keep up with climate change?  
664 *Trends Ecol Evol.* 28(8):482–488.
- 665 Couillard PL, Bouchard M, Laflamme J, H bert F. 2022. Zonage des r gimes de feux du  
666 Qu bec m ridional. M moire de recherche 189. Qu bec (QC): Gouvernement du  
667 Qu bec, Minist re des For ts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche  
668 foresti re.
- 669 Couillard P-L, Payette S, Lavoie M, Fr geau M. 2018. Macrocharcoal-based  
670 chronosequences reveal shifting dominance of conifer boreal forests under  
671 changing fire regime. *Ecosystems.* 21:1183–1195.
- 672 Crema E, Bevan A. 2021. Inference from large sets of radiocarbon dates: software and  
673 methods. *Radiocarbon.* 63(1):23–39.
- 674 Davis MB, Shaw RG. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate  
675 change. *Science.* 292(5517):673–679.
- 676 de Lafontaine G, Amasifuen Guerra CA, Ducouso A, Petit RJ. 2014. Cryptic no more:  
677 soil macrofossils uncover Pleistocene forest microrefugia within a periglacial desert.  
678 *New Phytol.* 204(3):715–729.
- 679 de Lafontaine G, Asselin H. 2011. Soil charcoal stability over the Holocene across boreal  
680 northeastern North America. *Quat Res.* 76(2):196–200.

- 681 de Lafontaine G, Couillard PL, Payette S. 2011. Permineralization process promotes  
682 preservation of Holocene macrofossil charcoal in soils. *J Quat Sci.* 26(6):571–575.
- 683 de Lafontaine G, Napier JD, Petit RJ, Hu FS. 2018. Invoking adaptation to decipher the  
684 genetic legacy of past climate change. *Ecology.* 99(7):1530–1546.
- 685 de Lafontaine G, Payette S. 2011. Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in  
686 eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quat Sci*  
687 *Rev.* 30(7–8):867–875.
- 688 de Lafontaine G, Payette S. 2012. Long-term fire and forest history of subalpine balsam  
689 fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*) stands in eastern Canada  
690 inferred from soil charcoal analysis. *Holocene.* 22(2):191–201.
- 691 Dumont L, Minchev TS, Mondou Laperrière PY, Grondin P, de Lafontaine G. Submitted.  
692 Décalage temporel dans l'établissement des érables en forêt boréale révélé par une  
693 population marginale à la limite nordique de l'érable à sucre.
- 694 Engelmark O, Bergeron Y, Flannigan MD. 2000. Age structure of eastern white pine,  
695 *Pinus strobus* L., at its northern distribution limit in Quebec. *Can Field-Nat.*  
696 114(4):601–604.
- 697 Farina A. 2009. *Ecology, cognition and landscape: linking natural and social systems.*  
698 Berlin: Springer.
- 699 Ferro I, Morrone JJ. 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual  
700 synthesis. *Biol J Linn Soc.* 113(1):1–12.
- 701 Feurdean A, Bhagwat SA, Willis KJ, Birks HJB, Lischke H, Hickler T. 2013. Tree  
702 migration-rates: narrowing the gap between inferred post-glacial rates and projected  
703 rates. *PLoS One.* 8(8):e71797.
- 704 Fréchette B, Richard PJH, Lavoie M, Grondin P, Larouche AC. 2018. Histoire  
705 postglaciaire de la végétation et du climat des pessières et des sapinières de l'ouest du  
706 Québec. Mémoire de recherche 179. Québec (QC): Gouvernement du Québec,  
707 Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière.
- 708 Fuller JL, Foster DR, McLachlan JS, Drake N. 1998. Impact of human activity on  
709 regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems.*  
710 1(1):76–95.
- 711 Gavin DG, Fitzpatrick MC, Gugger PF, Heath KD, Rodríguez-Sánchez F, Dobrowski SZ,  
712 Hampe A, Hu FS, Ashcroft MB, Bartlein PJ, et al. 2014. Climate refugia: joint  
713 inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New*  
714 *Phytol.* 204(1):37–54.

- 715 Giesecke T, Brewer S, Finsinger W, Leydet M, Bradshaw RHW. 2017. Patterns and  
716 dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *J Biogeogr.*  
717 44(7):1441–1456.
- 718 Goldblum D, Rigg LS. 2010. The deciduous forest–boreal forest ecotone. *Geogr*  
719 *Compass.* 4(7):701–717.
- 720 Gosz JR. 1993. Ecotone hierarchies. *Ecol Appl.* 3(3):369–376.
- 721 Hoadley RB. 1990. *Identifying wood: accurate results with simple tools.* Newtown (CT):  
722 The Taunton Press.
- 723 Horn JC. 1980. Short-term changes in vegetation after clearcutting in the southern  
724 Appalachians. *Castanea.* 45(2):88–96.
- 725 IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification.  
726 *IAWA Bull ns.* 10(3):219–332.
- 727 IAWA Committee. 2004. IAWA list of microscopic features for softwood identification.  
728 *IAWA J.* 25(1):1–70.
- 729 Jules AN, Asselin H, Bergeron Y, Ali AA. 2018. Are marginal balsam fir and eastern  
730 white cedar stands relics from once more extensive populations in north-eastern North  
731 America? *Holocene.* 28(10):1672–1679.
- 732 Kaufman DS, Broadman E. 2023. Revisiting the Holocene global temperature  
733 conundrum. *Nature.* 614:425–435.
- 734 Kawecki TJ. 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 39:321–  
735 342.
- 736 Lafleur B, Paré D, Munson AD, Bergeron Y. 2010. Response of northeastern North  
737 American forests to climate change: will soil conditions constrain tree species  
738 migration? *Environ Rev.* 18:279–289.
- 739 Laganière J, Paré D, Bradley RL. 2009. Linking the abundance of aspen with soil faunal  
740 communities and rates of belowground processes within single stands of mixed  
741 aspen–black spruce. *Appl Soil Ecol.* 41(1):19–28.
- 742 Laganière J, Paré D, Bradley RL. 2010. How does a tree species influence litter  
743 decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and  
744 forest floor conditions. *Can J For Res.* 40(3):465–475.
- 745 Larochelle É, Lavoie M, Grondin P, Couillard PL. 2018. Vegetation and climate history  
746 of Quebec’s mixed boreal forest suggests greater abundance of temperate species  
747 during the early-and mid-Holocene. *Botany.* 96(7):437–448.

- 748 Larocque I, Bergeron Y, Campbell I, Bradshaw RHW. 2003. Fire-induced decrease in  
749 forest cover on a small rock outcrop in the Abitibi region of Québec, Canada.  
750 *Écoscience*. 10(4):515–524.
- 751 Légraré S, Paré D, Bergeron Y. 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black  
752 spruce-dominated stands. *Plant Soil*. 275(1–2):207–220.
- 753 Lenoir J, Bertrand R, Comte L, Bourgeaud L, Hattab T, Murienne J, Grenouillet G. 2020.  
754 Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nat Ecol Evol*.  
755 4(8):1044–1059.
- 756 Liu KB. 1990. Holocene paleoecology of the boreal forest and Great Lakes–St. Lawrence  
757 forest in northern Ontario. *Ecol Monogr*. 60(2):179–212.
- 758 Marquis DA. Seed storage and germination under northern hardwood forests. *Can J For*  
759 *Res*. 5(3):478–484.
- 760 McKenney DW, Pedlar JH, Lawrence K, Campbell K, Hutchinson MF. 2007. Potential  
761 impacts of climate change on the distribution of North American trees. *Bioscience*.  
762 57(11):939–948.
- 763 McLachlan JS, Clark JS, Manos PS. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity  
764 under rapid climate change. *Ecology*. 86(8):2088–2098.
- 765 Mondou Laperrière PY, Minchev TS, Grondin P, Lavoie M, de Lafontaine G. Submitted.  
766 Marginal population dynamics at the leading edge of a temperate species in the  
767 boreal-temperate ecotone.
- 768 Morin-Rivat J, de Lafontaine G. 2019. Clé d'identification des conifères arborescents de  
769 la forêt boréale d'Amérique du Nord [Unpublished internal document]. Rimouski  
770 (QC): Chaire de recherche du Canada en biologie intégrative de la flore nordique,  
771 Université du Québec à Rimouski.
- 772 Morneau C, Couillard PL et Arsenault J. 2022. Cartes de répartition et d'abondance des  
773 arbres du Québec (version préliminaire) [Map]. Québec (QC) : Gouvernement du  
774 Québec, Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Direction des inventaires  
775 forestiers.
- 776 Morneau C, Grondin P, Couillard PL, Laflamme J. 2023. Zones de végétation et domaines  
777 bioclimatiques du Québec. Partie 1. In: Ministère des Ressources Naturelles et des  
778 Forêts, editor. *Petite flore forestière du Québec*, 3rd ed. Québec (QC): Les  
779 Publications du Québec.
- 780 Nadeau CP, Urban MC. 2019. Eco-evolution on the edge during climate change.  
781 *Ecography*. 42(7):1280–1297.

- 782 Nowacki GJ, Abrams MD. 2015. Is climate an important driver of post-European  
783 vegetation change in the Eastern United States? *Glob Change Biol.* 21(1):314–334.
- 784 Ohlson M, Tryterud E. 2000. Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest  
785 fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *Holocene.*  
786 10(4):519–525.
- 787 Overballe-Petersen MV, Bradshaw RHW. 2011. The selection of small forest hollows for  
788 pollen analysis in boreal and temperate forest regions. *Palynology.* 35(1):146–153.
- 789 Paillard J, Richard PJH, Blarquez O, Grondin P, Bergeron Y. 2023. Postglacial  
790 establishment and expansion of marginal populations of sugar maple in western  
791 Québec, Canada: Palynological detection and interactions with fire, climate and  
792 successional processes. *Holocene.* Doi: 10.1177/09596836231183065
- 793 Paul V, Bergeron Y, Tremblay F. 2014. Does climate control the northern range limit of  
794 eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? *Plant Ecol.* 215(2):181-194.
- 795 Pató ZA, Standovár T, Gałka M, Jakab G, Molnár M, Szmorad F, Magyari E. 2020.  
796 Exposure matters: forest dynamics reveal an early Holocene conifer refugium on a  
797 north facing slope in Central Europe. *Holocene.* 30(12):1833–1848.
- 798 Payette S, Frégeau M, Couillard PL, Laflamme J. 2023. The post-fire shift of temperate  
799 white pine-birch forest to boreal balsam fir forest in eastern Canada: climate-fire  
800 implications. *Botany.* 101(9):366-376.
- 801 Périé C, de Blois S, Lambert MC, Casajus N. 2014. Effets anticipés des changements  
802 climatiques sur l’habitat des espèces arborescentes au Québec. *Mémoire de recherche*  
803 173. Québec (QC): Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles,  
804 Direction de la recherche forestière.
- 805 R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing [Software].  
806 Vienna: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>.
- 807 Rehm EM, Olivas P, Stroud J, Feeley KJ. 2015. Losing your edge: climate change and  
808 the conservation value of range-edge populations. *Ecol Evol.* 5(19):4315–4326.
- 809 Reimer PJ, Austin WEN, Bard E, Bayliss A, Blackwell PG, Bronk Ramsey C, Butzin M,  
810 Cheng H, Lawrence Edwards R, Friedrich M, et al. 2020. The IntCal20 northern  
811 hemisphere radiocarbon age calibration curve (0-55 cal kBP). *Radiocarbon.*  
812 62(4):725–757.
- 813 Richard PJH. 1993. Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au Québec. *Rev*  
814 *Palaeobot Palynol.* 79(1–2):31–68.

- 815 Richard PJH, Fréchette B, Grondin P, Lavoie M. 2020. Histoire postglaciaire de la  
816 végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Nat Can.* 144(1):63–76.
- 817 Ritchie JC. 1987. *Postglacial vegetation of Canada*. Cambridge (UK): Cambridge  
818 University Press.
- 819 Robichaud A, Ehrman JM, Mood B, Laroque CP. 2012. Description and wood  
820 identification of native coniferous tree species in the Maritimes from  
821 dendroarchaeological material. MAD Lab Report 2012-17. Sackville (NB): Mount  
822 Allison Dendrochronology Lab.
- 823 Saucier JP, Grondin P, Robitaille A, Bergeron JF. 2003. Zones de végétation et domaines  
824 bioclimatiques du Québec [Map]. Québec (QC): Gouvernement du Québec, Ministère  
825 des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs.
- 826 Saucier JP, Grondin P, Robitaille A, Gosselin J, Morneau C, Richard PJH, Brisson J,  
827 Sirois L, Leduc A, Morin H, et al. 2009. Écologie forestière. Ch. 4. In: *Ordre des*  
828 *ingénieurs forestiers du Québec*, editor. *Manuel de foresterie*, 2<sup>nd</sup> ed. Québec (QC):  
829 Éditions MultiMondes; p. 165–316.
- 830 Schoch W, Heller I, Schweingruber FH, Kienast F. 2004. Microscopic wood anatomy of  
831 central European species [Website]. URL: <http://www.woodanatomy.ch>.
- 832 Shafer SL, Bartlein PJ, Thompson RS. 2001. Potential changes in the distributions of  
833 western North America tree and shrub taxa under future climate scenarios.  
834 *Ecosystems*. 4(3):200–215.
- 835 Soubeyrand M, Gennaretti F, Blarquez O, Bergeron Y, Taylor AR, D'Orangeville L,  
836 Marchand P. 2023. Competitive interactions under current climate allow temperate  
837 tree species to grow and survive in boreal mixedwood forest. *Ecography*. e06525.
- 838 Steenberg JWN, Duinker PN, Bush PG. 2013. Modelling the effects of climate change  
839 and timber harvest on the forests of central Nova Scotia, Canada. *Ann For Sci*.  
840 70(1):61–73.
- 841 Terasmae J, Anderson TW. 1970. Hypsithermal range extension of white pine (*Pinus*  
842 *strobus* L.) in Quebec, Canada. *Can. J. Earth Sci.* 7(2):406–413.
- 843 Tremblay MF, Bergeron Y, Lalonde D, Mauffette Y. 2002. The potential effects of sexual  
844 reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum*  
845 L.) populations at the northern limit of the species range. *J Biogeogr.* 29(3):365–373.
- 846 Uprety Y, Asselin H, Bergeron Y, Mazerolle MJ. 2014. White pine (*Pinus strobus* L.)  
847 regeneration dynamics at the species' northern limit of continuous distribution. *New*  
848 *For.* 45(1):131-147.



- 849 Vernet JL, Ogereau P, Figuideral I, Machado Yanes C, Uzquiano P. 2002. Guide  
850 d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents Sud-Ouest de l'Europe:  
851 France, Péninsule ibérique, et îles Canaries. Paris: CNRS Éditions.
- 852 Walters RS, Yawney HW. 1990. *Acer rubrum* L. Red maple. In: Burns RM, Honkala BH,  
853 technical coordinators. Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agriculture  
854 Handbook 654. Washington DC: US Department of Agriculture, Forest Service; p.  
855 60–69.
- 856 Zhang Y, Bergeron Y, Zhao XH, Drobyshev I. 2015. Stand history is more important than  
857 climate in controlling red maple (*Acer rubrum* L.) growth at its northern distribution  
858 limit in western Quebec, Canada. *J Plant Ecol.* 8(4):368–379.
- 859 Zhu K, Woodall CW, Clark JS. 2012. Failure to migrate: lack of tree range expansion in  
860 response to climate change. *Glob Change Biol.* 18(3):1042–1052.

861 **Tableau**

862 **Tableau 1.** Datations  $^{14}\text{C}$  des charbons de bois et des macrorestes ligneux extraits du  
 863 bournier et des sols minéraux du peuplement forestier adjacent. Les résultats sont tirés  
 864 (1) de cette étude et (2) de celle de Mondou Laperrière et al. (en évaluation); la mention  
 865 1(2) indique les trois datations effectuées pour la présente étude à partir de macrorestes  
 866 ligneux de Mondou Laperrière et al. (en évaluation).

Étude	Prélèvement	Profondeur (cm)	Espèce	Numéro de laboratoire (UCIAMS; ULA)	Matériel daté	Âge $^{14}\text{C}$	Intervalle $2\sigma$ (ans AA) et probabilité	Âge étalonné médian (ans AA)
1(2)	Excavation	0	<i>Abies balsamea</i>	271899; 10867	Macroreste ligneux	Moderne	-	Moderne
1(2)	Excavation	20	<i>Abies balsamea</i>	271900; 10868	Macroreste ligneux	140 ± 15	59-118 (0,346)	110
1	B1	40	<i>Abies balsamea</i>	271901; 10869	Charbon	2960 ± 15	3066-3179 (0,926)	3120
2	Sol minéral site d'étude	-	<i>Pinus strobus</i>	249090; 9860	Charbon	3895 ± 15	4288-4411 (0,867)	4340
2	Sol minéral site d'étude	-	<i>Pinus strobus</i>	249058; 9809	Charbon	4915 ± 15	5616-5657 (0,692)	5630
1	B1	50	<i>Pinus strobus</i>	268024; 10665	Charbon	5150 ± 20	5894-5939 (0,864)	5920
1	B1	55	<i>Pinus strobus</i>	268025; 10666	Charbon	5265 ± 20	6043-6116 (0,389)	6070
2	Excavation	50-60	<i>Pinus strobus</i>	252788; 10038	Macroreste ligneux	5360 ± 20	6112-6149 (0,275)	6140
1	B1	60	<i>Pinus strobus</i>	268026; 10667	Charbon	5290 ± 20	5994-6120 (0,692)	6080
2	Excavation	60-70	<i>Pinus strobus</i>	252795; 10040	Macroreste ligneux	5265 ± 20	6043-6116 (0,389)	6070
2	Excavation	60-70	<i>Pinus strobus</i>	252794; 10039	Macroreste ligneux	5405 ± 20	6189-6282 (0,932)	6240
1	B1	65	<i>Pinus strobus</i>	268034; 10676	Charbon	5285 ± 15	5995-6117 (0,694)	6090
1	B1	70	<i>Pinus strobus</i>	268035; 10677	Charbon	5305 ± 15	6000-6094 (0,576)	6080
1	SR2	74	<i>Pinus strobus</i>	268036; 10678	Charbon	5175 ± 20	5904-5944 (0,684)	5930
1	SR2	81	<i>Pinus strobus</i>	268036; 10679	Charbon	5295 ± 15	5998-6119 (0,698)	6080
1	SR2	85	<i>Pinus strobus</i>	268023; 10664	Charbon	5300 ± 15	5999-6119 (0,696)	6080
1	SR3	89	<i>Picea sp.</i>	271902; 10870	Charbon	5395 ± 15	6227-6279 (0,577)	6240
1(2)	Excavation	110	<i>Picea sp.</i>	271903; 10871	Macroreste ligneux	8450 ± 20	9442-9528 (0,955)	9480
1	SR3	131	<i>Picea sp.</i>	268027; 10668	Charbon	7775 ± 15	8517-8597 (0,857)	8560

867

## 868 **Légendes des figures**

869 **Figure 1.** Divers milieux permettent d'étudier l'histoire postglaciaire de la végétation à  
870 différentes échelles spatiales. Les lacs et les tourbières, sont surtout employés pour  
871 reconstituer l'histoire de la végétation à l'échelle du paysage régional, alors que les sols  
872 minéraux forestiers et les bourbiers forestiers permettent une reconstitution locale, à  
873 l'échelle du peuplement. La présente étude cible les bourbiers forestiers et les sols  
874 minéraux forestiers.

875

876 **Figure 2.** Schéma hypothétique du scénario de la dynamique holocène des assemblages  
877 forestiers historiques proposé par Mondou Laperrière et al. (en évaluation) que l'on  
878 s'attend à observer à l'aide de l'analyse macrofossile des charbons de bois et des restes  
879 ligneux enfouis dans le dépôt organique d'un bourbier forestier au sein d'un peuplement  
880 marginal d'érable rouge (*Acer rubrum*) du domaine bioclimatique de la sapinière à  
881 bouleau blanc. L'accent est mis sur la dynamique des espèces thermophiles dans  
882 l'assemblage, soit le pin blanc et l'érable rouge.

883

884 **Figure 3.** Localisation du site à l'étude (T83) au sein du domaine bioclimatique de la  
885 sapinière à bouleau blanc. Les tons de rouge représentent l'abondance relative de l'érable  
886 rouge (*Acer rubrum*) dans les placettes d'inventaire du MRNF (Morneau et al. 2022).  
887 SAB-BOP : domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc ; SAP-BOJ : domaine  
888 bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune. Les domaines bioclimatiques de l'érablière  
889 incluent, du nord vers le sud, l'érablière à bouleau jaune, l'érablière à tilleul et l'érablière  
890 à caryer cordiforme.

891

892 **Figure 4.** Nombre de particules de charbons de bois selon la profondeur dans les trois  
893 prélèvements de tourbe (B1, SR2 et SR3) effectués dans le bourbier forestier du site  
894 d'étude T83 (A), modèle bayésien âge-profondeur ajusté à partir de 14 datations au  
895 radiocarbonate (B) et taux d'accumulation de la tourbe en fonction de la profondeur (C).  
896 Les astérisques indiquent les dates provenant de macrorestes ligneux (excavation de  
897 Mondou Laperrière et al. [en évaluation]) alors que les autres dates proviennent de  
898 charbons de bois (prélèvements B1, SR2 et SR3).

899

900 **Figure 5.** Dates en années calendaires (avant 1950) et nombre de pièces identifiées de  
901 chaque taxon en fonction de la profondeur dans le bournier forestier. Macrofossiles de  
902 charbons de bois extraits des prélèvements B1, SR2 et SR3 (A). Macrorestes ligneux  
903 identifiés dans l'excavation de Mondou Laperrière et al. (en évaluation) (B).

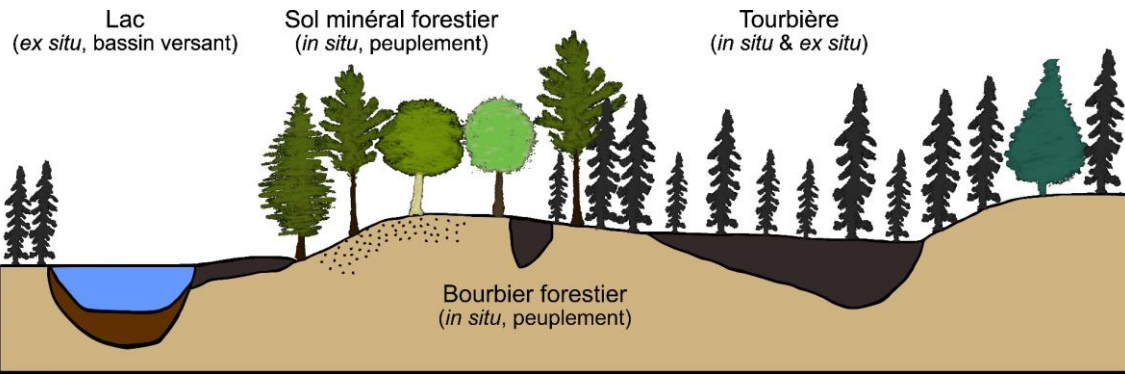
904

905 **Figure 6.** Distribution des probabilités cumulées des dates étalonnées de 19 pièces  
906 fossiles (charbons et macrorestes ligneux) au site d'étude T83. Les symboles « + »  
907 indiquent les âges médians et leur couleur représente les différents taxa identifiés : *Picea*  
908 sp. (vert), *Pinus strobus* (rouge) et *Abies balsamea* (bleu).

909

910 **Figure 7.** Années d'établissements minimales des érables rouges (*Acer rubrum*;  
911 bâtonnets rouges) et des bouleaux blancs (*Betula papyrifera*; bâtonnets jaunes) dominants  
912 dans le peuplement forestier adjacent au bournier du site d'étude T83. Les billots de bois  
913 indiquent une coupe forestière à la fin des années 1940.

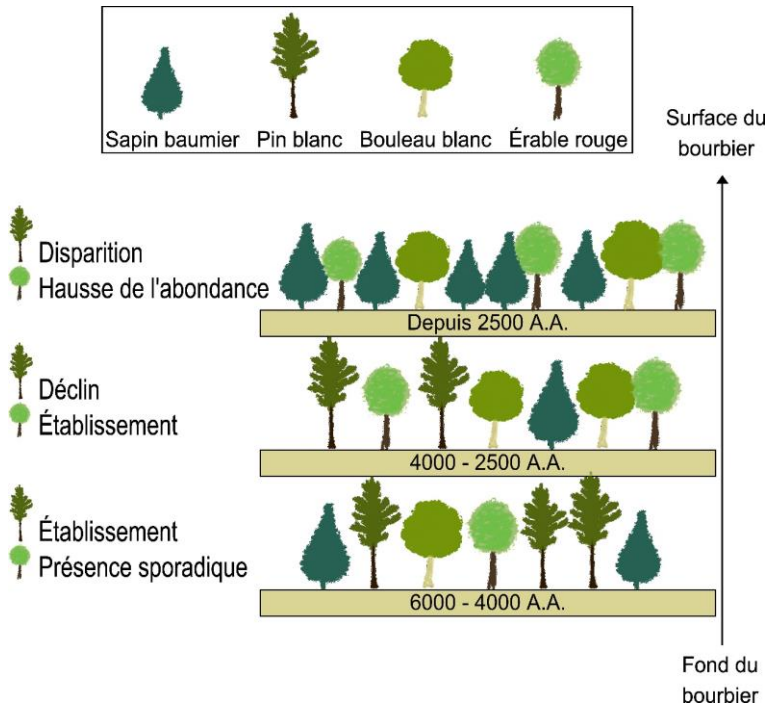
914



915

916 Figure 1

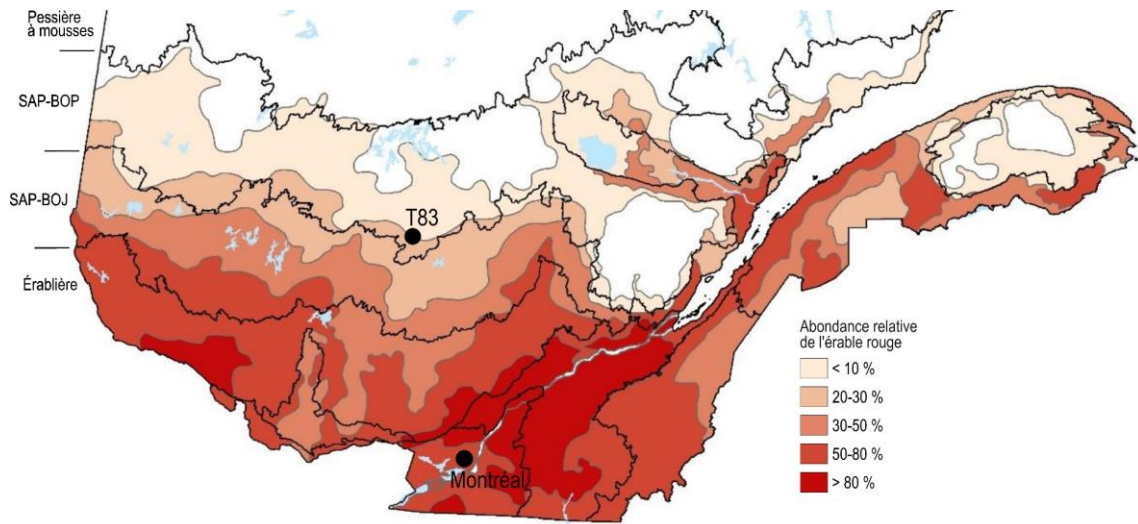
917



918

919 Figure2

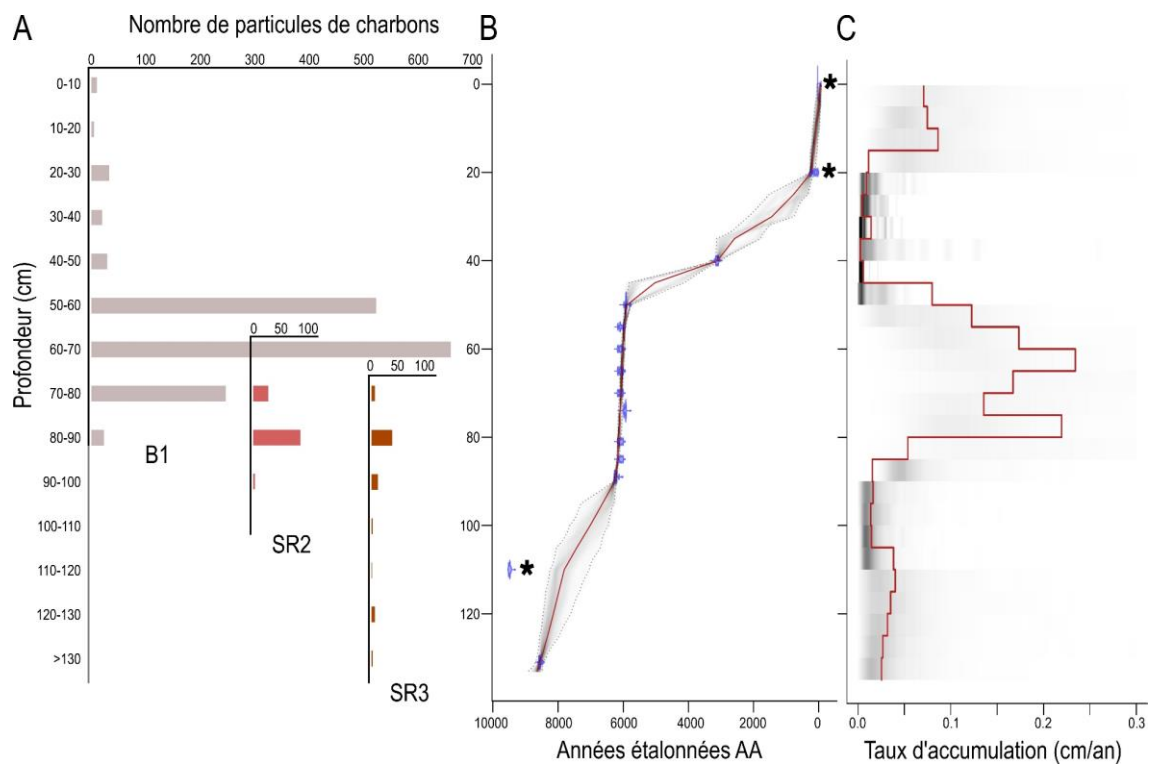
920



921

922 Figure 3

923

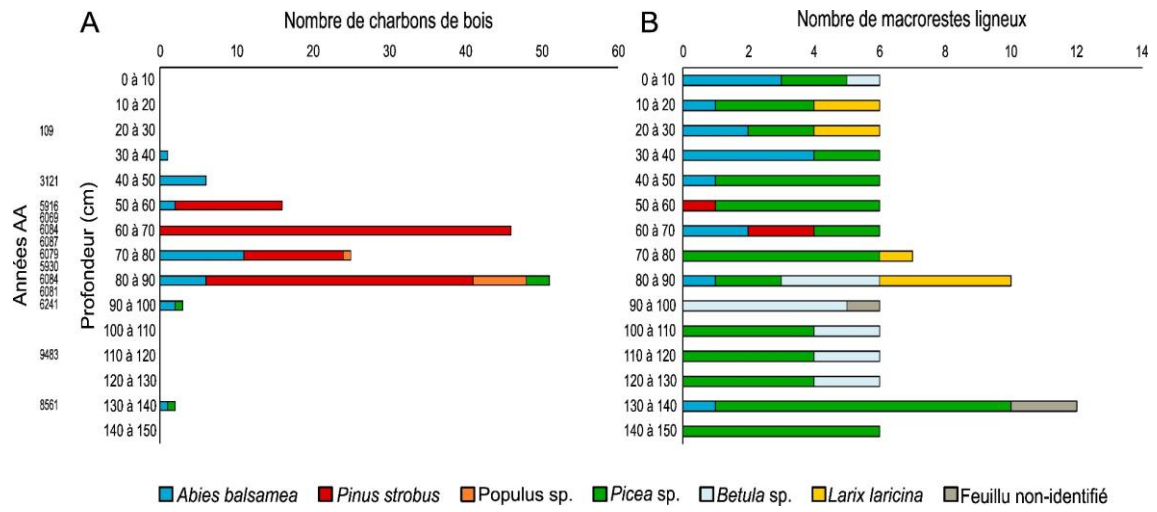


924

925 Figure 4

926

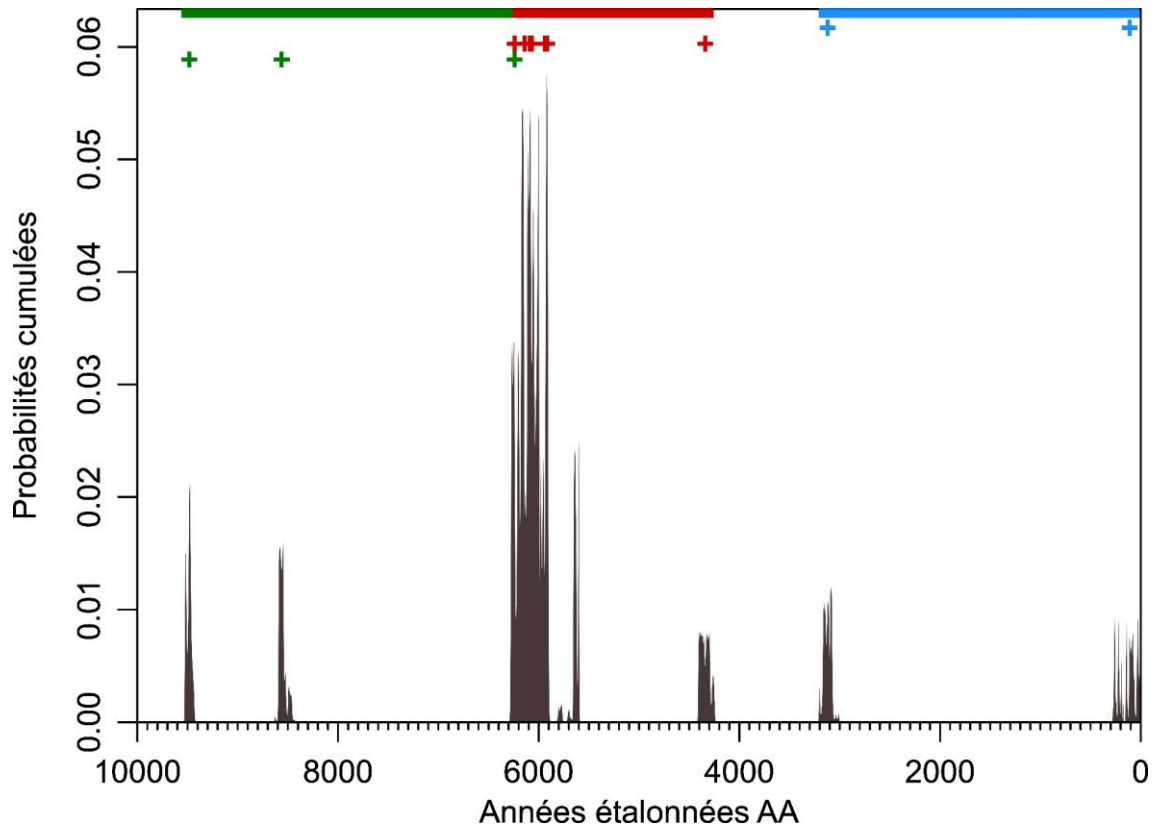




927

928 Figure 5

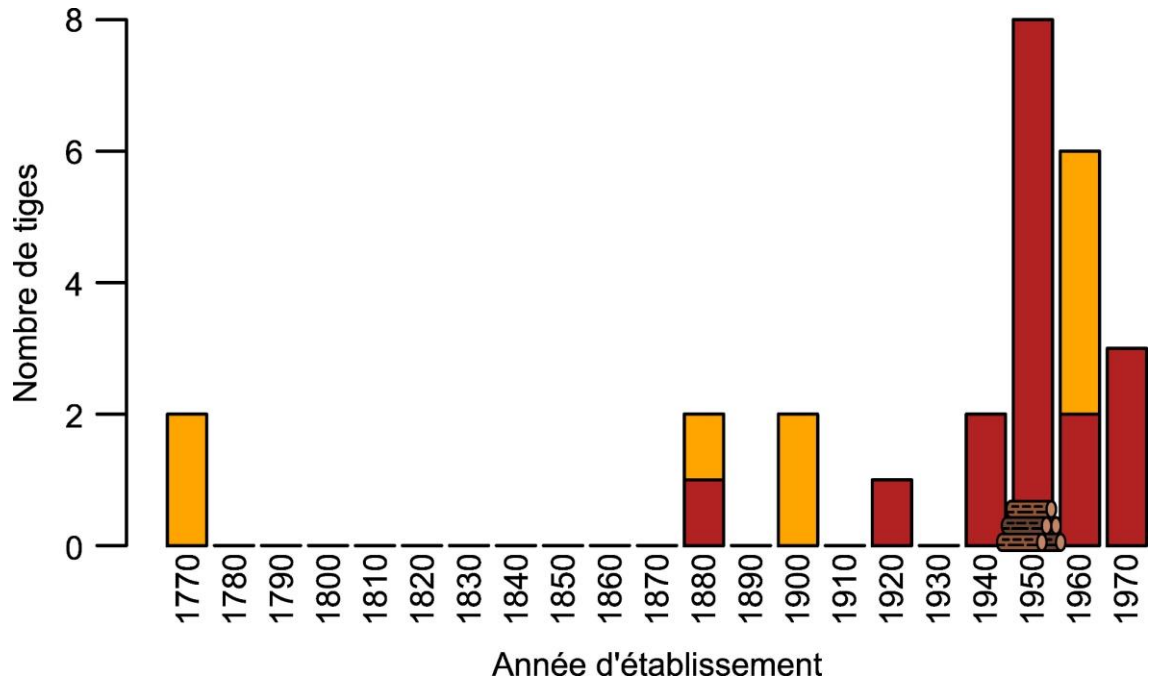
929



930

931 Figure 6

932



933

934 Figure 7