DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE DES CONIFÈRES BORÉAUX : ENTRE ADAPTATION ET MIGRATION POSTGLACIAIRE

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© Lisa Nondier

Août 2026

Composition du jury :

France Dufresne, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski (UQAR)

Guillaume de Lafontaine, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski (UQAR)

Julie Godbout, examinatrice externe, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs

Dépôt initial le 25 avril 2026 Dépôt final le 18 août 2026

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

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur de recherche, Guillaume de Lafontaine, pour la confiance qu'il m'a accordée dès le début de ce projet, ainsi que pour sa présence et sa disponibilité tout au long de mon parcours. J'ai été sincèrement honorée d'intégrer ton laboratoire et de pouvoir évoluer dans un environnement aussi stimulant. Les résultats inattendus que nous avons obtenus m'ont permis de pousser ce projet au-delà de ce que nous avions imaginé, et ton soutien a été déterminant à chaque étape. Ta passion et ton exigence m'ont amenée à approfondir ce travail et tu m'as encouragée à aller plus loin que je ne l'aurais fait autrement

Je souhaite remercier également toutes les personnes qui ont été présentes sur le terrain avec moi et m'ont aidée dans ma récolte de données malgré les difficultés rencontrées. Frédérique Bergeron, Ariane Langlois, Jeanne Léger, Patrice Blaney et Alice Desaulniers, sans vous tous, je n'aurais pas été en mesure de réaliser ce projet.

Un merci tout particulier à Muriel Deslauriers qui m'a prise sous son aile dès le début de ma maîtrise et a toujours été là pour me prodiguer des conseils judicieux. Ta rigueur et ta bienveillance ont été d'un soutien incroyable. Ton aide et celle de Gabriela Rincón Pinilla lors dans mes extractions m'ont été précieuses. Je remercie aussi Alice Atikessé pour m'avoir aidée à mettre un pied dans les analyses numériques, sans toi, je n'aurais jamais su par où commencer.

Merci à tous les membres du laboratoire qui ont été présents pendant toutes les étapes de mon projet et qui m'ont permis de ne jamais baisser les bras. Philippe, Magalie, Gabriela, Deisy, Léa, Cassandra, Cyprien et Jean-Christophe merci d'avoir évolués dans ce laboratoire avec moi et pour tous les fous rires que nous avons pu avoir, sans vous, ça n'aurait pas été pareil ! Un merci particulier à Anthony, pour ta présence constante tout au long de ce parcours, ton

soutien dans les bons comme dans les moments difficiles. Nous l'avons fait ensemble, chacun dans notre propre projet, mais toujours présents l'un pour l'autre.

Enfin, je tiens à remercier ma famille qui m'a toujours soutenue dans mes aventures et m'a encouragée à traverser l'océan. Merci Maman, Papa, Marie et Néna d'être toujours là pour moi, malgré la distance et le décalage horaire.

RÉSUMÉ

Les expansions postglaciaires ont façonné la structure génétique des espèces boréales, où l'on s'attend généralement à une diminution progressive de la diversité du centre des aires de répartition vers les marges en raison d'effets fondateurs successifs. Cette étude évalue la variation de la diversité génétique le long d'un gradient latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec chez trois espèces de conifères boréaux (*Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina*), afin de tester la prédiction classique d'érosion génétique le long d'une voie de colonisation postglaciaire et d'examiner la signature potentielle du tri spatial au front d'expansion. À partir de données génomiques obtenues par génotypage DArTseq, nous avons estimé plusieurs indices de diversité pour trois jeux de données : l'ensemble des loci, les loci neutres et les loci non-neutres. Ces derniers ont été identifiés via une approche intégrant cinq méthodes de détection de loci aberrants fondées sur la signature de la sélection et les associations génotype-environnement et génotype-phénotype. Contrairement à la prédiction classique, aucune diminution de la diversité génétique n'est observée le long du gradient pour les trois espèces. La diversité des loci non-neutres est significativement plus élevée que celle des loci neutres et atteint même un maximum dans les populations les plus nordiques chez *P. glauca* et *L. laricina*, alors que *P. mariana* ne présente pas ce patron. Une association significative entre certains génotypes et la charge alaire est détectée chez *P. glauca*, suggérant un lien entre variation génétique et traits de dispersion. Ces résultats ne soutiennent pas l'hypothèse d'une érosion de la diversité génétique le long des voies de migration postglaciaire, mais suggèrent que le flux de gènes à longue distance, combiné au tri spatial, peut contribuer au maintien voire à l'enrichissement local de la diversité. Ils mettent en évidence des contrastes entre espèces selon leur dynamique d'expansion et soulignent l'importance des processus démographiques et éco-évolutifs dans la variation de la diversité génétique.

Mots clés : diversité génétique, migration postglaciaire, front d'expansion, tri spatial, conifères boréaux, génomique des populations

ABSTRACT

Postglacial expansions have shaped the genetic structure of boreal species, for which a gradual decline in diversity from the center of the distribution range toward the margins is generally expected as a result of successive nested founder effects. This study assesses variation in genetic diversity along a 1250 km latitudinal gradient in western Québec across three boreal conifer species (*Picea mariana*, *Picea glauca*, and *Larix laricina*), in order to test the prediction of genetic erosion along a postglacial colonization pathway and to assess the putative role of spatial sorting at the expansion front. Using genomic data generated by DArTseq genotyping, we estimated multiple diversity indices for three datasets: all loci, neutral loci, and non-neutral loci. The latter were identified using an integrative approach combining five outlier-detection methods based on signatures of selection as well as genotype–environment and genotype–phenotype associations. Contrary to the classical prediction, no decline in genetic diversity was detected along the latitudinal gradient in any of the three species. Diversity at non-neutral loci was significantly higher than at neutral loci and reached a maximum in the northernmost populations of *P. glauca* and *L. laricina*, whereas *P. mariana* did not exhibit this pattern. A significant association between specific genotypes and wing loading was detected in *P. glauca*, suggesting a link between genetic variation and dispersal traits. These results do not support the mainstream hypothesis of genetic diversity erosion along postglacial migration routes, but instead suggest that long-distance gene flow, combined with spatial sorting, may contribute to the maintenance or even local enrichment of genetic diversity. They also highlight interspecific contrasts associated with expansion dynamics and underscore the importance of demographic and eco-evolutionary processes in shaping patterns of genetic diversity.

Keywords: genetic diversity, postglacial migration, expansion front, spatial sorting, boreal conifers, population genomics

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS vii

RÉSUMÉ x

ABSTRACT xii

TABLE DES MATIÈRES xiv

LISTE DES TABLEAUX xvi

LISTE DES FIGURES xviii

LISTE DES ABRÉVIATIONS xxi

CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

1.1 DE LA GÉNÉTIQUE CLASSIQUE À LA GÉNOMIQUE MODERNE 1

1.2 DYNAMIQUES POSTGLACIAIRES ET VARIATIONS GÉNÉTIQUES 2

1.3 PARADOXE DE LA COLONISATION ET RÔLE DU TRI SPATIAL 3

1.4 CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE : LA RÉGION DE LA BAIE D'HUDSON 4

1.5 ESPÈCES À L'ÉTUDE 5

1.6 OBJECTIFS GÉNÉRAUX 7

CHAPITRE 2 DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE DES CONIFÈRES BORÉAUX : ENTRE ADAPTATION ET MIGRATION POSTGLACIAIRE 9

2.1 RÉSUMÉ 9

2.2 INTRODUCTION 11

2.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES 16

2.3.1 Espèces étudiées 16
2.3.2 Plan d'échantillonnage et secteur d'étude 17
2.3.3 Extraction d'ADN et séquençage 20
2.3.4 Structure et diversité génétique 21
2.3.5 Balayage génomique 22

2.3.6 Variation des fréquences génotypiques le long du gradient latitudinal 25
2.3.7 Association génotype-phénotype 25
2.3.8 Annotations fonctionnelles 26

2.4 RÉSULTATS 26

2.4.1 Données génomiques 26
2.4.2 Loci aberrants 27
2.4.3 Statistiques descriptives de la diversité génétique 29
2.4.4 Variation des fréquences génotypiques le long du gradient latitudinal 37
2.4.5 Associations génotype-phénotype 40

2.5 DISCUSSION 41

2.5.1 Absence de perte de diversité génétique 41
2.5.2 Différence entre diversité non-neutre et neutre 45
2.5.3 Tri spatial 46

2.6 CONCLUSION 48

CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE 53

3.1 PRINCIPAUX RÉSULTATS OBTENUS 53

3.2 LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVES FUTURES DE RECHERCHE 55

ANNEXES 59

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 65

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Nombre d'individus échantillonnés et retenus après filtrage, par site et par espèce, le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada), ainsi que le nombre final de loci retenus par espèce. 19

Tableau 2. Indices de diversité génétique (Ar, H_O et H_E) et de diversité nucléotidique (π), D de Tajima (TD) et coefficient de consanguinité (F_{IS}) par site et par espèce, calculés à partir de l'ensemble du jeu de donnée (C), du jeu de loci neutres (N) et du jeu de loci non-neutres (NN). 31

Tableau 3. Nombre et proportion (%) de loci présentant au moins une association génotype × population statistiquement significative, identifiée par les tests du χ^2. Les résultats sont rapportés par population et par espèce, pour les jeux de loci neutres (N) et non-neutres (NN). 38

Tableau S1. Différenciation génétique (F_{ST}) par paires de populations pour le jeu de données complet, neutre et non-neutre chez l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et le mélèze laricin (*Larix laricina*) échantillonnés le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada)..... 59

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Localisation des sites d'échantillonnage le long d'un transect latitudinal de 1250 km traversant plusieurs domaines bioclimatiques allant de la forêt tempérée nordique jusqu'à la limite des arbres dans l'ouest du Québec, Canada. Le mélèze laricin (*Larix laricina*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*P. mariana*) ont été échantillonnés dans les sites indiqués par les cercles bleus. Seule l'épinette noire a pu être échantillonnée avec un nombre d'individus permettant une analyse robuste au site BON, représenté par un cercle rouge 18

Figure 2. Diagrammes de Venn illustrant le nombre de loci aberrants signalés par cinq approches de balayage génomique (RDA, $LFMM_{enviornnement}$, $LFMM_{phénotype}$, PCAdapt et BayeScan). Pour l'épinette noire (a) et l'épinette blanche (b), les approches de LFMM basées sur l'environnement et sur le phénotype ont été utilisées. Pour le mélèze laricin (c), uniquement l'approche LFMM basée sur l'environnement a été employée 28

Figure 3. Indices de diversité génétique et nucléotidique, *D* de Tajima, coefficient de consanguinité et indice de fixation à plusieurs sites d'échantillonnage de *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina* répartis le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada). Pour chaque espèce, toutes les statistiques descriptives ont été calculées indépendamment à partir du jeu de loci neutres (orange) et du jeu de loci non-neutres (bleu). 34

Figure 4. Proportion (%) de loci présentant au moins une association génotype × population statistiquement significative, identifiée par les tests du χ^2 pour les jeux de loci neutres (orange) et non-neutres (bleu), à plusieurs sites d'échantillonnage de *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina* répartis le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada). 39

Figure 5. Charge alaire moyenne des graines d'épinette blanche (Picea glauca) des 92 individus échantillonnés dans 10 populations le long d'un transect latitudinal de 1100 km dans l'ouest du Québec (Canada) selon les génotypes observés aux 20 loci candidats à fort soutien. Les génotypes sont classés comme homozygote majeur (0/0), hétérozygote (0/1), homozygote mineur (1/1). Les diagrammes en boîte de Tukey illustrent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur ; la longueur des moustaches

vaut 1,5× l'écart interquartile. L'astérisque (*) indique une différence statistiquement significative.. 40

LISTE DES ABRÉVIATIONS

c.	*Circa*, « environ »
p.ex.	« par exemple »
Ar	Richesse allélique
$\boldsymbol{F_{IS}}$	Indice de consanguinité
$\boldsymbol{F_{ST}}$	Indice de fixation
$\boldsymbol{H_E}$	Hétérozygotie attendue
$\boldsymbol{H_O}$	Hétérozygotie observée
T*D*	D de Tajima
$\boldsymbol{\pi}$	Diversité nucléotidique
EPB	Épinette blanche (*Picea glauca*)
EPN	Épinette noire (*Picea mariana*)
MEL	Mélèze laricin (*Larix laricina*)
MOL	Site d'échantillonnage : « Mont-Laurier »
VER	Site d'échantillonnage : « Réserve faunique La Vérendrye »
AMO	Site d'échantillonnage : « Amos »
MAT	Site d'échantillonnage : « Matagami »
EAS	Site d'échantillonnage : « Eastmain »

WEM Site d'échantillonnage : « Wemindji »

CHI Site d'échantillonnage : « Chisasibi »

KUU Site d'échantillonnage : « Kuujjuarapik-Whapmagoostui »

UMI Site d'échantillonnage : « Umiujaq »

BON Site d'échantillonnage : « Rivière Boniface »

CHAPITRE 1
INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 DE LA GÉNÉTIQUE CLASSIQUE À LA GÉNOMIQUE MODERNE

Depuis le 19e siècle, les avancées en génétique ont profondément transformé notre compréhension de la diversité du vivant et des processus évolutifs qui la façonnent. Les premières études de la variation génétique, menées par Mendel (1865), reposaient principalement sur l'observation de caractères phénotypiques. Bien que fondatrices, ces approches étaient limitées aux caractères présentant des variations facilement mesurables, souvent associés à un nombre restreint de loci, et ne permettaient pas d'appréhender la complexité de caractères influencés par de multiples gènes et par l'environnement.

L'arrivée des premiers outils moléculaires tels que les allozymes (Harris, 1966; Lewontin et Hubby, 1966) ou les microsatellites (Weber et May, 1989) a permis d'accéder directement à la variation génétique, indépendamment des phénotypes. Ces marqueurs ont permis d'estimer avec fiabilité des paramètres clés tels que l'hétérozygotie et la structure génétique des populations, ainsi que de quantifier plus précisément des processus évolutifs, notamment le flux de gènes ou la dérive génétique (Allendorf et Phelps, 1981; Cornuet et Luikart, 1996; Nei, 1973; Slatkin, 1985). Néanmoins, ces outils restent limités par le faible nombre de loci analysés et leur capacité restreinte à détecter les processus adaptatifs (Allendorf et al., 2010).

L'avènement du séquençage à haut débit (NGS) au début des années 2000 a permis de renouveler les études en génétique, et notamment en génétique des populations. Ces technologies permettent aujourd'hui d'analyser simultanément des milliers de loci, y compris chez les espèces non-modèles (Ekblom et Galindo, 2011; Mardis, 2008). Des approches telles que le RADseq (Restriction site-associated DNA sequencing ; Baird et al., 2008), le GBS

(Genotyping-by-sequencing ; Elshire et al., 2011) ou encore le DArTseq (Diversity Array Technology sequencing, Kilian et al., 2012) permettent de générer un grand nombre de marqueurs SNPs (single nucleotide polymorphism), offrant un échantillonnage du génome à haute densité. Cette transition vers la génomique a considérablement renouvelé l'écologie évolutive, rendant possible l'intégration conjointe des données génétiques, environnementales et phénotypiques pour mieux comprendre les processus adaptatifs (Hoban et al., 2016; Savolainen et al., 2013). Ces approches permettent également de reconstruire les dynamiques historiques des populations, notamment en lien avec les grandes fluctuations climatiques du passé, telles que les cycles glaciaires du Quaternaire (Avise, 2000; Hewitt, 2000).

1.2 DYNAMIQUES POSTGLACIAIRES ET VARIATIONS GÉNÉTIQUES

Depuis le début du Quaternaire, les alternances de périodes glaciaires et interglaciaires ont profondément modelé la distribution des espèces. Lors des phases glaciaires, de vastes portions de continents ont été recouvertes de glace, contraignant les espèces à se réfugier dans des zones plus favorables, souvent situées à des latitudes plus méridionales (Hewitt, 2000; Petit et al., 2003; Webb et Bartlein, 1992). Ces contractions d'aire de répartition ont entraîné une fragmentation des populations initiales et une concentration de leur diversité génétique au sein des refuges glaciaires (Petit et al., 2003).

À la fin de la dernière période glaciaire, le réchauffement amorcé au Tardiglaciaire (19 ka) a conduit au retrait progressif des glaciers, ouvrant de vastes territoires à la recolonisation. Cette phase d'expansion postglaciaire a permis aux espèces de coloniser les régions nouvellement disponibles, façonnant durablement leur diversité génétique (Petit et al., 2002; Schmitt, 2007). Cette expansion laisse encore aujourd'hui des signatures détectables, notamment sous forme de gradients de diversité (Excoffier et al., 2009; Excoffier et Ray, 2008; Petit et al., 2003). En effet, la migration des espèces s'accompagne généralement d'une diminution progressive de leur diversité génétique le long des voies de colonisation, en raison d'effets fondateurs successifs (Bialozyt et al., 2006; Excoffier et al., 2009; Hewitt, 2000; Ibrahim et al., 1996; Nathan, 2006; Petit et al., 2003). Cette érosion

génétique peut limiter le potentiel adaptatif des populations situées en marge d'aire de répartition, en particulier dans un contexte de changements climatiques rapides (Gilbert et al., 2018; IPCC, 2023; C. P. Nadeau et Urban, 2019; Peischl et al., 2015). Comprendre l'héritage génétique de ces dynamiques historiques est donc essentiel pour anticiper les réponses éco-évolutives des espèces aux conditions environnementales actuelles et futures.

1.3 PARADOXE DE LA COLONISATION ET RÔLE DU TRI SPATIAL

Malgré ces contraintes, de nombreuses espèces végétale ont démontré une capacité remarquable à coloniser rapidement de nouveaux territoires après les glaciations (Davis, 1981; Huntley et Birks, 1983). Ce constat est à l'origine du paradoxe de Reid qui souligne l'écart entre vitesse de migration observée dans les archives paléoécologiques et celles attendues à partir des capacités de dispersion mesurées sur des graines modernes (Clark et al., 1998).

Parmi les mécanismes proposés pour expliquer ce paradoxe, le tri spatial constitue un cadre éco-évolutif particulièrement pertinent. Ce processus repose sur une accumulation non aléatoire de traits phénotypiques associés à la dispersion chez les individus situés au front de colonisation, sans nécessairement refléter un avantage adaptatif dans l'environnement local (Miller et al., 2020; Phillips et Perkins, 2019; Shine et al., 2011). Ces individus pionniers se reproduisent entre eux, ce qui entraîne, au fil des générations, une augmentation de la capacité de dispersion et donc de la vitesse de migration en marge de l'espèce (Bouin et al., 2012; Travis et Dytham, 2002).

Bien que largement documenté chez les modèles animaux, la dynamique du tri spatial demeure encore peu explorée chez les plantes (Forsman et al., 2011; Hughes et al., 2007; Kelehear et Shine, 2020). Néanmoins, certaines études suggèrent que des traits liés à la dispersion des propagules pourraient jouer un rôle similaire dans la structuration des fronts d'expansion (Bergeron, 2025; Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024). La combinaison de données génétiques et phénotypiques offre ainsi une opportunité unique de tester empiriquement ce processus.

1.4 CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE : LA RÉGION DE LA BAIE D'HUDSON

La région de la baie d'Hudson constitue un système d'étude particulièrement pertinent pour analyser les dynamiques postglaciaires et les processus écologiques à grande échelle. Lors du dernier maximum glaciaire (23-19 ka), cette région était entièrement recouverte par l'Inlandsis laurentidien (Ritchie, 2004; Williams, 2003). À la suite de ce maximum, le retrait de la calotte glaciaire s'est amorcé et s'est poursuivi jusqu'au début de l'Holocène, atteignant la baie d'Hudson vers 8 ka (Dyke et Prest, 1987; Lajeunesse et Allard, 2003; Ullman et al., 2016). Cela a ainsi donné lieu à une recolonisation progressive, offrant un cadre spatio-temporel unique pour étudier les processus de migration des espèces et la diversité génétique des populations issues des refuges glaciaires (Hewitt, 2000; Petit et al., 2003). Au-delà de cette dynamique initiale, la région se distingue par un relèvement glacio-isostatique encore actif. Ce soulèvement progressif de la lithosphère en réponse à la fonte finale de la masse glaciaire entraîne l'émergence continue de nouvelles surfaces terrestres, générant une chronoséquence naturelle où l'âge des substrats augmente avec la distance au littoral (Caccianiga et Payette, 2006; Lajeunesse et Allard, 2003; Laliberté et Payette, 2008).

Depuis plusieurs décennies, la baie d'Hudson a fait l'objet de nombreux travaux en écologie et écologie évolutive, contribuant à en faire un système de référence pour l'étude des dynamiques boréales. Des recherches ont permis d'inférer l'établissement de l'épinette blanche (*Picea glauca*) le long de la chronoséquence de surfaces récemment exondées, avec des individus jeunes observés à proximité du littoral et des peuplements plus anciens plus en retrait dans les terres (Caccianiga et Payette, 2006; Laliberté et Payette, 2008). D'autres études ont contribué à mieux comprendre les mécanismes de dispersion, d'établissement et de recrutement des arbres, en lien avec les dynamiques d'expansion postglaciaire pour l'épinette blanche et l'épinette noire (*Picea mariana*) (Caccianiga et Payette, 2006; Lescop-Sinclair et Payette, 1995; Payette et Filion, 1985).

1.5 ESPÈCES À L'ÉTUDE

Dans la continuité de ces travaux, la présente étude s'intéresse à trois espèces arborescentes emblématiques de la forêt boréale, soit l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et le mélèze laricin (*Larix laricina*). Ces espèces, bien que partageant une distribution transcontinentale largement chevauchante et des caractéristiques écologiques communes, présentent des différences marquées en termes de stratégies de dispersion, de réponses aux perturbations et de dynamiques de colonisation, offrant ainsi un cadre comparatif pertinent.

L'épinette noire est l'une des espèces dominantes de la forêt boréale nord-américaine, occupant une grande diversité de milieux, allant des tourbières aux sols minéraux bien drainés. Elle atteint sa plus forte abondance dans la pessière à mousses, où elle constitue l'essentiel de la couverture forestière (Burns et Honkala, 1990; Viereck et al., 1990). Vers le nord, sa présence se maintient dans des formations plus ouvertes, telles que la pessière à lichens et la toundra forestière (Payette et Delwaide, 2018). Des relevés paléopolliniques et l'étude de macrofossiles indiquent que, à l'est de la baie d'Hudson, dans la région de la rivière Boniface (58°N), l'épinette noire a atteint sa limite septentrionale il y a environ 6000 ans (Payette et al., 2022; Payette et Lavoie, 1994). Depuis cette période, la position de cette limite nordique est demeurée stable, sans expansion significative au cours des 3000 dernières années. L'épinette noire présente également une forte capacité de régénération après perturbation, notamment grâce à ses cônes sérotineux. Situés à la cime des arbres, ils libèrent leurs graines de façon discontinue ou lors des épisodes de feux (Viereck et al., 1990). Cette stratégie adaptatrice lui permet de dominer une grande part de la forêt boréale du nord-est de l'Amérique du Nord, zone principalement dynamisée par les feux de forêts (Bergeron et al., 1999; Greene et al., 1999).

L'épinette blanche occupe surtout un rôle d'espèce compagne de la sapinière méridionale bien qu'elle puisse localement former des peuplements dominants (de Lafontaine et Payette, 2010). Elle se retrouve préférentiellement sur des sites bien drainés et montre une faible tolérance au feu, ce qui limite son expansion dans des pessières

intérieures dominées par un régime de feux récurrent (Burns et Honkala, 1990; Greene et al., 1999). En revanche, cette espèce trouve des conditions favorables dans les secteurs plus humides du Québec maritime ainsi que le long des littoraux de la Baie James et de la Baie d'Hudson (Parisien et Sirois, 2003; Payette, 1993). Contrairement à l'épinette noire, l'épinette blanche est encore en cours d'expansion vers le nord dans ces régions (Payette, 1993). Cette dynamique est notamment facilitée par le relèvement glacio-isostatique, qui génère en continu de nouveaux habitats colonisables le long des côtes (Caccianiga et Payette, 2006; Laliberté et Payette, 2008).

Le mélèze laricin est un conifère caducifolié, pionnier et peu tolérant à l'ombre, son abondance diminue donc avec l'âge du peuplement (Gower et Richards, 1990). Il colonise une grande variété de conditions édaphiques et climatiques, mais il se retrouve en peuplement monospécifique dans des sites marginaux et stressant, tels que les tourbières, les affleurements rocheux pauvres ou les limites arctiques et alpines, endroits où les autres espèces boréales ne peuvent s'établir (Schmidt, 1995; Schmidt et McDonald, 1995). En forêt boréale du nord-est américain, cette espèce coexiste souvent avec l'épinette noire dans des peuplements mixtes et domine la limite des arbres, où sa stratégie pionnière lui confère un avantage compétitif (Payette et Delwaide, 2018). Tout comme l'épinette blanche, le mélèze laricin est encore en cours de colonisation le long de la Baie d'Hudson (Payette, 1993).

Au-delà de leurs différences écologiques, ces trois espèces partagent une histoire biogéographique complexe, marquée par l'existence de multiples refuges durant le dernier maximum glaciaire. Les relevés phylogéographiques suggèrent l'existence de plusieurs lignées génétiquement différenciées, provenant d'au moins deux refuges distincts au sud de l'Inlandsis laurentidien (Anderson et al., 2006; Campos et al., 2024; de Lafontaine et al., 2010; Gérardi et al., 2010; Jaramillo-Correa et al., 2004; Napier et al., 2020; Warren et al., 2016). Chez l'épinette blanche, une lignée issue d'un refuge situé à l'est des Appalaches contribuerait à sa distribution actuelle à l'est des Grands-Lacs, tandis que chez l'épinette noire et le mélèze laricin, les populations actuelles seraient majoritairement issues de refuges méridionaux, malgré la possible contribution de refuges cryptiques plus nordiques

(de Lafontaine et al., 2010; Gérardi et al., 2010; Jaramillo-Correa et al., 2004; Warren et al., 2016).

Ainsi, ces trois espèces présentent des trajectoires de colonisation contrastées, tant du point de vue de leur vitesse d'expansion que de leur statut actuel le long du gradient latitudinal. L'épinette noire, dont l'expansion semble stabilisée, contraste avec l'épinette blanche et le mélèze laricin, qui poursuivent encore leur progression vers le nord. Ces différences, combinées à leurs stratégies écologiques distinctes, offrent une opportunité unique d'explorer l'influence conjointe de l'histoire démographique et des processus éco-évolutifs contemporains sur leur diversité génétique.

1.6 OBJECTIFS GÉNÉRAUX

Cette étude a pour objectif principal d'analyser comment la migration postglaciaire combinée à des mécanismes éco-évolutifs contemporains, tels que le tri spatial, influence la diversité génétique chez trois espèces de conifères boréaux à large distribution transcontinentales (*Picea mariana, Picea glauca* et *Larix laricina*). Dans un premier temps, nous estimerons la diversité génétique totale ainsi que ses composantes neutre et non-neutre le long d'un gradient de colonisation postglaciaire, allant du centre de l'aire de répartition jusqu'à la marge nordique de chaque espèce. Nous formulons l'hypothèse que la diversité, qu'elle soit neutre ou non-neutre, diminue progressivement avec l'augmentation de la latitude, ce patron étant attendu à la suite d'effets fondateurs successifs le long de la voie de migration postglaciaire (Hewitt, 2000). Dans un second temps, nous utiliserons des approches de balayage génomique afin de détecter, chez l'épinette blanche, une signature génomique compatible avec les effets du tri spatial mesurés dans l'étude de Bergeron (2025), qui révèle une capacité de dispersion des graines accrue à la limite nordique de l'espèce. Nous posons l'hypothèse que certains génotypes, potentiellement associés à des traits liés à la dispersion, seraient surreprésentés dans les populations situées en marge de l'aire de répartition. Ce travail vise donc à tester les prédictions classiques relatives aux effets de la migration postglaciaire (Hewitt, 2000) sur la diversité génétique neutre et adaptative tout en vérifiant

si la dynamique éco-évolutive peut contribuer à expliquer le paradoxe de Reid, concernant la rapidité de migration des espèces végétales (Clark et al., 1998).

CHAPITRE 2

DYNAMIQUE ÉCO-ÉVOLUTIVE DES CONIFÈRES BORÉAUX : ENTRE ADAPTATION ET MIGRATION POSTGLACIAIRE

2.1 RÉSUMÉ

Les expansions postglaciaires ont façonné la structure génétique des espèces boréales, où l'on s'attend généralement à une diminution progressive de la diversité du centre des aires de répartition vers les marges en raison d'effets fondateurs successifs. Cette étude évalue la variation de la diversité génétique le long d'un gradient latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec chez trois espèces de conifères boréaux (*Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina*), afin de tester la prédiction classique d'érosion génétique le long d'une voie de colonisation postglaciaire et d'examiner la signature potentielle du tri spatial au front d'expansion. À partir de données génomiques obtenues par génotypage DArTseq, nous avons estimé plusieurs indices de diversité pour trois jeux de données : l'ensemble des loci, les loci neutres et les loci non-neutres. Ces derniers ont été identifiés via une approche intégrant cinq méthodes de détection de loci aberrants fondées sur la signature de la sélection et les associations génotype-environnement et génotype-phénotype. Contrairement à la prédiction classique, aucune diminution de la diversité génétique n'est observée le long du gradient pour les trois espèces. La diversité des loci non-neutres est significativement plus élevée que celle des loci neutres et atteint même un maximum dans les populations les plus nordiques chez *P. glauca* et *L. laricina*, alors que *P. mariana* ne présente pas ce patron. Une association significative entre certains génotypes et la charge alaire est détectée chez *P. glauca*, suggérant un lien entre variation génétique et traits de dispersion. Ces résultats ne soutiennent pas l'hypothèse d'une érosion de la diversité génétique le long des voies de migration postglaciaire, mais suggèrent que le flux de gènes à longue distance, combiné au tri spatial, peut contribuer

au maintien voire à l'enrichissement local de la diversité. Ils mettent en évidence des contrastes entre espèces selon leur dynamique d'expansion et soulignent l'importance des processus démographiques et éco-évolutifs dans la variation de la diversité génétique

2.2 INTRODUCTION

Depuis le début du Quaternaire (2,6 Ma), la biosphère est soumise à une alternance de périodes glaciaires froides et de périodes interglaciaires plus chaudes (Hewitt, 2000; Webb et Bartlein, 1992). Ces variations du climat ont continuellement modifié les conditions écologiques, poussant les populations naturelles à répondre par des ajustements éco-évolutifs assurant leur pérennité (de Lafontaine et al., 2018; C. P. Nadeau et Urban, 2019). Pour subsister, elles ont dû s'adapter localement aux nouvelles conditions de leur environnement et/ou migrer vers des habitats nouvellement favorables (Aitken et al., 2008; Davis et Shaw, 2001; Hewitt, 2000; Jackson et Overpeck, 2000). À l'heure actuelle, les pressions anthropiques sur l'environnement planétaire forcent, entre autres changements, un réchauffement climatique global (IPCC, 2023). Ce réchauffement est particulièrement marqué aux hautes latitudes (Saulnier-Talbot et al., 2024; Seddon et al., 2016). Par exemple, le biome boréal se réchauffe à un rythme au moins deux fois supérieur à la moyenne mondiale (Post et al., 2019).

La vélocité des changements globaux contemporains pourrait dépasser la capacité de migration naturelle des espèces, accentuant ainsi le rôle crucial de l'adaptation locale dans le maintien de la résilience des écosystèmes (Bertrand et al., 2011; Corlett et Westcott, 2013; Román-Palacios et Wiens, 2020; Svenning et Sandel, 2013). Une évolution adaptative rapide est possible lorsque les populations disposent d'une diversité génétique préexistante élevée (Frankham, 2005; Kardos et al., 2021; Kremer et al., 2025; Robert et al., 2024). À l'inverse, une réduction de cette diversité pourrait compromettre leur capacité à répondre efficacement aux pression de sélection imposées par les nouvelles conditions environnementales (Whitlock, 2000; Willi et al., 2013).

Chez les espèces boréales, le patrimoine génétique actuel est hérité des refuges glaciaires et façonné par la migration postglaciaire amorcée au Tardiglaciaire (*c.* 19 ka ; Davis et Shaw, 2001; de Lafontaine et al., 2018; Hewitt, 2000). Les modèles théoriques et empiriques postulent qu'une part de la diversité génétique s'est érodée le long des voies de colonisation lors de la migration postglaciaire, notamment en raison de la répétition

d'effets fondateurs pendant la progression du front de colonisation (Bialozyt et al., 2006; Excoffier et al., 2009; Hewitt, 2000; Ibrahim et al., 1996; Nathan, 2006; Petit et al., 2003). Cette perte de diversité génétique, qui s'accentue en cours de colonisation, pourrait compromettre le potentiel évolutif des populations situées à la marge froide de l'aire de répartition des espèces (Bontrager et al., 2021; Koski et al., 2019), en altérant à la fois la diversité génétique neutre et adaptative (Holderegger et al., 2006). Or, ces populations marginales sont généralement soumises à des pressions sélectives extrêmes, un isolement génétique accru et des contraintes écologiques aux limites de l'enveloppe de tolérance des espèces (Kawecki, 2008; Lesica et Allendorf, 1995). Malgré leur exposition à ces conditions suboptimales et un risque d'extinction élevé lié à la stochasticité démographique, ces populations peuvent néanmoins jouer un rôle clé dans la résilience des espèces et des écosystèmes, en abritant des traits adaptatifs rares ou en servant de points de départ pour la colonisation rapide de nouveaux territoires disponibles (Dial et al., 2022; Rehm et al., 2015). Toutefois, une variabilité génétique trop faible, ou l'accumulation de variants délétères, à la limite froide de répartition pourrait freiner, voire interrompre, l'expansion des aires de répartition aux fronts de colonisation (Gilbert et al., 2018; Nadeau et Urban, 2019; Peischl et al., 2015).

Ce constat soulève toutefois le paradoxe de Reid, selon lequel la vitesse de migration postglaciaire des espèces végétales, estimée à partir des données paléoécologiques, dépasse largement la vélocité maximale attendue selon la capacité de dispersion de leurs propagules (Clark et al., 1998). Ce décalage suggère la contribution de divers phénomènes complémentaires ayant favorisé la migration rapide, tels que la présence de microrefuges glaciaires cryptiques à proximité des zones recolonisées (de Lafontaine et al., 2014; Feurdean et al., 2013; Gavin et al., 2014), l'occurrence d'événement rares de dispersion à longue distance (Fernandez et al., 2021; Nathan et al., 2002), ainsi que le processus éco-évolutif du tri spatial (Phillips et al., 2008; Shine et al., 2011).

Le modèle éco-évolutif du tri spatial (*spatial sorting*) implique une interaction dynamique entre la migration et l'évolution qui s'opère au front d'expansion des espèces,

indépendamment de la sélection naturelle (Shine et al., 2011). Ce processus repose sur l'accumulation non aléatoire de traits phénotypiques favorisant la dispersion chez les individus situés au front d'expansion, sans égard à leur valeur adaptative (Miller et al., 2020; Phillips et Perkins, 2019; Shine et al., 2011). Au cours de la migration, seuls quelques individus dotés de ces « traits de dispersion » atteignent le front de colonisation, tandis que la majorité reste en retrait et contribue plutôt à la densification locale des populations nouvellement établies (Excoffier et al., 2009; Phillips et al., 2010; Slatkin et Excoffier, 2012). Les individus pionniers, isolés au front, se reproduisent entre eux, ce qui favorise l'accumulation progressive des traits héréditaires liés à la dispersion dans les générations suivantes (Hughes et al., 2007; Travis et Dytham, 2002). À mesure que l'aire de répartition progresse, les générations successives accumulent ainsi ces traits de dispersion « en surfant sur la vague » d'expansion (Shine et al., 2011, 2021). Ce mécanisme, qui se répète à chaque génération au front d'expansion, contribue à accélérer la vitesse de migration (Bouin et al., 2012; Travis et Dytham, 2002).

Le tri spatial amplifie les traits héréditaires liés à la dispersion au fil des générations qui se succèdent dans l'espace, tandis que la sélection amplifie les traits héréditaires liés au succès reproducteur et de survie au fil des générations qui se succèdent dans le temps (Miller et al., 2020; Phillips et Perkins, 2019; Pothier Guerra et de Lafontaine 2024; Shine et al., 2011). Bien que reposant sur des mécanismes évolutifs fondamentalement distincts, ces deux processus peuvent produire des signatures génomiques similaires, détectables par des approches de balayages génomique (Hoban et al., 2016; Rellstab et al., 2015). Toutefois, la signature génomique du tri spatial devrait se manifester uniquement dans les populations situées au front d'expansion, et les associations génotype-phénotype qui en découlent devraient concerner spécifiquement des traits liés à la dispersion.

Une étude récente menée le long d'un gradient latitudinal allant du sud de la forêt boréale jusqu'à la limite des arbres sur la côte est de la Baie d'Hudson apporte un appui empirique à l'hypothèse du tri spatial au front d'expansion postglaciaire chez les conifères boréaux. Bergeron (2025) a montré que le potentiel de dissémination des graines était plus

élevé à la limite nordique que dans les populations centrales chez deux espèces transcontinentales d'épinette (*Picea*). La variabilité des traits de dispersion observée entre populations d'une même espèce était également supérieure aux différences entre espèces, suggérant que certaines caractéristiques liées à la dissémination peuvent varier considérablement le long du gradient latitudinal. Ces résultats sont compatibles avec la prédiction selon laquelle les individus présentant des traits favorisant la dispersion pourraient être progressivement surreprésentés au front d'expansion. Toutefois, une variation phénotypique entre populations ne permet pas à elle seule de déterminer si ces différences reposent sur une composante génétique. La recherche de signatures génomiques associées aux traits de dispersion constitue donc une étape complémentaire permettant d'évaluer si la variation phénotypique observée s'accompagne de patrons génétiques compatibles avec l'hypothèse du tri spatial.

Cette étude vise à mieux comprendre comment la migration postglaciaire et les mécanismes éco-évolutifs contemporains, tels que le tri spatial, ont contribué à façonner la diversité génétique de trois espèces boréales transcontinentales (*Picea glauca, Picea mariana* et *Larix laricina*). Nous estimons d'abord la diversité génétique totale, neutre et non-neutre le long d'une voie de colonisation postglaciaire, depuis le cœur de l'aire de répartition jusqu'à la limite nordique de chacune des espèces. Nous posons l'hypothèse que la diversité génétique diminue graduellement avec l'augmentation de la latitude, tant pour la fraction neutre que non-neutre, en raison de l'érosion génétique causée par les effets fondateurs répétés pendant la migration postglaciaire (Hewitt, 2000). Ensuite, nous employons des approches de balayage génomique afin d'évaluer la possibilité de détecter une signature génomique cohérente avec la dynamique du tri spatial chez l'épinette blanche, tel que suggéré par l'étude empirique de traits phénotypiques réalisée par Bergeron (2025). Nous postulons que la détection de marqueurs aberrants, associés à des phénotypes de dispersion et particulièrement concentrés dans les populations situées au front d'expansion, pourrait constituer une signature moléculaire du tri spatial. Cette étude permettra non seulement de tester empiriquement les prédictions classiques sur les conséquences évolutives de la migration postglaciaire (Hewitt, 2000), mais aussi

d’éclairer les mécanisme éco-évolutifs susceptibles de contribuer à la résolution du paradoxe de Reid de la migration rapide des plantes (Clark et al., 1998).

2.3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.3.1 Espèces étudiées

Cette étude porte sur trois espèces de conifères boréaux nord-américains qui s'étendent de Terre-Neuve jusqu'à l'Alaska : l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et le mélèze laricin (*Larix laricina*). Pour chacune de ces trois espèces, les relevés phylogéographiques suggèrent l'existence de plusieurs lignées génétiquement différenciées, provenant de refuges glaciaires distincts au sud de l'Inlandsis laurentidien et de refuges nordiques situés en Béringie (Anderson et al., 2006; Campos et al., 2024; de Lafontaine et al., 2010; Gérardi et al., 2010; Jaramillo-Correa et al., 2004; Napier et al., 2020; Warren et al., 2016). Pour l'épinette blanche, une lignée glaciaire provenant d'un refuge situé à l'est des Appalaches serait à l'origine de sa répartition à l'est des Grands-Lacs (de Lafontaine et al., 2010). Pour le mélèze et l'épinette noire, un refuge cryptique présumé, situé au Labrador, se serait potentiellement étendu localement. Toutefois un seul macrorefuge au sud du glacier est à l'origine de la principale lignée génétique du mélèze dans l'est du Canada (Napier et al., 2020; Warren et al., 2016). En revanche, deux lignées de l'épinette noire ont respectivement colonisé l'est et l'ouest du Québec (Gérardi et al., 2010; Jaramillo-Correa et al., 2004).

À l'est de la Baie d'Hudson, les relevés paléopolliniques et l'étude des macrofossiles indiquent que l'épinette noire a atteint sa limite nordique il y a 6000 ans dans le secteur de la rivière Boniface (Payette et al., 2022; Payette et Lavoie, 1994). Cette espèce aurait migré vers le nord à une vitesse moyenne d'environ 250m/an (Payette et al., 2022). L'expansion de la limite nordique de l'épinette noire est toutefois minimale depuis 3000 ans, alors que l'ensemble du paysage subarctique est plutôt marqué par une ouverture graduelle du couvert forestier sous l'effet des feux sévères combinés au refroidissement Néoglaciaire (Lavoie et Payette, 1996; Payette, 1993). Par ailleurs, l'épinette blanche et le mélèze laricin sont toujours en processus de migration postglaciaire puisque ces espèces n'ont pas encore atteint la limite géographique de leur enveloppe bioclimatique et continuent donc de progresser vers le nord (Payette, 1993, 2007; Payette et Filion, 1985).

Malgré une vélocité moyenne de migration estimée entre 300 et 500 m/an, l'expansion récente de l'épinette blanche dans la toundra le long de la côte de la Baie d'Hudson est attribuable à un décalage de la migration postglaciaire causé par un délai de l'émergence des terres lié au relèvement glacio-isostatique toujours en cours (Caccianiga et Payette, 2006; Laliberté et Payette, 2008). Aucune estimation comparable de la vitesse moyenne de migration postglaciaire du mélèze laricin n'a été rapportée. Les données paléoécologique indiquent toutefois que son établissement dans le nord-ouest du Québec est relativement tardif et variable selon les secteurs. Ainsi, à l'ouest de 75°O, les populations nordiques de la Baie d'Hudson ne se seraient établies que postérieurement à 1500 ans BP (Peñalba et Payette, 1997). Nonobstant la dynamique postglaciaire, les trois espèces sont actuellement en densification locale à leur limite nordique, en réponse au réchauffement qui marque la fin du Petit Âge Glaciaire (1450-1850) et les changements globaux d'origine anthropique (Caccianiga et Payette, 2006; Dufour-Tremblay et al., 2012; Gamache et Payette, 2005; Truchon-Savard et al., 2019).

2.3.2 Plan d'échantillonnage et secteur d'étude

L'étude se déploie le long d'une voie de migration postglaciaire empruntée par les trois espèces cibles dans l'ouest du Québec (Figure 1). Elle couvre donc un vaste gradient latitudinal traversant l'ensemble de la forêt boréale depuis la forêt tempérée de Mont-Laurier jusqu'à la limite nordique de chaque espèce, située à Umiujaq pour l'épinette blanche (EPB) et à la rivière Boniface pour l'épinette noire (EPN) et le mélèze laricin (MEL). Au total, 10 sites espacés d'au moins 100 km ont été échantillonnés sur une distance de 1100 km pour EPB. Un onzième site d'étude a été ajouté à la rivière Boniface pour EPN et MEL, portant la distance totale à 1250 km. Toutefois, puisqu'un seul individu de MEL a été observé à la rivière Boniface, ce site a été exclu pour cette espèce en raison d'une représentativité statistique jugée insuffisante. Umiujaq est donc considéré comme son site le plus nordique pour la suite de l'étude. À chaque site, des tissus vivants (rameaux et aiguilles de la pousse annuelle) ont été prélevés sur au moins 15 individus (Tableau 1) en veillant à maintenir entre eux une distance minimale équivalant à trois fois la hauteur cumulée d'un arbre. Chaque échantillon a été conservé individuellement dans un sachet

stérile contenant des cristaux de silice réduits en poudre. Au laboratoire, les sachets ont été entreposés à -20°C en attendant l'extraction de l'ADN.

La charge alaire des propagules (rapport entre la masse de la graine et la superficie de l'aile) est généralement employée pour estimer la capacité de dispersion des arbres anémochores (Cwynar et MacDonald, 1987; Green, 1980; Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024). Dans le cadre d'une étude connexe portant sur la capacité de dissémination des diaspores le long du même gradient latitudinal (Bergeron, 2025), des traits phénotypiques dont la masse de la graine, la superficie de l'aile et la charge alaire, ont été obtenus pour un sous-ensemble des individus EPN et EPB génotypés dans la présente étude. La méthodologie complète incluant l'échantillonnage des cônes, l'extraction des graines au laboratoires, la mesure des traits phénotypiques et le calcul du phénotype de charge alaire est décrite en détail dans Bergeron (2025).

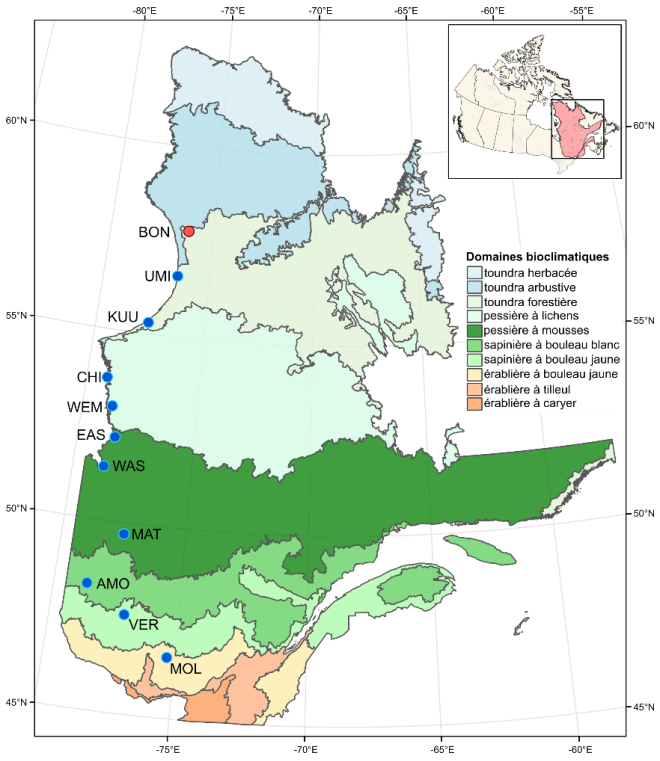


Figure 1. Localisation des sites d'échantillonnage le long d'un transect latitudinal de 1250 km traversant plusieurs domaines bioclimatiques allant de la forêt tempérée nordique jusqu'à la limite des arbres dans l'ouest du Québec, Canada. Le mélèze laricin (*Larix laricina*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*P. mariana*) ont été échantillonnés dans les sites indiqués par les cercles bleus. Seule l'épinette noire a pu être échantillonnée avec un nombre d'individus permettant une analyse robuste au site BON, représenté par un cercle rouge.

Tableau 1. Nombre d'individus échantillonnés et retenus après filtrage, par site et par espèce, le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada), ainsi que le nombre final de loci retenus par espèce.

Code du site	**Nom du site**	**Latitude (°N)**	**Longitude (°E)**	***Picea mariana***		***Picea glauca***		***Larix laricina***	
				$n_{\text{échantillon}}$	n_{final}	$n_{\text{échantillon}}$	n_{final}	$n_{\text{échantillon}}$	n_{final}
MOL	Mont-Laurier	46,6	-75,3	15	13	30	20	16	14
VER	Réserve faunique La Vérendrye	47,6	-77,1	15	10	28	19	16	14
AMO	Amos	48,3	-78,7	15	12	32	29	15	13
MAT	Matagami	49,7	-77,5	15	15	28	26	17	16
WAS	Waskaganish	51,4	-78,7	15	14	15	15	15	15
EAS	Eastmain	52,2	-78,4	15	14	17	15	15	14
WEM	Wemindji	53,0	-78,7	15	15	15	11	16	15
CHI	Chisasibi	53,7	-79,1	15	14	16	16	15	15
KUU	Kuujjuarapik-Whapmagoostui	55,3	-77,6	31	31	32	30	30	30
UMI	Umiujaq	56,6	-76,5	31	31	25	24	18	18
BON	Rivière Boniface	57,8	-76,2	45	42	0	0	1	0
	n_{total}			227	211	238	205	174	164
	n_{loci}				4005		4540		10 796

n_{final} : nombre d'individus après les étapes de filtrage ; n_{loci} : nombre de loci après les étapes de filtrage

2.3.3 Extraction d'ADN et séquençage

Pour chaque individu, l'ADN a été extrait à l'aide du DNeasy 96 Plant Kit (Qiagen, Mississauga, Canada) à partir de 50 mg de tissu foliaire sec homogénéisé dans un TissueLyser II équipé d'un jeu d'adaptateurs pour plaques (2 × 96 ; Qiagen) avec des billes de broyage de 3 mm en carbure de tungstène. Les concentrations ont été vérifiées avec un fluorimètre Qubit4 (Invitrogen, Carlsbad, États-Unis) et un spectrophotomètre BioDrop µLITE (Biochrom Ltd, Cambridge, Royaume-Uni). Les solutions ont été ajustées à une concentration minimale de 15 $ng.\mu L^{-1}$ dans un volume ≥ 30 µL. Les échantillons ont été génotypés avec l'approche DArTseq au laboratoire *Diversity Arrays Technology Pty Ltd* (DArT, http://www.diversityarrays.com) à l'Université de Canberra en Australie (Sansaloni et al., 2011). Cette méthode repose sur une réduction de la complexité génomique par digestion enzymatique avec une enzyme de restriction rare (p.ex., PstI) et une enzyme de restriction plus fréquente (p.ex., MseI) suivie d'une ligation d'adaptateurs, une amplification par PCR et la construction d'une librairie (Kilian et al., 2012; Sansaloni et al., 2010). Chaque fragment d'ADN obtenu avait une taille maximale de 69 paires de bases et la profondeur de lecture moyenne était de 10× pour les trois espèces à l'étude. Les marqueurs moléculaires (polymorphismes de nucléotides simples ; SNPs) ont été obtenus selon la procédure bioinformatique propriétaire de DArTseq, et les étapes de séquençage à haute densité ont été réalisées à l'aide de la plateforme Illumina NovaSeq 6000. Les séquences ont été alignées sur le génome de référence Spruce_v1 afin d'assigner les marqueurs SNPs à des positions génomiques. L'alignement a été réalisé à l'aide d'une approche de type BLAST avec un seuil d'E-value de 5×10^{-7} et une identité minimale de séquence de 80%. Les informations relatives à la qualité des marqueurs et aux caractéristiques d'alignement (AlnEvalie, AlnCnt, CallRate, RepAvg, AvgCountRef et AvgCountSnp) ont été fournies par le pipeline bioinformatique DArTseq.

Pour chacun des trois jeux de données, une série de filtres a été réalisée à l'aide de la librairie *dartR* version 2.9.7 (Gruber et al., 2018) dans l'environnement R version 4.3.0

(R Core Team, 2023). La procédure analytique DArTseq comprend une étape de contrôle de la qualité impliquant le reséquençage de *c*. 25 % des échantillons, ce qui permet d'obtenir une valeur de reproductibilité pour chaque locus. Les SNPs avec une reproductibilité < 0,99 ont été éliminés pour les trois espèces. Les loci monomorphes ont également été supprimés. Les SNPs ayant une fréquence de l'allèle mineur (MAF) < 2% pour EPN et EPB et < 1% pour MEL ont à leur tour été retiré. Ensuite, les loci comportant > 20% de données manquantes pour EPB et MEL ainsi que > 15% pour EPN ont été exclus. De même, les individus présentant > 20% de données manquantes ont été retirés pour les trois espèces. Ces seuils ont été défini afin d'optimiser la taille du jeu de donnée final tout en s'assurant de retirer les données potentiellement fausses et de conserver les SNPs et les individus les plus informatifs (Tableau 1).

2.3.4 Structure et diversité génétique

Pour chaque espèce, nous avons estimé le nombre de lignées ancestrales afin de vérifier que notre échantillonnage soit exclusivement composé de populations issues d'un même refuge glaciaire, ayant migré suivant une voie de colonisation unique, et non d'un mélange de lignées divergentes provenant de plusieurs refuges (Petit et al., 2003). À cette fin, la méthode de factorisation matricielle non négative parcimonieuse (sNMF ; Frichot et al., 2014) a été réalisée à l'aide de la librairie R *LEA* version 3.8.0 (Frichot et François, 2015). Pour les trois espèces, le nombre de groupes génétiques (*K*) a été testé entre 1 et 10 avec 10 000 itérations, puis établi par la plus faible valeur du critère d'entropie croisée, indiquant les meilleurs résultats et estimations de l'algorithme (Frichot et al., 2014).

Pour chaque espèce, l'indice de fixation (F_{ST}) a été employé pour estimer la différence génétique globale et entre les paires de populations. L'indice F_{ST} par paires a été calculé selon la méthode de Weir et Cockerham (1984) avec la fonction *gl.fst.pop* de la librairie *dartR* (Gruber et al., 2018) et l'intervalle de confiance à 95 % a été estimé à l'aide de 1000 itérations. Par la suite une moyenne des F_{ST} par paires a été réalisée pour chaque population, afin de quantifier le niveau moyen d'isolement génétique de chaque population. Pour chaque population, l'hétérozygotie observée (H_O), l'hétérozygotie

attendue (H_E) ainsi que l'indice de consanguinité (F_{IS}) ont été calculés avec la fonction *gl.report.heterozygosity* de la même librairie. L'indice de richesse allélique (Ar) a été déterminé avec le package R *hierfstat* v.0.5-11 (Goudet, 2005) tandis que la diversité nucléotidique (π) et les valeurs du *D* de Tajima ont été calculées dans VCFtools (Danecek et al., 2011). Les données DArTseq reposent sur un sous-ensemble de loci polymorphes du génome. Les estimations de π et *D* ne constituent donc pas des mesures absolues de la diversité nucléotidique génomique. Ces statistiques ont ainsi été interprétées dans une perspective comparative entre populations d'une même espèce.

2.3.5 Balayage génomique

Pour chaque espèce, cinq méthodes de balayage du génome ont été employées conjointement afin de séparer le jeu de données en deux sous-ensembles de marqueurs incluant les loci neutres et les loci aberrants, ces derniers correspondant aux loci non-neutres potentiellement soumis à la sélection naturelle ou au tri spatial. Parmi ces approches, deux méthodes d'association génotype-environnement (GEA) ont été utilisées. Premièrement, l'analyse de redondance (RDA) est une technique d'ordination multivariée permettant d'analyser simultanément tous les marqueurs et un ensemble de facteurs environnementaux (Forester et al., 2018; Rellstab et al., 2015). Les données génomiques (variables réponses) et environnementales (prédicteurs) sont d'abord analysées à l'aide d'une régression linéaire multivariée, produisant une matrice de valeurs ajustées. L'analyse en composantes principales (ACP) des valeurs ajustées sert ensuite à produire des axes canoniques, soit les combinaisons linéaires des prédicteurs (Legendre et Legendre, 2012). Les axes d'ordination contraints de la RDA représentent des loci qui covarient avec l'environnement multivarié (Capblancq et Forester, 2021; Rellstab et al., 2015). Nous avons considéré les loci aberrants avec des scores d'écart-type $\geq 2{,}5$ ($P \leq 0{,}012$) sur les axes sélectionnés à l'aide d'un diagramme d'éboulis (Cattell, 1966) comme étant significativement associés à l'environnement (Forester et al., 2018). Pour chaque espèce, une RDA a été réalisée avec la librairie R *vegan* version 2.6.4 (Oksanen et al., 2023). Nous avons obtenus les 19 variables environnementales bioclimatiques modélisées disponibles dans WorldClim version 2.1 (http://www.worldclim.org/ ; Fick et Hijmans,

2017) à une résolution 30 arcsec (~0,5 km^2). La corrélation entre les 19 variables bioclimatiques a été calculée à l'aide de la fonction *findCorrelation* de la librairie R *caret* version 6.0.94 (Kuhn, 2011) avec un seuil de corrélation de 0,7 pour l'exclusion des variables. Cette étape visait à réduire la multicolinéarité entre les prédicteurs environnementaux utilisés dans la RDA. Les variables retenues correspondaient ainsi à un sous-ensemble de variables climatiques faiblement corrélées permettant de maximiser l'information environnementale conservée tout en limitant la redondance entre prédicteurs. Elles n'ont donc pas été sélectionnées sur la base d'hypothèses biologiques ou adaptatives particulières. Suivant cette analyse, cinq variables bioclimatiques ont été retenues, soit (i) la saisonnalité de la température (BIO4), (ii) la plage annuelle de température (BIO7), (iii) la moyenne de température du trimestre le plus humide (BIO8), (iv) la moyenne de température du trimestre le plus sec (BIO9) et (v) les précipitations du mois le plus humide (BIO13).

Les mêmes cinq variables bioclimatiques ont ensuite été utilisées pour appliquer la seconde méthode GEA basée sur le calcul de modèles mixtes à facteurs latents (LFMM, *Latent Factor Mixed Models* ; Frichot et al., 2013), une approche linéaire univariée implémentée dans la fonction *lfmm2* de la librairie R *LEA* (Frichot et François, 2015). La méthode LFMM intègre un facteur latent (ou facteur de correction) qui permet de corriger les effets confondants lors de la détection de loci potentiellement soumis à la sélection. Les données manquantes ont été imputées avec la fonction *impute* et le nombre de facteurs latents (*K*) a été défini à l'aide de la fonction *snmf*. Les loci significativement associés à au moins une variable environnementale ont été considérés comme aberrants lorsque leur probabilité (*P*) est inférieure au seuil α de 1 %. En plus des associations GEA, la méthode LFMM a également été utilisée pour tester les associations génotype-phénotype (GPA), en se basant sur les données de charge alaire des individus EPN et EPB ayant été à la fois génotypés et phénotypés (Bergeron, 2025). Le même seuil de 1% a été utilisé pour détecter les loci aberrants significativement associés au phénotype de charge alaire.

L'approche PCAdapt a été réalisée à l'aide de la librairie R *pcadapt* version 4.3.3 (Luu et al., 2017). Cette méthode multivariée se base sur une ACP des données

génomiques afin d'identifier les loci aberrants en association excessive avec la structure génétique. La fonction *pcadapt* a été exécutée une première fois avec $K = 20$ composantes principales et le nombre de composantes a été déterminé par la règle de Cattell (Cattell, 1966) pour interpréter le diagramme d'éboulis. PCAdapt a été réalisé une seconde fois avec le nombre ajusté de composantes. La détection des loci aberrants a été réalisée en testant l'association de chaque locus avec les axes de l'ACP retenus. Les valeurs *P* ont été ajustées pour le taux de fausses découvertes (FDR) à l'aide de la fonction *qvalue*. Les loci présentant une valeur *Q* inférieure à 0,05 ont été considérés comme aberrants.

La dernière approche utilisée pour détecter les loci aberrants est l'algorithme BayeScan implémenté dans le logiciel *BayeScan* version 2.1 (Foll et Gaggiotti, 2008). Cette méthode repose sur une inférence bayésienne pour identifier les loci présentant des différences de fréquence allélique aberrantes entre les populations en se basant sur les valeurs de F_{ST}. Les paramètres par défaut du logiciel ont été utilisés (100 000 itérations, 20 courtes chaînes pilotes de 5000 itérations, 50 000 burn-in, un intervalle d'amincissement de 10 et la probabilité *a priori* pour le modèle neutre fixée à 10). BayeScan estime la probabilité qu'un locus soit aberrant en calculant le facteur de Bayes (BF), le rapport des probabilités postérieures des deux modèles (aberrant/neutre) compte tenu des données. Selon l'échelle de Jeffreys, un $BF > 10$ ($\log_{10}BF > 1$) est une « preuve forte » d'un soutien statistique différent pour les deux modèles et correspond à une probabilité postérieure > 0,91, employée ici comme seuil pour détecter les loci aberrants.

Pour chaque espèce, l'ensemble des marqueurs a été divisé en deux jeux de loci distincts (SNPs neutres et SNPs non-neutres). Les SNPs aberrants ayant été identifiés par au moins deux méthodes de balayage génomique ont été considérés comme « non-neutres ». Tous les autres SNPs ont été considérés comme neutres. Pour chaque espèce, toutes les statistiques descriptives calculées sur l'ensemble des marqueurs (F_{ST}, H_O, H_E, Ar, F_{IS}, π, *D* de Tajima) ont été recalculées indépendamment pour chaque nouveau jeu de marqueurs (neutre et non-neutre), afin d'évaluer la variation de la diversité génétique neutre et de la diversité génétique non-neutre le long de la voie de colonisation postglaciaire. Des tests de Student appariés (fonction *t.test*) ont ensuite été réalisés pour

chaque indice, afin de comparer statistiquement les valeurs obtenues entre le jeu de SNPs neutres et non-neutres. Pour chaque espèce et chaque jeu de loci (neutre et non-neutre) des modèles linéaires simples (fonction *lm*) ont été utilisés pour évaluer la relation de chaque indice de diversité (Ar, H_O, H_E, π) en fonction de la latitude, afin de tester l'hypothèse d'une diminution de la diversité vers le nord.

2.3.6 Variation des fréquences génotypiques le long du gradient latitudinal

Afin de vérifier si les fréquences génotypiques varient significativement entre les sites au sein de chacune des espèces, des tests du χ^2 (khi carré) d'indépendance ont été réalisés pour chaque locus. Pour chaque SNP, les valeurs résiduelles standardisées (résidus de Pearson) ont été calculées afin d'identifier les associations génotype × population contribuant le plus à la statistique globale du χ^2. Un filtre *a posteriori* a été appliqué pour retenir uniquement les combinaisons les plus significatives avec un $P < 0,05$ et des résidus standardisés > 2 ou < -2. Ces tests ont été réalisés indépendamment pour les jeux de données neutre et non-neutre. Pour chaque population, la proportion (%) de loci présentant au moins une association génotype × population statistiquement significative a ainsi été quantifiée le long du gradient latitudinal. Dans le jeu de données non-neutre, cette proportion augmente vers le nord et est nettement plus élevée dans la population d'Umiujaq, la plus au nord chez EPB et MEL (voir Résultats). Pour ces deux espèces, les SNPs du jeu de données non-neutre présentant au moins un génotype dont la fréquence est statistiquement dépendante de l'appartenance à cette population septentrionale ont été considérés comme des loci candidats à fort soutien.

2.3.7 Association génotype-phénotype

Afin d'évaluer si le phénotype de la charge alaire varie en fonction des génotypes, une PERMANOVA (*Permutational Multivariate Analysis of Variance* ; Anderson, 2017) a été réalisée en utilisant l'ensemble des SNPs candidats à fort soutien chez EPB. L'analyse a été effectuée à l'aide de la fonction *adonis2* de la librairie R *vegan* (Oksanen et al., 2023). Des comparaisons entre les paires de génotypes ont été réalisées à l'aide de la fonction

pairwise.adonis2 de la même librairie pour déterminer si l'un des génotypes (homozygote mineur, hétérozygote ou homozygote majeur) est associé à une charge alaire plus faible.

2.3.8 Annotations fonctionnelles

Les séquences de chacun des SNPs candidats hautement validés chez EPB ont d'abord été alignée contre le génome de référence de *Picea glauca* (Genome assembly WS77111_v2; NCBI Taxonomy ID 3330; SMarTForests Consortium, 2020) à l'aide de l'outil BLASTn disponible sur le site du NCBI (Zhang et al., 2000). Cette étape a permis d'identifier la position génomique de chaque SNP et d'extraire la séquence complète du contig correspondant. Les séquences génomiques extraites ont ensuite été soumises à une analyse BLASTx sur la plateforme UniProt (The Uniprot Consortium, 2025), en utilisant la base de données UniProtKB/Swiss-Prot sur la taxonomie Pinidae (3313) avec un seuil de valeur E fixé à 1e−5. Les dix meilleurs alignements ont été retenus pour chaque séquence afin de récupérer le nom de la protéine et les termes du Gene Ontology (GO) associés, incluant la fonction moléculaire, le processus biologique et la composante cellulaire. Cette analyse n'ayant pas permis d'identifier d'annotations fonctionnelles concluantes, les résultats ne sont pas détaillés davantage.

2.4 RÉSULTATS

2.4.1 Données génomiques

La méthode de génotypage DArTseq a produit un jeu de données de 173 372 SNPs pour 225 individus EPN, 156 150 SNPs pour 216 individus EPB et 147 957 SNPs pour 170 individus MEL. Après les différentes étapes de filtrage, les jeux de données finaux comportaient 4005 SNPs pour 211 individus EPN, 4540 SNPs pour 205 individus EPB, et 10 796 SNPs pour 164 individus MEL (Tableau 1). Pour chaque espèce, une seule lignée génétique a été trouvée ($K = 1$) avec la procédure sNMF.

2.4.2 Loci aberrants

Les différentes approches de balayages du génome ont signalé 860 SNPs aberrants pour EPN (Figure 2a ; RDA : 226 SNPs, $LFMM_{environnement}$: 407 SNPs, $LFMM_{phénotype}$: 44 SNPs, PCAdapt : 268 SNPs, BayeScan : 8 SNPs), 979 SNPs aberrants pour EPB (Figure 2b ; RDA : 403 SNPs, $LFMM_{environnement}$: 349 SNPs, $LFMM_{phénotype}$: 116 SNPs, PCAdapt : 207 SNPs, BayeScan : 2 SNPs) et 2721 SNPs aberrants pour MEL (Figure 2c ; RDA : 883 SNPS, $LFMM_{environnement}$: 1693 SNPs, PCAdapt : 346 SNPs, BayeScan : 12 SNPs). Pour les trois espèces, les SNPs aberrants identifiés par au moins deux méthodes de balayages génomique ont été définis comme « non-neutres », ce qui correspond à 82 SNPs pour EPN, 95 pour EPB et 200 pour MEL (soit respectivement 2,05%, 2,09% et 1,85% du nombre total de SNPs de chaque espèce). Le reste des SNPs a été assigné au jeu de données neutre pour chacune des espèces (3923 SNPs pour EPN, 4445 pour EPB et 10 596 pour MEL).

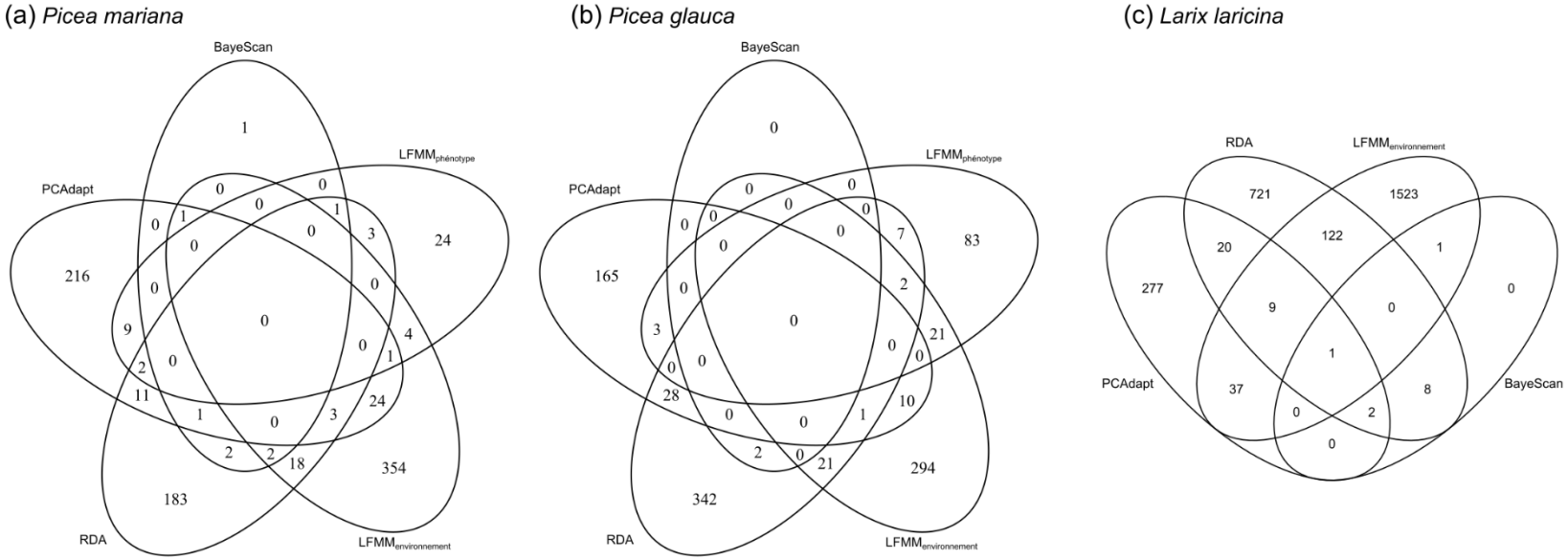


Figure 2. Diagrammes de Venn illustrant le nombre de loci aberrants signalés par cinq approches de balayage génomique (RDA, $LFMM_{enviornnement}$, $LFMM_{phénotype}$, PCAdapt et BayeScan). Pour l'épinette noire (a) et l'épinette blanche (b), les approches de LFMM basées sur l'environnement et sur le phénotype ont été utilisées. Pour le mélèze laricin (c), uniquement l'approche LFMM basée sur l'environnement a été employée

2.4.3 Statistiques descriptives de la diversité génétique

Pour les trois espèces, la richesse allélique (Ar), l'hétérozygotie observée (H_O) et attendue (H_E), ainsi que la diversité nucléotidique (π) sont significativement plus élevées pour les loci non-neutres que pour les loci neutres (Tableau 2, Figure 3 ; $P_{t.test} < 0,05$) à l'exception de H_E et π pour EPB où la même tendance est marginalement significative ($P_{t.test} = 0,09$). Chez EPB et MEL, la valeur maximale des indices de diversité est atteinte avec les loci non-neutres à Umiujaq, soit la population la plus nordique (Tableau 2, Figure 3), ce qui n'est pas le cas chez EPN. Ainsi, chez EPB, l'écart entre la diversité non-neutre et la diversité neutre est amplifié dans la population nordique d'Umiujaq, atteignant des valeurs 2 à 15 fois supérieures à l'écart moyen observé chez l'ensemble des autres populations plus méridionales, selon l'indice considéré (Ar : 2,1× ; H_O : 3,8× ; H_E : 14,4× ; π : 13,8×). Chez MEL, cette amplification à la limite nord est plus modérée (2 à 6 fois, Ar : 2,1× ; H_O : 5,2× ; H_E et π : 3,5×). Chez EPN, les valeurs maximales de diversité sont plutôt observées à Matagami, un site de latitude intermédiaire, tandis que l'écart entre la diversité non-neutre et la diversité neutre à la limite nord est légèrement inférieur à celui des autres populations méridionales (Ar : 0,8× ; H_O : 0,5× ; H_E et π : 0,6×). Pour les trois espèces et les trois jeux de données (complet, neutre et non-neutre), aucune relation linéaire négative n'a été trouvée entre les indices de diversité (Ar, H_O, H_E, π) et la latitude ($P_{lm} > 0,05$). À l'inverse, chez MEL, H_O s'accroît avec la latitude pour les trois jeux de données et tous les indices de diversité augmentent en fonction de la latitude avec le jeu de données non-neutre ($P_{lm} < 0,05$).

De manière générale, les valeurs du D de Tajima sont négatives, mais elles sont toutefois moins négatives pour les loci non-neutres que pour les loci neutres chez les trois espèces (Tableau 2, Figure 3 ; $P_{t.test} < 0,05$). Pour EPN, le D de Tajima est toujours négatif. Chez EPB, le D de Tajima prend une valeur positive avec les loci non-neutres dans la population nordique d'Umiujaq alors que chez MEL, sa valeur calculée avec les loci non-neutres est supérieure dans les populations nordiques et atteint même des valeurs légèrement positives à Wemindji, Chisasibi et Umiujaq. Les valeurs de coefficient de consanguinité (F_{IS})

demeurent positives pour les trois espèces et selon tous les jeux de loci. Chez les trois espèces, les légères différences de F_{IS} notées entre les loci non-neutres et les loci neutre ne sont pas statistiquement significatives (Tableau 2, Figure 3 ; $P_{t.test} > 0,05$). Les trois espèces présentent des valeurs positives et relativement élevées de F_{IS}. Comme le montre le Tableau 2, les valeurs de H_O sont systématiquement inférieures aux valeurs de H_E dans toutes les populations et pour tous les jeux de marqueurs (complet, neutre, non-neutre), généralement dans un rapport d'environ 1:2. Les valeurs absolues de F_{IS} sont donc interprétées avec prudence puisqu'un déficit systématique d'hétérozygotes associé au génotypage ne peut être exclu. Les comparaisons relatives entre populations et entre jeux de marqueurs demeurent toutefois informatives puisque l'ensemble des échantillons a été génotypé et filtré selon un protocole identique.

Tableau 2. Indices de diversité génétique (Ar, H_O et H_E) et de diversité nucléotidique (π), D de Tajima (TD) et coefficient de consanguinité (F_{IS}) par site et par espèce, calculés à partir de l'ensemble du jeu de donnée (C), du jeu de loci neutres (N) et du jeu de loci non-neutres (NN).

(A) *Picea mariana* – Indices de diversité génétique

Site	*n*	Ar			H_O			H_E		
		C	N	NN	C	N	NN	C	N	NN
MOL	13	1,324	1,323	1,421	0,039	0,038	0,072	0,082	0,082	0,106
VER	10	1,344	1,340	1,576	0,052	0,052	0,090	0,087	0,086	0,159
AMO	12	1,352	1,351	1,453	0,050	0,050	0,066	0,090	0,089	0,110
MAT	15	1,356	1,350	1,704	0,055	0,054	0,118	0,092	0,089	0,204
WAS	14	1,307	1,304	1,478	0,046	0,045	0,077	0,076	0,075	0,121
EAS	14	1,302	1,302	1,337	0,042	0,042	0,051	0,076	0,075	0,076
WEM	15	1,361	1,360	1,466	0,053	0,053	0,067	0,091	0,090	0,108
CHI	14	1,331	1,329	1,446	0,048	0,048	0,068	0,083	0,083	0,109
KUU	31	1,370	1,369	1,447	0,062	0,062	0,073	0,092	0,092	0,107
UMI	31	1,356	1,355	1,475	0,061	0,061	0,078	0,090	0,089	0,123
BON	42	1,334	1,332	1,447	0,048	0,048	0,060	0,083	0,082	0,104
Moyenne	-	1,343	1,341	1,470	0,052	0,052	0,073	0,086	0,085	0,117

(B) *Picea mariana* – Indice de diversité nucléotidique, D de Tajima et coefficient de consanguinité

Site	*n*	π			D			F_{IS}		
		C	N	NN	C	N	NN	C	N	NN
MOL	13	0,086	0,085	0,111	-1,357	-1,365	-0,960	0,431	0,435	0,270
VER	10	0,092	0,091	0,168	-1,299	-1,325	-0,389	0,329	0,327	0,396
AMO	12	0,094	0,094	0,116	-1,338	-1,341	-1,149	0,358	0,359	0,324
MAT	15	0,095	0,093	0,212	-1,402	-1,443	-0,070	0,327	0,326	0,366
WAS	14	0,079	0,078	0,125	-1,667	-1,686	-0,880	0,313	0,314	0,281
EAS	14	0,079	0,079	0,079	-1,569	-1,569	-1,496	0,355	0,358	0,220
WEM	15	0,094	0,094	0,112	-1,540	-1,543	-1,369	0,335	0,336	0,293
CHI	14	0,087	0,086	0,114	-1,518	-1,529	-0,990	0,336	0,338	0,282
KUU	31	0,094	0,094	0,109	-1,714	-1,720	-1,336	0,266	0,267	0,223
UMI	31	0,091	0,091	0,125	-1,702	-1,718	-0,851	0,252	0,252	0,284
BON	42	0,084	0,083	0,105	-1,781	-1,791	-1,206	0,347	0,346	0,369
Moyenne	-	0,089	0,088	0,121	-1,602	-1,615	-1,030	0,321	0,322	0,301

(C) *Picea glauca* – Indices de diversité génétique

Site	*n*	Ar			H_O			H_E		
		C	N	NN	C	N	NN	C	N	NN
MOL	20	1,202	1,201	1,385	0,034	0,034	0,043	0,058	0,058	0,078
VER	19	1,286	1,286	1,402	0,046	0,046	0,052	0,083	0,083	0,086
AMO	29	1,304	1,304	1,473	0,049	0,049	0,053	0,088	0,088	0,101
MAT	26	1,304	1,304	1,435	0,051	0,051	0,058	0,090	0,090	0,093
WAS	15	1,281	1,279	1,497	0,054	0,053	0,080	0,085	0,084	0,119
EAS	15	1,282	1,280	1,500	0,048	0,047	0,063	0,082	0,081	0,105
WEM	11	1,283	1,285	1,318	0,047	0,047	0,047	0,083	0,083	0,063
CHI	16	1,203	1,204	1,243	0,031	0,031	0,032	0,058	0,058	0,045
KUU	30	1,267	1,267	1,332	0,039	0,039	0,043	0,078	0,078	0,068
UMI	24	1,299	1,295	1,573	0,044	0,043	0,091	0,092	0,090	0,178
Moyenne	-	1,274	1,274	1,442	0,044	0,044	0,056	0,081	0,080	0,096

(D) *Picea glauca* – Indice de diversité nucléotidique, *D* de Tajima et coefficient de consanguinité

Site	*n*	π			*D*			F_{IS}		
		C	N	NN	C	N	NN	C	N	NN
MOL	20	0,060	0,059	0,080	-1,845	-1,852	-1,471	0,330	0,328	0,415
VER	19	0,086	0,086	0,089	-1,605	-1,607	-1,411	0,362	0,363	0,322
AMO	29	0,090	0,090	0,103	-1,713	-1,721	-1,283	0,379	0,379	0,394
MAT	26	0,092	0,091	0,095	-1,589	-1,593	-1,367	0,355	0,357	0,288
WAS	15	0,088	0,087	0,124	-1,379	-1,391	-0,855	0,291	0,291	0,277
EAS	15	0,085	0,084	0,109	-1,579	-1,582	-1,396	0,334	0,335	0,314
WEM	11	0,088	0,088	0,066	-1,327	-1,321	-1,553	0,342	0,345	0,188
CHI	16	0,060	0,060	0,046	-1,804	-1,797	-1,997	0,366	0,369	0,171
KUU	30	0,079	0,079	0,070	-1,710	-1,709	-1,628	0,415	0,417	0,316
UMI	24	0,095	0,093	0,182	-1,223	-1,268	0,694	0,445	0,445	0,439
Moyenne	-	0,092	0,091	0,109	-1,767	-1,776	-1,319	0,370	0,371	0,327

(E) *Larix laricina* – Indices de diversité génétique

Pop	*n*	Ar			H_O			H_E		
		C	N	NN	C	N	NN	C	N	NN
MOL	14	1,157	1,157	1,284	0,036	0,036	0,046	0,058	0,057	0,067
VER	14	1,165	1,165	1,267	0,039	0,039	0,039	0,060	0,060	0,064
AMO	13	1,195	1,195	1,320	0,044	0,043	0,046	0,071	0,071	0,075
MAT	16	1,193	1,192	1,330	0,046	0,045	0,049	0,070	0,070	0,074
WAS	15	1,149	1,147	1,345	0,037	0,036	0,052	0,055	0,054	0,089
EAS	14	1,176	1,175	1,377	0,043	0,043	0,052	0,064	0,063	0,092
WEM	15	1,176	1,173	1,450	0,042	0,042	0,083	0,065	0,064	0,139
CHI	15	1,165	1,162	1,392	0,041	0,040	0,059	0,062	0,061	0,112
KUU	30	1,188	1,186	1,397	0,048	0,047	0,074	0,070	0,069	0,108
UMI	18	1,192	1,188	1,570	0,053	0,052	0,127	0,072	0,070	0,169
Moyenne	-	1,177	1,176	1,381	0,044	0,043	0,065	0,065	0,065	0,102

(F) *Larix laricina* – Indice de diversité nucléotidique, *D* de Tajima et coefficient de consanguinité

Pop	*n*	π			*D*			F_{IS}		
		C	N	NN	C	N	NN	C	N	NN
MOL	14	0,060	0,060	0,069	-1,469	-1,476	-1,042	0,295	0,296	0,233
VER	14	0,063	0,063	0,067	-1,514	-1,522	-1,010	0,288	0,288	0,295
AMO	13	0,074	0,074	0,078	-1,432	-1,439	-0,977	0,309	0,309	0,313
MAT	16	0,073	0,073	0,077	-1,528	-1,532	-1,256	0,282	0,283	0,229
WAS	15	0,057	0,056	0,092	-1,498	-1,519	-0,515	0,262	0,260	0,346
EAS	14	0,066	0,066	0,096	-1,606	-1,620	-0,908	0,251	0,250	0,322
WEM	15	0,068	0,066	0,145	-1,422	-1,463	0,255	0,276	0,274	0,323
CHI	15	0,064	0,063	0,117	-1,326	-1,357	0,048	0,279	0,275	0,453
KUU	30	0,071	0,070	0,110	-1,656	-1,679	-0,343	0,259	0,259	0,264
UMI	18	0,074	0,072	0,174	-1,400	-1,444	0,245	0,210	0,210	0,228
Moyenne	-	0,068	0,067	0,105	-1,499	-1,520	-0,508	0,268	0,268	0,296

n : nombre d'individus ; Ar : richesse allélique ; H_O : hétérozygotie observée ; H_E : hétérozygotie attendue ; π : diversité nucléotidique ; T*D* : *D* de Tajima ; F_{IS} : indice de consanguinité ; C : ensemble des loci ; N : jeu de loci neutres ; NN : jeu de loci non-neutres

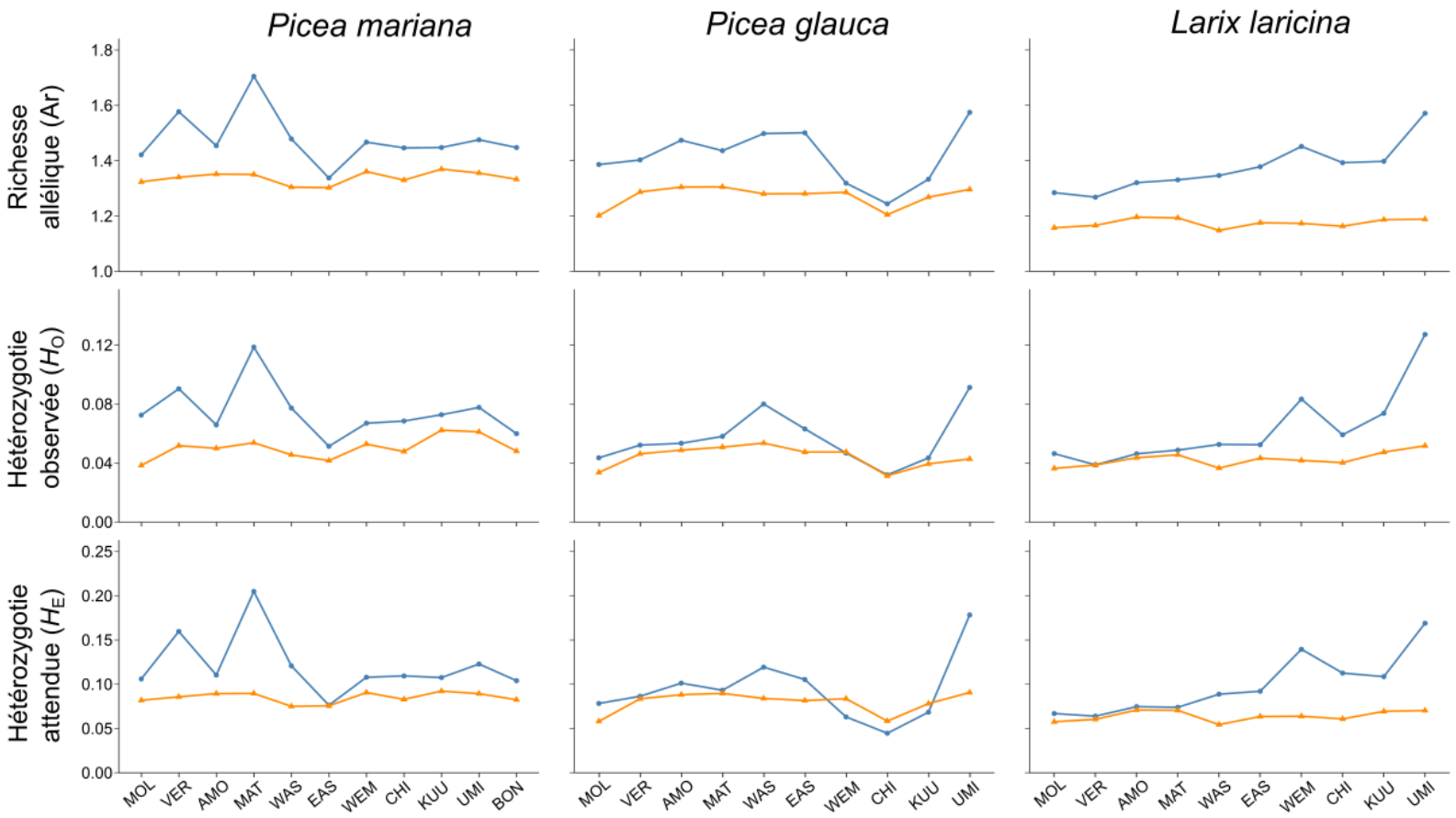


Figure 3. Indices de diversité génétique et nucléotidique, *D* de Tajima, coefficient de consanguinité et indice de fixation à plusieurs sites d'échantillonnage de *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina* répartis le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada). Pour chaque espèce, toutes les statistiques descriptives ont été calculées indépendamment à partir du jeu de loci neutres (orange) et du jeu de loci non-neutres (bleu).

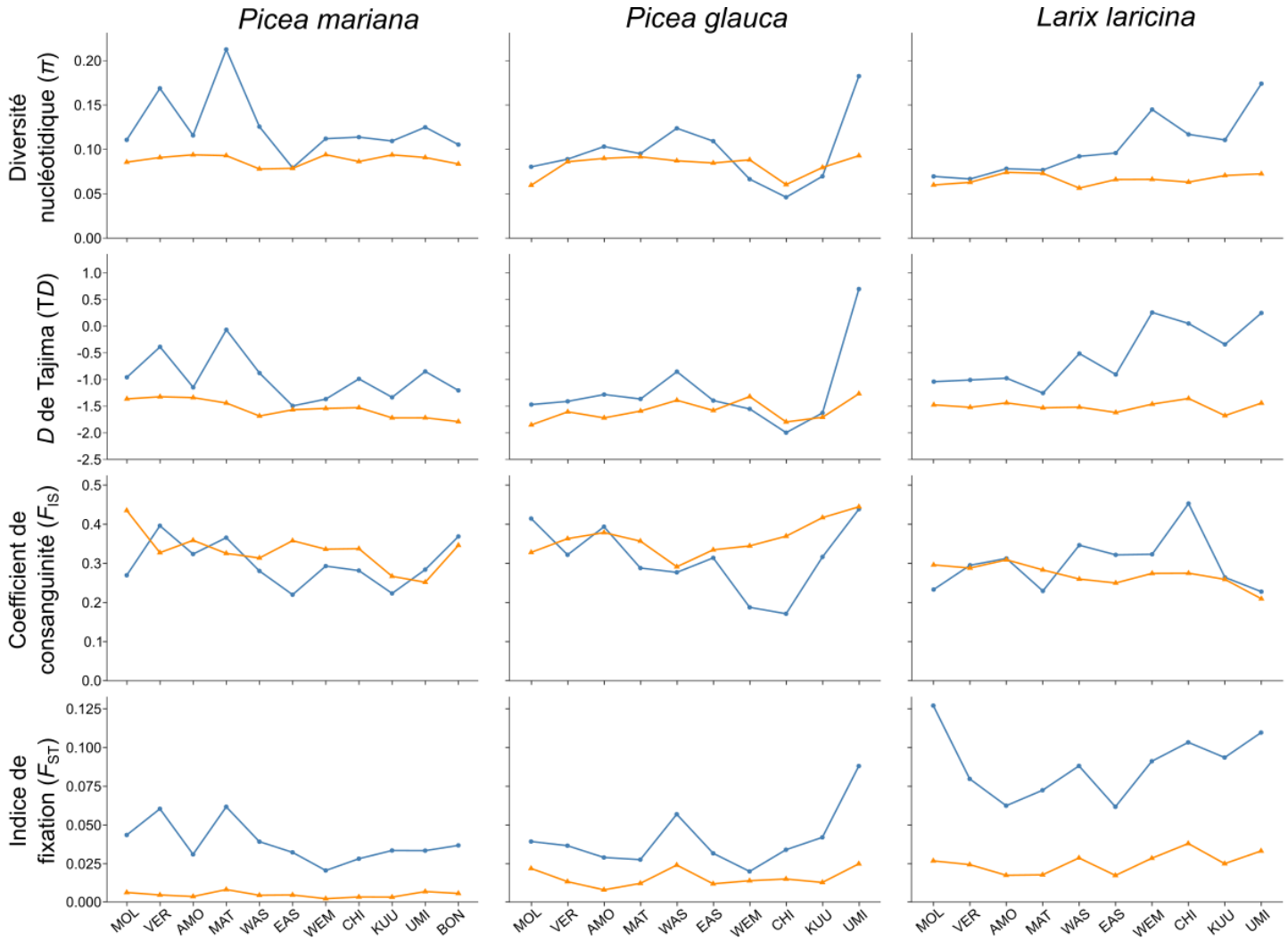


Figure 3 (suite). Indices de diversité génétique et nucléotidique, *D* de Tajima, coefficient de consanguinité et indice de fixation à plusieurs sites d'échantillonnage de *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina* répartis le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada). Pour chaque espèce, toutes les statistiques descriptives ont été calculées indépendamment à partir du jeu de loci neutres (orange) et du jeu de loci non-neutres (bleu).

Les indices de fixation (F_{ST}) par paires indiquent que la différenciation génétique est plus marquée au niveau des loci non-neutres ($F_{ST\text{-non-neutre}}$) par rapport aux loci neutres ($F_{ST\text{-neutre}}$) pour les trois espèces étudiées (Figure 3, Tableau S1 ; $P_{t.test} < 0,05$). Pour un même jeu de marqueurs, le F_{ST} par paires moyen est inférieur chez EPN ($F_{ST\text{-neutre}} = 0,005$; $F_{ST\text{-non-neutre}} = 0,037$), intermédiaire chez EPB ($F_{ST\text{-neutre}} = 0,015$; $F_{ST\text{-non-neutre}} = 0,049$) et maximal chez MEL ($F_{ST\text{-neutre}} = 0,026$; $F_{ST\text{-non-neutre}} = 0,095$). Chez EPB, le $F_{ST\text{-non-neutre}}$ atteint sa valeur maximale (0,088) à Umiujaq, la population la plus nordique, où il est 2,5 fois supérieur à la valeur moyenne des autres populations, calculée à partir des loci non-neutres (0,035, Figure 3). Ce patron n'est pas observé chez EPN et MEL où l'indice $F_{ST\text{-non-neutre}}$ est moins variable entre les populations ($CV_{EPN} = 33.4\%$; $CV_{EPB} = 48.1\%$; $CV_{MEL} = 23.5\%$).

2.4.4 Variation des fréquences génotypiques le long du gradient latitudinal

Les tests du χ^2 ont signalé, chez EPN, un total de 56 loci non-neutres et 665 loci neutres présentant au moins une association génotype × population statistiquement significative (Tableau 3). Parmi les 82 loci non-neutres identifiés chez cette espèce, 6% présentent une association significative avec la population d'Umiujaq et 1% avec la population de Boniface. Sur les 3923 loci neutres, 0,9% ont été identifiés à Umiujaq et 0,2% à Boniface. Chez EPB, 49 loci non-neutres et 1122 loci neutres présentent au moins une association génotype × population statistiquement significative. Parmi les 95 loci non-neutres, 21% sont associés à la population la plus septentrionale (Umiujaq), contre seulement 4% des 4455 loci neutres. Une tendance similaire est observée chez MEL, pour laquelle 200 loci non-neutres et 2881 loci neutres présentent au moins une association génotype × population significative. À Umiujaq, 28% des loci issus du jeu de données non-neutre présentent des fréquences génotypiques statistiquement dépendantes de l'appartenance à la population d'Umiujaq, contre seulement 3 % du jeu de données neutre (Tableau 3 ; Figure 4). Les loci du jeu de données non-neutre présentant au moins un génotype dont la fréquence est statistiquement dépendante de l'appartenance à la population nordique d'Umiujaq ont été retenus comme des loci candidats à fort soutien chez EPB (n = 20 SNPs) et MEL (n = 56 SNPs).

Tableau 3. Nombre et proportion (%) de loci présentant au moins une association génotype × population statistiquement significative, identifiée par les tests du χ^2. Les résultats sont rapportés par population et par espèce, pour les jeux de loci neutres (N) et non-neutres (NN).

	Picea mariana				*Picea glauca*				*Larix laricina*			
	NN (n = 82)		N (n = 3923)		NN (n = 95)		N (n = 4445)		NN (n = 200)		N (n = 10 596)	
	n	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%	*n*	%
MOL	8	9,76	75	1,91	1	1,05	40	0,90	12	6,00	242	2,28
VER	10	12,20	104	2,65	2	2,11	103	2,32	7	3,50	232	2,19
AMO	5	6,10	87	2,22	3	3,16	51	1,15	7	3,50	246	2,32
MAT	17	20,73	99	2,52	1	1,05	85	1,91	9	4,50	212	2,00
WAS	4	4,88	56	1,43	9	9,47	171	3,85	17	8,50	193	1,82
EAS	1	1,22	50	1,27	6	6,32	93	2,09	9	4,50	156	1,47
WEM	1	1,22	66	1,68	2	2,11	133	2,99	25	12,50	275	2,60
CHI	3	3,66	50	1,27	0	0	48	1,08	22	11,00	314	2,96
KUU	1	1,22	33	0,84	5	5,26	226	5,08	36	18,00	701	6,62
UMI	5	6,10	36	0,92	20	21,05	172	3,87	56	28,00	310	2,93
BON	1	1,22	9	0,23	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	56	-	665	-	49	-	1122	-	200	-	2881	-

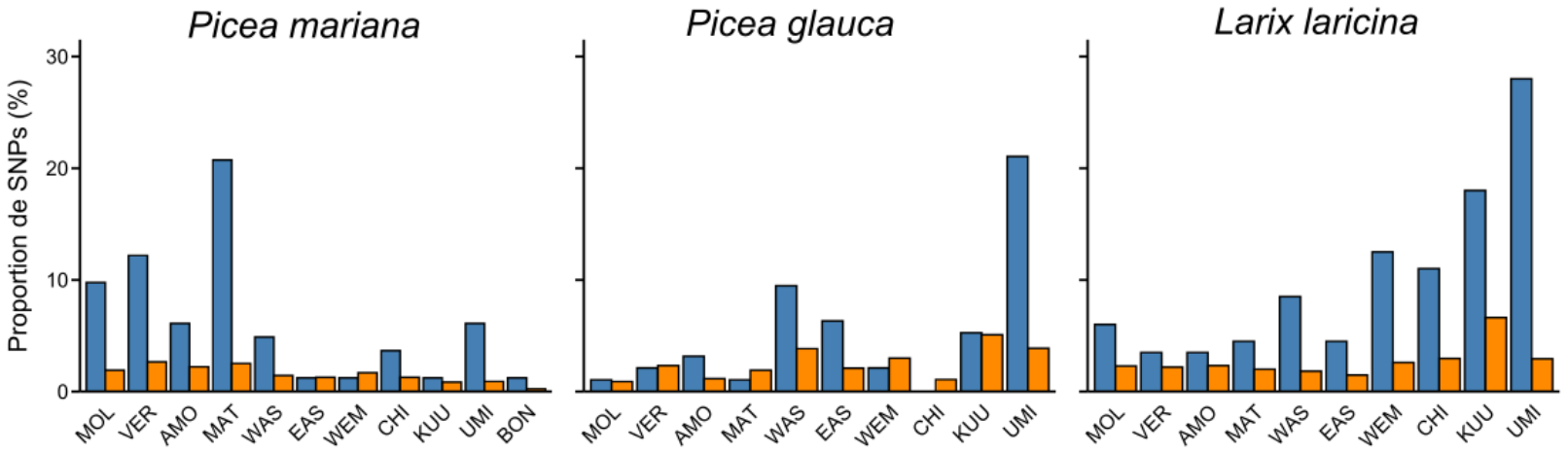


Figure 4. Proportion (%) de loci présentant au moins une association génotype × population statistiquement significative, identifiée par les tests du χ^2 pour les jeux de loci neutres (orange) et non-neutres (bleu), à plusieurs sites d'échantillonnage de *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina* répartis le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada)

2.4.5 Associations génotype-phénotype

La charge alaire moyenne des graines, calculée à l'échelle de chaque arbre par Bergeron (2025), a pu être associée au génotype de 92 individus d'EPB. La PERMANOVA réalisée à partir des 20 loci candidats à fort soutien indique une différence significative de la charge alaire entre les génotypes (F = 3,38 ; P = 0,032 ; Figure 5). La charge alaire chez les individus homozygotes pour l'allèle mineur (1/1) est inférieure à celle des homozygotes pour l'allèle majeur (0/0) (F = 4,39 ; P = 0,012), mais la différence n'est pas statistiquement significative entre les hétérozygotes (0/1) et les homozygotes (P = 0,13 pour la comparaison avec 0/0 ; P = 0,41 pour la comparaison avec 1/1).

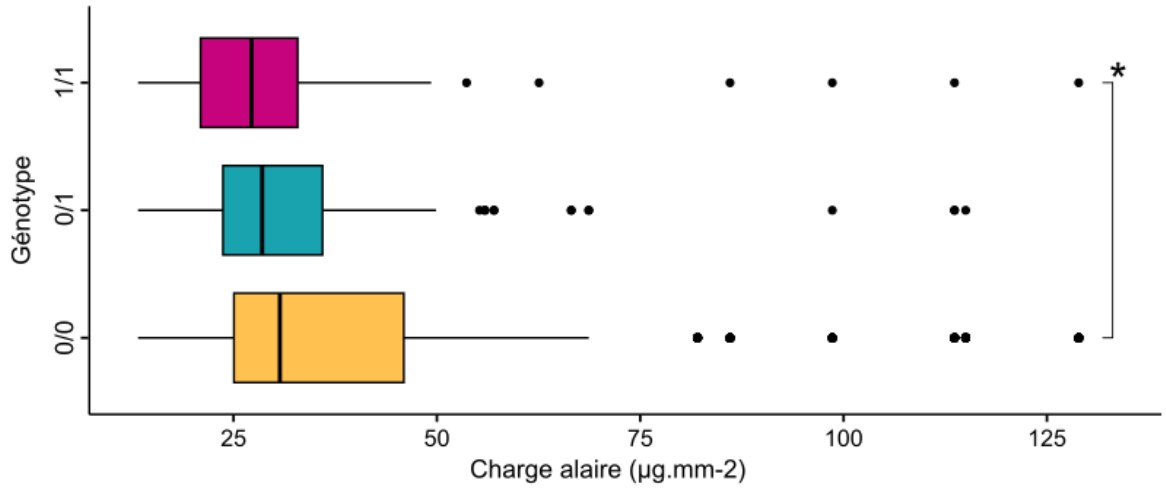


Figure 5. Charge alaire moyenne des graines d'épinette blanche (*Picea glauca*) des 92 individus échantillonnés dans 10 populations le long d'un transect latitudinal de 1100 km dans l'ouest du Québec (Canada) selon les génotypes observés aux 20 loci candidats à fort soutien. Les génotypes sont classés comme homozygote majeur (0/0), hétérozygote (0/1), homozygote mineur (1/1). Les diagrammes en boîte de Tukey illustrent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur ; la longueur des moustaches vaut 1,5× l'écart interquartile. L'astérisque (*) indique une différence statistiquement significative.

2.5 DISCUSSION

2.5.1 Absence de perte de diversité génétique

Nos résultats n'indiquent aucune perte de diversité génétique pour les trois espèces le long de leur voie de colonisation postglaciaire. Ce constat va à l'encontre de l'hypothèse initiale selon laquelle la diversité génétique devrait diminuer progressivement en raison de goulots d'étranglement successifs lors de l'expansion des populations (Bialozyt et al., 2006; Excoffier et al., 2009; Hewitt, 2000; Ibrahim et al., 1996). Au contraire du paradigme de « la richesse méridionale vers la pureté septentrionale » (*southern richness to northern purity* ; Hewitt 2000), aucun indice ne révèle une diminution de la diversité génétique chez les trois espèces. À l'inverse, tous les indices indiquent que la diversité génétique associée aux marqueurs non-neutres atteint son maximum dans la population la plus septentrionale du gradient chez EPB et MEL.

Les patrons rapportés dans cette étude ne sont toutefois pas sans précédent et s'inscrivent dans une littérature croissante montrant que la perte de diversité génétique n'est pas une conséquence systématique des expansions postglaciaires. Par exemple, les études réalisées à l'échelle de l'Amérique du Nord révèlent en effet des patrons contrastés selon les espèces et leur histoire biogéographique. Par exemple, Nadeau et al. (2015) rapportent une forte diminution latitudinale de la diversité génétique chez *P. monticola* dans l'ouest montagneux, mais aucun patron clair chez *P. strobus* dans l'est de l'Amérique du Nord, où le relief est moins marqué. Les auteurs attribuent cette différence à des modes de recolonisation postglaciaire distincts, notamment à des variations dans l'importance relative de la dispersion à longue distance. Chez *P. strobus*, Zinck et Rajora (2016) ont néanmoins mis en évidence une diminution de la diversité vers le nord associée à une histoire de colonisation complexe impliquant plusieurs voies migratoires issues d'un même refuge glaciaire.

Les résultats de Lumibao et al., (2017) apportent une perspective complémentaire à la multitude des patrons observés. Dans une synthèse de 14 taxons ligneux de l'est de l'Amérique du Nord, les auteurs n'ont pas observé le patron de diminution de la richesse haplotypique vers le nord, plutôt caractéristique des arbres tempérés européens. La richesse haplotypique était similaire entre les marges méridionale et septentrionale en Amérique du Nord, alors qu'elle était significativement plus élevée au sud qu'au nord en Europe. Les auteurs proposent que cette différence s'explique par l'histoire tardiglaciaire distincte entre les deux continents : les espèces nord-américaines auraient pu persister dans des refuges plus diffus et plus septentrionaux, tandis que l'absence relative de barrières biogéographiques majeures aurait facilité le flux de gènes et, conséquemment, le maintien de la diversité génétique lors des expansions postglaciaires. Cette étude porte toutefois principalement sur des espèces ligneuses tempérées et sur des marqueurs chloroplastiques, de sorte que son application directe aux trois espèces boréales étudiées ici demeure limitée. Elle indique néanmoins que la diminution de la diversité génétique vers le nord ne constitue pas une conséquence systématique de l'expansion postglaciaire en Amérique du Nord, ce qui est cohérent avec les patrons observés chez les trois conifères boréaux étudiés ici.

Les travaux empiriques récents abordant directement les processus d'expansion apportent également des arguments en faveur d'un rôle important de la dispersion dans le maintien de la diversité génétique. Par exemple, chez une espèce de plante alpine, Urquhart-Cronish et al. (2025) n'ont observé aucune diminution de la diversité génétique lors de l'expansion récente. Bien que cette étude porte sur une colonisation altitudinale à une échelle spatiale et temporelle plus restreinte que notre gradient latitudinal, elle suggère néanmoins que les processus d'expansion ne conduisent pas nécessairement à une érosion de la diversité génétique. À plus large échelle, la méta-analyse de De Kort et al. (2021), portant sur plus de 1000 populations végétales et animales, rapporte que la diversité génétique des populations en périphérie de l'aire de répartition dépend des traits de dispersion. En effet, ils ont trouvé que chez certains groupes de plantes, les populations marginales peuvent maintenir des niveaux de diversité équivalents à ce qui est retrouvé au centre de l'aire de répartition des espèces. Selon ces auteurs, l'absence de déclin à la périphérie serait lié à la forte dispersion

des propagules qui maintient le flux de gène avec le cœur de l'aire, en particulier chez les espèces de plantes anémophiles et anémochores (De Kort et al., 2021). De même, Kling et Ackerly (2021) soulignent que la dissémination par le vent chez les arbres peut favoriser la connectivité entre les populations et contribuer au maintien de la diversité génétique dans les populations périphériques via le flux de gènes.

Chez les animaux, un résultat analogue a été mis en évidence par Bergman et al., (2025) dans une étude portant sur l'expansion de l'aire de répartition d'une espèce de paruline (*Acrocephalus scirpaceus*). Malgré une expansion récente de plus de 1000 km en moins de 150 ans, les auteurs n'ont constaté aucune diminution de la diversité génétique au front d'expansion. Ils suggèrent également que des traits facilitant l'expansion, combinés à des événements ponctuels de dispersion longue distance, pourraient favoriser le maintien de la diversité génétique en générant des flux de gènes suffisants pour compenser les effets de dérive et les goulots d'étranglement successifs. Les travaux empiriques récents suggèrent donc qu'une grande capacité de dispersion peut moduler le maintien de la diversité génétique malgré une réduction de la taille effective pendant l'expansion, un constat cohérent avec nos résultats étant donné la pollinisation anémophile et la propagation anémochore des trois espèces à l'étude. La forte capacité de dispersion de ces espèces est également reflétée par les faibles valeurs de F_{ST} observées pour les loci neutres entre les populations, y compris au front d'expansion, alors que la différenciation plus marquée des loci non neutres suggère que d'autres mécanismes (p.ex. sélection, tri spatial) peuvent agir localement malgré des flux de gènes élevés.

Bien que l'absence de diminution latitudinale de la diversité génétique neutre constitue un patron général dans notre étude, les tendances spécifiques de la diversité non-neutre diffèrent entre les trois espèces. Chez EPB et MEL, la diversité génétique non-neutre et son écart par rapport au niveau de diversité neutre atteint un maximum dans la population la plus septentrionale, tandis que chez EPN, le maximum de diversité non-neutre se situe dans une population méridionale plutôt qu'à la limite nordique, où l'écart par rapport à la diversité neutre est plus faible. Cette différence entre les espèces pourrait refléter leurs

histoires de colonisation contrastées. EPN a atteint sa limite nordique actuelle dans le secteur de la rivière Boniface il y a environ 6000 ans (Payette et al., 2022; Payette et Lavoie, 1994), indiquant un établissement ancien des populations à la marge septentrionale de l'espèce. Le refroidissement Néoglaciaire, amorcé il y a 4000 ans, a entraîné une diminution de la densité du couvert forestier causé par une rupture de la régénération après-feu lors de conditions climatiques défavorables (Asselin et Payette, 2005; Payette et al., 1989; Payette et Gagnon, 1985). La stabilité du front de colonisation depuis 6000 ans et l'ouverture graduelle du paysage forestier depuis 4000 ans pourraient avoir maintenu la diversité génétique à un niveau comparable, voire légèrement plus faible dans le cas de la diversité non-neutre, par rapport à celui des populations méridionales.

Contrairement à EPN, dont la limite nordique semble stable depuis plusieurs millénaires, EPB et MEL poursuivent actuellement leur colonisation postglaciaire en longeant la côte récemment exondée de la Baie d'Hudson. Le front d'expansion progresse graduellement vers le nord et la forêt se densifie à la faveur du relèvement glacio-isostatique et du réchauffement climatique en cours depuis la fin du Petit Âge Glaciaire (Payette, 1993; Payette et Filion, 1985; Caccianiga et Payette, 2006). Chez EPB, la population d'Umijuaq constitue un peuplement marginal formé d'individus isolés ou regroupés en petits groupes, espacées entre eux de plusieurs kilomètres (Caccianiga et Payette, 2006; Laliberté et Payette, 2008, Angarita Ospina, en préparation). Ce peuplement, constitué de 38 individus matures au total, s'étend sur ~25 km le long de la côte de la baie d'Hudson, avec une distance moyenne d'environ 220 mètres entre individus matures et atteignant une distance maximale de 4,5 km entre les deux voisins les plus éloignés (Angarita Ospina, en préparation). La présence de jeunes plantules autour de ces individus isolés témoigne d'une densification locale progressive, indiquant que le processus de colonisation est actif au front d'expansion (Angarita Ospina, en préparation). Dans ce contexte, un important flux de gènes assuré par la dispersion du pollen et des graines pourrait contribuer au maintien de la diversité génétique neutre observée dans cette population marginale, mais un autre processus doit expliquer le maximum de diversité non-neutre observé à la limite nordique.

2.5.2 Différence entre diversité non-neutre et neutre

Nos résultats révèlent également que la diversité non-neutre est supérieure à la diversité neutre pour les trois espèces. Cela est contraire aux attentes théoriques qui prédisent que la sélection purifiante tend à réduire plus fortement la diversité adaptative que la diversité neutre (Cvijović et al., 2018). En théorie, les allèles délétères au niveau des loci non-neutres devraient être rapidement éliminés, entraînant une diversité plus faible pour les marqueurs non-neutre que pour les marqueurs neutres. Or, nos résultats indiquent que ce processus n'est pas le seul facteur à l'œuvre et que d'autres mécanismes devraient expliquer la surreprésentation de la diversité non-neutre, particulièrement au front d'expansion d'EPB et MEL, les deux espèces qui colonisent activement la toundra à leur limite nordique depuis la fin du Petit Âge Glaciaire.

Une première explication repose sur le fait que la sélection opérant dans ces populations marginales ne serait pas principalement purifiante, mais plutôt diversifiante. Selon Le Corre et Kremer (2003) la sélection diversifiante peut maintenir, voire augmenter, la variation génétique aux loci soumis à des pressions environnementales hétérogènes. Dans un contexte d'expansion spatiale, les populations colonisant de nouveaux environnements sont exposées à des conditions abiotiques plus variables et moins prédictibles à la limite de l'enveloppe bioclimatique de l'espèce (Jackson et al., 2009 ; Spence et Tingley, 2020), favorisant le maintien simultané de multiples allèles adaptatifs localement bénéfiques, plutôt qu'un filtrage strict par la sélection purifiante menant à une fixation ou une élimination rapide des variants non-neutres. Cette explication justifie en partie l'écart entre la diversité neutre et non-neutre plus prononcé au front d'expansion chez EPB et MEL. Deuxièmement, les processus démographiques propres aux expansions spatiales pourraient contribuer à amplifier localement la diversité aux loci non-neutres. Lors d'une expansion active, comme chez EPB et MEL, les populations marginales situées au front de colonisation subissent une réduction de leur taille effective en raison des effets fondateurs en série, ce qui réduit temporairement l'efficacité de la sélection purifiante (Excoffier et al., 2009; Peischl et al., 2015). Dans ce contexte, certains variants délétères peuvent éventuellement « surfer » sur la

vague d'expansion et augmenter en fréquence (Edmonds et al., 2004; Hallatschek et Nelson, 2008; Klopfstein et al., 2006). Ce phénomène, connu sous le nom de charge d'expansion (*expansion load*), conduit à une accumulation transitoire de mutations délétères au front d'expansion (Peischl et al., 2015).

Ainsi, la grande diversité non-neutre observée chez EPB et MEL au front d'expansion pourrait refléter non seulement la présence de variants adaptatifs, mais aussi des variants « maladaptatifs », contribuant ensemble à un signal global d'augmentation de diversité fonctionnelle. Les méthodes de détection de loci candidats reposent sur des signatures génomiques ne permettant pas, à elles seules, d'inférer si les allèles identifiés augmentent ou réduisent la valeur adaptative. Par conséquent, une partie du signal détecté pourrait correspondre à l'ensemble des variants non-neutres ayant « surfé » lors de l'expansion plutôt qu'aux seuls variants strictement adaptatifs filtrés par la sélection naturelle. Chez EPN, dont la limite nordique est stable depuis plusieurs millénaires (Payette et al., 2022; Payette et Lavoie, 1994), l'écart entre diversité non-neutre et neutre est moindre. Cela suggère qu'une fois l'expansion terminée et que la population s'est densifiée localement, la sélection purifiante redevient efficace et contribue à purger progressivement les allèles délétères, réduisant ainsi la charge d'expansion et abaissant l'écart entre diversité neutre et non-neutre.

2.5.3 Tri spatial

L'accumulation de variants potentiellement délétères au front d'une expansion s'inscrit aussi dans le cadre plus large de la dynamique du tri spatial. Ce modèle éco-évolutif repose sur l'accumulation des individus les plus aptes à la dispersion au front de colonisation, indépendamment de leur valeur adaptative, ce qui conduit à l'émergence d'un compromis entre dispersion et valeur adaptative dans les populations en expansion (Miller et al., 2020; Phillips et Perkins, 2019; Shine et al., 2021). Chez les plantes, ce compromis est étroitement lié aux traits de dispersion des propagules. Une faible charge alaire favorise la dispersion sur de longues distances, mais s'accompagne généralement de graines plus petites, disposant de réserves limitées, ce qui réduit les probabilités d'établissement et de survie des plantules (Bergeron, 2025; Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024). Ainsi, les individus possédant les

traits optimisant la dispersion ne correspondent pas nécessairement à ceux maximisant la régénération ou la performance locale, particulièrement dans les conditions environnementales rigoureuses, comme celles rencontrées à la limite des arbres.

Le tri spatial agit donc de manière ciblée en favorisant les individus les plus efficaces à coloniser de nouveaux habitats sur la seule base de leurs traits de dispersion héritables (Miller et al., 2020; Phillips et al., 2010). Nos résultats sont compatibles avec cette interprétation, notamment par la détection de loci candidats à fort soutien chez EPB et MEL et par l'association observée entre certains génotypes et une faible charge alaire chez EPB, suggérant que des traits favorisant la dispersion pourraient contribuer à la structuration génétique observée au front d'expansion. Cependant, en raison du compromis dispersion-performance inhérent au tri spatial, cette accumulation locale de variants favorisant la dispersion devrait s'accompagner d'une concentration concomitante de variants associés à une valeur adaptative réduite. Des compromis similaires ont été rapportés chez d'autres organismes, où les traits favorisant le mouvement ou la colonisation entraînent des coûts sur la survie, la reproduction et la croissance. Par exemple, chez le crapaud buffle (*Rhinella marina*), les individus présentant des pattes plus longues et une tête plus étroite, favorisant la dispersion, montrent également une masse gonadique plus faible (Kelehear et Shine, 2020). De même, chez le papillon tircis (*Pararge aegeria*) les femelles possédant un thorax plus développé, associé à une meilleure capacité de vol, produisent moins d'œufs (Hughes et al., 2003).

Contrairement au phénomène de « *surfing* » des allèles, processus stochastique où la dérive génétique peut entraîner la fixation aléatoire d'allèles favorables ou défavorables (charge d'expansion), le tri spatial favorise spécifiquement les traits liés à la dispersion. Au front d'expansion, ce processus conduit à une surreprésentation de certains génotypes impliqués dans une meilleure dispersion, indépendamment de leur effet sur la valeur adaptative. Il peut ainsi maintenir simultanément des variants adaptatifs et potentiellement délétères, générant une signature génétique similaire à celle attendue sous le *surfing* des allèles, mais par un mécanisme non aléatoire. Puisque, dans les populations stables, la

sélection agit principalement à optimiser la valeur adaptative, les populations à la limite nordique d'EPN n'exhibent pas la signature génomique attribuée au tri spatial chez EPB et MEL. L'analyse des valeurs du *D* de Tajima apporte un éclairage clé sur ces dynamiques évolutives. Chez les trois espèces étudiées, les loci neutres présentent des valeurs négatives caractérisées par un excès de mutations rares le long du gradient latitudinal, ce qui est cohérent avec leur expansion démographique postglaciaire (Excoffier et al., 2009; Ramos-Onsins et Rozas, 2002; Tajima, 1989). Pour les loci non-neutres, la majorité des populations présente également des valeurs négatives, suggérant l'influence conjointe de la sélection purifiante et de l'expansion démographique (Jackson et al., 2015). Toutefois, chez EPB et MEL, le *D* de Tajima devient localement positif dans la population la plus nordique, traduisant un excès d'allèles à fréquence intermédiaire (Tajima, 1989). Une telle signature semble inattendue dans un contexte d'expansion récente, mais pourrait refléter un équilibre dynamique résultant du compromis entre dispersion et valeur adaptative attendu dans le cadre du tri spatial. D'une part, le tri spatial devrait favoriser certains génotypes associés à une forte capacité de dispersion. D'autre part, la sélection naturelle favorise plutôt d'autres génotypes optimisant la survie et la performance locale. En œuvrant de concert, les deux forces évolutives pourraient ainsi contribuer au maintien de plusieurs variants à des fréquences intermédiaires et expliquer, au moins en partie, la forte diversité non-neutre observée chez EPB et MEL à leur limite nordique, illustrant comment l'interaction entre tri spatial et sélection naturelle module le polymorphisme génétique au front d'expansion.

2.6 CONCLUSION

Cette étude visait à mieux comprendre comment la migration postglaciaire et les processus éco-évolutifs agissant au front d'expansion ont façonné la diversité génétique de trois espèces boréales le long d'un gradient latitudinal suivant une voie de colonisation. Contrairement aux prédictions classiques d'une érosion progressive de la diversité génétique lors des expansions spatiales (Bialozyt et al., 2006; Excoffier et al., 2009; Hewitt, 2000; Ibrahim et al., 1996; Nathan, 2006; Petit et al., 2003), nos résultats montrent que la diversité totale et neutre se maintient jusqu'à la limite nordique chez les trois espèces étudiées. Ce constat remet en

question le paradigme selon lequel les populations marginales seraient systématiquement appauvries génétiquement et souligne l'importance de mécanismes compensatoires, tels que le flux de gènes et la dispersion à longue distance, dans le maintien du potentiel évolutif des espèces boréales. Au-delà de cette absence de déclin, nos résultats révèlent une augmentation de la diversité génétique non-neutre au front d'expansion chez l'épinette blanche et le mélèze laricin, deux espèces en cours de colonisation dans la toundra. Cette signature contraste avec celle observée chez l'épinette noire, dont la limite nordique est stable depuis plusieurs millénaires, et suggère que les processus évolutifs diffèrent entre les fronts d'expansion actifs et les populations marginales stabilisées. Alors que la sélection purifiante semble reprendre un rôle dominant dans les populations établies de longue date, les fronts d'expansion actifs apparaissent soumis à un ensemble de forces contrastées incluant la dérive, la charge d'expansion et le tri spatial.

L'association entre certains génotypes et les traits favorisant la dispersion, comme une faible charge alaire, appuie l'hypothèse d'un tri spatial opérant au front de colonisation. Ce processus éco-évolutif favorise l'accumulation non aléatoire de génotypes associés à une capacité de dispersion accrue, même si ceux-ci impliquent un compromis avec la performance et la valeur adaptative locale. L'interprétation des valeurs du *D* de Tajima suggère que cette dynamique peut conduire au maintien simultané de multiples génotypes à des fréquences intermédiaires, traduisant un équilibre temporaire entre tri spatial et sélection naturelle. Ainsi, l'augmentation de la diversité non-neutre observée au front d'expansion pourrait refléter non seulement la présence de variants potentiellement adaptatifs, mais aussi l'accumulation transitoire de variants délétères associés à la charge d'expansion.

Ces résultats apportent également un éclairage sur le paradoxe de Reid, qui souligne l'écart entre les vitesses de migration postglaciaire inférées par les données paléoécologiques et les capacités de dispersion estimées chez les espèces végétales actuelles (Clark et al., 1998). Le maintien de la diversité génétique rapporté ici, combiné aux indices suggérant un rôle de la dispersion à longue distance et du tri spatial au front d'expansion, appuie l'idée que les populations en expansion ne constituent pas simplement une succession de populations

fondatrices progressant de proche en proche. La dispersion longue distance peut permettre à certains individus d'atteindre rapidement de nouveaux territoires, tandis que le tri spatial pourrait favoriser, au fil de l'expansion, les génotypes associés à une plus grande capacité de dispersion. Ces processus pourraient ainsi contribuer à expliquer comment les espèces boréales ont pu coloniser rapidement de vastes territoires après le retrait des glaces, malgré des capacités de dispersion moyennes qui, considérées seules, ne suffiraient pas à rendre compte des vitesses de migration observées.

Cette interprétation revêt également une importance particulière dans le contexte actuel de migration assistée, envisagée comme une stratégie permettant d'accroître la capacité des espèces forestières à répondre au déplacement rapide des conditions climatiques (Aitken et Bemmels, 2016; McLachlan et al., 2007). Nos résultats suggèrent toutefois que les populations situées au front d'expansion ne sont pas uniquement façonnées par la sélection naturelle, mais également par des processus tels que la dispersion à longue distance et le tri spatial. Dans cette perspective, l'introduction artificielle de génotypes provenant de populations plus méridionales pourrait modifier les fréquences alléliques et les combinaisons génétiques présentes dans les populations réceptrices, et ainsi influencer les trajectoires évolutives qui accompagnent naturellement les processus d'expansion. Une telle intervention pourrait également atténuer ou masquer certaines signatures éco-évolutives associées à la dispersion et au tri spatial. Ainsi, au-delà de son potentiel à augmenter la diversité génétique, la migration assistée devrait également être évaluée à la lumière des processus qui façonnent naturellement cette diversité lors de la colonisation de nouveaux territoires.

Dans l'ensemble, cette étude met en lumière le rôle central des fronts d'expansion comme zones de forte tension éco-évolutive, où migration, sélection et dérive interagissent pour moduler la diversité génétique. Loin d'être de simples marges appauvries, les populations nordiques peuvent constituer des réservoirs dynamiques de diversité fonctionnelle, dont la composition génétique dépend étroitement du stade d'expansion de l'espèce. Ces résultats contribuent ainsi à mieux comprendre les mécanismes susceptibles d'avoir permis les rapides colonisations postglaciaires et offrent des perspectives essentielles

pour comprendre la capacité des espèces boréales à suivre le déplacement rapide des niches climatiques dans le contexte du réchauffement global contemporain.

CHAPITRE 3
CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce projet de recherche apporte de nouvelles connaissances sur les dynamiques éco-évolutives associées à l'expansion postglaciaire de trois espèces boréales : l'épinette noire, l'épinette blanche et le mélèze laricin. Dans un contexte de changements environnementaux rapides, où la redistribution des aires de répartition des espèces est de plus en plus marquée, comprendre les mécanismes qui structurent la diversité génétique aux limites de distribution constitue un enjeu central en écologie évolutive (Parmesan et Yohe, 2003). Les résultats obtenus ici mettent en évidence la complexité des interactions entre dispersion, histoire démographique et organisation de la diversité génétique au front de colonisation. Plus largement, ils soulignent l'importance de considérer ces dynamiques dans une vision globale afin de mieux anticiper la réponse des espèces boréales aux changements climatiques en cours.

3.1 PRINCIPAUX RÉSULTATS OBTENUS

Contrairement aux attentes issues des modèles classiques d'expansion, nos résultats ne révèlent aucune diminution de la diversité génétique le long de la voie de migration pour les trois espèces (Bialozyt et al., 2006; Excoffier et al., 2009; Hewitt, 2000; Ibrahim et al., 1996). À contrario, chez l'EPB et le MEL, la diversité génétique des marqueurs non-neutres atteint un maximum au front d'expansion, dans la population la plus septentrionale. Ce résultat s'oppose directement au paradigme d'un appauvrissement génétique vers les marges de l'aire de répartition et suggère que les fronts de colonisation ne constituent pas uniquement des zones de perte de diversité, mais peuvent également représenter des réservoirs à forte diversité génétique. Cela pourrait être dû en partie par la capacité accrue de dispersion des individus en marge, liée au concept du tri spatial. Ce concept pourrait jouer un rôle clé en

maintenant un flux de gènes suffisant pour contrebalancer les effets de la dérive génétique (De Kort et al., 2021; Kling et Ackerly, 2021).

Les différences observées entre les espèces soulignent toutefois l'importance de leur histoire de colonisation. Alors que EPB et MEL sont encore en expansion active le long des côtes de la baie d'Hudson, EPN présente une limite nordique stable depuis plusieurs millénaires (Caccianiga et Payette, 2006; Payette, 1993; Payette et al., 2022; Payette et Filion, 1985; Payette et Lavoie, 1994). Cette stabilité semble associé à un écart réduit entre les diversités neutre et non-neutre, potentiellement dû à la sélection purifiante qui a eu, pour cette espèce, le temps d'agir sur la diversité non-neutre en éliminant entre autres les variants délétères à la limite nordique (Cvijović et al., 2018). À l'inverse, chez EPB et MEL, la dynamique du front de colonisation toujours en cours favorise le maintien, voir l'augmentation de la diversité non-neutre. Cette augmentation suggère que les populations marginales sont soumises à des processus évolutifs plus complexes que dans les autres populations avec une sélection purifiante qui serait contrebalancée par d'autres forces. D'une part, la sélection diversifiante dans des environnements aux conditions abiotiques variables pourrait favoriser le maintien de multiples variants (Jackson et al., 2009; Spence et Tingley, 2020). D'autre part, les dynamiques démographiques propres aux expansions, notamment la charge d'expansion, pourraient permettre l'accumulation transitoire de variants délétères au front de colonisation qui auraient « surfé » sur la vague d'expansion (Peischl et al., 2015). Ainsi, la forte diversité non-neutre observée à la limite nordique de EPB et MEL reflète probablement une combinaison de variants adaptatifs et maladaptatifs.

Dans ce contexte, le tri spatial offre un cadre complémentaire pour expliquer la structure de cette diversité au front d'expansion. En favorisant les individus les plus aptes à la dispersion indépendamment de leur valeur adaptative, le tri spatial génère un compromis entre dispersion et performance (Miller et al., 2020; Phillips et Perkins, 2019; Shine et al., 2021). Cela implique que les individus ayant une meilleure capacité de dispersion ne sont pas nécessairement les plus performants localement. Nos résultats soutiennent cette dynamique, notamment par l'identification de loci non-neutres potentiellement associés à la dispersion

chez EPB. Mais, en favorisant la dispersion, ce processus peut également entraîner l'accumulation de variants potentiellement délétères, en raison du compromis dispersion/valeur adaptative, ce qui contribuerait à augmenter encore plus la diversité non-neutre.

L'interaction entre tri spatial, sélection naturelle et histoire démographique des espèces apparaît alors comme un facteur clé expliquant les patrons observés, en particulier l'augmentation de la diversité non-neutre à la marge de l'aire de répartition pour les espèces encore en cours de colonisation.

3.2 LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVES FUTURES DE RECHERCHE

Bien que cette étude apporte des éléments nouveaux quant à la compréhension des dynamiques éco-évolutives au front d'expansion, certaines limites, notamment méthodologiques, doivent être prises en compte dans l'interprétation des résultats. Ces limites constituent également des pistes pertinentes pour de futurs travaux de recherche.

Tout d'abord, une limite importante concerne le jeu de données phénotypiques. Chez les espèces boréales, la production de graines varie fortement d'une année à l'autre, avec des années de forte fructification (*mast-seeding years*) suivies de périodes de faible production (Kelly, 1994; Koenig et Knops, 1998; LaMontagne et Boutin, 2009). Or, les campagnes d'échantillonnage ont été réalisées lors d'années peu productives, ce qui peut entraîner diverses conséquences sur la qualité et l'étendue des données collectées. En particulier, chez MEL, la très faible production de graines lors des deux étés d'échantillonnage n'a pas permis de mesurer la charge alaire, contrairement à EPN et EPB où suffisamment de donnée ont été collectées. Cette absence de données est d'autant plus importante que MEL présente un patron d'augmentation de la diversité non-neutre similaire à celle observée chez EPB à sa limite nordique. L'absence d'information liée aux traits de dispersion ne permet donc pas de tester si ce patron peut également être associé au tri spatial chez cette espèce. L'acquisition de ces données lors d'une année de forte production semencière permettrait de vérifier si la

signature génomique potentiellement associée au tri spatial chez EPB est également observable chez MEL.

De plus, la faible production semencière a également restreint la taille de l'échantillonnage pour les autres espèces. Ainsi, les données phénotypiques pour EPB reposent sur un nombre limité d'individus (n = 92), comparativement aux données génotypiques (n = 205). D'une part, le faible effectif réduit la puissance des analyses reliant traits de dispersion et variation génétique, augmentant ainsi le risque de ne pas détecter certaines associations réelles. D'autre part, la détection d'associations significatives malgré cette puissance réduite suggère que les relations observées pourraient correspondre à des effets biologiquement pertinents, bien que leur ampleur doive être interprétée avec prudence. Le fait d'échantillonner lors d'une année peu productive a pu limiter la diversité des graines collectées avec le risque de biaiser la représentation des individus contribuant à la dispersion. Un échantillonnage réalisé lors d'une année plus favorable permettrait d'améliorer à la fois la variabilité phénotypique et la taille des échantillons, renforçant ainsi les analyses des liens entre phénotype et génotype ainsi que l'évaluation du rôle du tri spatial.

En plus des graines, une perspective intéressante pour de futures études serait d'intégrer explicitement le rôle du pollen dans les flux de gènes. Chez les espèces anémophiles, comme les conifères étudiés, la dispersion pollinique peut s'effectuer sur de longues distances et contribuer significativement au maintien de la diversité génétique, notamment en limitant les effets de la dérive génétique dans les populations marginales (Ennos, 1994; Petit et al., 2005; Savolainen et al., 2007). L'ajout de cette composante permettrait de mieux quantifier la contribution respective du pollen et des graines à la connectivité génétique des populations. Cela offrirait une vision plus complète des mécanismes maintenant la diversité génétique au front d'expansion.

Enfin, une perspective intéressante concerne l'étude plus détaillée de la structure génétique des populations marginales, notamment celle de EPB à Umiujaq. Dans ce contexte, une analyse des relations de parenté entre individus ainsi que leur âge respectif permettraient de mieux comprendre les effets du tri spatial et des processus démographiques récents sur

une population nouvellement établie. Dans cette optique, les travaux en cours sur cette population menés par Angarita Ospina (en préparation) s'inscrivent directement dans cette continuité en combinant données génétiques et dendrochronologiques. Les échantillons déjà collectés à Umiujaq et les analyses de parenté en cours offrent ainsi une opportunité pour relier âge et données génétiques et mieux caractériser les dynamiques de migration au sein des populations en expansion.

ANNEXES

Tableau S1. Différenciation génétique (F_{ST}) par paires de populations pour le jeu de données complet, neutre et non-neutre chez l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et le mélèze laricin (*Larix laricina*) échantillonnés le long d'un transect latitudinal de 1250 km dans l'ouest du Québec (Canada).

(A) *Picea mariana* – Jeu de donnée complet

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI	BON
MOL	-	0.0045	0.0024	0.0130	0.0086	0.0061	0.0035	0.0061	0.0070	0.0120	0.0095
VER	0.0045	-	0.0000	0.0093	0.0081	0.0101	0.0012	0.0061	0.0052	0.0090	0.0098
AMO	0.0024	0.0000	-	0.0063	0.0048	0.0053	0.0000	0.0024	0.0035	0.0092	0.0088
MAT	0.0130	0.0093	0.0063	-	0.0112	0.0110	0.0062	0.0072	0.0099	0.0128	0.0140
WAS	0.0086	0.0081	0.0048	0.0112	-	0.0058	0.0038	0.0035	0.0022	0.0041	0.0032
EAS	0.0061	0.0101	0.0053	0.0110	0.0058	-	0.0021	0.0025	0.0018	0.0061	0.0035
WEM	0.0035	0.0012	0.0000	0.0062	0.0038	0.0021	-	0.0000	0.0010	0.0057	0.0043
CHI	0.0061	0.0061	0.0024	0.0072	0.0035	0.0025	0.0000	-	0.0030	0.0073	0.0035
KUU	0.0070	0.0052	0.0035	0.0099	0.0022	0.0018	0.0010	0.0030	-	0.0039	0.0024
UMI	0.0120	0.0090	0.0092	0.0128	0.0041	0.0061	0.0057	0.0073	0.0039	-	0.0059
BON	0.0095	0.0098	0.0088	0.0140	0.0032	0.0035	0.0043	0.0035	0.0024	0.0059	-
Moyenne	0.0073	0.0063	0.0043	0.0101	0.0055	0.0054	0.0028	0.0042	0.0040	0.0076	0.0065

(B) *Picea mariana* – Jeu de donnée neutre

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI	BON
MOL	-	0.0041	0.0022	0.0104	0.0074	0.0050	0.0029	0.0047	0.0058	0.0112	0.0081
VER	0.0041	-	0.0000	0.0071	0.0055	0.0081	0.0000	0.0036	0.0030	0.0073	0.0073
AMO	0.0022	0.0000	-	0.0046	0.0035	0.0047	0.0000	0.0016	0.0029	0.0082	0.0080
MAT	0.0104	0.0071	0.0046	-	0.0094	0.0085	0.0044	0.0063	0.0081	0.0106	0.0117
WAS	0.0074	0.0055	0.0035	0.0094	-	0.0049	0.0034	0.0029	0.0014	0.0034	0.0023
EAS	0.0050	0.0081	0.0047	0.0085	0.0049	-	0.0017	0.0026	0.0016	0.0057	0.0036
WEM	0.0029	0.0000	0.0000	0.0044	0.0034	0.0017	-	-0.0008	0.0008	0.0057	0.0040
CHI	0.0047	0.0036	0.0016	0.0063	0.0029	0.0026	-0.0008	-	0.0025	0.0068	0.0032
KUU	0.0058	0.0030	0.0029	0.0081	0.0014	0.0016	0.0008	0.0025	-	0.0036	0.0020
UMI	0.0112	0.0073	0.0082	0.0106	0.0034	0.0057	0.0057	0.0068	0.0036	-	0.0056
BON	0.0081	0.0073	0.0080	0.0117	0.0023	0.0036	0.0040	0.0032	0.0020	0.0056	-
Moyenne	0.0062	0.0046	0.0036	0.0081	0.0044	0.0046	0.0022	0.0033	0.0032	0.0068	0.0056

(C) *Picea mariana* – Jeu de donnée non-neutre

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI	BON
MOL	-	0.0182	0.0105	0.0757	0.0479	0.0494	0.0272	0.0536	0.0525	0.0410	0.0572
VER	0.0182	-	0.0192	0.0577	0.0752	0.0749	0.0491	0.0767	0.0790	0.0622	0.0901
AMO	0.0105	0.0192	-	0.0501	0.0447	0.0287	0.0095	0.0343	0.0290	0.0445	0.0372
MAT	0.0757	0.0577	0.0501	-	0.0526	0.0769	0.0516	0.0306	0.0656	0.0741	0.0801
WAS	0.0479	0.0752	0.0447	0.0526	-	0.0387	0.0156	0.0249	0.0288	0.0267	0.0349
EAS	0.0494	0.0749	0.0287	0.0769	0.0387	-	0.0159	0.0000	0.0123	0.0238	0.0000
WEM	0.0272	0.0491	0.0095	0.0516	0.0156	0.0159	-	0.0012	0.0110	0.0046	0.0186
CHI	0.0536	0.0767	0.0343	0.0306	0.0249	0.0000	0.0012	-	0.0213	0.0235	0.0140
KUU	0.0525	0.0790	0.0290	0.0656	0.0288	0.0123	0.0110	0.0213	-	0.0157	0.0180
UMI	0.0410	0.0622	0.0445	0.0741	0.0267	0.0238	0.0046	0.0235	0.0157	-	0.0155
BON	0.0572	0.0901	0.0372	0.0801	0.0349	0.0000	0.0186	0.0140	0.0180	0.0155	-
Moyenne	0.0433	0.0602	0.0308	0.0615	0.0390	0.0321	0.0204	0.0280	0.0333	0.0332	0.0366

(D) *Picea glauca* – Jeu de donnée complet

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI
MOL	-	0.0189	0.0111	0.0166	0.0372	0.0194	0.0276	0.0167	0.0155	0.0371
VER	0.0189	-	0.0042	0.0095	0.0228	0.0086	0.0111	0.0144	0.0105	0.0245
AMO	0.0111	0.0042	-	0.0049	0.0146	0.0025	0.0041	0.0052	0.0075	0.0224
MAT	0.0166	0.0095	0.0049	-	0.0193	0.0068	0.0089	0.0097	0.0115	0.0257
WAS	0.0372	0.0228	0.0146	0.0193	-	0.0203	0.0220	0.0283	0.0234	0.0353
EAS	0.0194	0.0086	0.0025	0.0068	0.0203	-	0.0070	0.0130	0.0092	0.0246
WEM	0.0276	0.0111	0.0041	0.0089	0.0220	0.0070	-	0.0168	0.0094	0.0192
CHI	0.0167	0.0144	0.0052	0.0097	0.0283	0.0130	0.0168	-	0.0076	0.0273
KUU	0.0155	0.0105	0.0075	0.0115	0.0234	0.0092	0.0094	0.0076	-	0.0262
UMI	0.0371	0.0245	0.0224	0.0257	0.0353	0.0246	0.0192	0.0273	0.0262	-
Moyenne	0.0222	0.0138	0.0085	0.0126	0.0248	0.0124	0.0140	0.0154	0.0134	0.0269

(E) *Picea glauca* – Jeu de donnée neutre

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI
MOL	-	0.0188	0.0106	0.0162	0.0362	0.0195	0.0280	0.0169	0.0148	0.0339
VER	0.0188	-	0.0037	0.0094	0.0218	0.0083	0.0107	0.0140	0.0099	0.0225
AMO	0.0106	0.0037	-	0.0050	0.0138	0.0019	0.0043	0.0050	0.0071	0.0200
MAT	0.0162	0.0094	0.0050	-	0.0187	0.0064	0.0089	0.0095	0.0113	0.0237
WAS	0.0362	0.0218	0.0138	0.0187	-	0.0195	0.0217	0.0272	0.0224	0.0338
EAS	0.0195	0.0083	0.0019	0.0064	0.0195	-	0.0070	0.0128	0.0085	0.0224
WEM	0.0280	0.0107	0.0043	0.0089	0.0217	0.0070	-	0.0172	0.0092	0.0176
CHI	0.0169	0.0140	0.0050	0.0095	0.0272	0.0128	0.0172	-	0.0072	0.0241
KUU	0.0148	0.0099	0.0071	0.0113	0.0224	0.0085	0.0092	0.0072	-	0.0242
UMI	0.0339	0.0225	0.0200	0.0237	0.0338	0.0224	0.0176	0.0241	0.0242	-
Moyenne	0.0217	0.0132	0.0079	0.0121	0.0239	0.0118	0.0138	0.0149	0.0127	0.0247

(F) *Picea glauca* – Jeu de donnée non-neutre

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI
MOL	-	0.0248	0.0286	0.0316	0.0695	0.0172	0.0115	0.0061	0.0461	0.1168
VER	0.0248	-	0.0269	0.0119	0.0588	0.0189	0.0303	0.0332	0.0404	0.0824
AMO	0.0286	0.0269	-	0.0011	0.0432	0.0276	0.0000	0.0143	0.0275	0.0898
MAT	0.0316	0.0119	0.0011	-	0.0450	0.0246	0.0088	0.0188	0.0218	0.0832
WAS	0.0695	0.0588	0.0432	0.0450	-	0.0467	0.0370	0.0727	0.0637	0.0734
EAS	0.0172	0.0189	0.0276	0.0246	0.0467	-	0.0062	0.0202	0.0428	0.0789
WEM	0.0115	0.0303	0.0000	0.0088	0.0370	0.0062	-	0.0000	0.0188	0.0658
CHI	0.0061	0.0332	0.0143	0.0188	0.0727	0.0202	0.0000	-	0.0270	0.1122
KUU	0.0461	0.0404	0.0275	0.0218	0.0637	0.0428	0.0188	0.0270	-	0.0878
UMI	0.1168	0.0824	0.0898	0.0832	0.0734	0.0789	0.0658	0.1122	0.0878	-
Moyenne	0.0391	0.0364	0.0288	0.0274	0.0567	0.0315	0.0198	0.0338	0.0418	0.0878

(G) *Larix laricina* – Jeu de donnée complet

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI
MOL	-	0.0260	0.0186	0.0202	0.0324	0.0209	0.0340	0.0441	0.0283	0.0413
VER	0.0260	-	0.0125	0.0121	0.0280	0.0169	0.0304	0.0435	0.0274	0.0347
AMO	0.0186	0.0125	-	0.0017	0.0178	0.0058	0.0239	0.0337	0.0218	0.0316
MAT	0.0202	0.0121	0.0017	-	0.0205	0.0078	0.0231	0.0341	0.0218	0.0301
WAS	0.0324	0.0280	0.0178	0.0205	-	0.0202	0.0356	0.0460	0.0289	0.0442
EAS	0.0209	0.0169	0.0058	0.0078	0.0202	-	0.0203	0.0325	0.0174	0.0252
WEM	0.0340	0.0304	0.0239	0.0231	0.0356	0.0203	-	0.0416	0.0284	0.0374
CHI	0.0441	0.0435	0.0337	0.0341	0.0460	0.0325	0.0416	-	0.0367	0.0474
KUU	0.0283	0.0274	0.0218	0.0218	0.0289	0.0174	0.0284	0.0367	-	0.0319
UMI	0.0413	0.0347	0.0316	0.0301	0.0442	0.0252	0.0374	0.0474	0.0319	-
Moyenne	0.0295	0.0257	0.0186	0.0190	0.0304	0.0185	0.0305	0.0399	0.0270	0.0360

(H) *Larix laricina* – Jeu de donnée neutre

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI
MOL	-	0.0241	0.0166	0.0180	0.0294	0.0189	0.0299	0.0414	0.0246	0.0365
VER	0.0241	-	0.0123	0.0116	0.0267	0.0161	0.0281	0.0413	0.0255	0.0319
AMO	0.0166	0.0123	-	0.0012	0.0176	0.0052	0.0221	0.0322	0.0203	0.0286
MAT	0.0180	0.0116	0.0012	-	0.0191	0.0072	0.0212	0.0322	0.0201	0.0275
WAS	0.0294	0.0267	0.0176	0.0191	-	0.0186	0.0337	0.0440	0.0267	0.0405
EAS	0.0189	0.0161	0.0052	0.0072	0.0186	-	0.0188	0.0313	0.0161	0.0228
WEM	0.0299	0.0281	0.0221	0.0212	0.0337	0.0188	-	0.0398	0.0260	0.0351
CHI	0.0414	0.0413	0.0322	0.0322	0.0440	0.0313	0.0398	-	0.0340	0.0438
KUU	0.0246	0.0255	0.0203	0.0201	0.0267	0.0161	0.0260	0.0340	-	0.0303
UMI	0.0365	0.0319	0.0286	0.0275	0.0405	0.0228	0.0351	0.0438	0.0303	-
Moyenne	0.0266	0.0242	0.0173	0.0176	0.0285	0.0172	0.0283	0.0378	0.0248	0.0330

(I) *Larix laricina* – Jeu de donnée non-neutre

	MOL	VER	AMO	MAT	WAS	EAS	WEM	CHI	KUU	UMI
MOL	-	0.1077	0.1093	0.1188	0.1353	0.0946	0.1453	0.1259	0.1462	0.1578
VER	0.1077	-	0.0215	0.0390	0.0768	0.0527	0.0979	0.1158	0.0956	0.1091
AMO	0.1093	0.0215	-	0.0257	0.0241	0.0311	0.0795	0.0850	0.0744	0.1093
MAT	0.1188	0.0390	0.0257	-	0.0712	0.0303	0.0822	0.0991	0.0826	0.1009
WAS	0.1353	0.0768	0.0241	0.0712	-	0.0696	0.0837	0.1044	0.0957	0.1304
EAS	0.0946	0.0527	0.0311	0.0303	0.0696	-	0.0611	0.0689	0.0598	0.0854
WEM	0.1453	0.0979	0.0795	0.0822	0.0837	0.0611	-	0.0859	0.0953	0.0872
CHI	0.1259	0.1158	0.0850	0.0991	0.1044	0.0689	0.0859	-	0.1145	0.1282
KUU	0.1462	0.0956	0.0744	0.0826	0.0957	0.0598	0.0953	0.1145	-	0.0761
UMI	0.1578	0.1091	0.1093	0.1009	0.1304	0.0854	0.0872	0.1282	0.0761	-
Moyenne	0.1268	0.0795	0.0622	0.0722	0.0879	0.0615	0.0909	0.1031	0.0933	0.1094

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aitken, S. N. et Bemmels, J. B. (2016). Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*, *9*(1), 271-290. https://doi.org/10.1111/eva.12293

Aitken, S. N. et Whitlock, M. C. (2013). Assisted Gene Flow to Facilitate Local Adaptation to Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *44*(1), 367-388. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135747

Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. et Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, *1*(1), 95-111. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x

Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A. et Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature reviews genetics*, *11*(10), 697-709.

Allendorf, F. W. et Phelps, S. R. (1981). Use of allelic frequencies to describe population structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *38*(12), 1507-1514. https://doi.org/10.1139/f81-203

Anderson, L. L., Hu, F. S., Nelson, D. M., Petit, R. J. et Paige, K. N. (2006). Ice-age endurance: DNA evidence of a white spruce refugium in Alaska. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(33), 12447-12450. https://doi.org/10.1073/pnas.0605310103

Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* (1re éd., p. 1-15). Wiley. https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841

Asselin, H. et Payette, S. (2005). Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Québec, Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 307-313.

Avise, J. C. (2000). Phylogeography: the history and formation of species. *Harvard university press*.

Baird, N. A., Etter, P. D., Atwood, T. S., Currey, M. C., Shiver, A. L., Lewis, Z. A., Selker, E. U., Cresko, W. A. et Johnson, E. A. (2008). Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PloS one*, *3*(10), e3376.

Bergeron, F. (2025). *Dynamique éco-évolutive chez deux espèces d'arbres boréaux en contexte d'expansion d'aire de répartition géographique* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski]. https://semaphore.uqar.ca/id/eprint/3347/

Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle*, *75*(1), 49-54. https://doi.org/10.5558/tfc75049-1

Bergman, N. M., Lehikoinen, P., Kluen, E., Bensch, S., Lo Cascio Sætre, C., Eroukhmanoff, F., Fossøy, F., Procházka, P., Smith, W. J., Stokke, B. G., Primmer, C. R., Thorogood, R. et Rönkä, K. (2025). Combined evidence reveals the origin of a rapid range expansion despite retained genetic diversity and a weak founder effect. *Molecular Ecology*, *34*(19), e70077. https://doi.org/10.1111/mec.70077

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., De Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. et Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, *479*(7374), 517-520.

Bialozyt, R., Ziegenhagen, B. et Petit, R. J. (2006). Contrasting effects of long distance seed dispersal on genetic diversity during range expansion. *Journal of evolutionary biology*, *19*(1), 12-20.

Bontrager, M., Usui, T., Lee-Yaw, J. A., Anstett, D. N., Branch, H. A., Hargreaves, A. L., Muir, C. D. et Angert, A. L. (2021). Adaptation across geographic ranges is consistent with strong selection in marginal climates and legacies of range expansion. *Evolution*, *75*(6), 1316-1333.

Bouin, E., Calvez, V., Meunier, N., Mirrahimi, S., Perthame, B., Raoul, G. et Voituriez, R. (2012). Invasion fronts with variable motility: phenotype selection, spatial sorting and wave acceleration. *Comptes Rendus. Mathématique*, *350*(15-16), 761-766.

Burns, R. M. et Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America. Volume 1. Conifers*. https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19910653295

Caccianiga, M. et Payette, S. (2006). Recent advance of white spruce (*Picea glauca*) in the coastal tundra of the eastern shore of Hudson Bay (Québec, Canada). *Journal of Biogeography*, *33*(12), 2120-2135. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01563.x

Campos, M., Li, B., de Lafontaine, G., Napier, J. et Hu, F. S. (2024). Integrating different data sources using a bayesian hierarchical model to unveil glacial refugia. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, *29*(3), 576-600. https://doi.org/10.1007/s13253-023-00582-x

Capblancq, T. et Forester, B. R. (2021). Redundancy analysis: A swiss army knife for landscape genomics. *Methods in Ecology and Evolution*, *12*(12), 2298-2309. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13722

Cattell, R. B. (1966). The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research*, *1*(2), 245-276. https://doi.org/10.1207/s15327906mbr0102_10

Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S. et Prentice, C. (1998). Reid's paradox of rapid plant migration: dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience*, *48*(1), 13-24.

Corlett, R. T. et Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in ecology & evolution*, *28*(8), 482-488.

Cornuet, J. M. et Luikart, G. (1996). Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, *144*(4), 2001-2014.

Cvijović, I., Good, B. H. et Desai, M. M. (2018). The effect of strong purifying selection on genetic diversity. *Genetics*, *209*(4), 1235-1278.

Cwynar, L. C. et MacDonald, G. M. (1987). Geographical variation of lodgepole pine in relation to population history. *The American Naturalist*, *129*(3), 463-469. https://doi.org/10.1086/284651

Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A., Handsaker, R. E., Lunter, G., Marth, G. T. et Sherry, S. T. (2011). The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, *27*(15), 2156-2158.

Davis, Margaret B. et Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, *292*(5517), 673-679. https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673

Davis, M. B. (1981). Quaternary history and the stability of forest communities. *Forest Succession* (p. 132-153). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5950-3_10

De Kort, H., Prunier, J. G., Ducatez, S., Honnay, O., Baguette, M., Stevens, V. M. et Blanchet, S. (2021). Life history, climate and biogeography interactively affect worldwide genetic diversity of plant and animal populations. *Nature communications*, *12*(1), 516.

de Lafontaine, G., Amasifuen Guerra, C. A., Ducousso, A. et Sanchez-Goni, M.-F. (2014). Beyond skepticism: uncovering cryptic refugia using multiple lines of evidence. *New Phytologist*, *204*(3), 450-454.

de Lafontaine, G., Napier, J. D., Petit, R. J. et Hu, F. S. (2018). Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*, *99*(7), 1530-1546. https://doi.org/10.1002/ecy.2382

de Lafontaine, G. et Payette, S. (2010). The origin and dynamics of subalpine white spruce and balsam fir stands in boreal eastern North America. *Ecosystems*, *13*(6), 932-947.

de Lafontaine, G., Turgeon, J. et Payette, S. (2010). Phylogeography of white spruce (*Picea glauca*) in eastern North America reveals contrasting ecological trajectories. *Journal of Biogeography*, *37*(4), 741-751. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02241.x

Dial, R. J., Maher, C. T., Hewitt, R. E. et Sullivan, P. F. (2022). Sufficient conditions for rapid range expansion of a boreal conifer. *Nature*, *608*(7923), 546-551.

Dufour-Tremblay, G., Lévesque, E. et Boudreau, S. (2012). Dynamics at the treeline: differential responses of *Picea mariana* and *Larix laricina* to climate change in eastern subarctic Québec. *Environmental Research Letters*, *7*(4), 044038.

Dyke, A. S. et Prest, V. K. (1987). Late Wisconsinan and Holocene history of the Laurentide ice sheet. *Géographie physique et Quaternaire*, *41*(2), 237-263.

Edmonds, C. A., Lillie, A. S. et Cavalli-Sforza, L. L. (2004). Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(4), 975-979. https://doi.org/10.1073/pnas.0308064100

Ekblom, R. et Galindo, J. (2011). Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity*, *107*(1), 1-15.

Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S. et Mitchell, S. E. (2011). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PloS one*, *6*(5), e19379.

Ennos, R. (1994). Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity*, *72*(3), 250-259.

Excoffier, L., Foll, M. et Petit, R. J. (2009). Genetic consequences of range xxpansions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*(1), 481-501. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173414

Excoffier, L. et Ray, N. (2008). Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. *Trends in ecology & evolution*, *23*(7), 347-351.

Fernandez, M. C., Hu, F. S., Gavin, D. G., de Lafontaine, G. et Heath, K. D. (2021). A tale of two conifers: Migration across a dispersal barrier outpaced regional expansion from refugia. *Journal of Biogeography*, *48*(9), 2133-2143. https://doi.org/10.1111/jbi.14209

Feurdean, A., Bhagwat, S. A., Willis, K. J., Birks, H. J. B., Lischke, H. et Hickler, T. (2013). Tree migration-rates: narrowing the gap between inferred post-glacial rates and projected rates. *PLoS One*, *8*(8), e71797.

Fick, S. E. et Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *37*(12), 4302-4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Foll, M. et Gaggiotti, O. (2008). A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics*, *180*(2), 977-993.

Forester, B. R., Lasky, J. R., Wagner, H. H. et Urban, D. L. (2018). Comparing methods for detecting multilocus adaptation with multivariate genotype–environment associations. *Molecular Ecology*, *27*(9), 2215-2233. https://doi.org/10.1111/mec.14584

Forsman, A., Merilä, J. et Ebenhard, T. (2011). Phenotypic evolution of dispersal-enhancing traits in insular voles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1703), 225-232. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1325

Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological conservation*, *126*(2), 131-140.

Frichot, E. et François, O. (2015). LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, *6*(8), 925-929. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12382

Frichot, E., Mathieu, F., Trouillon, T., Bouchard, G. et François, O. (2014). Fast and efficient estimation of individual ancestry coefficients. *Genetics*, *196*(4), 973-983.

Frichot, E., Schoville, S. D., Bouchard, G. et François, O. (2013). Testing for associations between loci and environmental gradients using latent factor mixed models. *Molecular biology and evolution*, *30*(7), 1687-1699.

Gamache, I. et Payette, S. (2005). Latitudinal response of subarctic tree lines to recent climate change in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, *32*(5), 849-862. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01182.x

Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Gugger, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., Hampe, A., Hu, F. S., Ashcroft, M. B., Bartlein, P. J., Blois, J. L., Carstens, B. C., Davis, E. B., de Lafontaine, G., Edwards, M. E., Fernandez, M., Henne, P. D., Herring, E. M., Holden, Z. A., … Williams, J. W. (2014). Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, *204*(1), 37-54. https://doi.org/10.1111/nph.12929

Gérardi, S., Jaramillo-Correa, J. P., Beaulieu, J. et Bousquet, J. (2010). From glacial refugia to modern populations: new assemblages of organelle genomes generated by differential cytoplasmic gene flow in transcontinental black spruce. *Molecular Ecology*, *19*(23), 5265-5280. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04881.x

Gilbert, K. J., Peischl, S. et Excoffier, L. (2018). Mutation load dynamics during environmentally-driven range shifts. *PLoS Genetics*, *14*(9), e1007450.

Goudet, J. (2005). HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical *F*-statistics. *Molecular Ecology Notes*, *5*(1), 184-186. https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00828.x

Gower, S. T. et Richards, J. H. (1990). Larches: deciduous conifers in an evergreen world. *BioScience*, *40*(11), 818-826.

Green, D. S. (1980). The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany*, *67*(8), 1218-1224. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07754.x

Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. et Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, *29*(6), 824-839. https://doi.org/10.1139/x98-112

Gruber, B., Unmack, P. J., Berry, O. F. et Georges, A. (2018). DARTR : An R package to facilitate analysis of SNP data generated from reduced representation genome sequencing. *Molecular Ecology Resources*, *18*(3), 691-699. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12745

Hallatschek, O. et Nelson, D. R. (2008). Gene surfing in expanding populations. *Theoretical population biology*, *73*(1), 158-170.

Harris, H. (1966). C. Genetics of Man Enzyme polymorphisms in man. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, *164*(995), 298-310.

Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, *405*(6789), 907-913.

Hoban, S., Kelley, J. L., Lotterhos, K. E., Antolin, M. F., Bradburd, G., Lowry, D. B., Poss, M. L., Reed, L. K., Storfer, A. et Whitlock, M. C. (2016). Finding the genomic basis of local adaptation: Pitfalls, practical solutions, and future directions. *The American Naturalist*, *188*(4), 379-397. https://doi.org/10.1086/688018

Holderegger, R., Kamm, U. et Gugerli, F. (2006). Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, *21*(6), 797-807. https://doi.org/10.1007/s10980-005-5245-9

Hughes, C. L., Dytham, C. et Hill, J. K. (2007). Modelling and analysing evolution of dispersal in populations at expanding range boundaries. *Ecological Entomology*, *32*(5), 437-445. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00890.x

Hughes, C. L., Hill, J. K. et Dytham, C. (2003). Evolutionary trade-offs between reproduction and dispersal in populations at expanding range boundaries. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*(suppl_2), S147-S150.

Huntley, B. et Birks, H. J. B. (1983). *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago*. Cambridge University Press. https://www.cambridge.org/vg/universitypress/subjects/life-sciences/botanical-reference/atlas-past-and-present-pollen-maps-europe-013000-years-ago?format=HB

Ibrahim, K. M., Nichols, R. A. et Hewitt, G. M. (1996). Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, *77*(3), 282-291.

IPCC. (2023). IPCC, 2023: Climate change 2023: Synthesis report, summary for policymakers. Contribution of working groups I, II and III to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [core writing team, h. Lee and j. Romero (eds.)]. IPCC, geneva, Switzerland. https://mural.maynoothuniversity.ie/17886/

Jackson, B. C., Campos, J. L. et Zeng, K. (2015). The effects of purifying selection on patterns of genetic differentiation between Drosophila melanogaster populations. *Heredity*, *114*(2), 163-174.

Jackson, S. T., Betancourt, J. L., Booth, R. K. et Gray, S. T. (2009). Ecology and the ratchet of events: Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(supplement_2), 19685-19692. https://doi.org/10.1073/pnas.0901644106

Jackson, S. T. et Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, *26*(S4), 194-220.

Jaramillo-Correa, J. P., Beaulieu, J. et Bousquet, J. (2004). Variation in mitochondrial DNA reveals multiple distant glacial refugia in black spruce (*Picea mariana*), a transcontinental North American conifer. *Molecular Ecology*, *13*(9), 2735-2747. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02258.x

Kardos, M., Armstrong, E. E., Fitzpatrick, S. W., Hauser, S., Hedrick, P. W., Miller, J. M., Tallmon, D. A. et Funk, W. C. (2021). The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(48), e2104642118. https://doi.org/10.1073/pnas.2104642118

Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*(1), 321-342. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622

Kelehear, C. et Shine, R. (2020). Tradeoffs between dispersal and reproduction at an invasion front of cane toads in tropical Australia. *Scientific Reports*, *10*(1), 486.

Kelly, D. (1994). The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in ecology & evolution*, *9*(12), 465-470.

Kilian, A., Wenzl, P., Huttner, E., Carling, J., Xia, L., Blois, H., Caig, V., Heller-Uszynska, K., Jaccoud, D., Hopper, C., Aschenbrenner-Kilian, M., Evers, M., Peng, K., Cayla, C., Hok, P. et Uszynski, G. (2012). Diversity Arrays Technology: A generic genome profiling technology on open platforms. *Data Production and Analysis in Population Genomics* (vol. 888, p. 67-89). Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-870-2_5

Kling, M. M. et Ackerly, D. D. (2021). Global wind patterns shape genetic differentiation, asymmetric gene flow, and genetic diversity in trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(17), e2017317118. https://doi.org/10.1073/pnas.2017317118

Klopfstein, S., Currat, M. et Excoffier, L. (2006). The fate of mutations surfing on the wave of a range expansion. *Molecular biology and evolution*, *23*(3), 482-490.

Koenig, W. D. et Knops, J. M. (1998). Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature*, *396*(6708), 225-226.

Koski, M. H., Layman, N. C., Prior, C. J., Busch, J. W. et Galloway, L. F. (2019). Selfing ability and drift load evolve with range expansion. *Evolution Letters*, *3*(5), 500-512.

Kremer, A., Chen, J. et Lascoux, M. (2025). 'Chimes of resilience': what makes forest trees genetically resilient? *New Phytologist*, *246*(5), 1934-1951. https://doi.org/10.1111/nph.70108

Kuhn, M. (2011). The caret package. http://eio.usc.es/pub/mjginzo/descargas/leyenda/Documents/R/win-library/2.12/caret/doc/caretTrain.pdf

Lajeunesse, P. et Allard, M. (2003). Late quaternary deglaciation, glaciomarine sedimentation and glacioisostatic recovery in the Rivière Nastapoka area, eastern Hudson Bay, Northern Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, *57*(1), 65-83.

Laliberté, A. et Payette, S. (2008). Primary succession of subarctic vegetation and soil on the fast-rising coast of eastern Hudson Bay, Canada. *Journal of Biogeography*, *35*(11), 1989-1999. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01932.x

LaMontagne, J. M. et Boutin, S. (2009). Quantitative methods for defining mast-seeding years across species and studies. *Journal of Vegetation Science*, *20*(4), 745-753. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01068.x

Lavoie, C. et Payette, S. (1996). The Long-Term Stability of the Boreal Forest Limit in Subarctic Quebec. *Ecology*, *77*(4), 1226-1233. https://doi.org/10.2307/2265591

Le Corre, V. et Kremer, A. (2003). Genetic variability at neutral markers, quantitative trait loci and trait in a subdivided population under selection. *Genetics*, *164*(3), 1205-1219.

Legendre, P. et Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (vol. 24). Elsevier.

Lescop-Sinclair, K. et Payette, S. (1995). Recent advance of the arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *Journal of Ecology*, 929-936.

Lesica, P. et Allendorf, F. W. (1995). When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, *9*(4), 753-760. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x

Lewontin, R. C. et Hubby, J. L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. *Genetics*, *54*(2), 595.

Lumibao, C. Y., Hoban, S. M. et McLachlan, J. (2017). Ice ages leave genetic diversity 'hotspots' in Europe but not in Eastern North America. *Ecology Letters*, *20*(11), 1459-1468. https://doi.org/10.1111/ele.12853

Luu, K., Bazin, E. et Blum, M. G. B. (2017). *pcadapt* : an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources*, *17*(1), 67-77. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12592

Mardis, E. R. (2008). The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends in genetics*, *24*(3), 133-141.

McLachlan, J. S., Hellmann, J. J. et Schwartz, M. W. (2007). A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation biology*, *21*(2), 297-302.

Mendel, G. (1865). Versuche uber pflanzen-hybriden. *Vorgelegt in den Sitzungen*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1573950400117953920

Miller, T. E. X., Angert, A. L., Brown, C. D., Lee-Yaw, J. A., Lewis, M., Lutscher, F., Marculis, N. G., Melbourne, B. A., Shaw, A. K., Szűcs, M., Tabares, O., Usui, T., Weiss-Lehman, C. et Williams, J. L. (2020). Eco-evolutionary dynamics of range expansion. *Ecology*, *101*(10), e03139. https://doi.org/10.1002/ecy.3139

Nadeau, C. P. et Urban, M. C. (2019). Eco-evolution on the edge during climate change. *Ecography*, *42*(7), 1280-1297. https://doi.org/10.1111/ecog.04404

Nadeau, S., Godbout, J., Lamothe, M., Gros-Louis, M., Isabel, N. et Ritland, K. (2015). Contrasting patterns of genetic diversity across the ranges of *Pinus monticola* and *P. strobus* : A comparison between eastern and western North American postglacial colonization histories. *American Journal of Botany*, *102*(8), 1342-1355. https://doi.org/10.3732/ajb.1500160

Napier, J. D., Fernandez, M. C., de Lafontaine, G. et Hu, F. S. (2020). Ice-age persistence and genetic isolation of the disjunct distribution of larch in Alaska. *Ecology and Evolution*, *10*(3), 1692-1702. https://doi.org/10.1002/ece3.6031

Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, *313*(5788), 786-788. https://doi.org/10.1126/science.1124975

Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S. W. et Levin, S. A. (2002). Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, *418*(6896), 409-413.

Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *70*(12), 3321-3323. https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321

Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Solymos, P., Stevens, M. et Szoecs, E. (2023). vegan: Community ecology package. R package version 2.6-4. 2022. Github.

Parisien, M.-A. et Sirois, L. (2003). Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, *33*(2), 243-256. https://doi.org/10.1139/x02-182

Parmesan, C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *nature*, *421*(6918), 37-42.

Payette, S. (1993). The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *79*(1-2), 7-30.

Payette, S. (2007). Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migration lag. *Ecology*, *88*(3), 770-780. https://doi.org/10.1890/06-0265

Payette, S., Couillard, P.-L., Frégeau, M., Laflamme, J. et Lavoie, M. (2022). The velocity of postglacial migration of fire-adapted boreal tree species in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(43), e2210496119. https://doi.org/10.1073/pnas.2210496119

Payette, S. et Delwaide, A. (2018). Tamm review: the North-American lichen woodland. *Forest Ecology and Management*, *417*, 167-183.

Payette, S. et Filion, L. (1985). White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research*, *15*(1), 241-251. https://doi.org/10.1139/x85-042

Payette, S. et Gagnon, R. (1985). Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest–tundra of Québec. *Nature*, *313*(6003), 570-572.

Payette, S. et Lavoie, C. (1994). The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes. *Environmental Reviews*, *2*(1), 78-90. https://doi.org/10.1139/a94-004

Payette, S., Morneau, C., Sirois, L. et Desponts, M. (1989). Recent fire history of the northern Quebec biomes. *Ecology*, *70*(3), 656-673. https://doi.org/10.2307/1940217

Peischl, S., Kirkpatrick, M. et Excoffier, L. (2015). Expansion load and the evolutionary dynamics of a species range. *The American Naturalist*, *185*(4), E81-E93. https://doi.org/10.1086/680220

Peñalba, M. C. et Payette, S. (1997). Late-Holocene expansion of eastern larch (Larix laricina [Du Roi] K. Koch) in northwestern Québec. *Quaternary Research*, *48*(1), 114-121.

Petit, R. J., Aguinagalde, I., De Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J. P., Rendell, S. et Vendramin, G. G. (2003). Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, *300*(5625), 1563-1565. https://doi.org/10.1126/science.1083264

Petit, R. J., Brewer, S., Bordács, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, U. M., Van Dam, B. et Deans, J. D. (2002). Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest ecology and management*, *156*(1-3), 49-74.

Petit, R. J., Duminil, J., Fineschi, S., Hampe, A., Salvini, D. et Vendramin, G. G. (2005). Invited review: Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology*, *14*(3), 689-701. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02410.x

Phillips, B. L. et Perkins, T. A. (2019). Spatial sorting as the spatial analogue of natural selection. *Theoretical Ecology*, *12*(2), 155-163. https://doi.org/10.1007/s12080-019-0412-9

Phillips, B. L., Brown, G. P. et Shine, R. (2010). Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology*, *91*(6), 1617-1627. https://doi.org/10.1890/09-0910.1

Phillips, B. L., Brown, G. P., Travis, J. M. J. et Shine, R. (2008). Reid's paradox revisited: The evolution of dispersal kernels during range expansion. *The American Naturalist*, *172*(S1), S34-S48. https://doi.org/10.1086/588255

Post, E., Alley, R. B., Christensen, T. R., Macias-Fauria, M., Forbes, B. C., Gooseff, M. N., Iler, A., Kerby, J. T., Laidre, K. L., Mann, M. E., Olofsson, J., Stroeve, J. C., Ulmer, F., Virginia, R. A. et Wang, M. (2019). The polar regions in a 2°C warmer world. *Science Advances*, *5*(12), eaaw9883. https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw9883

Pothier Guerra, L. et de Lafontaine, G. (2024). Eco-evolutionary dynamics at the altitudinal limit of a transcontinental boreal conifer. *Evolutionary Ecology*, *38*(6), 905-926. https://doi.org/10.1007/s10682-024-10317-0

R Core Team. (2023). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. https://www/R-project.org/

Ramos-Onsins, S. E. et Rozas, J. (2002). Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular biology and evolution*, *19*(12), 2092-2100.

Rehm, E. M., Olivas, P., Stroud, J. et Feeley, K. J. (2015). Losing your edge: climate change and the conservation value of range-edge populations. *Ecology and Evolution*, *5*(19), 4315-4326. https://doi.org/10.1002/ece3.1645

Rellstab, C., Gugerli, F., Eckert, A. J., Hancock, A. M. et Holderegger, R. (2015). A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Molecular Ecology*, *24*(17), 4348-4370. https://doi.org/10.1111/mec.13322

Ritchie, J. C. (2004). *Post-glacial vegetation of Canada*. Cambridge University Press.

Robert, E., Lenz, P., Bergeron, Y., de Lafontaine, G., Bouriaud, O., Isabel, N. et Girardin, M. P. (2024). Future carbon sequestration potential in a widespread transcontinental boreal tree species: Standing genetic variation matters! *Global Change Biology*, *30*(6), e17347. https://doi.org/10.1111/gcb.17347

Román-Palacios, C. et Wiens, J. J. (2020). Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(8), 4211-4217. https://doi.org/10.1073/pnas.1913007117

Sansaloni, C. P., Petroli, C. D., Carling, J., Hudson, C. J., Steane, D. A., Myburg, A. A., Grattapaglia, D., Vaillancourt, R. E. et Kilian, A. (2010). A high-density Diversity Arrays Technology (DArT) microarray for genome-wide genotyping in Eucalyptus. *Plant Methods*, *6*(1), 16. https://doi.org/10.1186/1746-4811-6-16

Sansaloni, C., Petroli, C., Jaccoud, D., Carling, J., Detering, F., Grattapaglia, D. et Kilian, A. (2011). Diversity Arrays Technology (DArT) and next-generation sequencing combined: genome-wide, high throughput, highly informative genotyping for molecular breeding of Eucalyptus. *BMC Proceedings*, *5*(S7), P54, 1753-6561-5-S7-P54. https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P54

Saulnier-Talbot, É., Duchesne, É., Antoniades, D., Arseneault, D., Barnard, C., Berteaux, D., Bhiry, N., Bouchard, F., Boudreau, S. et Cazelles, K. (2024). Expert elicitation of state shifts and divergent sensitivities to climate warming across northern ecosystems. *Communications Earth & Environment*, *5*(1), 624.

Savolainen, O., Lascoux, M. et Merilä, J. (2013). Ecological genomics of local adaptation. *Nature Reviews Genetics*, *14*(11), 807-820.

Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. et Knürr, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *38*(1), 595-619. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646

Schmidt, W. C. (1995). Around the world with Larix: an introduction. *Ecol. Manag. Larix For. Look Ahead*, 6-18.

Schmidt, W. C. et McDonald, K. J. (1995). *Ecology and management of Larix forests: A look ahead*. Intermountain Research Station. https://www.fs.usda.gov/rm/pubs_exp_forests/coram/rmrs_1995_lanner_r001.pdf

Schmitt, T. (2007). Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, *4*(1), 11. https://doi.org/10.1186/1742-9994-4-11

Seddon, A. W., Macias-Fauria, M., Long, P. R., Benz, D. et Willis, K. J. (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature*, *531*(7593), 229-232.

Shine, R., Alford, R. A., Blennerhasset, R., Brown, G. P., DeVore, J. L., Ducatez, S., Finnerty, P., Greenlees, M., Kaiser, S. W. et McCann, S. (2021). Increased rates of dispersal of free-ranging cane toads (Rhinella marina) during their global invasion. *Scientific Reports*, *11*(1), 23574.

Shine, R., Brown, G. P. et Phillips, B. L. (2011). An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(14), 5708-5711. https://doi.org/10.1073/pnas.1018989108

Slatkin, M. (1985). Gene flow in natural populations. *Annual review of ecology and systematics*, 393-430.

Slatkin, M. et Excoffier, L. (2012). Serial founder effects during range expansion: a spatial analog of genetic drift. *Genetics*, *191*(1), 171-181.

Spence, A. R. et Tingley, M. W. (2020). The challenge of novel abiotic conditions for species undergoing climate-induced range shifts. *Ecography*, *43*(11), 1571-1590. https://doi.org/10.1111/ecog.05170

Svenning, J. et Sandel, B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, *100*(7), 1266-1286. https://doi.org/10.3732/ajb.1200469

Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, *123*(3), 585-595.

Travis, J. M. et Dytham, C. (2002). Dispersal evolution during invasions. *Evolutionary Ecology Research*, *4*(8), 1119-1129.

Truchon-Savard, A., Jean, M. et Payette, S. (2019). Black spruce (*Picea mariana*) colonization of subarctic snowpatches in response to warmer climate. *Journal of Ecology*, *107*(3), 1154-1166. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13123

Ullman, D. J., Carlson, A. E., Hostetler, S. W., Clark, P. U., Cuzzone, J., Milne, G. A., Winsor, K. et Caffee, M. (2016). Final Laurentide ice-sheet deglaciation and Holocene climate-sea level change. *Quaternary Science Reviews*, *152*, 49-59.

UniProt: the universal protein knowledgebase in 2025. (2025). *Nucleic acids research*, *53*(D1), D609-D617.

Urquhart-Cronish, M., Berg, C. S., Moxley, D., Rahn, O. J., Fishman, L. et Angert, A. L. (2025). An alpine plant shows no decrease in genetic diversity associated with rapid post-glacial range expansion. *American Journal of Botany*, *112*(12), e70128. https://doi.org/10.1002/ajb2.70128

Viereck, L. A., Johnston, W. F., Burns, R. M. et Honkala, B. H. (1990). *Picea mariana* (Mill.) BSP black spruce. *Silvics of North America*, *1*, 227-237.

Warren, E., de Lafontaine, G., Gérardi, S., Senneville, S., Beaulieu, J., Perron, M., Jaramillo-Correa, J. P. et Bousquet, J. (2016). Joint inferences from cytoplasmic DNA and fossil data provide evidence for glacial vicariance and contrasted post-glacial dynamics in tamarack, a transcontinental conifer. *Journal of Biogeography*, *43*(6), 1227-1241. https://doi.org/10.1111/jbi.12675

Webb, T. et Bartlein, P. J. (1992). Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual review of Ecology and Systematics*, 141-173.

Weber, J. L. et May, P. E. (1989). Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction. *American journal of human genetics*, *44*(3), 388.

Weir, B. S. et Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *evolution*, 1358-1370.

Whitlock, M. C. (2000). Fixation of new alleles and the extinction of small populations: Drift load, beneficial alleles, and sexual selection *Evolution*, *54*(6), 1855-1861. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb01232.x

Willi, Y., Griffin, P. et Van Buskirk, J. (2013). Drift load in populations of small size and low density. *Heredity*, *110*(3), 296-302.

Williams, J. W. (2003). Variations in tree cover in North America since the last glacial maximum. *Global and Planetary Change*, *35*(1-2), 1-23.

Zhang, Z., Schwartz, S., Wagner, L. et Miller, W. (2000). A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational Biology*, *7*(1-2), 203-214. https://doi.org/10.1089/10665270050081478

Zinck, J. W. R. et Rajora, O. P. (2016). Post-glacial phylogeography and evolution of a wide-ranging highly-exploited keystone forest tree, eastern white pine (*Pinus strobus*) in North America: single refugium, multiple routes. *BMC Evolutionary Biology*, *16*(1), 56. https://doi.org/10.1186/s12862-016-0624-1