

**Université de Montréal**

**Dynamique spatio-temporelle des forêts dans l'écotone  
boréal-tempéré en réponse aux changements globaux**

par

**Marie-Hélène Brice**

Département de sciences biologiques  
Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de  
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)  
en sciences biologiques

Orientation option biodiversité, écologie et évolution

8 avril 2020



# Université de Montréal

Faculté des arts et des sciences

Cette thèse intitulée

## Dynamique spatio-temporelle des forêts dans l'écotone boréal-tempéré en réponse aux changements globaux

présentée par

**Marie-Hélène Brice**

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

*Pierre-Luc Chagnon*

(président-rapporteur)

*Pierre Legendre*

(directeur de recherche)

*Marie-Josée Fortin*

(codirecteur)

*Steven Kembel*

(membre du jury)

*Sylvie de Blois*

(examinateur externe)

(représentant du doyen de la FESP)



## Résumé

---

...sommaire et mots clés en français...



## **Abstract**

---

...summary and keywords in english...



# Table des matières

---

<b>Résumé .....</b>	5
<b>Abstract .....</b>	7
<b>Liste des tableaux .....</b>	13
<b>Table des figures .....</b>	15
<b>Liste des sigles et des abréviations.....</b>	17
<b>Remerciements .....</b>	19
<b>Introduction .....</b>	21
0.1. L'écologie à l'ère de l'Anthropocène .....	21
0.2. Changements climatiques .....	21
0.3. Distributions géographiques des espèces et niche écologique.....	23
0.4. Réponses des communautés forestières aux changements climatiques.....	26
0.4.1. Réponses démographiques.....	26
0.4.2. La course vers le nord.....	29
0.4.3. Réorganisation des communautés .....	29
0.5. Délais de réponse et déséquilibre .....	30
0.6. Interaction changements climatiques et perturbations .....	32
0.7. Contraintes à la migration .....	36
0.8. Problématique et enjeux .....	37
0.9. Objectifs et structure de la thèse .....	38
0.9.1. Chapitre 1 - Les perturbations amplifient les réponses des communautés forestières au changement climatique dans l'écotone tempéré-boréal ...	38

0.9.2. Chapitre 2 - Les perturbations modérées accélèrent la dynamique de transition forestière sous l'effet du changement climatique dans l'écotone tempéré-boréal de l'est de l'Amérique du Nord .....	40
0.9.3. Chapitre 3 - Tendances et moteurs du recrutement des espèces d'arbres tempérés à leur limite nord .....	42
0.9.4. Chapitre 5 - Conclusion .....	42
0.9.5. Données .....	43
<b>First Article. Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate-boreal ecotone .....</b>	<b>47</b>
1. Introduction .....	49
2. Methods .....	51
2.1. Study area .....	51
2.2. Environmental variables .....	52
2.3. Analysis .....	54
2.3.1. $\beta$ diversity .....	54
2.3.2. Assessing the relative importance of drivers of community changes .....	55
2.3.3. Functional index of community change .....	55
3. Results .....	57
3.1. Temporal $\beta$ diversity .....	57
3.2. Drivers of temporal changes .....	59
3.3. Changes in community temperature and shade indices .....	60
4. Discussion .....	64
4.1. Impact of disturbances on tree community changes .....	64
4.2. Climate-induced change in tree community .....	64
4.3. Feedback between climate change and disturbances .....	65
4.4. Species contributions to community thermophilization .....	66
4.5. Long-term perspectives for the temperate-boreal ecotone .....	67
4.6. Data Accessibility Statement .....	68
<b>Bibliography .....</b>	<b>69</b>
<b>Appendix A. .....</b>	<b>87</b>
A.1. Supplementary Tables .....	87

A.2. Supplementary Figures .....	91
----------------------------------	----



## Liste des tableaux

---

1	Description of the predictors used in the multiple linear regression models. See Table A.2 for details about disturbance types. ....	53
A.1	List of species included in the analyses and their traits. The species groups were defined using their trait values and knowledge of species ecology. Temperate species have temperature indices above 4.25, and boreal species below 4.25. Pioneer species have shade tolerance below 2.6 and are generally found in disturbed habitats. ....	87
A.2	21 original disturbance types and their reclassification into natural disturbances and harvest, with three levels of intensity. Sites with tree planting were excluded from the study. ....	89
A.3	List of R packages used for analyses. ....	90



## Table des figures

---

1	Représentation schématique de la niche écologique défini en termes démographiques .....	24
2	Forêt de l'écotone boréal-tempéré .....	28
3	Délais de migration et déséquilibre .....	32
4	Transtion rapide en réponse à l'interaction changements climatiques et perturbations .....	35
5	Représentation schématique du processus de thermophilisation .....	40
6	Diagramme de transition entre les quatre états forestiers .....	41
7	Carte des domaines et sous-domaines bioclimatiques du Québec .....	44
8	Locations of the 6281 forest inventory plots in meridional Québec, Canada .....	52
9	Maps of gains and losses in tree abundances .....	58
10	Frequency distributions of temporal $\beta$ diversity in forests plots by bioclimatic domains .....	59
11	Slope coefficients from multiple regression models of temporal $\beta$ diversity .....	60
12	Thermophilization (change in community temperature index) and successional process (change in community shade index) of forests for different levels of disturbance .....	62
13	Individual species contributions, through gains and losses, to thermophilization of forest communities .....	63
A.1	Temporal trends in climate .....	91
A.2	Frequency of forest plots by disturbance type, level of intensity and timing .....	92
A.3	Equations to compute the temporal $\beta$ diversity index .....	93
A.4	Triangular diagrams of gains and losses .....	94
A.5	Species temporal changes .....	95
A.6	Relations between change in $\Delta$ CTI, gains and losses .....	96



## Liste des sigles et des abréviations

---

AIC	Critère d'information d'Akaike, de l'anglais <i>Akaikes Information Criteria</i>
DBH	Diamètre hauteur poitrine (1.3m), de l'anglais <i>Diameter at breast height</i>
CTI	Indice de température de la communauté, de l'anglais <i>Community Temperature Index</i>
GES	Gaz à effet de serre
GIEC	Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat
PCA	Analyse en composantes principales, de l'anglais <i>Principal component Analysis</i>
sd	Écart standard, de l'anglais <i>standard deviation</i>
SDM	Modèle de distribution des espèces, de l'anglais <i>Species Distribution Model</i>

STI	Indice de température des espèces, de l'anglais <i>Species Temperature Index</i>
TBI	Indice de diversité beta temporelle, de l'anglais <i>Temporal Beta diversity Index</i>

## **Remerciements**

---

...remerciements...



# **Introduction**

---

## **0.1. L'écologie à l'ère de l'Anthropocène**

L'Homme est aujourd'hui une force prédominante gouvernant les processus écologiques amenant de nombreux chercheurs à suggérer que le système terrestre a basculé dans une nouvelle ère géologique, l'Anthropocène (Crutzen, 2002). Depuis environ un siècle, les activités humaines ont largement perturbé l'équilibre dynamique des cycles naturels. Au cours du siècle dernier, les températures ont augmenté d'environ 1°C et, selon les projections, le 21e siècle assistera à des changements climatiques sans précédent (IPCC, 2014). Avec les changements climatiques, les changements d'utilisation du territoire et la surexploitation des ressources, associés à la dégradation et la perte des habitats, sont considérées parmi les plus grandes menaces actuelles pour la biodiversité (IPBES, 2019). Alors que la destruction d'habitat peut avoir des conséquences rapides et directes sur la biodiversité, le réchauffement climatique est un processus persistent et comparativement plus graduel les dont les effets peuvent apparaître sur plusieurs décennies (Bender *et al.*, 1984). Les effets synergiques entre les nombreuses perturbations anthropiques risquent d'aggraver leurs effets individuels sur la biodiversité et mettent en péril la persistance à long terme des espèces. Un nombre croissant de preuves révèle une perte de biodiversité et un déclin des populations exceptionnellement rapide au cours des derniers siècles, dont les conséquences se répercuteront sur les fonctions et les services des écosystèmes (Ceballos *et al.*, 2015,?; IPBES, 2019). L'ampleur, la vitesse et l'intensité de ces menaces mondiales soulignent la nécessité de développer de nouveaux outils d'analyses pour quantifier et détecter les changements de la biodiversité en cours et évaluer les causes de ces changements de façon à adapter les méthodes de gestions et atténuer les conséquences préjudiciables à venir.

## **0.2. Changements climatiques**

Déjà en 1979, un rapport scientifique produit aux États-Unis informe d'une menace climatique grandissante causée par l'émission massive de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) par l'activité humaine (National Research Council, 1979) :

*« We now have incontrovertible evidence that the atmosphere is indeed changing and that we ourselves contribute to that change. Atmospheric concentrations of carbon dioxide are steadily increasing, and these changes are linked with man's use of fossil fuels and exploitation of the land. [The consensus of number of investigations] has been that increasing carbon dioxide will lead to a warmer earth with different distribution of climatic regimes. »*

Ainsi, près d'une décennie avant la création du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), les scientifiques nous avertissaient très clairement du danger potentiel vers lequel nous nous dirigions. La crise climatique aurait-elle pu être évitée ou du moins atténuée ? En réalité, la vitesse, l'ampleur et les conséquences du réchauffement climatique étaient encore peu connues en 1979. À cette époque, et pendant plusieurs années, même les scientifiques considéraient le changement climatique comme une perspective lointaine. Nous savons maintenant que cette vision était erronée. Depuis, le GIEC a produit cinq rapports d'évaluation (entre 1990 et 2014) sur l'état des connaissances relatives au changement climatique. Au fil de ces rapports, à mesure que les connaissances s'accumulent et que les modèles climatiques deviennent plus robustes, on prend conscience de la gravité de la crise climatique et le ton devient de plus en plus alarmant.

Selon le 5e rapport du GIEC, le réchauffement climatique mesuré sur l'ensemble de la planète durant les dernières décennies est maintenant sans équivoque, et la responsabilité de l'humain par l'émission de gaz à effet de serre (GES) est clairement établie (IPCC, 2014). Les activités humaines ont déjà contribué à une hausse entre 0.8 et 1.2 °C au-dessus des températures préindustrielles (IPCC, 2018). Des projections récentes des changements climatiques indiquent que les températures moyennes mondiales pourraient augmenter de 2.6 à 4.8°C d'ici la fin du XXI<sup>e</sup> siècle dans le nord-est de l'Amérique du Nord, s'il n'y a pas de progrès sur le contrôle des émissions de GES anthropiques (IPCC, 2014). Le climat étant un déterminant central de la distribution des espèces (PEARSON et DAWSON, 2003), de telles augmentations de température auront un impact majeur sur la biodiversité et le fonctionnement de tous les écosystèmes (Bellard *et al.*, 2012; Gauthier *et al.*, 2015).

Dans les écosystèmes forestiers, les variations de température et de régimes de précipitation influencent de nombreux processus biologiques, autant des processus saisonniers, comme la floraison, le débourrement et la fructification, que des processus à long terme comme la croissance, la survie et la régénération des espèces (Saxe *et al.*, 2001). Pour survivre, les espèces devront soit s'adapter localement aux nouvelles conditions environnementales (par exemple, en modifiant leur phénologie), soit se déplacer vers de nouveaux habitats (Aitken *et al.*, 2008). Certaines projections suggèrent que de nombreuses espèces d'arbres se déplaceront vers le nord sur des centaines de kilomètres (McKenney *et al.*, 2007) ou plus haut en altitude d'une centaine de mètres (Jump *et al.*, 2009) au cours des prochaines décennies, modifiant la composition, la structure et la diversité des forêts (Price *et al.*, 2013; Reich *et al.*, 2015). Or, de tels changements peuvent avoir des répercussions environnementales

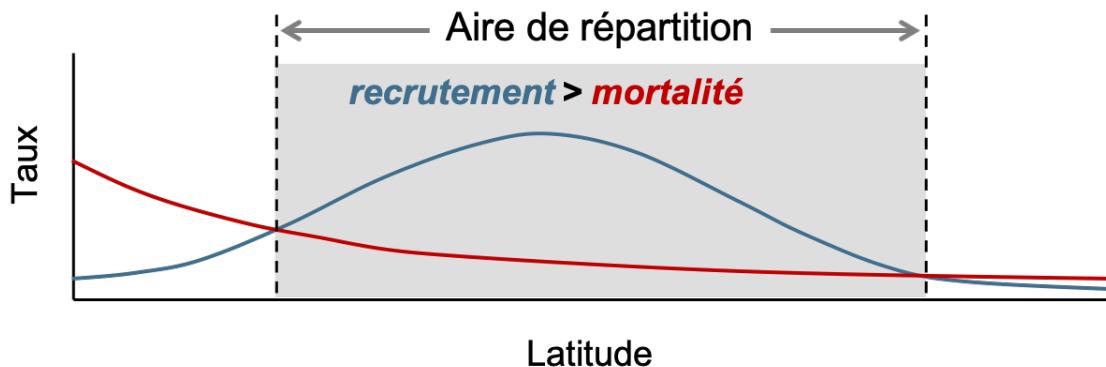
considérables sur les fonctions et les services rendus par les écosystèmes forestiers, tels que le stockage du carbone, le cycle des nutriments, la purification de l'air et de l'eau et le maintien d'habitats pour la faune et la flore (Mitchell *et al.*, 2013; Mori *et al.*, 2017). Ces changements soulèvent aussi des enjeux socio-économiques majeurs. Par exemple, comment adapter les stratégies de gestion forestière pour assurer un approvisionnement durable en bois ? Ou encore, quel est l'avenir de certaines espèces économiquement et culturellement importantes, comme l'érable à sucre au Québec ? Comprendre et quantifier les conséquences de ces changements climatiques sur les écosystèmes forestiers représente donc l'un des grands défis actuels pour la communauté scientifique (Pereira *et al.*, 2010; Garcia *et al.*, 2014).

### 0.3. Distributions géographiques des espèces et niche écologique

L'étude des facteurs qui influencent la distribution des espèces a une longue histoire en écologie (MacArthur, 1972). Étant donné la vitesse et l'ampleur des changements globaux et de leurs impacts sur la biodiversité, cette question fondamentale suscite aujourd'hui un intérêt renouvelé. Ainsi, notre cadre contemporain d'analyse et d'interprétation de la diversité trouve ses sources dans les théories fondatrices de l'écologie des communautés (Ricklefs, 2004; Vellend, 2010). Notamment, de nombreux modèles de prédictions de la distribution des espèces (SDM, *Species Distribution Model*) reposent sur le concept de la niche écologique (Guisan et Thuiller, 2005). Parmi les nombreuses définitions de la niche qui existent dans la littérature écologique (Soberón, 2007; Godsoe, 2010), la plus influente est sans doute celle de G. Evelyn Hutchinson (Hutchinson, 1957). En l'absence de dispersion et d'interaction, la niche fondamentale d'Hutchinson est définie comme l'ensemble de toutes les conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut persister. Alors que la niche fondamentale est un espace théorique déterminé par les limites physiologiques abiotiques d'une espèce et dépend uniquement des conditions environnementales (e.g., le climat, la topographie, le sol, et la disponibilité des ressources), la niche réalisée est la fraction de la niche fondamentale qui est effectivement occupée lorsque sont considérées les interactions avec les autres espèces (particulièrement la compétition pour les ressources). Exprimée en termes démographiques, la niche est constituée de tous les environnements dans lesquels le taux de croissance intrinsèque de la population est positif ( $r > 0$ ), i.e. quand le recrutement surpassé la mortalité en l'absence de dispersion (Maguire 1973 ; Hutchinson 1978). La répartition géographique d'une espèce peut donc refléter la variation spatiale de  $r$  (Fig. 1 ; Holt *et al.*, 2005).

Cependant caractériser la niche par  $r$  seulement est inadéquat dans un contexte de populations ouvertes à la colonisation (Holt et Barfield, 2009). En effet, la composition des communautés dépend non seulement ces processus locaux d'interaction entre les espèces et

de tolérance aux conditions environnementales, mais également de processus à l'échelle régionale tels que la dispersion entre les différentes communautés d'un paysage (Leibold *et al.*, 2004). Le concept de métacommunauté permet de réconcilier tous ces processus locaux et régionaux qui déterminent la répartition des espèces dans une théorie plus inclusive de l'assemblage des communautés (Leibold *et al.*, 2004).



**Figure 1.** Représentation schématique de la niche écologique défini en termes démographiques. La niche d'une espèce, ou sa répartition géographique, représente la région où le taux de croissance intrinsèque de la population est positif ( $*r* > 0$ ), i.e. quand le recrutement surpassé la mortalité. Les limites de l'aire de répartition correspondent au moment où il y a autant de recrutement que de mortalité. Schéma inspiré de Talluto *et al.* (2017).

La métacommunauté est définie comme un ensemble de communautés locales liées par la dispersion de plusieurs espèces potentiellement en interaction (Leibold *et al.*, 2004). Différents aspects de la dynamique de la métacommunauté peuvent être capturés par quatre grands paradigmes (*species sorting, mass effect, patch dynamic, neutral*) (Leibold *et al.*, 2004). Toutes les espèces du pool régional (diversité  $\gamma$ ) sont susceptibles de coloniser les communautés locales. Premièrement, tel que décrit précédemment, la diversité des communautés locales (diversité  $\alpha$ ) peut être influencée par les conditions environnementales et les interactions qui déterminent quelles espèces peuvent survivre localement selon leurs traits (*species sorting*, théorie des niches). Deuxièmement, les espèces d'une communauté “puit” où les conditions sont défavorables peuvent aussi être maintenue par la dispersion répétée d’individus provenant d’une autre communauté “source” (*mass effect*, dynamique source-puit). Cette dynamique source-puit peut donner lieu à des communautés qui contiennent des espèces qui ne sont pas toujours adaptées de manière optimale aux conditions locales. Troisièmement, l’assemblage de la communauté peut être déterminée par une dynamique d’extinction-colonisation à l’échelle régionale (*patch dynamic*), où des extinctions stochastiques permettent rendre les “patches” disponibles à la colonisation. Ici, la diversité locale résulte alors d’un compromis entre les capacités de colonisation et de compétition des espèces sans égard aux conditions locales. Et finalement, la communauté peut être un échantillon

aléatoire des espèces du pool régional et ne dépendre que d'événements démographiques et de dispersion stochastiques (théorie neutre).

Le concept de métacommunauté décrit donc un continuum de processus de dynamique d'assemblage de communauté qui diffèrent sur la base de l'importance relative de la dispersion des espèces, de l'hétérogénéité d'habitat, et de l'équivalence entre les espèces selon leur niche écologique et leur traits (Logue *et al.*, 2011). Ainsi, l'importance relative de ces quatre différents processus influencera la dissimilarité entre les communautés (diversité  $\beta$ ) ; alors qu'une grande hétérogénéité environnementale augmente la diversité  $\beta$ , un haut taux de dispersion homogénéise les communautés. Les perturbations peuvent exercer une influence majeure sur les quatre processus d'assemblage des communautés (Chase, 2005) et sont ainsi un élément clé permettant la coexistence des espèces au sein des communautés (Hastings, 1980). Les perturbations peuvent agir autant à l'échelle locale (par exemple, un chablis dans une forêt) que régionale (par exemple, un grand feu de forêt ou les changements climatiques). Selon les cas, les perturbations peuvent libérer des "patches" d'habitat les rendant disponibles pour la colonisation ou encore fragmenter les habitats diminuant ainsi leur connectivité et donnant un avantage aux espèces qui ont une grande capacité de dispersion. Les perturbations peuvent aussi modifier les conditions environnementales et changer le rapport de force de compétition entre les espèces. D'ailleurs, la diversité locale est souvent maximisée à des niveaux intermédiaires de perturbation (Wilkinson, 1999; Connell, 1978; Hastings, 1980) ; quand il n'y a pas assez de perturbations, les espèces compétitives excluent toutes les autres espèces, tandis que quand il y en a trop, seules les espèces pionnières et tolérantes aux stress peuvent survivre. Ce n'est qu'à des taux de perturbation intermédiaires que la coexistence entre les différentes types d'espèces est la plus probable.

L'ensemble de ces facteurs abiotiques et biotiques n'agissent pas tous à la même échelle spatiale et il est généralement admis que leur influence sur la distribution des espèces est spatialement hiérarchisée (PEARSON et DAWSON, 2003; Diez et Pulliam, 2007). À une échelle continentale, la distribution des espèces est principalement contrôlé par le climat. Par exemple, la limite nord des forêts tempérées feuillues en Amérique du Nord correspond approximativement à l'isotherme de température minimale annuelle moyenne de -40°C (Arris et Eagleson, 1989). À l'échelle d'un paysage, la topographie et l'utilisation du sol deviennent plus déterminantes. Enfin, à l'échelle locale, si les conditions aux niveaux supérieurs sont satisfaites, la présence des espèces dépendra des caractéristiques du sol, des interactions biotiques et du microclimat (PEARSON et DAWSON, 2003). De plus, le climat contraindrait la distribution et l'abondance des espèces à leur limite nord, tandis que le rôle des interactions serait plus important à la limite sud et à l'intérieur de l'aire de répartition, là où les conditions environnementales sont plus favorables (Louthan *et al.*, 2015). Un bon exemple de ce phénomène est la distribution de l'épinette noire, une espèce ayant une niche écologique

très large, mais dont la distribution au sud est limitée aux sites où la compétition est faible, comme des sites à drainage très mauvais ou excessif (Burns et Honkala, 1990).

Mes questions de recherches sont ancrées principalement dans une approche communauté-centrée avec un intérêt particulier pour les processus d’assemblage liés à l’environnement, la niche des espèces et les interactions de compétition, ainsi que l’effet des perturbations sur ces processus. Une des prédictions importantes qui découlent de cette approche théorique est une adéquation entre les conditions environnementales et les tolérances physiologiques des espèces d’une communauté, et par conséquent une modification du climat entraînera un changement de distribution des espèces. Les écotones séparant les grandes zones de végétation sont donc présumés être très sensibles aux changements dans les conditions climatiques (Evans et Brown, 2017; Loehle, 2000).

## 0.4. Réponses des communautés forestières aux changements climatiques

Sous l’influence du réchauffement climatique, les espèces doivent s’adapter, migrer ou mourir (Aitken *et al.*, 2008). Contrairement aux espèces mobiles, comme les oiseaux qui peuvent se déplacer et suivre rapidement leur niche climatique (Gaüzère *et al.*, 2015), la réponse des arbres n’est pas immédiate et se fait sur plusieurs générations. Un arbre mature peut persister pendant de nombreuses années après que les conditions locales soient devenues défavorables, simplement parce qu’il est là, bien enraciné. Par contre, cet arbre finira par mourir, ne laissant derrière lui aucune régénération. Le trou dans la canopée laissé par sa chute sera colonisé par de nouvelles espèces mieux adaptées aux nouvelles conditions et, à terme, toute la composition de la forêt pourrait changer.

### 0.4.1. Réponses démographiques

Les changements de température et de précipitations ont des effets directs sur la croissance, la mortalité et le recrutement des arbres (Vanderwel *et al.*, 2013b; Zhang *et al.*, 2015). Par exemple, les augmentations récentes des taux de mortalité des arbres dans l’ouest de l’Amérique du Nord ont été attribuées à des températures élevées et des sécheresses (van Mantgem *et al.*, 2009; Peng *et al.*, 2011). Or, c’est l’équilibre entre les gains par la croissance et le recrutement et les pertes par la mortalité qui détermine, localement, la niche climatique où une espèce d’arbre peut s’établir et persister (Godsoe *et al.*, 2017; Schurr *et al.*, 2012) et, régionalement, les limites d’aires de répartition (Holt *et al.*, 2005). Des changements même très faibles dans les taux démographiques peuvent modifier le rapport de force de la compétition interspécifique (Luo et Chen, 2013; Reich *et al.*, 2015), de même que la dynamique et la trajectoire de succession des forêts (Prach et Walker, 2011), modifiant par conséquent leur structure et leur composition (van Mantgem *et al.*, 2009; Stephenson *et al.*, 2011).

À long terme, ces changements démographiques agissent donc pour contrôler les limites géographiques des différents types de forêts (Holt *et al.*, 2005). Alors que l'expansion de l'aire de répartition dépend de la dispersion et de l'établissement de nouveaux individus, la contraction de l'aire de répartition est le résultat de la perte de vitalité et de la mortalité (Jump *et al.*, 2009). Le processus de recrutement est d'ailleurs reconnu comme une étape cruciale pour les déplacements d'aires de répartition et peut fournir un signal précoce de la migration des espèces d'arbres (Woodall *et al.*, 2009; Zhu *et al.*, 2012). Certaines études ont en effet montré une augmentation du recrutement d'espèces d'arbres à la limite de leur aire de répartition, plus haut en altitude (?) et plus au nord en latitude (Sittaro *et al.*, 2017; Boisvert-Marsh *et al.*, 2014; Fisichelli *et al.*, 2014). De façon plus générale, dans l'écotone de la forêt boréale-tempérée, le récent réchauffement climatique a amélioré le recrutement, la survie et la croissance de certaines espèces d'arbres tempérés à la limite nord de leur aire de répartition (Fisichelli *et al.*, 2014; Boisvert-Marsh *et al.*, 2019; Grundmann *et al.*, 2011; Bolte *et al.*, 2010). Dans le même temps, les espèces boréales ont été désavantagées par une croissance plus lente et une augmentation plus importante des mortalité associée au stress de la chaleur et de la sécheresse (Peng *et al.*, 2011; Goldblum et Rigg, 2005; Grundmann *et al.*, 2011; Bolte *et al.*, 2010). Ainsi, à mesure que le climat se réchauffe et fait pencher la balance en faveur des espèces tempérées plutôt que boréales, les forêts de l'écotone pourraient passer d'une dominance coniférienne à mixte, et de mixte à feuillue (Fig. 2 ; Boulanger *et al.*, 2019; Price *et al.*, 2013; Chen, 2002; Lindner *et al.*, 2010).



### **0.4.2. La course vers le nord**

Des changements de distribution liés au climat ont déjà été observés pour de nombreuses espèces d’arbres à travers le monde (Parmesan et Yohe, 2003; Walther *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2011), particulièrement dans les zones de transition où les changements sont plus facilement détectables (Jump *et al.*, 2009; Boulanger *et al.*, 2017). Ainsi, il existe un nombre croissant de preuves de changements contemporains dans la distribution des espèces d’arbres le long des gradients d’altitude en montagne (Beckage *et al.*, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Savage et Vellend, 2015; Kapralov *et al.*, 2006; Gottfried *et al.*, 2012), où les écotones sont étroits et bien définis (Jump *et al.*, 2009). Par exemple, dans les Montagnes Vertes du Vermont, les arbres tempérés ont monté en altitude, conduisant à un déplacement des limites de l’écotone boréal-tempéré d’environ 100 m (Beckage *et al.*, 2008), tandis que sur le Mont-Mégantic au sud du Québec, les arbres se sont déplacés en élévation de près de 30 m en moyenne (Savage et Vellend, 2015).

Des tendances similaires commencent également à apparaître pour les changements de latitude (Boisvert-Marsh *et al.*, 2019; Fisichelli *et al.*, 2014; Sittaro *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2011; Lindner *et al.*, 2010). Par exemple, à l’échelle locale, Fisichelli *et al.* (2014) ont observé une avancée de la régénération d’espèces arbres tempérées dans la forêt boréale de la région à l’ouest des Grands Lacs et ce processus semblait être facilité par des températures plus chaudes. Leithead *et al.* (2010) ont observé que les trouées causées par la mort des arbres boréaux dans une forêt du nord de l’Ontario facilitent l’établissement d’espèces tempérées du sud. À l’échelle régionale, Boisvert-Marsh *et al.* (2014) et Sittaro *et al.* (2017) ont montré une migration à prédominance vers le nord des essences d’arbres à travers le Québec, avec les gaulis présentant une réponse plus rapide que les arbres adultes.

### **0.4.3. Réorganisation des communautés**

Malgré la tendance générale des déplacements vers les pôles et en altitude, le moment, l’ampleur et même la direction des déplacements des espèces varient considérablement d’un taxon et d’une région à l’autre (VanDerWal *et al.*, 2013; Fei *et al.*, 2017). Selon leur capacité à migrer vers de nouveaux habitats ou à s’adapter aux conditions locales plus chaudes, certaines espèces “gagnantes” peuvent augmenter en abondance et étendre leur aire de répartition, tandis que les “perdantes” peuvent diminuer en abondance et s’éteindre localement (McGill *et al.*, 2015). Alors que les gains et les pertes d’espèces peuvent avoir lieu simultanément au sein des communautés, la diversité locale (diversité  $\alpha$ ) peut montrer des tendances variées (Vellend *et al.*, 2013; Dornelas *et al.*, 2014), déconnectées du déclin de la biodiversité observé à l’échelle globale (Ceballos *et al.*, 2015; IPBES, 2019). Toutefois, cette apparente stabilité peut cacher un remaniement majeur des espèces présentes dans la communauté (diversité  $\beta$ ; McGill *et al.*, 2015; Dornelas *et al.*, 2014). Ces grands remaniements d’espèces

pourraient même donner lieu à des associations d'espèces inédites (*no-analog communities*; Williams et Jackson, 2007). Ainsi, en mettant l'accent sur les limites d'aires de répartitions, il est possible que l'empreinte des changements climatiques ait été sous-estimée et que d'importantes réorganisations de la biodiversité soit en cours à l'intérieur des limites d'aire de répartition.

À long terme, la dynamique non aléatoire des pertes et des gains en espèces peut amener des changements au niveau des caractéristiques fonctionnelles de la communauté. En effet, le réchauffement climatique devrait favoriser les espèces adaptées au chaud au détriment des espèces adaptées au froid, entraînant une “thermophilisation” des communautés (De Frenne *et al.*, 2013; Gottfried *et al.*, 2012). De plus, l'effet de ces pertes et ces gains sur la dynamique et le fonctionnement des communautés sera d'autant plus important si les nouvelles espèces ont des caractéristiques très différentes par rapport à celles des espèces résidentes (Wardle *et al.*, 2011).

Dans les écotones, ces changements de composition induits par le climat pourraient même déclencher un changement de régime (*regime shift*; Scheffer *et al.*, 2001). Par exemple, les changements climatiques pourraient transformer la toundra sans arbres en forêts boréales (Danby et Hik, 2007, ; Kapralov *et al.*, 2006), les forêts tropicales en savane (Hirota *et al.*, 2011) ou les forêts de conifères en forêts de feuillus (Fig. 2; Boulanger *et al.*, 2019; Price *et al.*, 2013). Étant donné que les caractéristiques des espèces et la dynamique des écosystèmes diffèrent fortement entre ces biomes, cette réorganisation de la biodiversité n'a pas seulement un impact sur la composition et la biodiversité locale (Williams et Jackson, 2007), mais modifie également les caractéristiques fonctionnelles des communautés (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2018, ; Danneyrolles *et al.*, 2019; Scheffer *et al.*, 2012), et, par conséquent, le micro-climat, les cycles biogéochimiques et le régime de perturbations (Anderson *et al.*, 2011). De tels changements de régimes auront donc un impact majeur sur la dynamique forestière, mais sont encore mal compris et difficiles à prédire, notamment parce que les écotones ne sont pas uniquement contrôlés par le climat mais par de nombreux autres facteurs non climatiques qui pourraient accélérer ou de ralentir ces changements.

## 0.5. Délais de réponse et déséquilibre

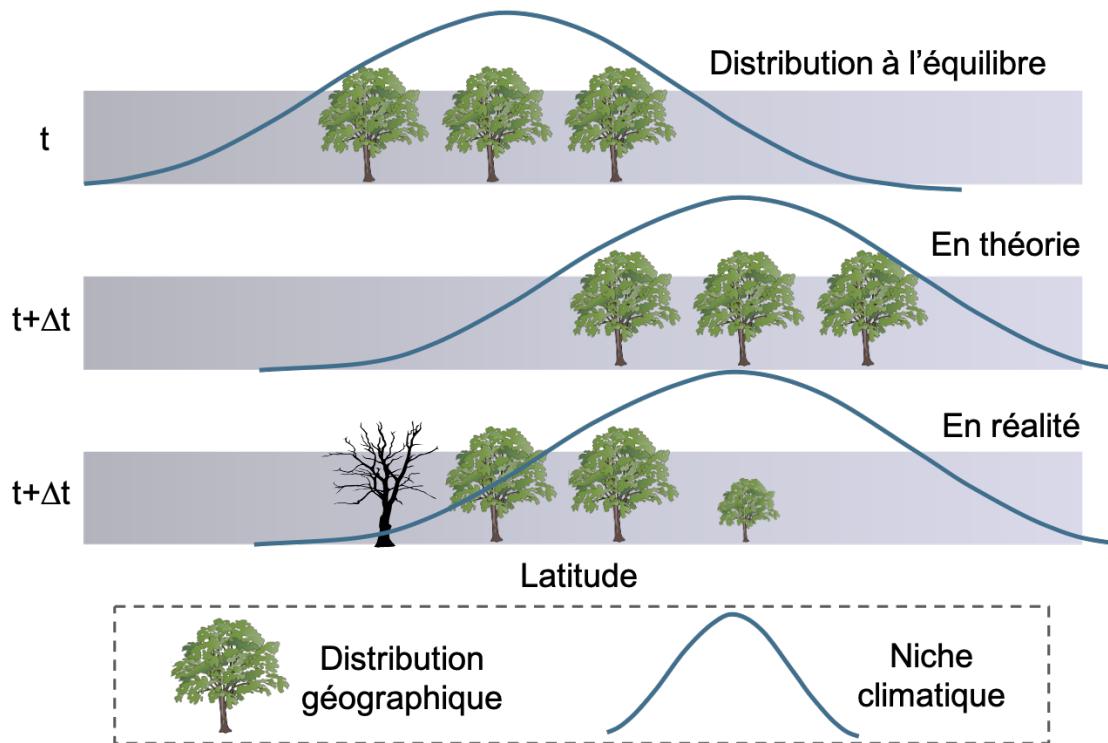
Bien qu'on prévoie un déplacement des niches climatiques des arbres de plusieurs centaines de kilomètres vers le nord d'ici la fin du siècle (McKenney *et al.*, 2007), un nombre croissant d'études suggèrent que le déplacement des arbres en Amérique du Nord ne réussira probablement pas à suivre le rythme du réchauffement climatique (Fig. 3 ; Zhu *et al.*, 2012; Woodall *et al.*, 2013; Vissault, 2016; Sittaro *et al.*, 2017; Bertrand *et al.*, 2011). Par exemple, malgré qu'on observe un déplacement des aires de répartition vers le nord, les vitesses de migration des espèces d'arbres au Québec étaient en moyenne inférieures à 50% de la vitesse

d'avancée géographique des changements climatiques récents (Sittaro *et al.*, 2017). De plus, alors que les projections estiment que les taux de migrations des arbres au cours du prochain siècle devront atteindre plus de 1000 mètres par an (Malcolm *et al.*, 2002; Iverson *et al.*, 2008), les taux postglaciaires estimés sont beaucoup plus lent (<100 m/an) que ceux requis (McLachlan *et al.*, 2005).

Les arbres sont particulièrement susceptibles de montrer de longs délais de réponse aux changements parce que ces espèces sont sessiles, ont une faible capacité de dispersion, une longue durée de vie, une croissance lente et une maturité sexuelle tardive (Iverson et McKenzie, 2013; Lenoir et Svenning, 2015). Ces caractéristiques démographiques pourraient expliquer le haut niveau d'inertie des forêts malgré les changements de climat, de sorte que l'équilibre entre l'environnement et les forêts est rarement atteint (Talluto *et al.*, 2017). Entre d'autres termes, il y a un décalage entre la niche Hutchinsonienne d'une espèce et la répartition géographique observée (Fig. 3; Holt, 2009). Les délais de réponse peuvent entraîner l'accumulation de crédit de colonisation et de dette d'extinction par rapport à la situation d'équilibre (Jackson et Sax, 2010; Tilman *et al.*, 1994). Certaines espèces sont vouées à disparaître d'un habitat parce que les conditions environnementales ne sont plus adéquates mais des populations relictuelles peuvent persister pendant un certain temps, en raison, par exemple, de leur longévité ou de la reproduction végétative ; ces espèces représentent une dette d'extinction. Inversement, malgré que les conditions d'une région soient devenues favorables, de nouvelles espèces adaptées ne sont pas encore parvenues à la coloniser, du fait d'une faible capacité de dispersion, de barrières à la dispersion ou encore d'un effet prioritaire des espèces résidentes ; ces espèces constituent un crédit de colonisation (Jackson et Sax, 2010; Tilman *et al.*, 1994). Ainsi, étant donné que l'environnement est dynamique et que les arbres sont caractérisés par d'importants délais de réponse, l'atteinte de l'état d'équilibre pourrait prendre plusieurs décennies ou siècles, laissant les écosystèmes forestiers dans une longue dynamique transitoire (*transient dynamics*; Hastings *et al.*, 2018; Jackson et Sax, 2010; Talluto *et al.*, 2017). En corollaire, il est probable que les réponses des forêts au changement climatique dépendent des dynamiques transitoires déjà amorcées par d'autres perturbations récentes ou historiques. Pourtant, la majorité des modèles de distribution d'espèces suppose que les espèces sont en équilibre avec leur environnement, ignorant la dynamique transitoire.

D'importants délais de réponse des forêts aux changements climatiques sont déjà observables puisque la distribution de plusieurs espèces d'arbres de l'est de l'Amérique du Nord n'est pas à l'équilibre avec le climat aux marges de leur aire de répartition, avec davantage de dettes d'extinction au sud et de crédits de colonisation au nord (Talluto *et al.*, 2017). Leurs résultats montrent aussi que la vitesse de la contraction d'aire de répartition dans le sud est plus rapide que l'expansion dans le nord (Talluto *et al.*, 2017). Des simulations ont aussi montré que le décalage entre la niche climatique optimale des espèces tempérées et

leur distribution réalisée ne fera que s'accroître avec le temps (Vissault, 2016). Cette tension grandissante entre la distribution réalisée et potentielle des espèces risque d'autant plus de causer des changements brusques (*regime shift*) dans les écosystèmes forestiers suite à une perturbation anthropique ou naturelle (Vanderwel et Purves, 2014; Renwick et Rocca, 2015).



**Figure 3.** Selon la théorie des niches, la distribution géographique d'une espèce devrait correspondre à ses tolérances environnementales, on dit alors que la distribution est à l'équilibre avec les conditions environnementales (schéma du haut). Ainsi, en théorie, lorsque le climat se réchauffe, la niche climatique d'une espèce se déplace également et on s'attend à un déplacement de la distribution équivalent (schéma du centre). Toutefois, en réalité, le changement du climat est beaucoup plus rapide que la capacité de migration des espèces (schéma du bas). Il y a donc un décalage grandissant entre la niche climatique et la distribution observée des espèces. À une extrémité de la niche, on observe une dette d'extinction causée par la persistance d'individus voués à l'extinction. À l'autre extrémité, on observe un crédit de colonisation causé par le retard de recrutement.

## 0.6. Interaction changements climatiques et perturbations

Tandis que les forêts répondent lentement aux changements environnementaux, les perturbations peuvent causer des épisodes accrues de mortalité et déclencher des altérations rapides et profondes de la composition, de la structure et des trajectoires de succession (REF?; Keane *et al.*, 2013; Gauthier *et al.*, 2015; Bergeron *et al.*, 2017; Boulanger *et al.*,

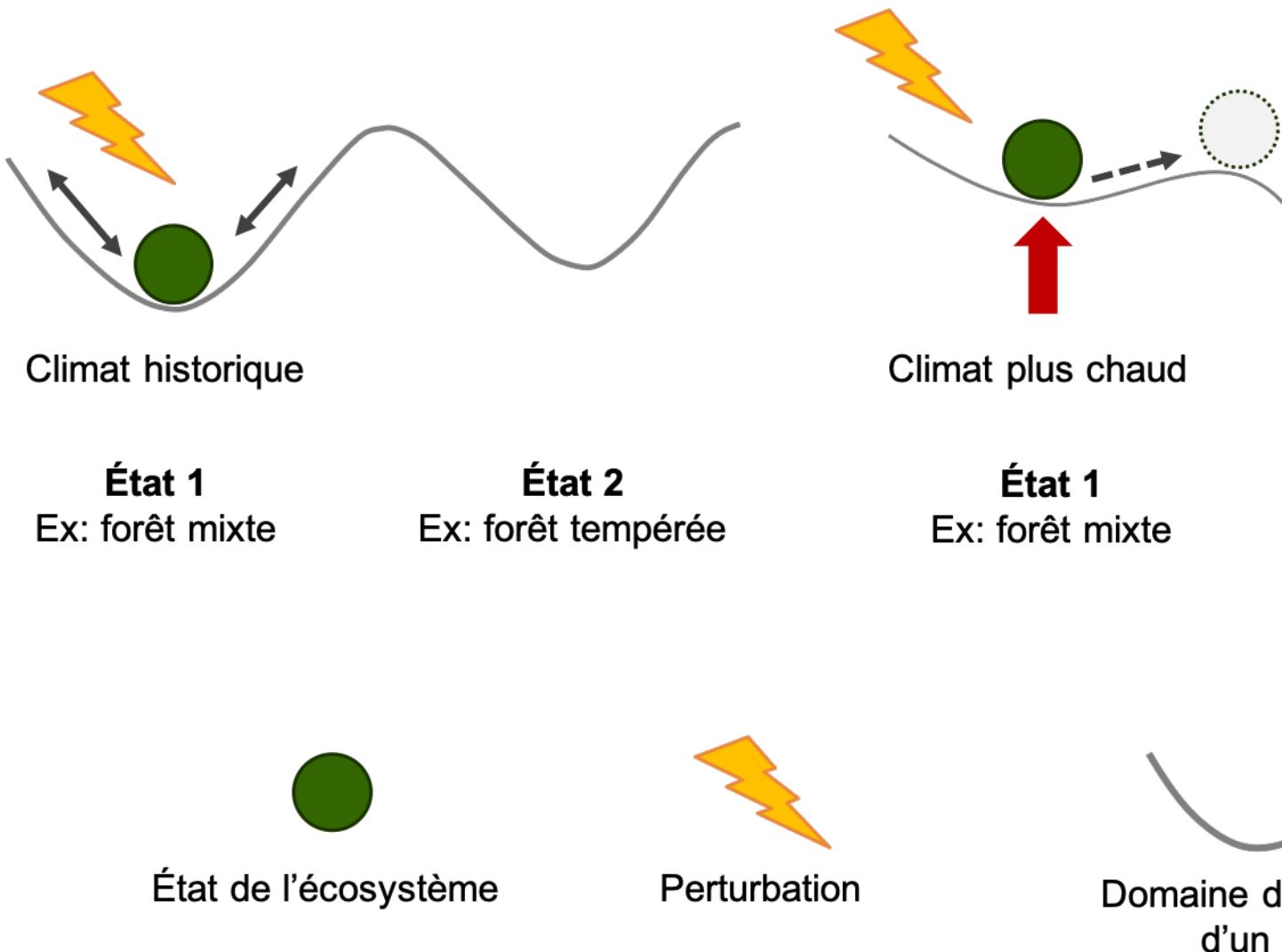
2017). De plus, les forêts sont également soumises à d'importantes pressions anthropiques, tout particulièrement les activités d'exploitation forestière. Depuis plus d'un siècle, les coupes forestières viennent s'ajouter et même se substituer aux perturbations naturelles pour créer un tout nouveau régime de perturbation (Vitousek et al. 1997; Frelich 2002).

Les perturbations naturelles comme les feux, les épidémies d'insectes, les chablis ou les inondations font partie intégrante de la dynamique des forêts (Attiwill, 1994; Johnstone et al., 2016). Les perturbations éliminent partiellement ou totalement la végétation en place, rendent disponibles les ressources (e.g., nutriments, lumière), créent des espaces vacants pour la colonisation et peuvent mélanger les différentes couches de sol et même exposer le sol minéral. Suite à une perturbation, la succession est réinitialisée et on observe généralement une invasion d'espèces intolérantes à l'ombre, tels que le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), qui seront progressivement remplacés par des espèces compétitives tolérantes à l'ombre [REF]. La grande variabilité spatio-temporelle des perturbations (fréquence, intensité, durée et étendue spatiale) permet de créer une mosaïque d'habitats hétérogènes, complexes et dynamiques favorisant la coexistence de nombreuses espèces à travers le paysage forestier [REF]. Les régimes de perturbations naturelles varient considérablement entre les différents biomes forestiers (Goldblum et Rigg, 2010; Chen et Popadiouk, 2002; Pastor et Mladenoff, 1992). Dans les forêts boréales de l'Amérique du Nord, les feux sont la principale perturbation et entraînent une dynamique de remplacement entre les peuplements matures d'épinette noire (*Picea mariana*) et les peuplements de régénération (Chen et Popadiouk, 2002). Dans les forêts mixtes dominées par le sapin baumier (*Abies balsamea*), les forêts sont surtout affectées par les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette dans les forêts mixtes (Holling, 1992). Plus au sud, les forêts tempérées feuillues se régénèrent principalement par une dynamique de trouée, suivant la chute de vieux arbres ou un chablis (Pastor et Mladenoff, 1992; Runkle, 1981). De plus, les régimes de perturbations naturelles sont sensibles au climat (Seidl et al., 2020) et se sont déjà intensifiées au cours des dernières décennies (Seidl et al., 2017).

L'exploitation forestière diffère grandement des perturbations naturelles en termes de sévérité, de fréquence, de sélectivité et d'étendue spatiale (Boucher et al., 2006; Schulte et al., 2007; Kuuluvainen, 2009), ce qui peut modifier les trajectoires de succession. En général, les coupes forestières ont des temps de retour plus court que les perturbations naturelles et des patrons spatio-temporels beaucoup plus uniformes (Bergeron et al., 2002; McRae et al., 2001). Plusieurs études ont montré que les coupes tendent à rajeunir les paysages forestiers, à simplifier leur structure et à modifier leur composition (Schulte et al., 2007; Boucher et al., 2006; Boucher et Grondin, 2012; McRae et al., 2001; Cyr et al., 2009). Par exemple, entre 1930 et 2002, la coupe forestière dans une région à la limite nord des espèces tempérées au Québec a engendré un changement majeur de composition et de structure d'âge ; en 1930, le paysage était largement dominé par des vieilles forêts (>100 ans) de conifères, tandis qu'en

2002, les jeunes forêts (<70 ans) dominent et près de 40 % du paysage est passé d'un couvert coniférien à un couvert mixte et près de 20 % est devenu feuillu (Boucher *et al.*, 2006).

Les perturbations, autant naturelles qu'anthropiques, pourraient moduler la vitesse de réponse des forêts aux changements climatiques. Alors que le changement climatique modifie lentement l'équilibre compétitif entre les espèces, les perturbations diminuent ou éliminent la compétition par les espèces résidentes et créent ainsi des opportunités de colonisation pour les espèces migratrices (Xu *et al.*, 2012; Woodall *et al.*, 2013; Vanderwel et Purves, 2014). Par conséquent, suite à une perturbation, la forêt pourrait être rapidement colonisée par des espèces mieux adaptées aux nouvelles conditions climatiques et même basculer vers un autre nouvel état alternatif persistant (Fig. 4; *alternative stable state*; Johnstone *et al.*, 2016; Renwick et Rocca, 2015; ?). Dans l'écotone boréal-tempéré, les perturbations pourraient potentiellement faciliter le recrutement et l'établissement des espèces tempérées dans les peuplements mixtes et boréaux plus au nord et ainsi agir comme des catalyseurs des changements d'aires de répartition. Par exemple, il a été démontré que les trouées de la canopée facilitent localement l'établissement d'espèces tempérées dans les forêts mixtes de l'Ontario (Leithead *et al.*, 2010). En Scandinavie, Bolte *et al.* (2010) a montré que l'épinette de Norvège (*Picea abies*) était particulièrement sensible à la combinaison des perturbations et du réchauffement qui ont favorisé la croissance du hêtre européen (*Fagus sylvatica*). Certaines études de simulation ont toutefois conclu qu'il est peu probable que les perturbations entraînent des grands changements d'aires de répartition dans les décennies à venir, favorisant plutôt l'expansion des espèces pionnières (Vanderwel et Purves, 2014; Liang *et al.*, 2018).



**Figure 4.** Représentation schématique du concept d'états alternatifs stables. À gauche, la forêt (boule) est résiliente, c'est-à-dire qu'une perturbation peut entraîner des changements de composition dans la forêt (faire bouger la boule dans le bassin d'attraction), mais la forêt peut revenir à sa composition initiale (la boule retourne au creux de son bassin d'attraction). À droite, le réchauffement climatique diminue la résilience de la forêt (le bassin est déformé et moins stable) et une perturbation peut alors facilement la faire basculer vers un nouvel état forestier alternatif. Cette hypothèse est au coeur de ma thèse de doctorat. Figure inspirée de Johnstone *et al.* (2016).

Face aux nombreuses perturbations que subissent les forêts, il est certain que la réponse des arbres aux futurs changements climatiques dépendra et interagira avec des dynamiques de transition déjà en cours. Les forêts risquent de perdre leur résilience et, par conséquent, devenir plus vulnérables et plus lentes à se rétablir. Démêler les effets des changements climatiques et ceux des perturbations naturelles et anthropiques et leurs rétroactions potentielles

est nécessaire à la fois pour informer les modèles prédictifs de distribution de la biodiversité sous les changements climatiques et pour élaborer des stratégies de gestion forestière permettant un aménagement durable des forêts.

## 0.7. Contraintes à la migration

Malgré l'empreinte indéniable des changements climatiques, la réponse récente des communautés forestières n'est pas aussi unidirectionnelle et linéaire que prévu, vraisemblablement parce que d'autres facteurs non climatiques, tels que les interactions biotiques et les propriétés du sol, imposent des contraintes supplémentaires à la migration des espèces. Selon l'importance relative de ces contraintes par rapport au climat à la limite nord des aires de répartition des espèces, les projections de migration sous les changements climatiques qui ignorent ces facteurs pourraient surestimer l'effet des températures sur l'expansion des aires (Beauregard et de Blois, 2016; Ettinger et HilleRisLambers, 2017).

Bien qu'elles répondent de manière indépendante, les espèces ne sont pas isolées, mais interagissent avec les membres de leur écosystème. Avec les changements climatiques, les conditions favorables se déplacent et forcent de nouvelles interactions à la marge des aires de distributions (Kissling et Schleuning, 2015). Par exemple, à moins qu'un dépérissement massif de la forêt ne se produise, les espèces migratrices devront s'établir sur des sites qui sont déjà colonisés par d'autres espèces et devront donc vraisemblablement compétitionner pour les ressources lors de leur établissement (phénomène appelé l'effet prioritaire ; Gilman *et al.*, 2010). Une étude de simulation a d'ailleurs révélé que les taux de migration sont plus faibles dans les forêts établies et diversifiées que dans les forêts de début de succession (Meier *et al.*, 2012). Tel que discuté précédemment, les perturbations pourraient diminuer la compétition par les espèces résidentes.

En plus de la compétition entre les espèces d'arbres, les espèces migratrices coloniseront des sols qui sont déjà développés et qui présentent des propriétés (e.g. qualité du drainage, disponibilité en nutriments, pH, mycorhizes) qui varient localement ou régionalement, lesquelles pourraient retarder ou contraindre leur établissement (Lafleur *et al.*, 2010; Brown et Vellend, 2014; Collin *et al.*, 2017; Carteron *et al.*, 2020; Solarik *et al.*, 2019). Dans l'écotone boréal-tempéré, les forêts dominées par les conifères au nord où la température moyenne est froide présentent généralement des sols acides, une activité microbienne faible et une décomposition lente de la matière organique comparativement aux forêts tempérées décidues plus chaudes du sud (Goldblum et Rigg, 2010). Les populations résidentes pourraient ainsi inhiber indirectement l'établissement de nouvelles espèces par leur effet sur les propriétés du sol (Solarik *et al.*, 2019). Par exemple, Collin *et al.* (2017) ont montré que l'acidité du sol forestier sous une canopée dominée par les conifères affecte négativement les semis de l'érytre à sucre (*Acer saccharum*) via un débalancement nutritif foliaire. De plus, l'absence d'espèces

mycorhiziennes arbusculaires dans les sols de la forêt boréale pourraient également réduire la survie des semis d'érable à sucre (Carteron *et al.*, 2020). En revanche, d'autres études ont montré une bonne régénération de cette espèce emblématique dans la forêt boréale, suggérant que les propriétés du sol ne constituent peut-être pas un obstacle majeur à la migration des espèces tempérées présentant une large tolérance écologique (Fisichelli *et al.*, 2014; Barras et Kellman, 1998; Kellman, 2004). D'ailleurs, il est possible que les espèces migratrices pourraient influencer leur propre taux d'invasion, par leur effet sur la qualité chimique de la litière et sur la composition des microorganismes du sol (Laganière *et al.*, 2010; Légaré *et al.*, 2005). Néanmoins, des conditions édaphiques sous-optimales pourraient tout de même retarder la migration des arbres vers le nord. Bien que les études expérimentales sur l'érable à sucre fournissent des connaissances précieuses sur l'influence des sols à l'échelle locale, l'effet de ces contraintes sur la dynamique forestière à long terme devrait aussi être quantifié à l'échelle régionale et pour différentes espèces.

## 0.8. Problématique et enjeux

La question des effets des changements climatiques sur la dynamique forestière soulève de nombreux enjeux, notamment au niveau de la gestion des forêts. La gestion actuelle repose grandement sur une conception statique de la dynamique forestière sous un climat stable. Par exemple, l'aménagement écosystémique des forêts se base sur des états de références historiques, comme les forêts préindustrielles, i.e. avant l'exploitation industrielle (Pinna, 2009; Vaillancourt *et al.*, 2009). Dans le contexte des changements climatiques, maintenir la composition et la structure des forêts historiques de références pourrait devenir de plus en plus difficile à atteindre et mener à des écosystèmes forestiers non résilients (Duvenec et Scheller, 2016; Boulanger *et al.*, 2019).

De plus, l'aménagement forestier repose actuellement sur des modèles des possibilités forestières, “lesquelles correspondent au volume maximum des récoltes annuelles que l'on peut prélever à perpétuité, sans diminuer la capacité productive du milieu forestier” (?). La calcul de possibilité forestière tient compte de plusieurs critères tels que la dynamique naturelle des forêts, leur composition, leur structure d'âge et la probabilité de perturbation par les feux, les insectes et les maladies. Cependant, il ne tient toujours pas compte des changements climatiques. Or, ce calcul fait des prédictions à long terme et la coupe forestière dépend de ces prédictions. On devine que le changement rapide du climat risque de bousculer ces prédictions. Par exemple, une espèce d'importance commerciale pourrait ne pas se régénérer après coupe et être remplacée par des espèces de moins grande valeur économique. L'amplification des perturbations naturelles combinée à l'homogénéisation du paysage par les coupes forestières et aux stress climatiques pourrait avoir des effets synergiques menant à un dépérissement des forêts.

Les modèles de distribution d'espèces permettent de dresser un portrait des répartitions potentielles des arbres sous un climat futur et d'estimer leur vulnérabilité (Périé et de Blois, 2016; Berteaux, 2014). Toutefois, les projections issues de des modèles reposent bien souvent sur la relation statistique entre les occurrences d'espèces et l'environnement. Et, tel que discuté tout au long de cette introduction, la relation climat-présence n'est qu'une facette du lien qui unit les espèces à leur répartition géographique. À l'heure actuelle, il manque de nombreuses informations quantitatives sur les contraintes et les moteurs aux changements de distribution des espèces. Notre capacité à prédire les effets futurs des changements climatiques sur la dynamique forestière dépend de la quantification et de la compréhension de ses effets passés et de son interaction avec les perturbations naturelles et anthropiques.

## 0.9. Objectifs et structure de la thèse

La question au coeur de cette thèse est : quel est l'effet combiné des changements climatiques récents et des perturbations sur la dynamique forestière ? Pour y répondre, j'ai quantifié les changements dans les communautés forestières du Québec méridional au cours des dernières décennies (1970 à 2018) et évalué les causes de ces changements selon trois différents points de vue :

«

(1) *la diversité et la composition des communautés* ;

»

«

(2) *le dynamique de transition entre les types forestiers* ;

»

«

(3) *la dynamique de régénération des espèces tempérées à leur limite nord*.

»

Cette thèse s'articule autour de ces trois points de vue, qui correspondent aux chapitres qui structurent cette thèse. Pour l'ensemble de ces projets, j'ai utilisé un vaste réseau de placettes forestières permanentes échantillonnées de 1970 à 2018 au Québec, Canada (jeu de données présenté dans la section *Données*, plus bas).

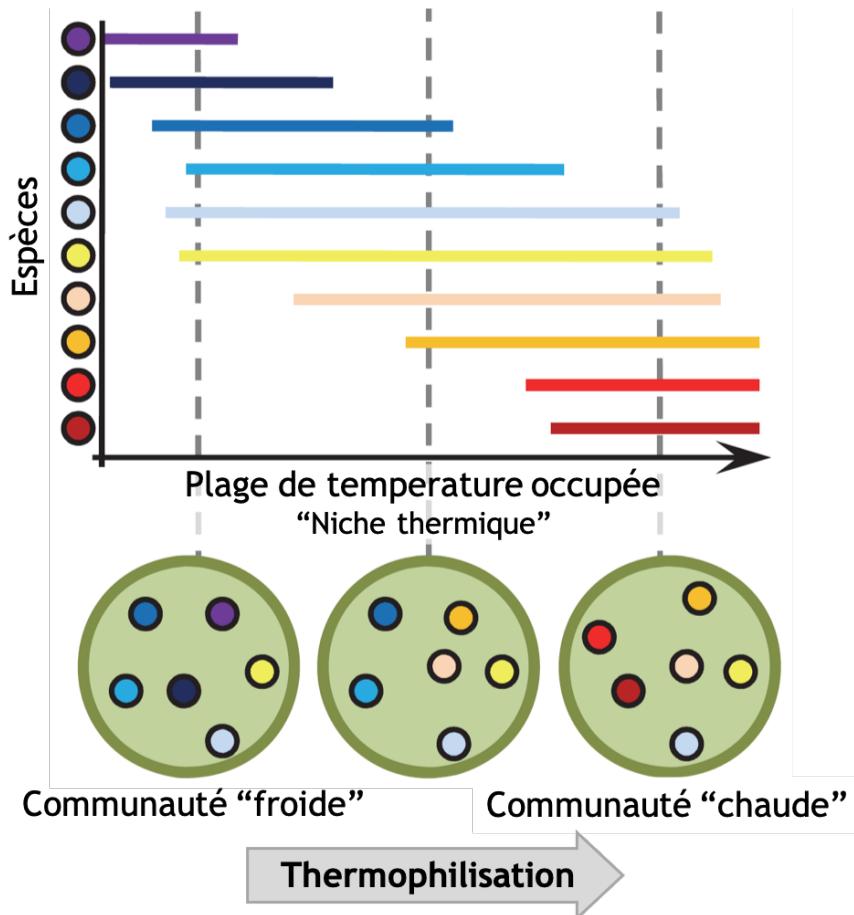
### 0.9.1. Chapitre 1 - Les perturbations amplifient les réponses des communautés forestières au changement climatique dans l'écotone tempéré-boréal

L'objectif du premier article était de quantifier les changements de composition des communautés d'arbres entre une période historique (1970-1980) et une période contemporaine

(2000-2016) et d'évaluer les contributions relatives du changement climatique et des perturbations sur ces changements.

La réorganisation des communautés forestières a été quantifiée en examinant la diversité  $\beta$  temporelle (TBI, en référence à *Temporal Beta Diversity Index*), ainsi que ses composantes sous-jacentes, les pertes et les gains en espèces (Legendre, 2014, 2019). Cette méthode permet de faire le lien entre les changements de diversité et les changements démographiques dans les communautés, puisque les pertes et les gains sont en fait des mortalités et des recrutements lorsque calculés sur des données d'abondance, et des extinctions et colonisations lorsque calculés sur des données de présence-absence. Les effets du climat et des perturbations sur la diversité  $\beta$  temporelle ont été évalués à l'aide de régressions multiples et de partitionnement des variations.

Afin de démêler les effets des changements climatiques de ceux des perturbations, des indices de traits de la communauté en lien avec la niche thermique (CTI, en référence à *Community Temperature Index*) et la tolérance à l'ombre (CSI, en référence à *Community Shade Index*) des espèces ont été utilisés. Cette approche, ancrée dans l'écologie fonctionnelle, permet de décrire la composition d'une communauté au regard d'un trait spécifique, et d'estimer les dynamiques des assemblages des espèces en réponse à un changement environnemental donné (Violle *et al.*, 2007). Étant donné que le CTI reflète l'abondance relative des espèces adaptées au chaud par rapport aux espèces adaptées au froid, on s'attend à ce que l'indice augmente avec le réchauffement climatique (Fig. 5). Les changements dans les valeurs de ces indices de communauté ont été comparés entre différents niveaux de perturbation. Ainsi, le réchauffement climatique devrait favoriser les espèces adaptées au chaud, résultant en une augmentation du CTI, tandis que les perturbations devraient favoriser les espèces intolérantes à l'ombre au détriment des espèces tolérantes à l'ombre, résultant en une diminution du CTI. Enfin, une approche a été développée pour quantifier la contribution des gains et des pertes d'espèces à la variation des indices.



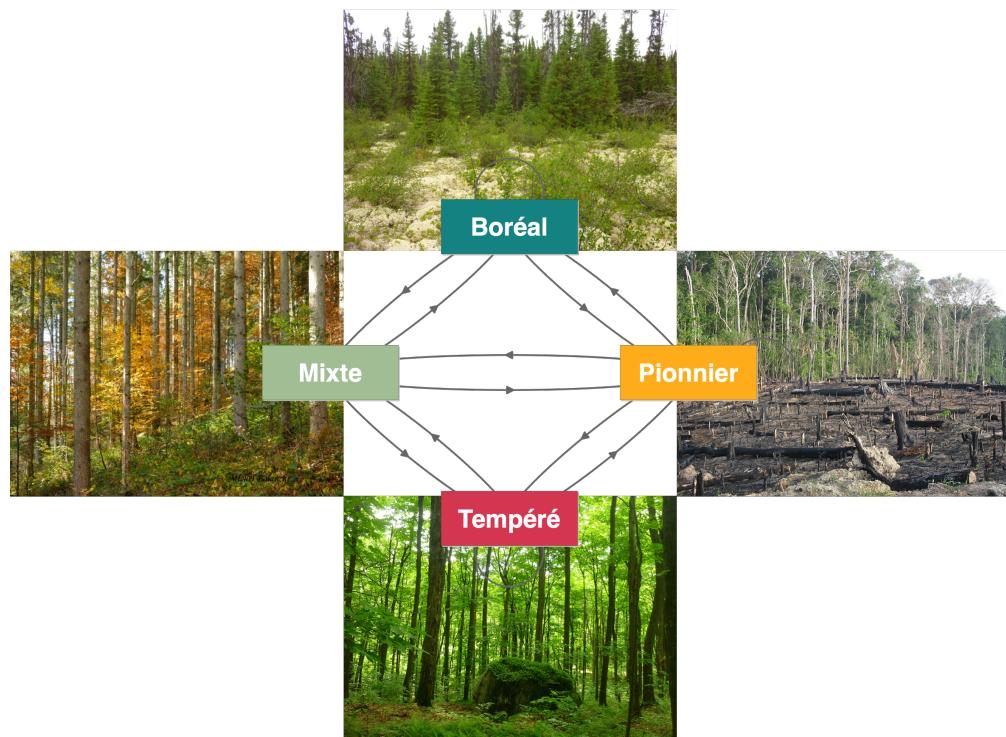
**Figure 5.** Représentation schématique du processus de thermophilisation des communautés. Les espèces (cercles de couleur) du pool régional se distribuent le long d'un gradient de température (les bars représentent leur distribution dans l'espace ou leur niche thermique). Les espèces adaptées au chaud (tons de rouge) se trouvent dans les habitats plus chauds, tandis que les espèces adaptées au froid (tons de bleu) se trouvent dans les habitats froids. Ainsi, la composition moyenne des communautés variera le long de ce gradient et un réchauffement des températures devrait mener à une thermophilisation, i.e. une augmentation de la proportion d'espèces chaudes par rapport aux espèces froides. Schéma inspiré de Bertrand *et al.* (2011).

### 0.9.2. Chapitre 2 - Les perturbations modérées accélèrent la dynamique de transition forestière sous l'effet du changement climatique dans l'écotone tempéré-boréal de l'est de l'Amérique du Nord

Dans l'article 2, l'objectif est de caractériser la dynamique transition des forêts au Québec et d'identifier les conditions environnementales qui favorisent ou empêchent les transitions forestières. Les effets des perturbations ont également analysés plus précisément en étudiant la dynamique transitoire et l'équilibre à long terme. Ce chapitre visait tout particulièrement

à vérifier si les perturbations pouvaient catalyser des transitions rapides entre différents types de forêts (e.g., mixte à tempérée) et ainsi accélérer les changements de biome à grande échelle.

Pour répondre à cet objectif, la dynamique forestière a été simplifiée à une dynamique de transition entre quatre états forestiers distincts déterminés en fonction de la composition des communautés : boréal, mixte, tempéré et pionnier (Fig. 6). La dynamique a ainsi été formalisée sous la forme d'un modèle de Markov multi-états. La représentation de la dynamique forestière par des chaînes de Markov offre une interprétation mécanistique simple des probabilités de transition estimées (Wootton, 2001; Vissault, 2016) en lien avec les changements d'aire de répartition. Par exemple, les transitions vers l'état pionnier reflètent les perturbations, les transitions à partir de pionnier reflètent les processus de colonisation et de dispersion, et les transitions entre les autres états reflètent l'exclusion compétitive. Les propriétés de ce type de modèle permet aussi d'étudier la dynamique transitoire et de l'équilibre à long terme.



**Figure 6.** Représentation schématique de la dynamique de transitions entre les quatre états forestiers. Cette simplification de la dynamique forestière permet d'étudier les processus d'intérêt. Par exemple, les transitions vers l'état pionnier sont causées par des perturbations, tandis que la transition de l'état mixte vers l'état tempéré peut être causée par la perte des espèces boréales ou le gain en espèces tempérées.

### **0.9.3. Chapitre 3 - Tendances et moteurs du recrutement des espèces d'arbres tempérés à leur limite nord**

Enfin l'article 3 s'intéresse plus en détails au processus de recrutement des espèces tempérées à leur limite nord. L'objectif est de quantifier les changements d'aires de répartition des gaulis, avec un intérêt particulier pour quatre espèces tempérées (*Acer rubrum*, *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis* et *Fagus grandifolia*) et d'identifier les facteurs environnementaux sous-jacents des processus de recrutement.

Dans un premier temps, j'ai comparé la composition entre les arbres et les gaules entre deux périodes d'inventaire (1970-1981 et 2005-2018) pour évaluer si la composition de la régénération s'éloigne de la composition la canopée au fil du temps. Ensuite, les changements de la limite de la répartition latitudinale et altitudinale des gaules ont été comparés entre les différents niveaux de perturbations pour déterminer si les perturbations peuvent accélérer les migrations climatiques.

Des études récentes ont montré qu'un changement temporel dans la limite latitudinale ou altitudinal de la répartition des jeunes arbres peut agir comme un signal de changement d'aire de répartition (Boisvert-Marsh *et al.*, 2014; Sittaro *et al.*, 2017), puisque la régénération devrait réagir plus rapidement aux changements environnementaux. Cependant en ignorant les effets des perturbations sur la dynamique de régénérations, des différences importantes pourraient être masquées. En comparant les changements de limite latitudinale ou altitudinale entre les niveaux de perturbations, on peut déterminer si les perturbations peuvent promouvoir ou freiner de nouveaux recrutements au delà des limites d'aire de répartition (Woodall *et al.*, 2013).

Et enfin, pour identifier les facteurs environnementaux qui contrôlent le recrutement des espèces tempérées à leur limite nord, j'ai utilisé des modèles en deux parties (aussi connu sous le nom de *Hurdle model*) pour chaque espèce en fonction du climat, des conditions topographiques et édaphiques, de l'abondance d'arbre parent dans le peuplement et aux alentours, du couvert en résineux, et des perturbations. Ce type de modèle permet de modéliser d'abord la probabilité de présence d'une recrue et ensuite le nombre de recrues conditionnel à l'occurrence du recrutement. Ainsi, d'une certaine façon, cette approche permet de considérer les rétroactions réciproques entre les filtres régionaux sur le recrutement (e.g., climat, dispersion) et les filtres locaux (e.g., compétition avec les espèces boréales et conditions du sol).

### **0.9.4. Chapitre 5 - Conclusion**

Dans ce dernier chapitre, je résume mes conclusions et mes nouvelles orientations de recherche. Pris ensemble, ces trois chapitres fournissent un éventail complémentaire de méthodes et d'approches nouvelles pour mieux comprendre l'effet combiné des changements

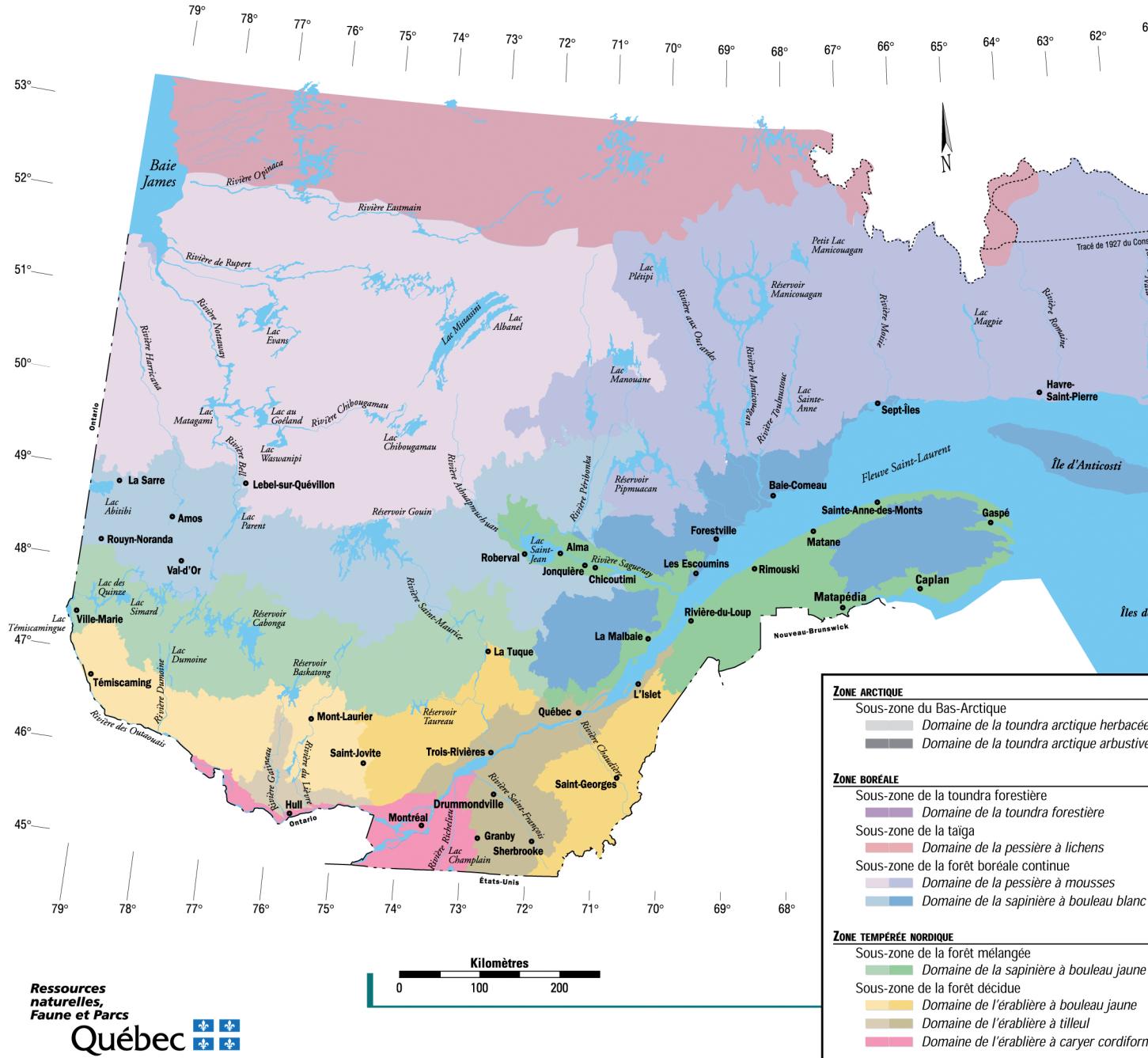
climatiques et des perturbations sur la dynamiques forestières. En accordant une attention méticuleuse aux différentes tendances de la diversité et de la composition des communautés forestières, cette thèse apporte des perspectives originales et révèle des changements précédemment imperceptibles sous l'angle de l'analyse des limites d'aire de répartition. Les résultats présentés ici aideront à améliorer notre compréhension des réponses de la biodiversité forestière aux multiples facteurs de stress anthropiques qui se sont accélérés au cours des dernières décennies.

### 0.9.5. Données

Afin de détecter les changements à long terme dans les communautés forestières, j'analyse les données du réseau d'inventaires forestiers du Québec méridional. Depuis les années 1970, plus de 12 000 parcelles d'échantillonnage permanentes ont été établies et mesurées périodiquement par le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec dans le but d'améliorer la base de connaissance sur les ressources forestières provinciales (MFFP, 2016). La profondeur temporelle et l'étendue spatiale de ce réseau de placettes d'inventaire permanentes en font un outil indispensable pour étudier les différents aspects de la dynamique spatio-temporelle des communautés forestières en réponse aux changements globaux.

Au Québec, la composition et la distribution des forêts sont fortement structurées par le gradient latitudinal de la température. Ainsi on aura un gradient de biodiversité décroissant, allant des forêts feuillues au sud jusqu'au forêts de conifères au nord, qui reflète étroitement celui de la température moyenne. Le territoire forestier du Québec peut donc être classifié en différents groupes de végétation (sous-zones) : la forêt mélangée ( $98\ 600\ km^2$ ), écotone où se côtoient les espèces feuillues et résineuses, marque la transition entre la forêt décidue ( $111\ 100\ km^2$ ) au sud dominée par l'érythrina à sucre et le bouleau jaune ; et la forêt boréale continue ( $551\ 400\ km^2$ ) au nord composée majoritairement d'épinette noire et de sapin baumier (Fig. 7 ; Saucier *et al.*, 2009). Dans les dernières décennies, une grande augmentation des températures a été observée à travers le Québec. Alors que les écotones sont particulièrement vulnérables aux changements climatiques, la distinction marquée entre les différents types de forêts de la région d'étude facilite la détection rapide des changements de composition récents.

## Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec



**Figure 7.** Carte des domaines et sous-domaines bioclimatiques du Québec. La zone d'étude de cette thèse couvre 761 100 km<sup>2</sup> et s'étend du domaine de l'érablière à caryer cordiforme, à l'extrême sud de la forêt décidue, jusqu'au domaine de la pessière à mousses, à la limite nord de la forêt boréale continue. La structure latitudinale est principalement déterminée par le gradient de température, tandis que les divisions est-ouest correspondent à des variations de précipitation.

This article was published in Global Ecology and Biogeography. 2019. 28(11), 1668–1681.  
<https://doi.org/10.1111/geb.12971>



## First Article.

# Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate-boreal ecotone

by

Marie-Hélène Brice<sup>1</sup>, Kevin Cazelles<sup>2</sup>, Pierre Legendre<sup>3</sup>, and Marie-Josée Fortin<sup>4</sup>

- (<sup>1</sup>) Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, Canada H3C 3J7
- (<sup>2</sup>) Department of Integrative Biology, University Of Guelph, Guelph, ON, Canada N1G 2W1
- (<sup>3</sup>) Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, Canada H3C 3J7
- (<sup>4</sup>) Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto, ON, Canada M5S 3B2

This article was submitted in Global Ecology and Biogeography.

**Author contributions** MHB designed the study and performed the analyses with feedback from the other authors. MHB wrote the first and second drafts. All authors substantially contributed to the final version of the manuscript.

## ABSTRACT.

**Aim** Climate change causes major shifts in species distributions, reshuffling community composition and favouring warm-adapted species ("thermophilization"). Tree community response is likely to be affected by major disturbances such as fire and harvest. Here, we quantify the relative contributions of climate change and disturbances to temporal shifts in tree composition over the last decades and evaluate whether disturbances accelerate community thermophilization.

**Location** Québec, Canada

**Time period** 1970–2016

**Taxa studied** Trees

**Methods** Using 6281 forest inventory plots, we quantified temporal changes in species composition between a historical (1970–1980) and a contemporary period (2000–2016) by measuring temporal  $\beta$  diversity, gains and losses. The effects of climate and disturbances on temporal  $\beta$  diversity were quantified using multiple regressions and variation partitioning. We compared how community indices of species temperature preference (CTI) and shade tolerance (CSI) changed for forests that experienced different levels of disturbance. We quantified the contribution of species gains and losses to change in CTI.

**Results** Temporal  $\beta$  diversity was mainly driven by disturbances, with historical harvesting as the most important predictor. Despite the prevailing influence of disturbances, we revealed a significant thermophilization ( $\Delta\text{CTI} = +0.03^\circ\text{C}/\text{decade}$ ) throughout forests in Québec. However, this shift in community composition was weakly explained by climate change and considerably slower than the rate of warming ( $+0.14^\circ\text{C}/\text{decade}$ ). Importantly, thermophilization was amplified by moderate disturbances ( $+0.044^\circ\text{C}/\text{decade}$ ), almost a three-fold increase compared to minor disturbances ( $+0.015^\circ\text{C}/\text{decade}$ ). The gains and losses of a few tree species contributed to this community-level shift.

**Conclusions** Our study provides evidence that disturbances can strongly modify tree community responses to climate change. Moderate disturbances, such as harvesting, may reduce competition and facilitate gains of warm-adapted species, which then accelerate thermophilization of tree communities under climate change. Although accelerated by disturbances, community thermophilization was driven by the gains and losses of a small number of species, notably gains of maples.

**Keywords:** Beta diversity, Climate change, Community temperature index, Community temporal change, Disturbances, Forest, Québec, Temperate-boreal ecotone, Thermophilization.

# 1. Introduction

Climate warming over the past century has led to distribution shifts in many species (Parmesan et Yohe, 2003). Despite the general trend of poleward and upward (in altitude) range shifts, the timing, magnitude and even direction of species shifts vary considerably among taxa and regions (VanDerWal *et al.*, 2013). Major reshuffling of community composition is therefore expected. Yet, we lack an understanding of the community-level consequences of climate-driven shifts. This knowledge gap is even greater in forests where tree response is slow (Sittaro *et al.*, 2017) relative to the short duration of typical ecological studies. So far, much of the emphasis has been placed on detecting species shifts at their range edge, where early signs of changes are expected to be readily detectable (Jump *et al.*, 2009). As such, there is a growing body of evidence for contemporary shifts in tree species distributions along altitudinal gradients in mountains (Beckage *et al.*, 2008; Savage et Vellend, 2015; Lenoir *et al.*, 2008), where ecotones are narrow and well-defined (Jump *et al.*, 2009). Similar evidence is also beginning to emerge for latitudinal shifts (Fisichelli *et al.*, 2014; Sittaro *et al.*, 2017; Boisvert-Marsh *et al.*, 2019). Though, because of the focus on shifts at range limits (e.g., leading and rearing edges of species ranges), there has been little empirical work on the effect of climate change on tree community composition and abundance distributions within the core of species range itself (e.g. Esquivel-Muelbert *et al.*, 2018; Searle et Chen, 2017).

Worldwide increases in tree mortality rates triggered by drought and heat stresses have been documented recently (Allen *et al.*, 2010). In the long term, even minor changes in demographic rates can modify the balance between local species gains and losses, leading to temporal change in community composition. Yet, as trees are long-lived species, mortality and recruitment rates are low (Iverson et McKenzie, 2013). Thus, tree community responses to contemporary climate warming are likely to be lagged, resulting in extinction debts (Talluto *et al.*, 2017; Svenning et Sandel, 2013). Consequently, tree community-level response to climate change remains difficult to quantify and is probably underestimated.

Furthermore, in northern temperate and boreal regions, natural disturbances (fires and insect outbreaks) and anthropogenic disturbances (timber harvesting) are major drivers of tree community dynamics (Goldblum et Rigg, 2010). These pulse disturbances are likely to dominate local, short-term biotic changes, resulting in increased prevalence of young forests dominated by early successional species. These short-term effects could easily mask climate-induced changes that are expected to occur on much longer time scales and broader spatial scales. For this reason, disturbances are often considered to be inconvenient confounding factors instead of an inherent part of contemporary ecosystems. Thus, numerous studies have searched for trends in relatively undisturbed systems (Parmesan et Yohe, 2003) rather than accounting for their effects. Yet, disturbances and climate change have a high potential for interactions, which can lead to synergistic or antagonistic ecological effects that are

difficult to predict (Brook *et al.*, 2008). Indeed, disturbances create canopy openings that could facilitate the northward migration of temperate species (Xu *et al.*, 2012; Vanderwel et Purves, 2014; Leithead *et al.*, 2010; Boisvert-Marsh *et al.*, 2019). In addition, the frequency and intensity of natural disturbances can increase as an indirect effect of climate change (Seidl *et al.*, 2017).

Although it is widely assumed that positive synergy between disturbances and climate warming should play a key role in contemporary tree community changes, empirical studies have reached conflicting conclusions. For example, comparison of early industrial (early 1900) to contemporary forests in the Bas-Saint-Laurent region of Québec showed that logging practices turned old-aged conifer forests into young mixed and deciduous forests (Boucher *et al.*, 2006, 2009). Leithead *et al.* (2010) also observed that the establishment of southern temperate species in the temperate-boreal ecotone of northern Ontario increased with the size and age of canopy gaps. While Boisvert-Marsh *et al.* (2019) found that climate change outweighs disturbances in explaining latitudinal shifts of tree saplings in Québec in the last decades, Danneyrolles *et al.* (2019) found larger impacts of anthropogenic disturbances than climate warming on forest compositional changes in southern Québec over the last centuries. Hence, to anticipate and adapt to future forest changes, large-scale empirical studies are required in order to unravel individual and aggregated impacts of multiple stressors on forest composition.

Even though disturbances may mask slow community responses to climate change, these two drivers leave distinguishable signatures on communities. Climate warming should favour warm-adapted species at the expense of cold-adapted species, leading to a “thermophilization” of communities (Savage et Vellend, 2015; De Frenne *et al.*, 2013). Conversely, disturbances should increase the prevalence of young forests dominated by shade-intolerant species (Savage et Vellend, 2015; Boucher et Grondin, 2012). Hence, analysing shifts of relevant functional traits and ecological affinities in communities using large-scale monitoring data should disentangle the role of different environmental drivers in shaping communities (Violle *et al.*, 2007). For instance, the Community Temperature Index (CTI) has been used to measure thermophilization in various communities, such as plants, trees, birds and fishes (Devictor *et al.*, 2008; Gaüzère *et al.*, 2015; De Frenne *et al.*, 2013; Feeley *et al.*, 2013; Becker-Scarpitta *et al.*, 2019; Cheung *et al.*, 2013; Danneyrolles *et al.*, 2019). The CTI is a community abundance-weighted average of the Species Temperature Indices (STI; proxy for species thermal preference computed as the mean temperature of a given species distribution). Because CTI reflects the relative abundance of warm-adapted (high STI) vs cold-adapted species (low STI), it is expected to increase following climate warming if species are moving according to their temperature requirements.

Here, we quantify the temporal shifts in tree community composition in the temperate-boreal ecotone, and test whether recent climate change is impacting forest composition. We

analysed data from a long-term forest inventory program across meridional Québec, where vegetation ranges from northern hardwood forests dominated by *Acer saccharum* at low latitudes (up to 47°N) to mixed forests dominated by *Abies balsamea* (from 47°N to 48°N), to boreal forests dominated by *Picea mariana* at high latitudes (from 49°N to 52°N). This dataset allowed us to compare community responses to recent climate change in plots that experienced different levels of disturbances along a broad latitudinal gradient. We address four questions: (1) how has the composition of forest communities changed during the last decades across different bioclimatic domains? (2) What is the relative contribution of climate change and disturbances to these temporal community changes? (3) Have forest communities experienced a thermophilization during the last decades? And can disturbances accelerate community thermophilization? (4) How do gains and losses of specific tree species contribute to thermophilization?

Specifically, we measured temporal  $\beta$  diversity (Legendre, 2019) over 6000 resurveyed communities between a historical (1970–1980) and a contemporary (2000–2016) period. Temporal  $\beta$  diversity, which describes the temporal dissimilarity in community composition between survey times, was decomposed into gains and losses to investigate the underlying mechanisms of change. Then, we quantified the effects of climate change and disturbances on temporal  $\beta$  diversity using multiple regressions and variation partitioning. Using community indices for temperature (CTI) and shade tolerance (CSI), we quantified community-level changes associated with thermophilization and succession and compared these changes among levels of disturbances. We finally quantified the species-specific contributions to thermophilization.

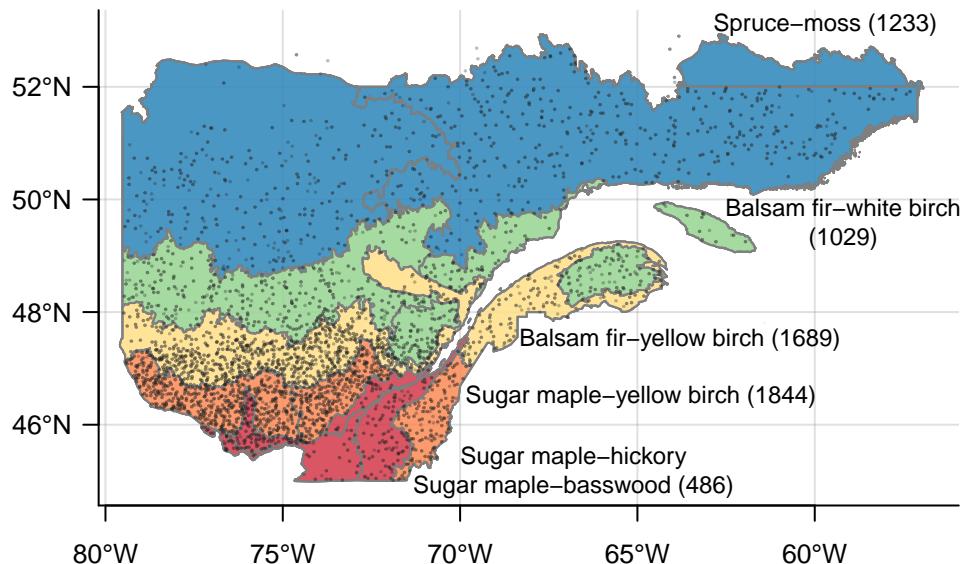
## 2. Methods

### 2.1. Study area

To analyse large-scale temporal changes in forest community composition, we used the Québec forest inventory plots that have been sampled in six bioclimatic domains, south of the 52<sup>nd</sup> parallel, since 1970 by the Ministère des forêts, de la Faune et des Parcs (Fig. 8; MFFP, 2016). For each plot, we compared the tree composition between the first and last surveys. To maximise the time interval between surveys, only plots that were inventoried in two distinct time periods (historical period: 1970–1980; contemporary period: 2000–2016) were retained for analysis. We disregarded plots that were subjected to active reforestation during the study period as we were interested in compositional changes resulting from natural post-disturbance recolonisation. We also eliminated plots without trees (due to a disturbance) either at their first or last year of sampling. This yielded a subset of 6281 plots analysed

(Fig. 8), with a median of 35 years between surveys (1st quartile: 33 and 3rd quartile: 41 years).

Within each circular plot ( $400\text{ m}^2$ ), trees larger than 9 cm in diameter at breast height (DBH) were identified to species, measured and their vitality noted (MFFP, 2016). The selected plots included a total of 51 tree species, from which we eliminated introduced and planted species as well as species with a single occurrence, yielding 45 analysed species (Table A.1). Rare species were included in the analyses because even the rarest can contribute to temporal changes; their identity does not bias our analyses and, contrary to mobile species, there is little detection bias in tree surveys. Each species was assigned according to their functional traits to one of three species groups of interest: boreal (6 species), pioneer (9 species) and temperate (30 species; see Table A.1 for details).



**Figure 8.** Locations of the 6281 forest inventory plots in meridional Québec, Canada. Colours delimit the six bioclimatic domains. The two southernmost domains (orange) were combined in our analyses. The number of forest plots in each domain is written in parentheses.

## 2.2. Environmental variables

The annual past climatic conditions, covering a period from 1960 to 2013, were extracted using a  $2\text{ km}^2$  (60 arc sec) resolution grid for the entire study area using the ANUSPLIN climate modelling software (<http://cfs.nrcan.gc.ca/projects/3/8>; McKenney *et al.*, 2011). Bioclimatic variables hypothesised to influence tree survival were intercepted at plot locations: the mean temperature and total precipitation during the growing season, minimum temperature of the coldest period, maximum temperature of the warmest period and the annual climate moisture index (CMI; difference between annual precipitation and potential

evapotranspiration). From these bioclimatic variables, we derived different predictors (see Table 1 for details). Over the past four decades, growing season temperature and precipitation have increased by 0.14 °C/decade and 9.5 mm/decade, respectively, while CMI has decreased by 1.2 cm/decade (Fig. ??).

We also collected information pertaining to natural and anthropogenic disturbances that have affected the forest plots both before and during the study period (Table 1, Fig. ??). At each plot, 21 disturbance types and their level of intensity (moderate or major) were recorded (Table A.2; MFFP, 2016). The MFFP defined major disturbances as events that resulted in a loss of at least 75% of the tree basal area, whereas moderate disturbances have caused between 25% and 75% of loss. For our regression models, we differentiated two main types of disturbances: natural disturbances and harvest, with 3 levels of intensity each (minor, moderate or major) and 2 periods (old: occurred before the first inventory, and recent: occurred during the study period). To compare diversity measures among disturbance levels, we also assigned each forest to the level of intensity of the worst disturbance it experienced (regardless of the type or timing).

Core samples were also collected on selected trees during surveys to measure their age. Stand age was estimated as the mean of these measures to account for forest succession processes after disturbances. Finally, because the time interval between the first and last measurements varies among the forest plots, it was included as a predictor.

**Table 1.** Description of the predictors used in the multiple linear regression models. See Table A.2 for details about disturbance types.

Variable name	Variable description
<b>Baseline conditions</b>	
Temp, Temp <sup>2</sup>	Mean temperature during growing season and its second order polynomial. 10-year average prior to first survey of each plot (°C).
Precip, Precip <sup>2</sup>	Total precipitation during growing season and its second order polynomial. 10-year average prior to first survey of each plot (mm).
ΔTime	Time interval between first and last measurements (years).
<b>Climate change</b>	
ΔTemp	Slope between Temp and time (°C/y).
ΔPrecip	Slope between Precip and time (mm/y).
ΔCMI	Slope between Climate Moisture Index and time (cm/y).
Temp min	Extreme minimum temperature. Difference between minimum and mean temperature of the coldest period (°C).

Variable name	Variable description
Temp max	Extreme maximum temperature. Difference between maximum and mean temperature of the warmest period (°C).
CMI min	Extreme minimum Climate Moisture Index (CMI). Difference between minimum CMI and mean CMI (cm), as a proxy of drought.
<b>Disturbances</b>	
Age	Stand age (years).
Old harvest	Tree harvesting (clearcutting, partial cutting, selection cutting, etc.) that occurred before the study period. 1. Minor (0), moderate (1) or major (2).
Recent harvest	Tree harvesting (clearcutting, partial cutting, selection cutting, etc.) that occurred during the study period. Minor (0), moderate (1) or major (2).
Old natural	Natural disturbances (fire, insect outbreak, windfall, etc.) that occurred before the study period. Minor (0), moderate (1) or major (2).
Recent natural	Natural disturbances (fire, insect outbreak, windfall, etc.) that occurred before the study period. Minor (0), moderate (1) or major (2).

## 2.3. Analysis

2.3.1.  $\beta$  diversity. For each plot, we computed temporal  $\beta$  diversity (Legendre, 2019), which is the dissimilarity in species composition between two surveys of a given plot, by comparing local tree abundance (i.e. number of individuals) in forest plots between the historical (1970-1980,  $t_1$ ) and contemporary (2000-2016,  $t_2$ ) periods. The dissimilarity ( $\beta$ ) was computed using the Ružička coefficient (Fig. ??):

$$\beta = (B + C)/(A + B + C) \text{ where, for } n \text{ species:}$$

$A = \sum_{j=1}^n a_j$  : unscaled similarity.  $a_j$  represents the abundance of species  $j$  that is common between  $t_1$  and  $t_2$ ;

$B = \sum_{j=1}^n b_j$  : unscaled species abundance losses.  $b_j$  represents the abundance of species  $j$  present at  $t_1$  but not at  $t_2$ ; when species  $j$  increases in abundance,  $b_j = 0$ ;

$C = \sum_{j=1}^n c_j$  : unscaled species abundance gains.  $c_j$  represents the abundance of species  $j$  present at  $t_2$  but not at  $t_1$ ; when species  $j$  decreases in abundance,  $c_j = 0$ ;

This temporal  $\beta$  diversity varies from 0 (community compositions at  $t_1$  and  $t_2$  are exactly the same) to 1 (communities have no shared species). The use of this dissimilarity index

enabled us to decompose the compositional change into relative gains ( $C/(A + B + C)$ ) and losses ( $B/(A + B + C)$ ) in tree abundances (Fig. ??). Throughout this paper, gains and losses refer to these relative metrics.

This additive framework allowed us to partition further the different components contributing to  $\beta$  diversity. Temporal dissimilarity in tree community can be decomposed into the dissimilarity (gains and losses) of different species groups of interest, here boreal, pioneer and temperate species (Table A.1). The temporal dissimilarity of a given group, for instance boreal, relative to all species is simply:  $\beta_{boreal} = (B_{boreal} + C_{boreal})/(A + B + C)$ , with  $(A + B + C)$  the denominator computed over all tree species. As a consequence,  $\beta$  can be decomposed as follows:

$$\beta = \beta_{boreal} + \beta_{pioneer} + \beta_{temperate}$$

**2.3.2. Assessing the relative importance of drivers of community changes.** We evaluated the effects of multiple drivers on temporal  $\beta$ , gains and losses using multiple regressions, in combination with variation partitioning analyses (Borcard *et al.*, 1992; Peres-Neto *et al.*, 2006). For these analyses, we used a logit transformation  $y' = \log(y/(1 - y))$  of the response variables ( $\beta$ , gains, losses) as they were all in the standard unit range [0, 1].

In order to quantify the variation explained by climate change and disturbances, while controlling for the baseline climate gradient and different time intervals, we classified our predictor variables into three subsets: baseline conditions, climate change and disturbances (see Table 1). We then generated regression models predicting  $\beta$ , gains and losses, for each of the three subsets. We also tested relevant interactions between disturbance and climate predictors: Natural (old and recent)  $\times \Delta\text{CMI}$  and Natural (old and recent)  $\times \Delta\text{Temp}$ , because drought and heat stress can increase natural disturbance frequency; Harvest (old and recent)  $\times \Delta\text{Temp}$ , because the effect of harvest was hypothesised to be influenced by warmer temperatures. A forward selection of explanatory variables based on two stopping criteria (significance level  $\alpha$  and global  $R^2_{adj}$ ; Blanchet *et al.*, 2008) was performed to obtain parsimonious regression models for each of the three subsets. The predictors had been previously standardised to  $z$ -scores to allow comparison of their slope coefficients. We also ensured that residuals met the assumptions of normality and homoscedasticity.

We assessed the unique contributions of each predictor subset (baseline conditions, climate change and disturbances) as well as their shared effect on forest community changes using variation partitioning analysis on the parsimonious regression models.

**2.3.3. Functional index of community change.** To test whether or not climate warming contributed to community changes, we examined the temporal changes in the distribution of species temperature values within every plot. We quantified such changes by the shift in the mean (Community Temperature Index or CTI; Devictor *et al.*, 2008), as well as the lower

10<sup>th</sup> percentile and the upper 90th percentile of this plot-level distribution (De Frenne *et al.*, 2013).

To compute these metrics, we first combined climate and tree occurrence data to obtain species temperature distributions. Specifically, we overlaid interpolated climate data (mean annual temperature averages for 1970–2000 at a spatial resolution of 1 km<sup>2</sup>, available online <http://worldclim.org/version2>; Fick et Hijmans, 2017) and occurrence data from multiple forest inventory databases of eastern North America (collected in the QUICC-FOR project; <https://github.com/QUICC-FOR>) for the focal species. The mean annual temperature for each occurrence was extracted to infer species temperature distributions. Following Devictor *et al.* (2008), we used the mean of these temperature values as a proxy for species thermal preference (Species Temperature Index, STI, in Celsius; Table A.1). For each plot in each time period, the CTI was then calculated as the mean of the STI values weighted by the abundances of the species present in that plot.

Following De Frenne *et al.* (2013), we computed the 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles of the plot-level temperature distributions, which correspond to the cold and warm tails of the distribution. To do so, for every plot and every species, we sampled 1000 temperature values per individual from the species' temperature distribution. The plot-level temperature distributions corresponds to the combination of the temperature values for all individuals in a given plot. From these distributions, which accounted for species composition and their relative abundances, we computed the 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles. Note that contrary to De Frenne *et al.* (2013), we used the entire distribution for each species instead of modelling species thermal response curves because numerous species distributions were not Gaussian.

To evaluate the directionality of the changes in communities between the historical ( $t_1$ ) and contemporary ( $t_2$ ) periods, we computed the temporal shift in the mean CTI, the cold tail and the warm tail (in °C per decade) as follows:

$$\Delta CTI = \frac{CTI_{t2} - CTI_{t1}}{t_2 - t_1} \times 10$$

The shifts in the cold and warm tails were computed in the same way as for the shifts in mean CTI. A positive value of  $\Delta CTI$  indicates an overall thermophilization of the tree community in degrees per decade. A positive shift of the cold tail indicates a decrease of cold-adapted species, while a positive shift of the warm tail indicates an increase of warm-adapted species; both result in thermophilization.

We also quantified how each species contributed to  $\Delta CTI$  through gain or loss in abundances. Species contributions were assessed following these steps: for each species, (1) we replaced its abundance at  $t_2$  by its abundance at  $t_1$ , as if this species abundance had not changed over time; (2) we computed a new  $CTI_{t2}'$ ; (3) then we calculated  $\Delta CTI'$  using  $CTI_{t2}'$  and  $CTI_{t1}$  as above; and (4) we measured the difference between  $\Delta CTI'$  and  $\Delta CTI$  in each

plot. A positive value indicates that the change (gain or loss) of a given species abundance increases thermophilization in a plot. Then, we determined the role of species gains and losses in  $\Delta$ CTI by averaging their contributions for plots where they increased and where they decreased.

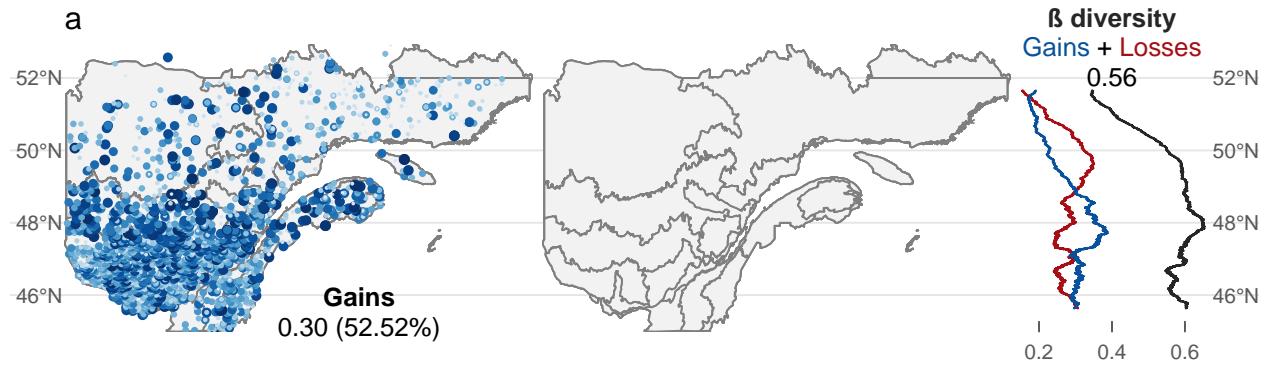
To test the hypothesis that community changes are resulting from post-disturbance succession, we collected traits about species shade tolerance (Species Shade Index, SSI; Niinemets et Valladares, 2006), which represents a species ability to grow in shade conditions. Shade tolerance indices ranged from 1 (very intolerant to shade) to 5 (very tolerant) on a continuous scale. As for CTI, a Community Shade Index (CSI) was computed for each plot as the mean of the SSI values weighted by the abundances of the species present in that plot. Temporal shift in CSI between the historical and contemporary time periods,  $\Delta$ CSI, was computed in the same way as for  $\Delta$ CTI, where a positive value indicates a progress in stand succession toward climax, in units per decade.

All analyses were performed using the R programming language version 3.5.1 (R Core Team, 2018). The list of R packages that have been used throughout the analysis is provided in Table A.3. All the data used in the study as well as R scripts to reproduce the analyses and the figures can be found online at <https://github.com/mhBrice/thermophilization> (<https://doi.org/10.5281/zenodo.3242773>).

## 3. Results

### 3.1. Temporal $\beta$ diversity

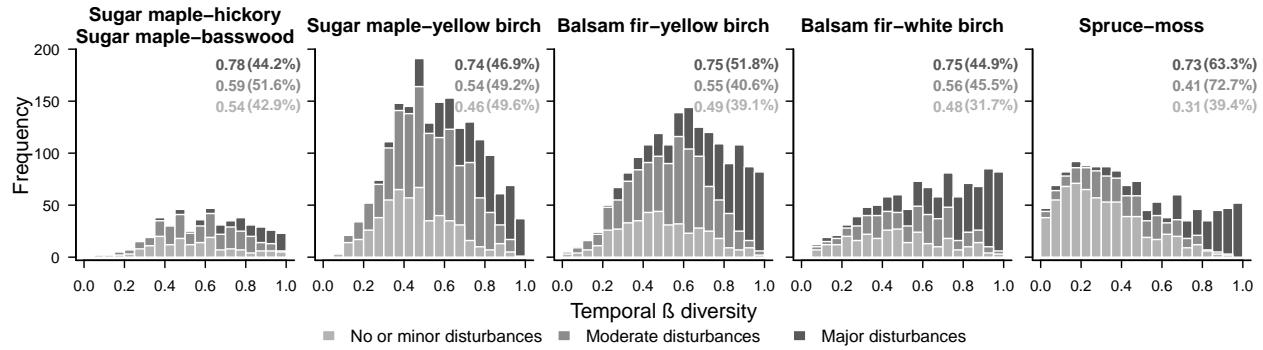
The mean temporal  $\beta$  diversity was 0.56 over all sites in the study area ( $n = 6281$ ), and these temporal changes in composition were attributable to slightly more gains in abundances (52.5%) than losses (47.5%; Fig. 9a). Temporal  $\beta$  diversity varied along a latitudinal gradient; it tended to decrease northward, reaching its maximum at 48°N of latitude, which corresponds to the northern limit of the balsam fir-yellow birch domain, the ecotone between boreal and deciduous forests. North of the 49°N of latitude, in the spruce-moss domain, temporal  $\beta$  changes were dominated by losses whereas, south of this limit, gains prevailed. Latitudinal patterns were also visible in the contributions of the three species groups to temporal  $\beta$  (Fig. 9b). At minor disturbance level, community changes were mainly determined by gains in temperate species south of 47°N and by gains in boreal species north of 47°N (where boreal species are the most abundant species group).



**Figure 9.** Maps of gains and losses in tree abundances (a) and latitudinal trends in temporal  $\beta$  diversity, decomposed into gains (blue) and losses (red) of boreal, pioneer and temperate trees, for different levels of disturbance (b-d). The sizes and colours of the points on the maps are proportional to the values of interest. The latitudinal trends in temporal  $\beta$  in a-d are based on moving averages computed on each index against latitude (window size of 500 plots in panel a and 400 plots in panels b-d), to smooth out local-scale fluctuations and highlight broad-scale trends.

The magnitude of compositional changes in forests was highly influenced by disturbances (Figs 9b-d, 10, ??). In each domain, the  $\beta$  diversity values of highly disturbed forests are strongly skewed (Fig. 10). The mean temporal  $\beta$  was 0.43 at minor disturbance level, whereas it was 0.53 at moderate disturbance level and reached 0.74 at major disturbance level (all domains combined). Moreover, the fraction of changes attributed to losses was generally lower at minor, than at moderate and major disturbance levels (minor: 41%; moderate: 48%; major: 50%, all domains combined), especially for the spruce-moss domain (minor: 40%; moderate: 73%; major: 64%; Fig. 10). At minor disturbance level, both boreal and temperate species groups experienced more gains than losses (Fig. 9b), while at major disturbance level, we observed a strong surge in losses of boreal tree species along with larger gains of pioneer species (Fig. 9d). In contrast, gains in temperate species were higher at moderate disturbance level (Fig. 9c). Some species have experienced great changes in

abundance and occurrence throughout these domains, namely *Picea mariana*, *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis*, *Fagus grandifolia* and *Populus tremuloides*, and likely contributed largely to the pattern of temporal  $\beta$  diversity (Fig. ??).



**Figure 10.** Frequency distributions of temporal  $\beta$  diversity in forests plots by bioclimatic domains. Forests of different disturbance levels are stacked on top of each other. The values written in the panels are the mean temporal  $\beta$  diversity values followed by the percentage of losses in parentheses. The distribution of  $\beta$  diversity values is skewed to the right for higher disturbance levels.

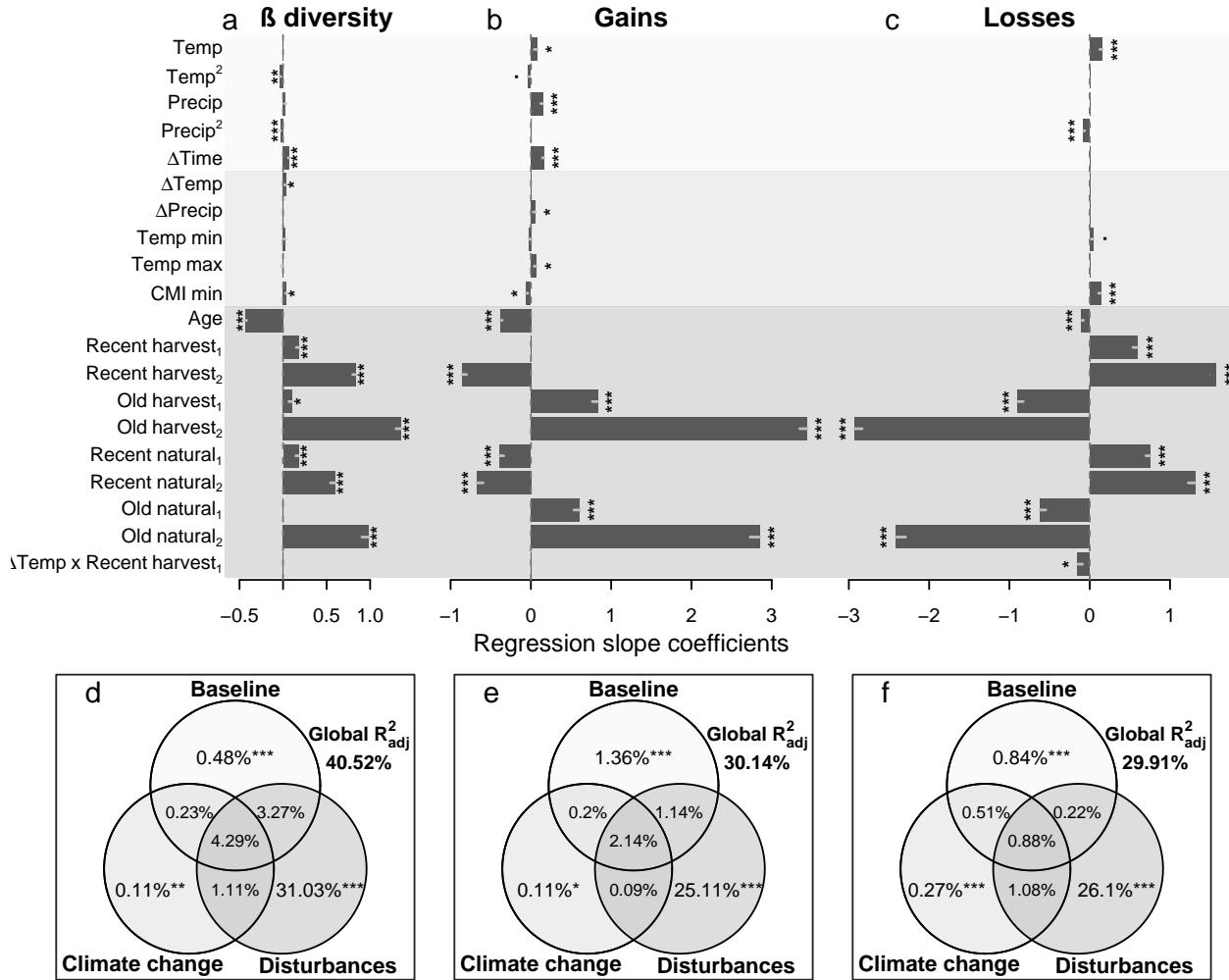
### 3.2. Drivers of temporal changes

Once combined, predictors from the three subsets (baseline, climate change and disturbances; Table 1) explained together 40% of the variation of temporal  $\beta$  diversity, and 30% for both gains and losses (Fig. 11). As revealed by the variation partitioning analyses, community temporal changes were mainly driven by disturbances ( $R^2_{adj}$  for  $\beta$ : 31%; gains: 25%; losses: 26%), whereas the unique influence of climate change as well as that of baseline conditions were significant but comparatively modest ( $R^2_{adj} < 1\%$ ; Fig. 11d-f).

Overall, disturbances enhanced temporal  $\beta$  diversity, with old major harvest (Old harvest<sub>2</sub>) being the most important driver, followed by old major natural disturbances (Old natural<sub>2</sub>; Fig. 11a-c). Interestingly, while recent disturbances (natural and harvest) promoted losses and reduced gains, old disturbances had the opposite effect (Fig. 11b-c). As time-since-disturbance increased and the forests grew old (Age), forest composition changed less and colonisation by new individuals became less frequent (Fig. 11a-b).

Regression models provided only weak evidence of climate change effect on forest community changes. Mainly, extreme minimum climate moisture index (CMI min) and extreme cold (Temp min) contributed to community changes through losses in tree abundances (Fig. 11a,c). Increase in precipitation ( $\Delta$ Precip) favoured tree gains. Only one interaction was retained, which indicated that stronger warming ( $\Delta$ Temp) mitigated the effect of recent moderate harvest (Recent harvest<sub>1</sub>) on losses. Variables related to baseline conditions were more important than climate change variables; the effects of mean temperature (Temp) and

total precipitation (Precip) likely reflect the latitudinal gradient in community change, while the effect of time interval between surveys ( $\Delta$ Time) reflects the fact that community change takes time.



**Figure 11.** Slope coefficients from multiple regression models for (a) temporal  $\beta$  diversity, (b) species gains and (c) species losses and the corresponding variation partitioning diagrams (d, e, f). Error bars represent one standard error of the slope coefficient. For the regression models, only the selected predictors are shown. Subscripts following disturbance predictors indicate their levels of intensity: 1 Moderate and 2 Major. In each variation partitioning, significance of each unique fraction was tested using 9999 permutations, while shared fractions cannot be tested. Stars indicate the level of significance of the  $*p^*$ -values (\*  $p^* < 0.05$ ; \*\*  $p^* < 0.01$ ; \*\*\*  $p^* < 0.001$ ). See Table 1 for description of the predictor variables.

### 3.3. Changes in community temperature and shade indices

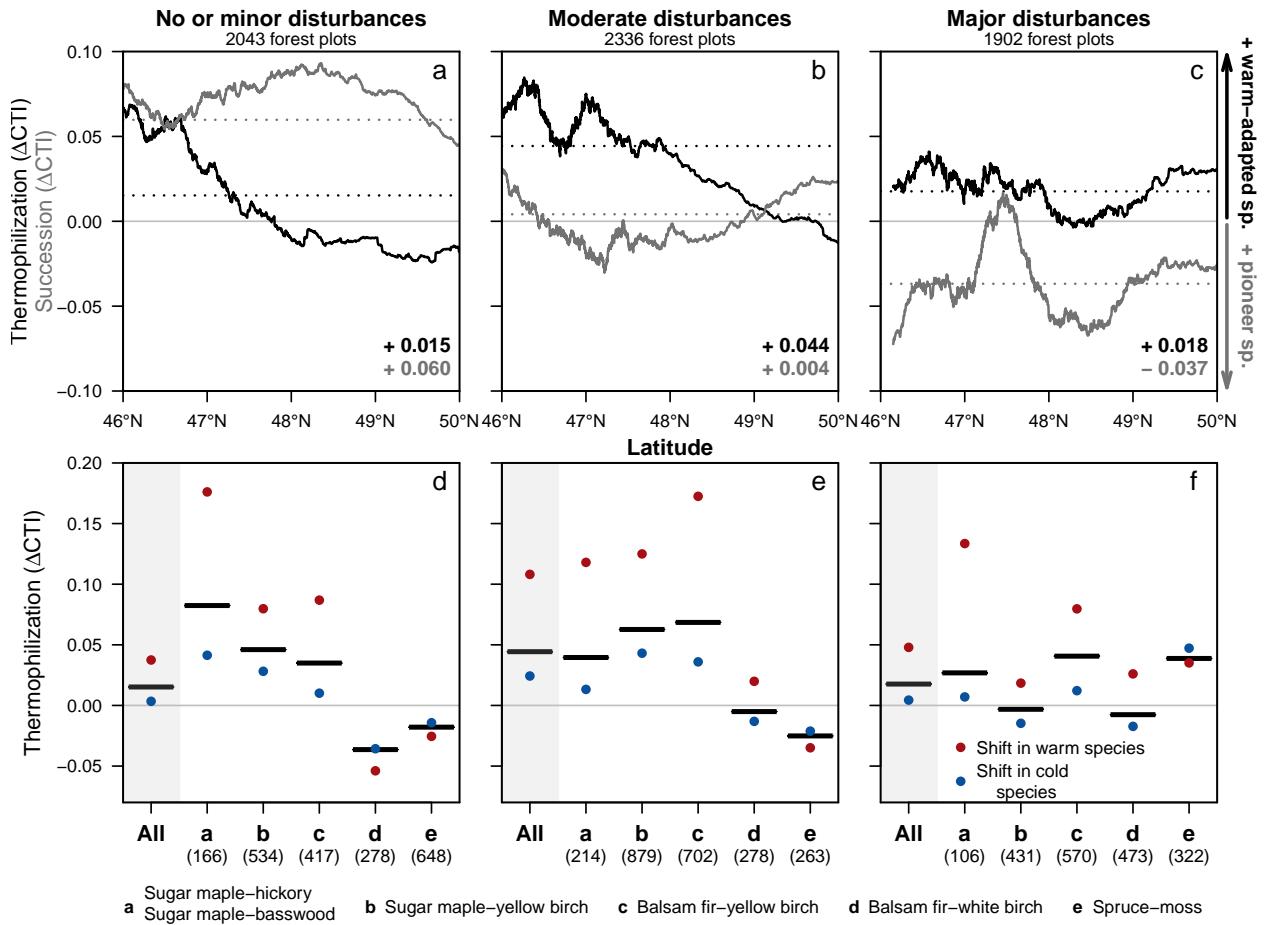
The community temperature index (CTI) increased significantly between the historical and contemporary periods (paired  $t$ -test  $p$ -value  $< 0.001$ ; mean of  $+0.03$   $^{\circ}$ C/decade for all plots combined, ranging from  $-0.02$  to  $+0.05$  across domains), which indicates a generalised

community thermophilization throughout the study area. During the same time period, the community shade index (CSI) also increased (+0.01 unit/decade), suggesting a transition towards late successional forests (Fig. 12).

Thermophilization was significantly larger in moderately disturbed forests ( $\Delta\text{CTI} = +0.044 \text{ }^{\circ}\text{C}/\text{decade}$ ) than in undisturbed ( $+0.015 \text{ }^{\circ}\text{C}/\text{decade}$ ) or highly disturbed forests ( $+0.018 \text{ }^{\circ}\text{C}/\text{decade}$ ; ANOVA  $F_{2,6278} = 14.59$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ; a post-hoc Tukey test showed significantly higher  $\Delta\text{CTI}$  at moderate disturbance than at the other levels). Moreover, the latitudinal pattern of  $\Delta\text{CTI}$  varied with the disturbance level: the thermophilization in moderately disturbed forests extended further north than in undisturbed forests, exceeding  $48^{\circ}\text{N}$ , up in the balsam fir-yellow birch domain (Fig. 12b,e), while at major disturbances, thermophilization was more or less constant across the latitudinal gradient (Fig. 12c,f). Despite the influence of disturbances on thermophilization, change in CTI was weakly explained by our complete set of environmental predictors ( $R_{adj}^2$  ca. 3%). Moreover, the relationship between thermophilization and climate change predictors was surprisingly weak ( $R_{adj}^2 < 1\%$ ), with no correlation at all with temperature change.

The analysis of  $\Delta\text{CSI}$  revealed that major disturbances resulted in a large decrease in CSI (Fig. 12c; mean  $\Delta\text{CSI} = -0.037$ ), consistent with higher gains in pioneer species (Fig. 9), while minor disturbances led to an increase in CSI (Fig. 12a; mean  $\Delta\text{CSI} = +0.060$ ). Both influenced by disturbances,  $\Delta\text{CTI}$  and  $\Delta\text{CSI}$  were negatively correlated (Pearson  $r = -0.2$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ) indicating that the two ecological processes are intertwined. However,  $\Delta\text{CTI}$  was more strongly correlated to gains in temperate species and losses of boreal species than to gains in pioneer species (Fig. ??), which suggests that thermophilization was not trivially driven by successional processes.

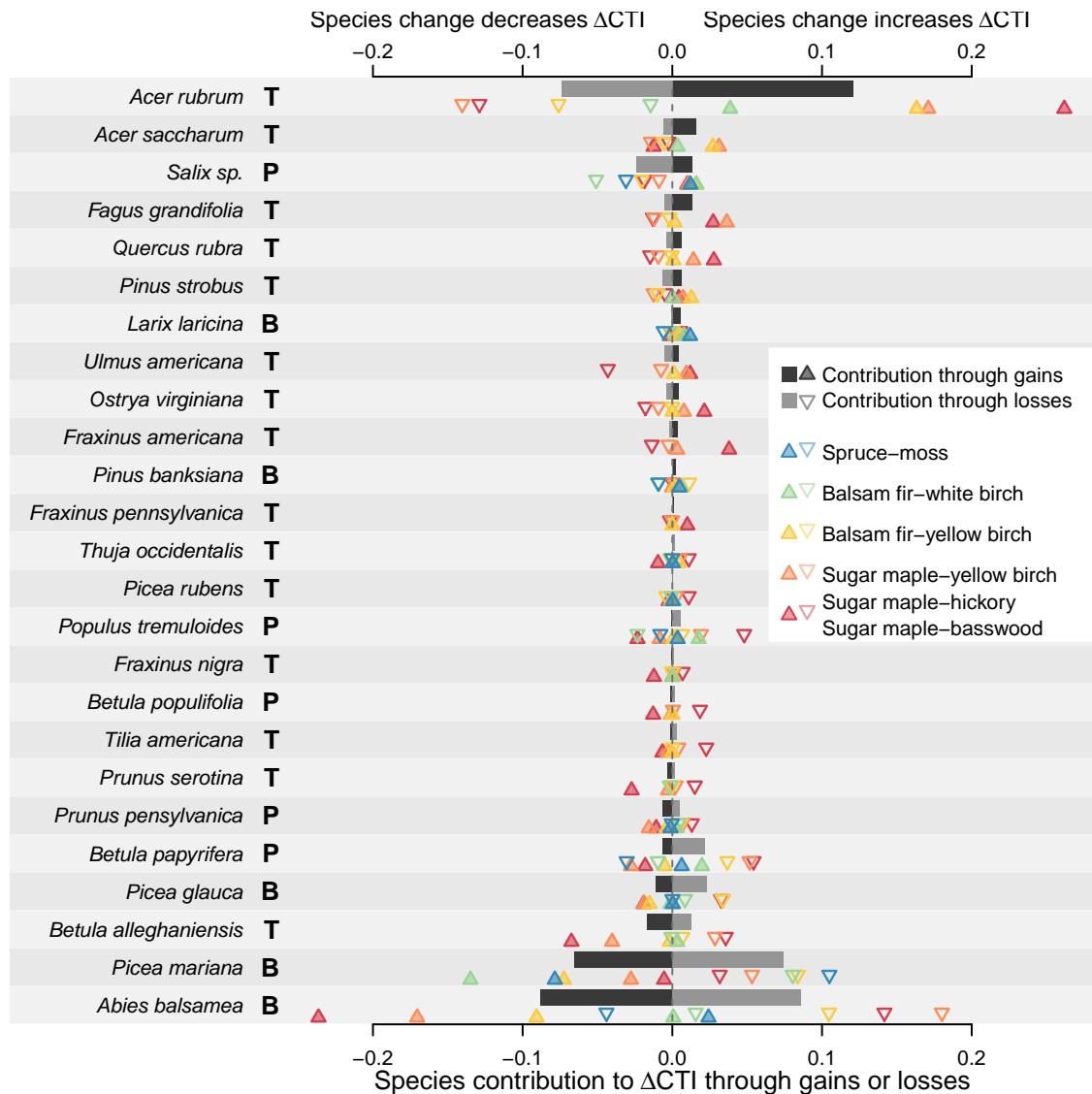
Community thermophilization was asymmetrical and mainly driven by larger gains in warm-adapted species, as indicated by the larger increases in the warm-tail of the temperature distributions than in the cold-tail (Fig. 12d-f). Moderate disturbances exacerbated this effect from the sugar maple-yellow birch up to the balsam fir-white birch domain (larger increase in the warm tail; Fig. 12e). The positive correlation between  $\Delta\text{CTI}$  and gains in temperate species in all domains, except in the spruce-moss, also corroborates the role of warm-adapted species (Fig. ??).



**Figure 12.** Thermophilization (i.e., change in community temperature index,  $\Delta CTI$ ) and successional process (i.e., change in community shade index,  $\Delta CSI$ ) of forests for different levels of disturbance. In the upper panels (a-c), the latitudinal trends in  $\Delta CTI$  (black curve) and  $\Delta CSI$  (grey curve) are based on moving averages computed on the indices against latitude (window size of 400 plots). Positive values indicate an increase in warm-adapted species (black) or in late-successional species (grey) over time. The dotted lines in panels a-c represent the mean  $\Delta CTI$  (black) and  $\Delta CSI$  (grey) values for different levels of disturbance. The lower panels (d-f) show thermophilization of the forest plots across the study area (All) and by bioclimatic domain. Positive values for the temporal shift of the mean (black line), left tail (red) and right tail (blue) of the distribution of CTI indicate overall thermophilization, increases of warm-adapted and decreases of cold-adapted species, respectively.

Only a few species contributed substantially to community thermophilization (Fig. 13). Gains of *Acer rubrum* and *Acer saccharum*, as well as losses of *Abies balsamea* and *Picea mariana*, contributed strongly to the thermophilization of all bioclimatic domains. In addition to the change of these four species, the losses of *Betula papyrifera* and *Picea glauca* also played a key role in the thermophilization of ecotonal forests in the balsam fir-yellow birch domain. Moreover, temperate species such as *Fagus grandifolia*, *Quercus rubra* and *Fraxinus americana* contributed mostly to the thermophilization of southern domains (Fig. 13) where

their abundance has increased (Fig. ??). In contrast, the surge in CTI north of the 49°N (spruce-moss) in highly disturbed forests (Fig. 12) was likely due to the replacement of boreal species by pioneer species (Fig. ??), such as *Betula papyrifera* and *Salix spp.* (Fig. 13).



**Figure 13.** Individual species contributions, through gains and losses, to thermophilization of forest communities across the study area and for each bioclimatic domain. The bars represent the mean contributions of given species through gains (dark grey) or losses (light grey) across the study area, while the coloured triangles represent the mean contributions of given species through gains (filled) or losses (open) by domain. For example, the  $\Delta$ CTI increased by an average of 0.12 for all plots where *\*Acer rubrum\** has increased in abundance (dark grey bar), whereas the  $\Delta$ CTI also increased by an average of 0.09 for all plots where *\*Abies balsamea\** has decreased in abundance (light grey bar). Letters next to species names correspond to (T)emperate, (P)ioneer and (B)oreal species. Only species that contributed more than 0.01 in at least one domain are shown.

## 4. Discussion

Taken together, our results suggest that disturbances accelerate tree community responses to climate change, revealing potential synergies that are yet to be investigated. Local and short-term influences of disturbances mask long-term and lagging climate-induced changes in communities. Yet, we revealed a generalised thermophilization of forests throughout the temperate-boreal ecotone of Québec, driven by a concurrent gain of temperate species and loss of boreal species. Moreover, we found that moderate disturbances likely accelerated thermophilization. Hence, moderate disturbances, but not major ones, could facilitate gains in warm-adapted species under climate change.

### 4.1. Impact of disturbances on tree community changes

Our results suggest that disturbances (e.g., clear-cutting, insect outbreaks, fires) are the primary drivers of forest community changes in the temperate-boreal ecotone. Such findings are in agreement with previous work showing that disturbances alter rapidly and profoundly tree communities that otherwise respond slowly to environmental changes (Vanderwel *et al.*, 2013a).

Furthermore, our study underscores the importance of historical disturbances, particularly harvesting activities, on the forest dynamics of the temperate-boreal ecotone. Disturbance effects on communities may persist from decades to centuries (Johnstone *et al.*, 2016) and, here, the effects of historical disturbances even superseded that of recent disturbances. Such findings stress that disturbances cannot be ignored when modelling the future of forests with climate change, as they not only drive community changes, but also have long-lasting impacts. Tree harvesting was the most frequent type of disturbance (Fig. ??) and alone accounted for 24.7% of all tree mortality during the study period, thus impacting severely all components of temporal community changes. However, in contrast to natural disturbances, tree harvesting has been shown to disrupt the relationship between vegetation and local environmental conditions and, because of its short return interval, to favour young even-aged stands to the detriment of old-growth forests (Boucher *et al.*, 2009; Boucher et Grondin, 2012).

### 4.2. Climate-induced change in tree community

Our findings highlight an ongoing shift toward more warm-adapted tree species in forests across the temperate-boreal ecotone. This overall thermophilization trend of tree communities is consistent with the hypothesis of climate-induced range shift, expanding on earlier findings that forests are responding to climate warming (e.g. Sittaro *et al.*, 2017; Leithead *et al.*, 2010; Fisichelli *et al.*, 2014). However, the observed increase of tree community temperature of +0.03 °C/decade is considerably smaller than the rising trend in growing season

temperature of 0.14 °C/decade (Fig. ??). Although these measures have different origins and should thus be compared cautiously, our findings support the conclusion of numerous studies that tree responses often lag behind environmental changes (Sittaro *et al.*, 2017; Talluto *et al.*, 2017; Renwick et Rocca, 2015; Svenning et Sandel, 2013). Considering the velocity of the predicted future climate change, the gap between species distributions and their optimal climate niches will likely widen and lead to greater reshuffling of biodiversity.

### 4.3. Feedback between climate change and disturbances

Our most striking finding is that community thermophilization was amplified by moderate disturbances. Our combined analysis of change in CTI and CSI also allowed us to disentangle climate change effects from successional processes, highlighting that the observed thermophilization was not simply correlated with the replacement of boreal by pioneer species. Our work provides a broad-scale community perspective on the role played by disturbances in promoting northward migration of tree species, which is in agreement with the conclusions of recent empirical (Leithead *et al.*, 2010; Boucher *et al.*, 2006) and simulation (Wang *et al.*, 2015; Vanderwel et Purves, 2014) studies.

Disturbances likely accelerate forest changes by reducing competition and providing establishment opportunities to warm-adapted temperate tree species (Leithead *et al.*, 2010; Svenning et Sandel, 2013). Indeed, in the absence of disturbances, trees grow slowly, their mortality rates are low and competition for space and light is strong, thus preventing warm-adapted species from colonizing new areas, despite the suitability of climatic conditions; community thermophilization is consequently very slow. Moderate disturbances, however, remove individuals of resident species and reduce competition, which enhances the replacement of boreal by temperate trees, thereby increasing the thermophilization rate. Furthermore, moderate disturbances can also modify local microclimates (De Frenne *et al.*, 2013; Stevens *et al.*, 2015) which may alter the survival rates of tree saplings. In contrast, major disturbances only favour early successional species. Such findings echo the well-known intermediate disturbance hypothesis (Connell, 1978); as in the classical hypothesis, intermediate disturbances lower interspecific competition but here, not only do they increase local species richness (not shown), but they also accelerate ecological transitions.

Our complete set of predictors poorly explained the observed forest thermophilization, likely because this process was highly variable among localities. Forest composition is thus changing as expected under climate warming, but thermophilization does not appear to be directly driven by rising temperatures. As suggested by Renwick et Rocca (2015), we surmise that, as climate warms up, moderate disturbances could foster punctuated and episodic migration of warm-adapted species in localities where conditions are otherwise favourable.

However, it raises questions about the specific conditions in which the thermophilization process can effectively take place. Further analyses are required to determine which factors can trigger (e.g. type, size, frequency of disturbances) or constrain (e.g. soil type, competition, precipitation) the invasion by warm-adapted species.

Our results contrast with those of Boisvert-Marsh *et al.* (2019) who found that climate was more important than disturbances in explaining tree sapling recruitment at their northern limit in Québec. This suggests that the pattern we uncovered might be primarily caused by an increase in abundance of species already present rather than by new colonization. Danneyrolles *et al.* (2019) also found that forest compositional changes over the last centuries (between 1790–1900 and 1980–2010) in deciduous forests of southern Québec were largely driven by land-use changes, favouring more disturbance-adapted tree species, but did not find any signs of thermophilization. In contrast to our study that covers a period of pronounced climate warming, Danneyrolles *et al.* (2019) investigated a period dominated by land-use and population changes which may explain the absence of thermophilization signal in their results. In light of their results, we hypothesize that some of the thermophilization we reported here in the sugar maple domains is in fact the result of secondary succession after historical disturbances.

#### 4.4. Species contributions to community thermophilization

We found that the observed community thermophilization was caused by gains and losses in abundance of a restricted group of species. This differential rate of species response entails that other species lag even more behind climate change and that larger reshuffling of communities is still ahead of us. The interaction between climate and disturbances likely promotes generalist tree species adapted to disturbances with high dispersal abilities (Aubin *et al.*, 2016). For instance, generalist species like *Acer sp.*, especially *Acer rubrum*, have been expanding in eastern North America since the pre-industrial period (Thompson *et al.*, 2013; Boucher *et al.*, 2006; Danneyrolles *et al.*, 2019) and recently established themselves in boreal forests (Sittaro *et al.*, 2017; Leithead *et al.*, 2010) because they quickly take advantage from disturbances and thrive in a wide variety of ecological conditions. In contrast, some species limited by dispersal, such as *Carya sp.* and *Tilia americana*, or constrained to specific habitat, such as *Acer saccharinum*, might not benefit from these opportunities.

The magnitude of change in CTI varied by bioclimatic domains reflecting the spatial patterns of species changes in response to climate warming and disturbances. The thermophilization of the sugar maple domains was facilitated by the presence of a large pool of warm-adapted species. When disturbed, these southernmost domains had lower thermophilization because they gained pioneer species. We showed that the balsam fir-yellow birch domain was particularly sensitive to moderate disturbances. The thermophilization

of this ecotonal zone was primarily due to increase in *Acer rubrum* and, to a lesser extent, increase in *A. saccharum* and decrease in *Abies balsamea* and *Betula papyrifera*. Although *A. rubrum* is already well established in this domain, our results suggest that it will continue to thrive and spread, likely in response to a combination of climate warming, historical and recent disturbances as well as natural forest dynamics. *A. saccharum* is presently constrained on hilltops in the southern part of this domain (Gosselin, 2002), but our results suggest that it could expand in nearby habitats. In contrast, the decrease in CTI in the balsam fir-white birch and spruce moss domains could be explained by the fact that temperate species are rare in these two northernmost domains, hence changes in CTI resulted mostly from a dynamic of replacement between pioneer and boreal species in response to disturbances. *A. rubrum* was the only temperate species to increase in the balsam fir-white birch domain (Fig. ??) and, when it did, it contributed to increase its CTI (Fig. 13). Similarly to *A. saccharum*, *A. rubrum* distribution is spatially constrained within the balsam fir-white birch domain (Blouin et Berger, 2008) and will likely expand from existing existing patchy populations in the future.

#### 4.5. Long-term perspectives for the temperate-boreal ecotone

Although the time period covered by our study (46 years) is sufficient to observe significant trends in forest compositional changes, it is not long enough to test whether warm-adapted temperate species will persist and thrive in these novel assemblages or if boreal species will out-compete them in the long run. Therefore, an important question remains: does the current forest thermophilization indicates an ongoing ecosystem shift or only a transient dynamic? Multiple studies suggest a persistence of these novel assemblages. For instance, after a century of logging disturbances, temperate species were found to have increased and persisted in forests formerly dominated by conifers (Boucher *et al.*, 2006). Furthermore, Fréchette et de Vernal (2013) provided evidence that, during the last interglacial period (6-7°C warmer), the northern limit of the temperate biome was located about 500 km north of its actual limit, suggesting that a northward shift of the ecotone is possible. Hence, while climate warming erodes forest resilience by affecting competitive advantages and generating colonization debt, our findings suggest that moderate disturbances play a major role in promoting regime shift by speeding up the transition from one ecosystem state to another. Such a conclusion stresses the importance of accounting for the synergistic effect of disturbances and climate change in forest management strategies as well as in models of forest responses to climate change.

## **4.6. Data Accessibility Statement**

The complete forest inventory dataset used in this study is available online at <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/placettes-echantillons-permanentes-1970-a-aujourd-hui>. All code required to repeat the analyses will be made available online on GitHub.

## Bibliography

---

- 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: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95–111. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. T., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A. et Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderson, R. G., Canadell, J. G., Randerson, J. T., Jackson, R. B., Hungate, B. A., Balocchi, D. D., Ban-Weiss, G. A., Bonan, G. B., Caldeira, K., Cao, L., Diffenbaugh, N. S., Gurney, K. R., Kueppers, L. M., Law, B. E., Luyssaert, S. et O'Halloran, T. L. (2011). Biophysical considerations in forestry for climate protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(3), 174–182. <http://dx.doi.org/10.1890/090179>
- Arris, L. L. et Eagleson, P. S. (1989). Evidence of a Physiological Basis for the Boreal-Deciduous Forest Ecotone in North America. *Vegetatio*, 82(1), 55–58.
- Attiwill, P. M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: The ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2), 247–300. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90114-7](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(94)90114-7)
- Aubin, I., Munson, A., Cardou, F., Burton, P., Isabel, N., Pedlar, J., Paquette, A., Taylor, A., Delagrange, S., Kebli, H., Messier, C., Shipley, B., Valladares, F., Kattge, J., Boisvert-Marsh, L. et McKenney, D. (2016). Traits to stay, traits to move: A review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews*, 24(2), 164–186. <http://dx.doi.org/10.1139/er-2015-0072>
- Barras, N. et Kellman, M. (1998). The supply of regeneration micro-sites and segregation of tree species in a hardwood/boreal forest transition zone. *Journal of Biogeography*, 25(5), 871–881. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.00232.x>

- Beauregard, F. et de Blois, S. (2016). Rapid latitudinal range expansion at cold limits unlikely for temperate understory forest plants. *Ecosphere*, 7(11), e01549. <http://dx.doi.org/10.1002/ecs2.1549>
- Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D. G., Pucko, C., Siccama, T. et Perkins, T. (2008). A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4197–4202. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0708921105>
- Becker-Scarpitta, A., Vissault, S. et Vellend, M. (2019). Four decades of plant community change along a continental gradient of warming. *Global Change Biology*, 0(1). <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.14568>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. et Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bender, E. A., Case, T. J. et Gilpin, M. E. (1984). Perturbation Experiments in Community Ecology: Theory and Practice. *Ecology*, 65(1), 1–13. \_eprint: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/1939452>, <http://dx.doi.org/10.2307/1939452>
- Bergeron, Y., Irulappa Pillai Vijayakumar, D. B., Ouzennou, H., Raulier, F., Leduc, A. et Gauthier, S. (2017). Projections of future forest age class structure under the influence of fire and harvesting: Implications for forest management in the boreal forest of eastern Canada. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90(4), 485–495. <http://dx.doi.org/10.1093/forestry/cpx022>
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. et Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: A guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36(1). <http://dx.doi.org/10.14214/sf.553>
- Berteaux, D. (2014). *Changements Climatiques et Biodiversité Du Québec: Vers Un Nouveau Patrimoine Naturel*. PUQ.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1038/nature10548>
- Blanchet, F. G., Legendre, P. et Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89(9), 2623–2632. <http://dx.doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Blouin, J. et Berger, J.-P. (2008). *Guide de reconnaissance des types écologiques: région écologique 5b : côteaux du réservoir Gouin, région écologique 5c : collines du Haut-Saint-Maurice, région écologique 5d : collines qui ceinturent le lac Saint-Jean*. Québec: Division de la classification écologique et productivité des stations, Direction des inventaires forestiers, Forêt Québec, Ministère des ressources naturelles. OCLC: 51492499.

- Boisvert-Marsh, L., Périé, C. et de Blois, S. (2014). Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes. *Ecosphere*, 5(7), art83. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00111.1>
- Boisvert-Marsh, L., Périé, C. et de Blois, S. (2019). Divergent responses to climate change and disturbance drive recruitment patterns underlying latitudinal shifts of tree species. *Journal of Ecology*, 0(0). <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.13149>
- Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J. et Roloff, A. (2010). Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. *Eur J Forest Res*, p. 16.
- Borcard, D., Legendre, P. et Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045–1055. <http://dx.doi.org/10.2307/1940179>
- Boucher, Y., Arseneault, D. et Sirois, L. (2006). Logging-induced change (1930–2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2), 505–517. <http://dx.doi.org/10.1139/x05-252>
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L. et Blais, L. (2009). Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology*, 24(2), 171–184. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-008-9294-8>
- Boucher, Y. et Grondin, P. (2012). Impact of logging and natural stand-replacing disturbances on high-elevation boreal landscape dynamics (1950–2005) in eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 263, 229–239. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.09.012>
- Boulanger, Y., Arseneault, D., Boucher, Y., Gauthier, S., Cyr, D., Taylor, A. R., Price, D. T. et Dupuis, S. (2019). Climate change will affect the ability of forest management to reduce gaps between current and presettlement forest composition in southeastern Canada. *Landscape Ecology*, 34(1), 159–174. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-018-0761-6>
- Boulanger, Y., Taylor, A. R., Price, D. T., Cyr, D., McGarrigle, E., Rammer, W., Sainte-Marie, G., Beaudoin, A., Guindon, L. et Mansuy, N. (2017). Climate change impacts on forest landscapes along the Canadian southern boreal forest transition zone. *Landscape Ecology*, 32(7), 1415–1431. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-016-0421-7>
- Brook, B., Sodhi, N. et Bradshaw, C. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8), 453–460. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Brown, C. D. et Vellend, M. (2014). Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1794), 20141779–20141779. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1779>

- Burns, R. M. et Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America. Volume 1: Conifers; Volume 2: Hardwoods* (united states department of agriculture (usda), forest service, agriculture handbook 654 éd.), volume 2.
- Carteron, A., Parasquive, V., Blanchard, F., Guilbeault-Mayers, X., Turner, B. L., Vellend, M. et Laliberté, E. (2020). Soil abiotic and biotic properties constrain the establishment of a dominant temperate tree into boreal forests. *Journal of Ecology*, 1365–2745.13326. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.13326>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., Garcia, A., Pringle, R. M. et Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253–e1400253. <http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chase, J. M. (2005). Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology*, 19(1), 182–186. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00937.x>
- Chen, H. Y. H. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. 10, 30.
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. et Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chen, X. (2002). Modeling the effects of global climatic change at the ecotone of boreal larch forest and temperate forest in northeast china. *Climatic Change*, 55(1), 77–97. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1020273107954>
- Cheung, W. W. L., Watson, R. et Pauly, D. (2013). Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature*, 497(7449), 365–368. <http://dx.doi.org/10.1038/nature12156>
- Collin, A., Messier, C. et Bélanger, N. (2017). Conifer Presence May Negatively Affect Sugar Maple's Ability to Migrate into the Boreal Forest Through Reduced Foliar Nutritional Status. *Ecosystems*, 20(4), 701–716. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-016-0045-4>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310. <http://dx.doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415(6867), 23–23. <http://dx.doi.org/10.1038/415023a>
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. et Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519–524. <http://dx.doi.org/10.1890/080088>
- Danby, R. K. et Hik, D. S. (2007). Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology*, 95(2), 352–363. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01200.x>
- Danneyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R., Vellend, M., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y. et Arseneault, D. (2019). Stronger influence

- of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications*, 10(1), 1265. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>
- De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C. D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G. M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F. S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M. A., Kelly, D. L., Kirby, K. J., Mitchell, F. J. G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petrik, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D. M., Walther, G.-R., White, P. S., Woods, K. D., Wulf, M., Graae, B. J. et Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(46), 18561–18565. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1311190110>
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. et Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652), 2743–2748. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.0878>
- Diez, J. M. et Pulliam, H. R. (2007). Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology*, 88(12), 3144–3152. <http://dx.doi.org/10.1890/07-0047.1>
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. et Magurran, A. E. (2014). Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science*, 344(6181), 296–299. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1248484>
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N. et Wagner, H. H. (2018). *Adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.
- Duvaneck, M. J. et Scheller, R. M. (2016). Measuring and managing resistance and resilience under climate change in northern Great Lake forests (USA). *Landscape Ecology*, 31(3), 669–686. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-015-0273-6>
- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. R., Dexter, K. G., Lewis, S. L., Brienen, R. J. W., Feldpausch, T. R., Lloyd, J., Monteagudo-Mendoza, A., Arroyo, L., Álvarez-Dávila, E., Higuchi, N., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Silveira, M., Vilanova, E., Gloor, E., Malhi, Y., Chave, J., Barlow, J., Bonal, D., Davila Cardozo, N., Erwin, T., Fauset, S., Hérault, B., Laurance, S., Poorter, L., Qie, L., Stahl, C., Sullivan, M. J. P., ter Steege, H., Vos, V. A., Zuidema, P. A., Almeida, E., Almeida de Oliveira, E., Andrade, A., Vieira, S. A., Aragão, L., Araujo-Murakami, A., Arends, E., Aymard C, G. A., Camargo, P. B., Barroso, J. G., Bongers, F., Boot, R., Camargo, J. L., Castro, W., Chama Moscoso, V., Comiskey, J., Cornejo Valverde, F., Lola da Costa, A. C., del Aguila Pasquel, J., Di Fiore, T., Fernanda Duque, L., Elias, F., Engel, J., Flores Llampazo, G., Galbraith, D., Herrera Fernández, R., Honorio Coronado, E., Hubau, W., Jimenez-Rojas, E., Lima, A. J. N.,

- Umetsu, R. K., Laurance, W., Lopez-Gonzalez, G., Lovejoy, T., Aurelio Melo Cruz, O., Morandi, P. S., Neill, D., Núñez Vargas, P., Pallqui, N. C., Parada Gutierrez, A., Pardo, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Peñuela-Mora, M. C., Petronelli, P., Pickavance, G. C., Pittman, N., Prieto, A., Quesada, C., Ramírez-Angulo, H., Réjou-Méchain, M., Restrepo Correa, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R., Silva, N., Silva Espejo, J., Singh, J., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., Valenzuela Gamarra, L., van de Meer, P. J., van der Heijden, G., van der Hout, P., Vasquez Martinez, R., Vela, C., Vieira, I. C. G. et Phillips, O. L. (2018). Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology*. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.14413>
- Ettinger, A. et HilleRisLambers, J. (2017). Competition and facilitation may lead to asymmetric range shift dynamics with climate change. *Global Change Biology*, 23(9), 3921–3933. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13649>
- Evans, P. et Brown, C. D. (2017). The boreal–temperate forest ecotone response to climate change. *Environmental Reviews*, 25(4), 423–431. <http://dx.doi.org/10.1139/er-2017-0009>
- Feeley, K. J., Hurtado, J., Saatchi, S., Silman, M. R. et Clark, D. B. (2013). Compositional shifts in Costa Rican forests due to climate-driven species migrations. *Global Change Biology*, 19(11), 3472–3480. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12300>
- Fei, S., Desprez, J. M., Potter, K. M., Jo, I., Knott, J. A. et Oswalt, C. M. (2017). Divergence of species responses to climate change. *Science Advances*, 3(5), e1603055. <http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.1603055>
- 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. <http://dx.doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fisichelli, N. A., Frelich, L. E. et Reich, P. B. (2014). Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures. *Ecography*, 37(2), 152–161. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00197.x>
- Fréchette, B. et de Vernal, A. (2013). Evidence for large-amplitude biome and climate changes in Atlantic Canada during the last interglacial and mid-Wisconsinan periods. *Quaternary Research*, 79(2), 242–255. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2012.11.011>
- Garcia, R. A., Cabeza, M., Rahbek, C. et Araujo, M. B. (2014). Multiple Dimensions of Climate Change and Their Implications for Biodiversity. *Science*, 344(6183), 1247579–1247579. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1247579>
- Gauthier, S., Bernier, P., Boulanger, Y., Guo, J., Guindon, L., Beaudoin, A. et Boucher, D. (2015). Vulnerability of timber supply to projected changes in fire regime in Canada's managed forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(11), 1439–1447. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfr-2015-0079>

- Gaüzère, P., Jiguet, F. et Devictor, V. (2015). Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences. *Global Change Biology*, 21(9), 3367–3378. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12917>
- Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W. et Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 325–331. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.002>
- Godsoe, W. (2010). I can't define the niche but I know it when I see it: A formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos*, 119(1), 53–60. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17630.x>
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R. D. et Gravel, D. (2017). Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(7), 488–499. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.008>
- Goldblum, D. et Rigg, L. S. (2005). Tree growth response to climate change at the deciduous–boreal forest ecotone, Ontario, Canada. 35, 10.
- Goldblum, D. et Rigg, L. S. (2010). The Deciduous Forest - Boreal Forest Ecotone. *Geography Compass*, 4(7), 701–717. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00342.x>
- Gosselin, J. (2002). *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 4b – Coteaux du réservoir Cabonga et 4c – Collines du Moyen-Saint-Maurice*. Québec: Division de la classification écologique et productivité des stations, Direction des inventaires forestiers, Forêt Québec, Ministère des ressources naturelles. OCLC: 423480826.
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J. L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M. R., Kazakis, G., Krajčí, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I. et Grabherr, G. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2(2), 111–115. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1329>
- Grundmann, B. M., Bolte, A., Bonn, S. et Roloff, A. (2011). Impact of climatic variation on growth of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in Southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26, 64–71.
- Guisan, A. et Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hastings, A. (1980). Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology*, 18(3), 363–373. [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90059-3](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(80)90059-3)
- Hastings, A., Abbott, K. C., Cuddington, K., Francis, T., Gellner, G., Lai, Y.-C., Morozov, A., Petrovskii, S., Scranton, K. et Zeeman, M. L. (2018). Transient phenomena in ecology.

p. 11.

- Hijmans, R. J. (2018). *Raster: Geographic Data Analysis and Modeling*.
- Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E. H. et Scheffer, M. (2011). Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science*, 334(6053), 232–235. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1210657>
- Holling, C. S. (1992). The role of forest insects in structuring the boreal landscape. In H. H. Shugart, R. Leemans, et G. B. Bonan (dir.), *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest* 170–191. Cambridge University Press
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement\_2), 19659–19665. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0905137106>
- Holt, R. D. et Barfield, M. (2009). Trophic interactions and range limits: The diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1661), 1435–1442. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1536>
- Holt, R. D., Keitt, T. H., Lewis, M. A., Maurer, B. A. et Taper, M. L. (2005). Theoretical models of species' borders: Single species approaches. *Oikos*, 108(1), 18–27. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13147.x>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415–427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IPBES. (2019). *Summary for Policymakers of the Regional Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Asia and the Pacific of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- IPCC (2014). Climate change 2014: Fifth Assessment Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. <http://ar5-syr.ipcc.ch/>.
- IPCC (2018). *Summary for Policymakers. Global Warming of 1.5 c. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5 c above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. Rapport technique, World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.
- Iverson, L. R. et McKenzie, D. (2013). Tree-species range shifts in a changing climate: Detecting, modeling, assisting. *Landscape Ecology*, 28(5), 879–889. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-013-9885-x>
- Iverson, L. R., Prasad, A. M., Matthews, S. N. et Peters, M. (2008). Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*, 254(3), 390–406. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.023>

- Jackson, S. T. et Sax, D. F. (2010). Balancing biodiversity in a changing environment: Extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(3), 153–160. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L., Schoennagel, T. et Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369–378. <http://dx.doi.org/10.1002/fee.1311>
- Jump, A. S., Mátyás, C. et Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 694–701. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.007>
- Kapralov, D. S., Shiyatov, S. G., Moiseev, P. A. et Fomin, V. V. (2006). Changes in the composition, structure, and altitudinal distribution of low forests at the upper limit of their growth in the Northern Ural Mountains. *Russian Journal of Ecology*, 37(6), 367–372. <http://dx.doi.org/10.1134/S1067413606060014>
- Keane, R. E., Cary, G. J., Flannigan, M. D., Parsons, R. A., Davies, I. D., King, K. J., Li, C., Bradstock, R. A. et Gill, M. (2013). Exploring the role of fire, succession, climate, and weather on landscape dynamics using comparative modeling. *Ecological Modelling*, 266, 172–186. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.06.020>
- Kellman, M. (2004). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) establishment in boreal forest: Results of a transplantation experiment. *Journal of Biogeography*, 31(9), 1515–1522. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01128.x>
- Kissling, W. D. et Schleuning, M. (2015). Multispecies interactions across trophic levels at macroscales: Retrospective and future directions. *Ecography*, 38(4), 346–357. <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.00819>
- Kuuluvainen, T. (2009). Forest Management and Biodiversity Conservation Based on Natural Ecosystem Dynamics in Northern Europe: The Complexity Challenge. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 38(6), 309–315. <http://dx.doi.org/10.1579/08-A-490.1>
- Lafleur, B., Paré, D., Munson, A. D. et Bergeron, Y. (2010). Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews*, 18(NA), 279–289. <http://dx.doi.org/10.1139/A10-013>
- Laganière, J., Paré, D. et Bradley, R. L. (2010). How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(3), 465–475. <http://dx.doi.org/10.1139/X09-208>
- Laliberté, E., Legendre, P. et Shipley, B. (2014). *FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology*.

- Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005). Influence of Aspen on Forest Floor Properties in Black Spruce-dominated Stands. *Plant and Soil*, 275(1-2), 207–220. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324–1334. <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12207>
- Legendre, P. (2019). A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space-time surveys. *Ecology and Evolution*, 9(6), 3500–3514. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. et Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Leithead, M. D., Anand, M. et Silva, L. C. R. (2010). Northward migrating trees establish in treefall gaps at the northern limit of the temperate–boreal ecotone, Ontario, Canada. *Oecologia*, 164(4), 1095–1106. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-010-1769-z>
- Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. et Brisson, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320(5884), 1768–1771. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1156831>
- Lenoir, J. et Svenning, J.-C. (2015). Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, 38(1), 15–28. <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.00967>
- Liang, Y., Duvendeck, M. J., Gustafson, E. J., Serra-Diaz, J. M. et Thompson, J. R. (2018). How disturbance, competition, and dispersal interact to prevent tree range boundaries from keeping pace with climate change. *Global Change Biology*, 24(1), e335–e351. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13847>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Lexer, M. J. et Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, p. 12.
- Loehle, C. (2000). Forest ecotone response to climate change: Sensitivity to temperature response functional forms. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1632–1645.
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H. et Hillebrand, H. (2011). Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9), 482–491. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.009>
- Louhan, A. M., Doak, D. F. et Angert, A. L. (2015). Where and When do Species Interactions Set Range Limits? *Trends in Ecology & Evolution*, 30(12), 780–792. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.011>

- Luo, Y. et Chen, H. Y. H. (2013). Observations from old forests underestimate climate change effects on tree mortality. *Nature Communications*, 4, 1655. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms2681>
- Malcolm, J. R., Markham, A., Neilson, R. P. et Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 29(7), 835–849. \_eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1365-2699.2002.00702.x>, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00702.x>
- McGill, B. J., Dornelas, M., Gotelli, N. J. et Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(2), 104–113. <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.006>
- McKenney, D. W., Hutchinson, M. F., Papadopol, P., Lawrence, K., Pedlar, J., Campbell, K., Milewska, E., Hopkinson, R. F., Price, D. et Owen, T. (2011). Customized Spatial Climate Models for North America. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 92(12), 1611–1622. <http://dx.doi.org/10.1175/2011BAMS3132.1>
- McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Lawrence, K., Campbell, K. et Hutchinson, M. F. (2007). Potential Impacts of Climate Change on the Distribution of North American Trees. *BioScience*, 57(11), 939–948. <http://dx.doi.org/10.1641/B571106>
- McLachlan, J. S., Clark, J. S. et Manos, P. S. (2005). Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86(8), 2088–2098. <http://dx.doi.org/10.1890/04-1036>
- McRae, D., Duchesne, L., Freedman, B., Lynham, T. et Woodley, S. (2001). Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews*, 9(4), 223–260. <http://dx.doi.org/10.1139/er-9-4-223>
- Meier, E. S., Lischke, H., Schmatz, D. R. et Zimmermann, N. E. (2012). Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees: Future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 164–178. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00669.x>
- MFFP (2016). *Placettes-échantillons permanentes: normes techniques*. Rapport technique, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Secteur des forêts, Direction des Inventaires Forestiers. OCLC: 973498858.
- Mitchell, M. G. E., Bennett, E. M. et Gonzalez, A. (2013). Linking Landscape Connectivity and Ecosystem Service Provision: Current Knowledge and Research Gaps. *Ecosystems*, 16(5), 894–908. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-013-9647-2>
- Mori, A. S., Lertzman, K. P. et Gustafsson, L. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: A research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 12–27. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- National Research Council. (1979). *Carbon Dioxide and Climate: A Scientific Assessment*. Washington, DC: The National Academies Press. OCLC: 943027172.

- Niinemets, Ü. et Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521–547. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. et Wagner, H. (2019). *Vegan: Community Ecology Package*.
- Parmesan, C. et Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <http://dx.doi.org/10.1038/nature01286>
- Pastor, J. et Mladenoff, D. J. (1992). The southern boreal–northern hardwood forest border. In H. H. Shugart, R. Leemans, et G. B. Bonan (dir.), *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest* 216–240. Cambridge University Press
- PEARSON, R. G. et DAWSON, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology*, p. 11.
- Pebesma, E. (2018). Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1), 439. <http://dx.doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Liu, S., Li, W., Fang, X. et Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9), 467–471. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1293>
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarres, J. F., Araujo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., Cooper, H. D., Gilman, E. L., Guenette, S., Hurt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R. J., Sumaila, U. R. et Walpole, M. (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science*, 330(6010), 1496–1501. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1196624>
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S. et Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10), 2614–2625. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:VPOSDM\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2)
- Périé, C. et de Blois, S. (2016). Dominant forest tree species are potentially vulnerable to climate change over large portions of their range even at high latitudes. *PeerJ*, 4, e2218. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.2218>
- Pinna, S. (2009). *Aménagement écosystémique des forêts au Québec: guide d'élaboration d'un portrait de la forêt préindustrielle comme paysage naturel de référence*. Gaspé, Québec: Ministère des ressources naturelles et de la faune. Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles. OCLC: 521733472.
- Prach, K. et Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3), 119–123. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree>.

2010.12.007

- Price, D. T., Alfaro, R., Brown, K., Flannigan, M., Fleming, R., Hogg, E., Girardin, M., Lakusta, T., Johnston, M., McKenney, D., Pedlar, J., Stratton, T., Sturrock, R., Thompson, I., Trofymow, J. et Venier, L. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, 21(4), 322–365. <http://dx.doi.org/10.1139/er-2013-0042>
- R Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reich, P. B., Sendall, K. M., Rice, K., Rich, R. L., Stefanski, A., Hobbie, S. E. et Montgomery, R. A. (2015). Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species. *Nature Climate Change*, 5(2), 148–152. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate2497>
- Renwick, K. M. et Rocca, M. E. (2015). Temporal context affects the observed rate of climate-driven range shifts in tree species: Importance of temporal context in tree range shifts. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 44–51. <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12240>
- Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1–15. \_eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>
- Runkle, J. R. (1981). Gap Regeneration in Some Old-growth Forests of the Eastern United States. *Ecology*, 62(4), 1041–1051. <http://dx.doi.org/10.2307/1937003>
- Saucier, J., Robitaille, A. et Grondin, P. (2009). *Cadre Bioclimatique Du Québec*, volume 2. Chapitre 4-Ecologie forestière. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec.
- Savage, J. et Vellend, M. (2015). Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography*, 38(6), 546–555. <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.01131>
- Saxe, H., Cannell, M. G. R., Johnsen, Ø., Ryan, M. G. et Vourlitis, G. (2001). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149(3), 369–399. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. et Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591–596. <http://dx.doi.org/10.1038/35098000>
- Scheffer, M., Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E. H. et Chapin, F. S. (2012). Thresholds for boreal biome transitions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52), 21384–21389. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1219844110>
- Schulte, L. A., Mladenoff, D. J., Crow, T. R., Merrick, L. C. et Cleland, D. T. (2007). Homogenization of northern U.S. Great Lakes forests due to land use. *Landscape Ecology*, 22(7), 1089–1103. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-007-9095-5>
- Schurr, F. M., Pagel, J., Cabral, J. S., Groeneveld, J., Bykova, O., O'Hara, R. B., Hartig, F., Kissling, W. D., Linder, H. P., Midgley, G. F., Schröder, B., Singer, A. et Zimmermann,

- N. E. (2012). How to understand species' niches and range dynamics: A demographic research agenda for biogeography: A demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2146–2162. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02737.x>
- Searle, E. B. et Chen, H. Y. H. (2017). Persistent and pervasive compositional shifts of western boreal forest plots in Canada. *Global Change Biology*, 23(2), 857–866. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13420>
- Seidl, R., Honkaniemi, J., Aakala, T., Aleinikov, A., Angelstam, P., Bouchard, M., Boulanger, Y., Burton, P. J., De Grandpré, L., Gauthier, S., Hansen, W. D., Jepsen, J. U., Jõgiste, K., Kneeshaw, D. D., Kuuluvainen, T., Lisitsyna, O., Makoto, K., Mori, A. S., Pureswaran, D. S., Shorohova, E., Shubnitsina, E., Taylor, A. R., Vladimirova, N., Vodde, F. et Senf, C. (2020). Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. *Ecography*. <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.04995>
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairotta, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A. et Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395–402. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Sittaro, F., Paquette, A., Messier, C. et Nock, C. A. (2017). Tree range expansion in eastern North America fails to keep pace with climate warming at northern range limits. *Global Change Biology*, 23(8), 3292–3301. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13622>
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Solarik, K. A., Cazelles, K., Messier, C., Bergeron, Y. et Gravel, D. (2019). Priority effects will impede range shifts of temperate tree species into the boreal forest. *Journal of Ecology*, 1365–2745.13311. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.13311>
- Stephenson, N. L., van Mantgem, P. J., Bunn, A. G., Bruner, H., Harmon, M. E., O'Connell, K. B., Urban, D. L. et Franklin, J. F. (2011). Causes and implications of the correlation between forest productivity and tree mortality rates. *Ecological Monographs*, 81(4), 527–555. <http://dx.doi.org/10.1890/10-1077.1>
- Stevens, J. T., Safford, H. D., Harrison, S. et Latimer, A. M. (2015). Forest disturbance accelerates thermophilization of understory plant communities. *Journal of Ecology*, 103(5), 1253–1263. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12426>
- Svenning, J.-C. et Sandel, B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, 100(7), 1266–1286. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1200469>

- Talluto, M. V., Boulangeat, I., Vissault, S., Thuiller, W. et Gravel, D. (2017). Extinction debt and colonization credit delay range shifts of eastern North American trees. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0182. <http://dx.doi.org/10.1038/s41559-017-0182>
- Thompson, J. R., Carpenter, D. N., Cogbill, C. V. et Foster, D. R. (2013). Four Centuries of Change in Northeastern United States Forests. *PLOS ONE*, 8(9), e72540. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0072540>
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. et Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65–66. <http://dx.doi.org/10.1038/371065a0>
- Vaillancourt, M.-A., Gauthier, S., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. (2009). *Implementation of Ecosystem Management in Boreal Forests - Examples from Eastern Canada*. Rapport technique, Sustainable Forest Management Network, Edmonton, AB.
- van Mantgem, P. J., Stephenson, N. L., Byrne, J. C., Daniels, L. D., Franklin, J. F., Fule, P. Z., Harmon, M. E., Larson, A. J., Smith, J. M., Taylor, A. H. et Veblen, T. T. (2009). Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science*, 323(5913), 521–524. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1165000>
- VanDerWal, J., Murphy, H. T., Kutt, A. S., Perkins, G. C., Bateman, B. L., Perry, J. J. et Reside, A. E. (2013). Focus on poleward shifts in species' distribution underestimates the fingerprint of climate change. *Nature Climate Change*, 3(3), 239–243. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1688>
- Vanderwel, M. C., Coomes, D. A. et Purves, D. W. (2013a). Quantifying variation in forest disturbance, and its effects on aboveground biomass dynamics, across the eastern United States. *Global Change Biology*, 19(5), 1504–1517. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12152>
- Vanderwel, M. C., Lyutsarev, V. S. et Purves, D. W. (2013b). Climate-related variation in mortality and recruitment determine regional forest-type distributions: Forest distributions from demography. *Global Ecology and Biogeography*, 22(11), 1192–1203. <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12081>
- Vanderwel, M. C. et Purves, D. W. (2014). How do disturbances and environmental heterogeneity affect the pace of forest distribution shifts under climate change? *Ecography*, 37(1), 10–20. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00345.x>
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206. <http://dx.doi.org/10.1086/652373>
- Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Beausejour, R., Brown, C. D., De Frenne, P., Verheyen, K. et Wipf, S. (2013). Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(48), 19456–19459. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1312779110>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15852.x>

- <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vissault, S. (2016). *Biogéographie et dynamique de la forêt tempérée nordique dans un contexte de changement climatiques*. (Master thesis). Université du Québec à Rimouski.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. et Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389–395. <http://dx.doi.org/10.1038/416389a>
- Wang, W. J., He, H. S., Iii, F. R. T., Fraser, J. S., Hanberry, B. B. et Dijak, W. D. (2015). Importance of succession, harvest, and climate change in determining future composition in U.S. Central Hardwood Forests. *Ecosphere*, 6(12), art277. <http://dx.doi.org/10.1890/ES15-00238.1>
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Callaway, R. M. et Van der Putten, W. H. (2011). Terrestrial Ecosystem Responses to Species Gains and Losses. *Science*, 332(6035), 1273–1277. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1197479>
- Wilkinson, D. M. (1999). The Disturbing History of Intermediate Disturbance. *Oikos*, 84(1), 145. <http://dx.doi.org/10.2307/3546874>
- Williams, J. W. et Jackson, S. T. (2007). Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(9), 475–482. [http://dx.doi.org/10.1890/070037@10.1002/\(ISSN\)1540-9309\(CAT\)VirtualIssue\(VI\)FEE](http://dx.doi.org/10.1890/070037@10.1002/(ISSN)1540-9309(CAT)VirtualIssue(VI)FEE)
- Woodall, C., Oswalt, C., Westfall, J., Perry, C., Nelson, M. et Finley, A. (2009). An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management*, 257(5), 1434–1444. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.013>
- Woodall, C., Zhu, K., Westfall, J., Oswalt, C., D'Amato, A., Walters, B. et Lintz, H. (2013). Assessing the stability of tree ranges and influence of disturbance in eastern US forests. *Forest Ecology and Management*, 291, 172–180. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.047>
- Wootton, J. T. (2001). Prediction in Complex Communities: Analysis of Empirically Derived Markov Models. *Ecology*, 82(2), 580–598. <http://dx.doi.org/10.2307/2679881>
- Xu, C., Gertner, G. Z. et Scheller, R. M. (2012). Importance of colonization and competition in forest landscape response to global climatic change. *Climatic Change*, 110(1-2), 53–83. <http://dx.doi.org/10.1007/s10584-011-0098-5>
- Zeileis, A. et Grothendieck, G. (2005). Zoo: S3 Infrastructure for Regular and Irregular Time Series. *Journal of Statistical Software*, 14(6), 1–27. <http://dx.doi.org/10.18637/jss.v014.i06>
- Zhang, J., Huang, S. et He, F. (2015). Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(13), 4009–4014. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1420844112>

Zhu, K., Woodall, C. W. et Clark, J. S. (2012). Failure to migrate: Lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology*, 18(3), 1042–1052. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02571.x>



# Appendix A

---

## A.1. Supplementary Tables

**Table A.1.** List of species included in the analyses and their traits. The species groups were defined using their trait values and knowledge of species ecology. Temperate species have temperature indices above 4.25, and boreal species below 4.25. Pioneer species have shade tolerance below 2.6 and are generally found in disturbed habitats.

Species name	Vernacular name	Group	Shade tolerance	Temperature index
<i>Abies balsamea</i>	Balsam fir	Boreal	5.0	3.16
<i>Acer pensylvanicum</i>	Striped maple	Temperate	3.5	5.22
<i>Acer rubrum</i>	Red maple	Temperate	3.4	9.28
<i>Acer saccharinum</i>	Silver maple	Temperate	3.6	9.97
<i>Acer saccharum</i>	Sugar maple	Temperate	4.8	6.93
<i>Acer spicatum</i>	Mountain maple	Temperate	3.3	4.52
<i>Alnus incana</i>	Speckled alder	Boreal	1	1.22
<i>Amelanchier</i> sp.	Serviceberry	Temperate	3.4	9.40
<i>Betula alleghaniensis</i>	Yellow birch	Temperate	3.2	4.49
<i>Betula papyrifera</i>	White birch	Pioneer	1.5	3.69
<i>Betula populifolia</i>	Grey birch	Pioneer	1.5	5.58
<i>Carpinus caroliniana</i>	Blue beech	Temperate	4.6	15.90
<i>Carya cordiformis</i>	Bitternut hickory	Temperate	2.1	11.06
<i>Fagus grandifolia</i>	American beech	Temperate	4.8	8.46
<i>Fraxinus americana</i>	White ash	Temperate	2.5	9.54
<i>Fraxinus nigra</i>	Black ash	Temperate	3	4.92
<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	Red ash	Temperate	3.1	11.86
<i>Juglans cinerea</i>	Butternut	Temperate	1.9	8.10
<i>Larix laricina</i>	Tamarack	Boreal	1	3.92
<i>Malus</i> sp.	Crab apple	Temperate	2.2	7.96

Species name	Vernacular name	Group	Shade tolerance	Temperature index
<i>Ostrya virginiana</i>	Ironwood	Temperate	4.6	8.91
<i>Picea glauca</i>	White spruce	Boreal	4.2	3.08
<i>Picea mariana</i>	Black spruce	Boreal	4.1	1.68
<i>Picea rubens</i>	Red spruce	Temperate	4.4	4.26
<i>Pinus banksiana</i>	Jack pine	Boreal	1.4	2.99
<i>Pinus resinosa</i>	Red pine	Temperate	1.9	5.54
<i>Pinus strobus</i>	Eastern white pine	Temperate	3.2	6.85
<i>Populus balsamifera</i>	Balsam poplar	Pioneer	1.3	4.25
<i>Populus deltoides</i>	Cottonwood	Pioneer	1.8	8.12
<i>Populus grandidentata</i>	Large tooth aspen	Pioneer	1.2	6.14
<i>Populus tremuloides</i>	Trembling aspen	Pioneer	1.2	4.22
<i>Prunus pensylvanica</i>	Pin cherry	Pioneer	1	4.01
<i>Prunus serotina</i>	Black cherry	Temperate	2.5	4.69
<i>Prunus virginiana</i>	Chokecherry	Temperate	2.6	7.79
<i>Quercus alba</i>	White oak	Temperate	2.9	12.95
<i>Quercus bicolor</i>	Swamp white oak	Temperate	3	9.51
<i>Quercus macrocarpa</i>	Bur oak	Temperate	2.7	6.72
<i>Quercus rubra</i>	Red oak	Temperate	2.8	9.67
<i>Salix</i> sp.	Willow	Pioneer	1.5	13.32
<i>Sorbus</i> sp.	Mountain-ash	Pioneer	2.6	2.31
<i>Thuja occidentalis</i>	White cedar	Temperate	3.5	4.30
<i>Tilia americana</i>	Basswood	Temperate	4	5.34
<i>Tsuga canadensis</i>	Eastern hemlock	Temperate	4.8	6.87
<i>Ulmus americana</i>	American elm	Temperate	3.1	10.67
<i>Ulmus rubra</i>	Red elm	Temperate	3.3	12.37
<i>Ulmus thomasii</i>	Rock elm	Temperate	3.2	7.80

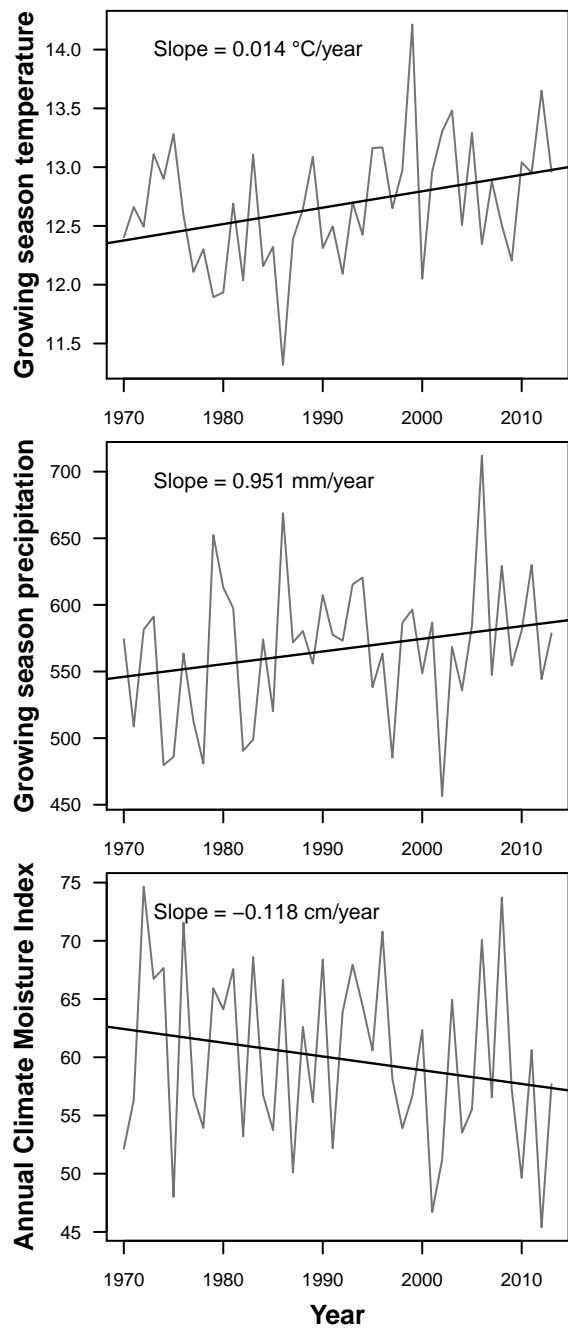
**Table A.2.** 21 original disturbance types and their reclassification into natural disturbances and harvest, with three levels of intensity. Sites with tree planting were excluded from the study.

	Original disturbance types	Reclassification	Disturbance level
1	Improvement cutting	Harvest	Moderate
2	Strip cutting	Harvest	Moderate
3	Checkerboard clear-cutting	Harvest	Moderate
4	Diameter-limit cutting	Harvest	Moderate
5	Selection cutting	Harvest	Moderate
6	Partial cutting	Harvest	Moderate
7	Diameter-limit cutting with crop tree release	Harvest	Moderate
8	Commercial thinning	Harvest	Moderate
9	Partial cutting with light outbreak	Harvest	Moderate
10	Partial burn	Natural	Moderate
11	Light outbreak	Natural	Moderate
12	Partial windfall	Natural	Moderate
13	Partial ice storm	Natural	Moderate
14	Partial decline	Natural	Moderate
15	Final strip cutting	Harvest	Major
16	Harvesting with protection of regeneration	Harvest	Major
17	Clearcutting	Harvest	Major
18	Total burn	Natural	Major
19	Severe outbreak	Natural	Major
20	Total windfall	Natural	Major
21	Total decline	Natural	Major
-	Seeding	Plantation	x
-	Planting	Plantation	x
-	Planting bare-rooted seedlings	Plantation	x
-	Container planting	Plantation	x

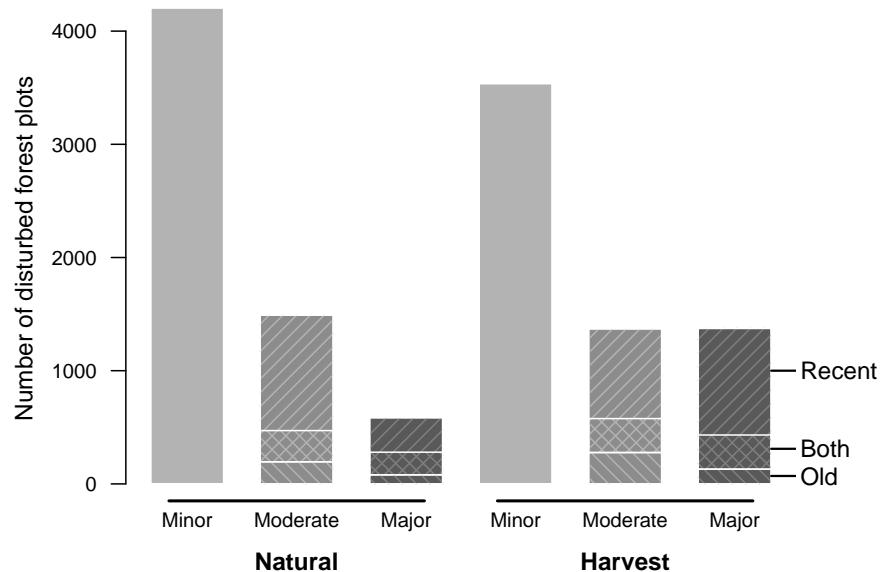
**Table A.3.** List of R packages used for analyses.

Packages	Uses	References
adespatial	Forward selection ( <code>forward.sel</code> ), temporal beta diversity ( <code>tbi</code> )	Dray <i>et al.</i> (2018)
FD	Functional composition ( <code>functcomp</code> )	Laliberté <i>et al.</i> (2014)
raster	Manipulation of spatial data	Hijmans (2018)
sf	Manipulation of spatial data	Pebesma (2018)
stats	Linear regressions ( <code>lm</code> )	R Core Team (2018)
vegan	Variation partitioning ( <code>varpart</code> )	Oksanen <i>et al.</i> (2019)
zoo	Rolling average ( <code>rollmean</code> )	Zeileis et Grothendieck (2005)

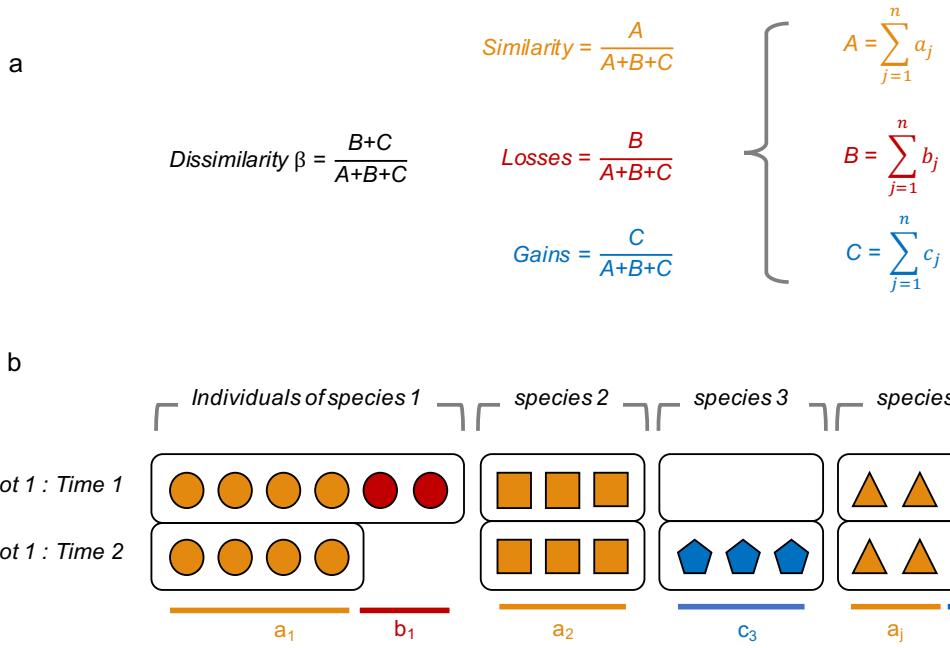
## A.2. Supplementary Figures



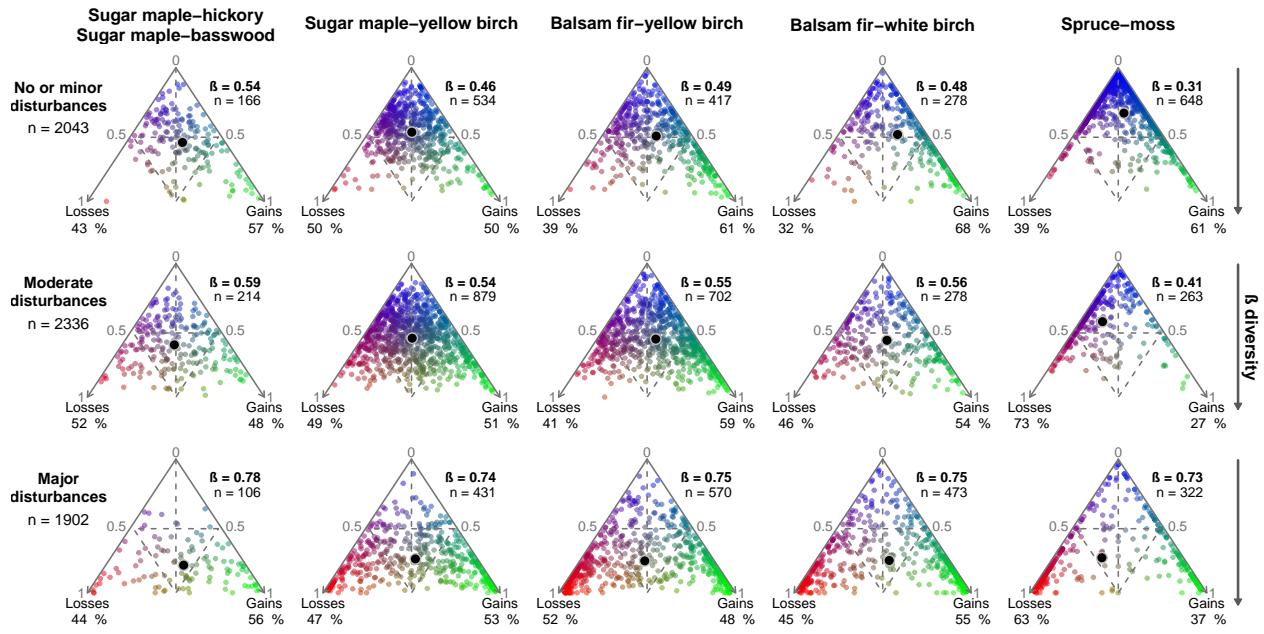
**Figure A.1.** Temporal trends in growing season temperatures (top), total growing season precipitation (middle) and annual climate moisture index (bottom). Grey lines represent averaged climate values across the 6281 studied forest plots. Straight black lines show the fitted least-squared linear regression lines.



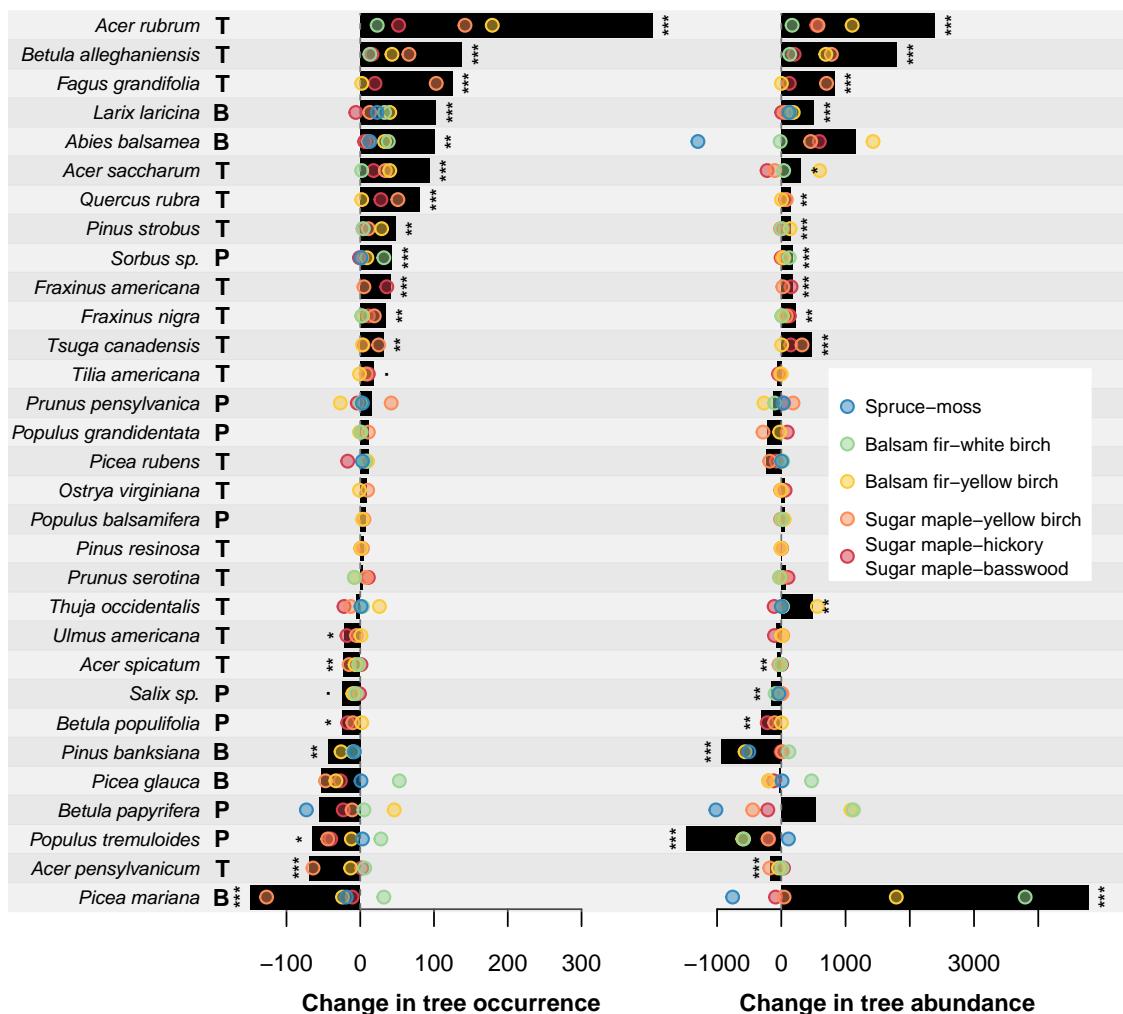
**Figure A.2.** Frequency of forest plots by disturbance type (natural disturbances and harvest), level of intensity (minor, moderate, major) and timing (old refers to disturbances that occurred before the study period whereas recent disturbances occurred during the study period). The three columns in each disturbance type sum to  $n = 6281$  forest plots, but many forest plots have been disturbed by more than one type of disturbance during the study period.



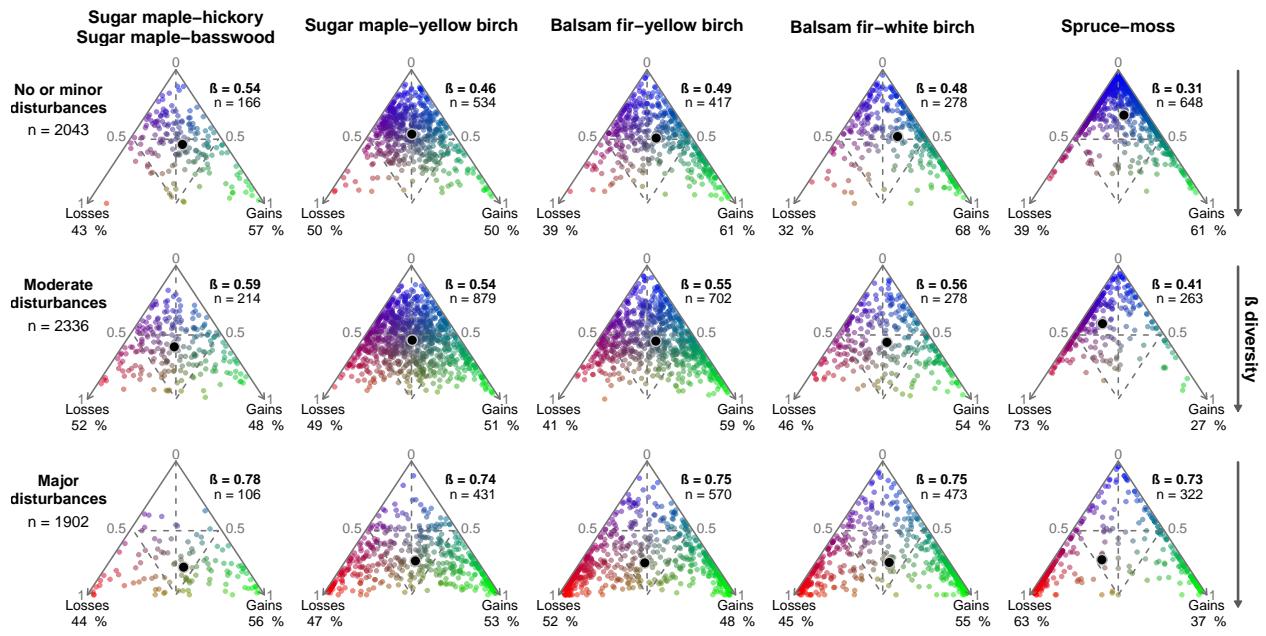
**Figure A.3.** Equations to compute the temporal  $\beta$  diversity index, as well as its components, using the Ružička coefficient for abundance data (a) and an example (b) where the tree composition of a single forest plot is compared between two surveys,  $t_1$  and  $t_2$ . In the example, each of the  $n$  species is represented by a symbol. The symbols in yellow represent the abundance of a species that is common to the two survey (component A; note that it can be different individuals of the same species). The symbols in red represent the abundance of a species that is lost between  $t_1$  and  $t_2$  (component B). The symbols in blue represent the abundance of a species that is gained between  $t_1$  and  $t_2$  (component C). In this example,  $A = 4 + 3 + 2 = 9$ ,  $B = 2$ , and  $C = 3 + 1 = 4$ , therefore  $\beta = 2 + 4/(9 + 2 + 4) = 0.4$ .



**Figure A.4.** Triangular diagrams of gains and losses in tree abundance by bioclimatic domains and disturbance levels. Each point represents a forest plot and the large black point represents the centroid. At the upper tip of the triangle, similarity is high ( $\beta = 0$ ; blue colors). At the base of the triangle, dissimilarity is high ( $\beta = 1$ ). On the left, forests in red are dominated by losses, while on the right, forests in green are dominated by gains. The similar distributions of gain and loss values in the ternary diagrams suggests that there is no major difference in temporal  $\beta$  diversity patterns among domains.



**Figure A.5.** Species temporal changes for Québec forests and for each bioclimatic domain. Changes in species occurrence (left) and species abundance (right). Only the species occupying more than 20 plots are shown. The bars represent the mean changes across the study area, while the colored points represent the mean changes by bioclimatic domain. Stars represent the levels of the significance of the  $p^*$ -value ( $**p^* < 0.05$ ;  $***p^* < 0.01$ ;  $****p^* < 0.001$ ) associated with Wilcoxon signed-rank tests used to determine whether individual species changes in occurrence and abundance were significant. An increase in occurrence indicates that the species has spread regionally, while an increase in abundance indicates that the species has spread locally and/or regionally. Letters next to species names correspond to (T)emperate; (P)ioneer and (B)oreal species.



**Figure A.6.** Relations between change in Community Temperature Index ( $\Delta\text{CTI}$ ) and gains in temperate (top), gains in pioneer (middle) and losses in boreal species (bottom). In each panel, the slope and adjusted  $R^2$  of a linear regression model are shown.