

Université de Montréal

**Réponses spatio-temporelles des communautés  
forestières dans l'écotone boréal-tempéré face aux  
changements climatiques**

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

1<sup>er</sup> avril 2020



# Université de Montréal

Faculté des arts et des sciences

---

Cette thèse intitulée

## Réponses spatio-temporelles des communautés forestières dans l'écotone boréal-tempéré face aux changements climatiques

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*

---

(examineur 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>	<b>5</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>7</b>
<b>Liste des tableaux .....</b>	<b>11</b>
<b>Table des figures .....</b>	<b>13</b>
<b>Liste des sigles et des abréviations .....</b>	<b>15</b>
<b>Remerciements .....</b>	<b>17</b>
<b>Introduction .....</b>	<b>19</b>
0.1. Introduction générale .....	19
0.2. Changements climatiques .....	19
0.3. Réponses des écosystèmes forestiers aux changements climatiques .....	20
0.3.1. Déplacements des aires de répartition .....	20
0.3.2. Réponses démographiques .....	20
0.4. Délais de réponse et déséquilibre .....	21
0.5. Contraintes à la migration .....	22
0.5.1. Interactions biotiques .....	22
0.5.2. Propriétés du sol .....	24
0.5.3. Interaction entre changements climatiques et perturbations .....	24
0.6. Enjeux et importances .....	25
0.7. Contexte climatique et écologique du Québec .....	26
0.7.1. Climat du Québec .....	26
0.7.2. Végétation et domaines bioclimatiques .....	26
0.7.3. Changements climatiques au Québec .....	27
0.7.4. État des forêts du Québec méridional .....	27

0.8.	Objectifs.....	27
0.9.	sections suivantes à intégrer plus haut.....	27
0.9.1.	Chapitre 1 : Patrons de diversité bêta temporelle.....	27
0.9.2.	Chapitre 2 : Tendances et causes de mortalités dans les forêts tempérées...	29
0.9.3.	Chapitre 3 : Influence des interactions compétitives sur la dynamique de migration des arbres en forêts tempérées .....	30

## Liste des tableaux

---



## Table des figures

---



## Liste des sigles et des abréviations

---

KQ-Methode	Méthode des moindres carrés, de l'allemand <i>Methode der kleinsten Quadrate</i>
MCMC	Monte Carlo par chaînes de Markov, de l'anglais <i>Markov Chain Monte Carlo</i>
MSE	Erreur quadratique moyenne, de l'anglais <i>Mean Square Error</i>
NDR	Retract d'un voisinage, de l'anglais <i>Neighbourhood Deformation Retract</i>
OLS	Moindres carrés ordinaires, de l'anglais <i>Ordinary Least Square</i>
ZFC	Théorie des ensembles de Zermelo-Fraenkel avec l'axiome du choix





# Remerciements

---

...remerciements...



# Introduction

---

## 0.1. Introduction générale

L'humain 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 (?). Depuis environ un siècle, les activités humaines ont largement perturbé l'équilibre dynamique des cycles naturels. Le développement des sociétés occidentales s'est basé sur l'industrialisation et l'exploitation des ressources, résultant notamment en un changement d'utilisation des sols associé à la fragmentation et la dégradation des habitats, ainsi qu'à un relargage massif de gaz à effet de serre (e.g. CO<sub>2</sub>, SO<sub>x</sub>, CH<sub>4</sub>, NO<sub>x</sub>...) dans l'atmosphère. Les changements environnementaux récents se caractérisent par leur vitesse et leur intensité. La recherche scientifique contemporaine s'intéresse à comprendre, évaluer et prédire l'impact de ces perturbations sur les écosystèmes et les communautés (McGill et al., 2015 ; Root et al., 2003 ; Sala et al., 2000 ; Vellend et al., 2017).

## 0.2. Changements climatiques

Le réchauffement climatique mesuré sur l'ensemble de la planète durant les dernières décennies est sans équivoque, et la responsabilité de l'humain par l'émission de gaz à effet de serre (abrégé GES par la suite) est clairement établie (?). 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 (?). Le climat étant un déterminant important de la distribution des espèces, de telles augmentations de température auront un impact majeur sur la structure et les fonctions de tous les écosystèmes (??).

Selon les prévisions, les changements de température et de régimes de précipitation devraient déplacer les niches climatiques optimales de nombreuses espèces d'arbres vers le nord sur des centaines de kilomètres (?) ou plus haut en altitude d'une centaine de mètres (?), modifiant la composition, la structure et la diversité forestières (??). Or, de tels changements

dans les forêts peuvent avoir des répercussions environnementales considérables sur les fonctions et les services des écosystèmes, tels que l’approvisionnement en bois et en produits forestiers non ligneux, 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 (??). 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 prédire les conséquences de ces changements climatiques sur les écosystèmes forestiers représente donc l’un des grands défis actuels pour la communauté scientifique (??).

### **0.3. Réponses des écosystèmes forestiers aux changements climatiques**

#### **0.3.1. Déplacements des aires de répartition**

Des changements de distribution liés au climat ont déjà été observés pour de nombreuses espèces d’arbres à différentes échelles spatiales, particulièrement dans les zones de transition où les changements sont plus facilement détectables (??). Par exemple, à l’échelle locale, ? 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. ? 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. Les changements dans la composition forestière ont aussi été observés dans les écotones altitudinaux sur une période de 40 ans ; dans les Montagnes Vertes du Vermont, les arbres tempérés ont progressé en altitude, conduisant à un déplacement des limites de l’écotone boréal-tempéré d’environ 100 m (?), tandis que sur le Mont-Mégantic au sud du Québec, les arbres se sont déplacés en élévation de près de 30 m en moyenne et les espèces de sous-bois de près de 40 m (?). Mis ensemble, ces derniers résultats indiquent qu’un décalage dans la répartition des deux strates de végétation, et donc un changement de composition, est déjà en train de se former dû à une différence entre la vitesse de réponse des espèces de sous-bois et celle des arbres. À l’échelle régionale, ? et ? ont montré une migration à prédominance vers le nord des essences d’arbres à travers le Québec, avec les gaules présentant une réponse plus rapide que les arbres adultes.

#### **0.3.2. Réponses démographiques**

Alors que de nombreuses études sur l’impact des changements climatiques sur les forêts ont tenté de détecter ou de prédire les déplacements des limites d’aires de répartition

des espèces, comparativement peu d'études ont examiné les changements à long terme des taux démographiques, e.g. mortalité, recrutement, croissance, ou ont exploré les facteurs environnementaux responsables de ces changements (reviewed in ?). L'accent mis sur les déplacements des espèces vers les pôles sous-estime l'empreinte des changements climatiques. Les changements de température et de précipitations ont des effets directs sur la croissance, la mortalité et le recrutement des arbres (??). 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 (??). Or, c'est l'équilibre entre les gains par la croissance et le recrutement et les pertes par la mortalité qui détermine, localement, la dynamique des forêts et, régionalement, les limites d'aires de répartition (?). Des changements même très faibles dans les taux démographiques peuvent modifier le rapport de force de la compétition interspécifique (??), de même que la dynamique et la trajectoire de succession des forêts (?), modifiant par conséquent leur structure et leur composition (??). À long terme, ces changements démographiques agissent donc pour contrôler les limites géographiques des différents types de forêts (?).

Étant donné l'échelle temporelle à laquelle les changements de répartition se produisent pour des organismes à longue durée de vie comme les arbres, comprendre l'influence des conditions abiotiques et biotiques sur les taux démographiques des populations offre une meilleure perspective sur la biogéographie des espèces et permet d'inférer les changements continus à la limite et à l'intérieur de l'aire de répartition (????). Pourtant, à l'heure actuelle, il existe très peu d'informations quantitatives sur l'effet combiné des changements climatiques et des multiples perturbations forestières sur ces processus fondamentaux de la dynamique forestière.

## 0.4. 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 (?), 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 (????). Par exemple, malgré qu'on observe un déplacement des aires de répartition des arbres 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 (?).

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 (??). Ces caractéristiques pourraient expliquer le haut niveau d'inertie des forêts malgré les changements de climat (?). En effet, ces caractéristiques peuvent expliquer l'absence de colonisation à la

limite nord malgré que les conditions soient devenues favorables et engendrer un crédit de colonisation. Inversement, les espèces peuvent persister pendant un certain temps dans un milieu nouvellement inadapté en raison du délai d’extinction ou peuvent être maintenues grâce à une dynamique source-puit, engendrant une dette d’extinction (???). Ainsi, étant donné que l’environnement est dynamique et que les écosystèmes forestiers sont caractérisés par d’importants délais de colonisation et d’extinction, les systèmes perturbés ne parviennent souvent pas à un équilibre statistique sur des échelles temporelles et spatiales réalistes pour permettre une analyse statique (e.g., SDM). Il y a donc un décalage entre la niche Hutchinsonienne et la répartition géographique d’une espèce (?). Pourtant, la majorité des modèles de distribution d’espèces suppose que les espèces sont en équilibre avec leur environnement, ignorant la dynamique de transition.

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 (?). 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 (?). 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 (?). 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 (??).

## 0.5. Contraintes à la migration

### 0.5.1. Interactions biotiques

Alors que le climat est un déterminant majeur de la niche des espèces, des facteurs non climatiques, tels que les interactions biotiques, imposent des contraintes supplémentaires à la migration des espèces. Bien qu’elles répondent de manière indépendante, les espèces ne sont pas isolées, mais interagissent avec les membres de leur communauté. Il est généralement admis que les facteurs déterminant la distribution sont spatialement hiérarchisés, de sorte que le climat régirait la répartition à l’échelle régionale, alors que les interactions biotiques seraient plus importantes à l’échelle locale (?). 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 (?). 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 (Loehle 1998), comme des sites à

drainage très mauvais ou excessif. Toutefois, avec les changements climatiques, les conditions favorables se déplacent et forcent de nouvelles interactions à la marge des aires de distributions (?). Par exemple, à moins qu'un dépérissement massif de la forêt ne se produise, les espèces tempérées qui migreront dans les forêts boréales 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; ?). Plus la compétition par les espèces résidentes sera forte, plus la probabilité de colonisation par les espèces migratrices diminuera, car ces dernières parviendront difficilement à s'installer (?), d'où l'importance potentielle des interactions dans la distribution à grande échelle. Une étude de simulation a d'ailleurs révélé que les taux de migration sont plus faibles dans les forêts établies que dans les forêts de début de succession, et lorsque la diversité est grande (?). Ainsi, les espèces de début de succession ont des taux de migration plus rapides que les espèces de fin de succession puisque ces dernières colonisent principalement les habitats forestiers déjà colonisés où la compétition interspécifique est plus élevée ?]. Les interactions biotiques sont de plus en plus reconnues comme étant un facteur clé influençant la distribution des espèces à grande échelle (?????).

Comme la répartition géographique d'une espèce dépend de nombreux facteurs environnementaux, ainsi que des limites de dispersion et des contingences historiques (???), il peut s'avérer difficile sur le plan technique de trouver des preuves de l'effet des interactions entre espèces sur la distribution. Les limites physiologiques des espèces (et donc l'hétérogénéité environnementale) influencent les interactions biotiques puisqu'elles déterminent le pool d'espèces qui peuvent potentiellement cohabiter à un endroit donné. Les patrons de cooccurrence des espèces en compétition sont en partie dus au hasard, déterminés par qui est arrivé le premier et par des facteurs aléatoires qui donnent un avantage initial. L'influence de l'effet prioritaire et de l'hétérogénéité environnementale sur la répartition actuelle des espèces rend donc difficile l'estimation de la force de compétition à partir des patrons de cooccurrence; une faible cooccurrence peut refléter une faible compétition actuelle, mais une forte compétition dans le passé, et inversement une forte cooccurrence peut indiquer une faible compétition puisque les espèces coexistent, mais aussi une forte compétition pour les mêmes ressources.

Bien que plusieurs études sur les déplacements d'aires de répartition soulignent que les interactions biotiques risquent de réduire le succès de migration, les preuves empiriques de leurs impacts sur les taux de migration sont rares et indirectes (?). Les interactions interspécifiques représentent donc un facteur inconnu clé dans les études sur le changement climatique. Une étude approfondie des taux de recrutements et de mortalités pourrait permettre de tester et quantifier l'importance du rôle joué par les interactions biotiques sur la dynamique de transition et de migration des arbres.

### 0.5.2. Propriétés du sol

En plus de la compétition interspécifique, 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 (???). Les forêts dominées par les conifères au nord où la température moyenne est froide présentent généralement des sols plus acides et conduisent à une activité microbienne plus faible et à une décomposition plus lente de la matière organique que les forêts tempérées décidues plus chaudes du sud (?). Par exemple, ? ont montré que l'acidité du sol forestier sous une canopée dominée par les conifères affecte négativement les semis de l'érable à sucre via un déséquilibre nutritif foliaire, ce qui pourrait donc freiner sa migration dans la forêt boréale. Toutefois, les espèces forestières, par leur effet sur la qualité chimique de la litière (C, N, Mg) et sur la composition des microorganismes du sol, peuvent elles-mêmes modifier les taux de décomposition de la matière organique et la disponibilité des éléments nutritifs (?). Les espèces migratrices pourraient donc influencer leur propre taux d'invasion. Plusieurs études menées dans le nord-est du Canada ont montré une colonisation rapide des peuplements résineux par le peuplier faux-tremble après une perturbation par la coupe forestière ou les feux (??). La présence de cette espèce décidue induit des changements physicochimiques et accélère les taux de décomposition de la matière organique (??). À leur tour, ces conditions de sol modifiées pourraient favoriser l'établissement et la persistance de nouvelles espèces migratrices.

En plus des facteurs endogènes (traits, démographie lente et dispersion limitée), la compétition par les espèces résidentes et les contraintes imposées par les propriétés des sols résidents sur les plantes migratrices sont des facteurs exogènes qui peuvent également contribuer aux déséquilibres observés entre la niche climatique et la répartition des espèces, particulièrement par un crédit de colonisation. La compréhension de l'effet de la compétition et des sols sur les plantes migratrices est donc essentielle pour prédire la redistribution des espèces sous le changement climatique.

### 0.5.3. Interaction entre changements climatiques et perturbations

Malgré l'empreinte indéniable des changements climatiques, la réponse récente des écosystèmes forestiers n'est pas aussi unidirectionnelle que prévu, car elle dépend de nombreux facteurs qui peuvent interagir entre eux ; ainsi les répercussions à long terme demeurent encore difficiles à prévoir. Ajoutés aux effets des changements climatiques sur la performance des arbres, sont les effets des perturbations naturelles à grande échelle, notamment les feux de forêt et les épidémies d'insectes (????), qui peuvent déclencher des altérations rapides dans la succession végétale et par conséquent dans les fonctions des écosystèmes. De la même façon, les activités forestières peuvent également interagir fortement avec les impacts liés aux



changements climatiques en modifiant la structure et la composition des forêts (???). 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 ; 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, devraient avoir une forte influence sur la façon dont les forêts répondent aux changements climatiques car elles peuvent offrir des opportunités de colonisation, changer le rapport de force de compétition entre les espèces d'arbres pionnières et de fin de succession et faciliter l'expansion des espèces tempérées vers le nord capables de profiter des ouvertures de la canopée (???). Une perturbation combinée aux changements dans les conditions climatiques peut changer la trajectoire successione de la forêt et même la faire basculer vers un autre nouvel état altéré persistant (concept de regime shift), par exemple d'une forêt à dominance coniférienne à une forêt mixte, tel qu'observé par ?. Les perturbations telles que les feux ou les coupes pourraient alors agir comme des accélérateurs possibles de la migration future de la forêt.

Face aux nombreuses perturbations et étant donné la longue échelle temporelle des processus de dynamique forestière, il semble incontournable que les forêts soient de plus en plus en déséquilibre. Par conséquent, la réponse des forêts aux futurs changements climatiques dépendra et interagira avec des dynamiques de transition déjà en cours. 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.

## 0.6. Enjeux et importances

La question des effets des CC sur la dynamique forestière soulève de nombreux enjeux. La gestion de la biodiversité est un enjeu majeur... La gestion actuelle repose grandement sur une conception statique de la biodiversité dans un climat stable. Par exemple, l'aménagement écosystémique des forêts se base sur des états de références historiques (Egan & Howell, 2001), comme les forêts en place avant la colonisation européenne et l'exploitation industrielle : les forêts précoloniales ou préindustrielles. "L'utilisation d'états de références historiques pour l'aménagement écosystémique comporte des limites. Dans le contexte de changements climatiques, une utilisation « stricte » des caractéristiques d'écosystèmes du passé comme états de référence pourrait aboutir à des écosystèmes forestiers non viables dans le futur (Choi et al., 2008)." De plus, l'aménagement forestier repose également sur des modèle 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 les aires de protection et la probabilité de perturbation par les feux, les insectes et les maladies. Cependant, ce calcul fait des prédictions à long terme et la coupe forestière dépend de ces prédictions. Or, on devine que le changement rapide du climat risque de bousculer ces prédictions. Par exemple, une espèce pourrait ne pas se renouveler après coupe. Notre capacité à prédire les effets futurs des changements climatiques sur la dynamique forestière dépend de la description et de la compréhension de ses effets passés et de son interaction avec les perturbations naturelles.

## **0.7. Contexte climatique et écologique du Québec**

### **0.7.1. Climat du Québec**

Le climat du Québec est fortement marqué par le gradient latitudinal de la température. Ce gradient de chaleur est le facteur le plus déterminant pour la composition de la végétation du Québec. Ainsi on aura, du sud vers le nord, un gradient de biodiversité qui reflète étroitement celui de la température moyenne.

### **0.7.2. Végétation et domaines bioclimatiques**

Sur une superficie totale de 1 667 712 km<sup>2</sup>, ses forêts couvrent 761 100 km<sup>2</sup>, soit près de la moitié du territoire. La nordicité de la forêt québécoise a comme conséquence la dominance des forêts résineuses sur une grande partie du territoire et la faible diversité en espèces d’arbres. En raison du fort gradient de température, les types de forêt sont également structurés latitudinalement.

La forêt boréale occupe environ 72 % du territoire québécois et sa dynamique repose sur les feux, les épidémies de tordeuse des bourgeons de l’épinette, les trouées et les chablis. Elle est composée majoritairement d’épinette noire et de sapin baumier, mais aussi de pin gris, de bouleau blanc et de peuplier faux-tremble

La forêt boréale 551 400 km<sup>2</sup>, la forêt mélangée 98 600 km<sup>2</sup> et la forêt feuillue 111 100 km<sup>2</sup>

PRINCIPALES ESSENCES D’ARBRES Forêt boréale : épinette noire, sapin baumier et bouleau blanc. Forêt mélangée : bouleau jaune et sapin baumier. Forêt feuillue : érable à sucre et bouleau jaune.

### **0.7.3. Changements climatiques au Québec**

### **0.7.4. État des forêts du Québec méridional...**

## **0.8. Objectifs**

Le principal objectif de cette thèse est de comprendre l'influence des changements climatiques et des perturbations sur les changements à long terme dans les écosystèmes forestiers tempérés. En utilisant les données d'inventaires forestiers du Québec méridional de 1970 à 2018, cette thèse s'articule autour de trois grandes questions :

- (1) Comment les changements dans les patrons spatio-temporels de mortalité et de recrutement des arbres ont-ils influencé la diversité et la composition des forêts boréales et tempérées au cours des dernières décennies ?
- (2) Et quelle est l'importance relative des facteurs liés au climat, aux perturbations humaines (coupe, pollution) et naturelles (épidémie, feu) et aux caractéristiques du peuplement qui influencent la mortalité des arbres ?
- (3) Est-ce que les interactions compétitives entre les espèces d'arbres influencent leur taux de recrutement et de mortalité ? De ces questions en découle une autre très intéressante, à savoir quelle est l'influence des changements climatiques récents combinée aux effets des perturbations sur la trajectoire des communautés forestières.

Chacun de ces objectifs est traité dans un chapitre de cette thèse (chapitres 2, 3 et 4). Les réponses à ces questions sont essentielles pour comprendre les relations entre les mécanismes locaux (interactions entre espèces) et régionaux (contraintes environnementales) qui sous-tendent les réponses des communautés aux changements environnementaux. L'étude des variations spatio-temporelles de la distribution des espèces apportera donc de nouvelles informations très utiles sur l'importance relative de ces divers mécanismes. Cette étude permettra ainsi de mettre en évidence le lien entre la dynamique forestière et les changements climatiques, en tenant compte des perturbations forestières, des interactions compétitives et des diverses contraintes à la migration.

## **0.9. sections suivantes à intégrer plus haut**

### **0.9.1. Chapitre 1 : Patrons de diversité bêta temporelle**

L'Homme est aujourd'hui la principale force gouvernant les processus écologiques faisant entrer la terre dans une nouvelle ère géologique, l'Anthropocène (?). Un nombre croissant de preuves révèle une perte de biodiversité exceptionnellement rapide au cours des derniers siècles, ce qui indique qu'une sixième extinction de masse est déjà en cours (?). D'ailleurs, ?

soulignent qu'au-delà des extinctions globales des espèces, la Terre connaît aussi un énorme épisode de déclin des populations, dont les conséquences se répercuteront sur les fonctions et les services des écosystèmes. Malgré tout, des métaanalyses récentes ont montré que bien souvent, à l'échelle locale, la biodiversité ne diminue pas et peut même parfois augmenter (??). Bien que ces résultats aient été vivement critiqués (Newbold et al. 2015 ; Gonzalez et al. 2016), il reste clair que la diversité locale (diversité  $\alpha$ ) peut montrer des tendances variées, déconnectées des tendances à plus grande échelle, même face à une extinction de masse à l'échelle globale. Dans tous les cas, il est généralement admis qu'il y a eu des changements importants dans la composition des communautés (diversité  $\beta$  ; Vellend et al. 2013 ; Dornelas et al. 2014 ; Newbold et al. 2015), impliquant à la fois des pertes et des gains d'espèces (Wardle et al. 2011). Ainsi, afin de mieux comprendre l'effet des changements anthropiques sur la biodiversité, nous devons examiner parallèlement la diversité  $\alpha$  et  $\beta$ , ainsi que les composantes sous-jacentes de ces changements, les pertes et les gains d'espèces.

Des travaux récents ont attiré l'attention sur le gain en compréhension lorsque la diversité  $\beta$  est partitionnée en ses composantes sous-jacentes (????). De telles analyses permettent de quantifier les contributions de différents processus écologiques à la diversité  $\beta$ . ? ont développé une méthode pour partitionner la diversité  $\beta$  temporelle en composantes de pertes et de gains en espèces, et l'ont appliquée aux communautés de mollusque se rétablissant après des essais nucléaires. Cette méthode offre la possibilité 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.

Le chapitre 1 de la thèse vise à répondre à deux objectifs principaux liés à la fois aux tendances temporelles de la biodiversité dans les forêts de l'écotone boréal-tempéré au cours des dernières décennies et à l'application de nouvelles méthodes d'analyse de diversité  $\beta$  temporelle. Spécifiquement : quelles sont les tendances temporelles de diversité  $\alpha$  et  $\beta$  des forêts ? Comment les forêts ont-elles changé en termes de mortalités et de recrutements ? Est-ce que ces changements sont constants pour différents groupes d'espèces et de régions ? Selon mes hypothèses, il n'y aura pas de tendance temporelle particulière au niveau de la diversité  $\alpha$ . Inversement, il y aura une augmentation de la diversité  $\beta$  au cours du temps qui sera provoquée principalement par une augmentation des mortalités, attribuables à l'action concomitante de multiples perturbations, qui ne sera pas compensée par des recrutements.

En utilisant les données d'inventaires forestiers du Québec méridional (?), ces questions seront étudiées, dans un premier temps, en quantifiant les tendances temporelles de diversité  $\alpha$ , mesurée comme un changement dans la richesse locale, et de diversité  $\beta$ , mesurée comme un changement dans la composition des communautés. Et dans un deuxième temps, en analysant les composantes sous-jacentes d'un indice de diversité  $\beta$  temporelle (TBI ; Temporal

Beta Diversity Index ; Legendre & Salvat 2015), soit les mortalités et les recrutements. En accordant une attention accrue aux tendances de la diversité  $\beta$ , ce travail pourra révéler des tendances précédemment imperceptibles sous l'angle de la diversité  $\alpha$  seule et aidera 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.

### **0.9.2. Chapitre 2 : Tendances et causes de mortalités dans les forêts tempérées**

La mortalité et le recrutement des arbres sont les moteurs principaux de la dynamique forestière à long terme et leur variation peut entraîner des changements marqués dans la composition et la structure des communautés. Cependant, nous avons actuellement peu d'informations quantitatives sur la variation géographique de ces taux et l'importance relative des causes de la mortalité des arbres.

Plusieurs études récentes ont montré une augmentation des taux de mortalité des arbres dans le temps associée à l'augmentation des températures et des sécheresses (????). Malgré l'importance indéniable du climat à l'échelle régionale sur ces tendances, étonnamment peu d'attention a été accordée aux autres causes possibles de mortalités qui peuvent interagir avec le climat. Par exemple, Dietze et al. (2011) ont révélé que les polluants atmosphériques (particulièrement les dépôts acides) avaient un effet particulièrement élevé, plus grand que l'effet du climat, sur les taux de mortalité des arbres des forêts de l'est de l'Amérique du Nord. De même, les processus endogènes associés au développement des peuplements forestiers, tels que le stade de succession et la compétition, peuvent avoir une grande influence sur la dynamique, mais ont été largement ignorés puisque de nombreuses études sur l'effet des changements climatiques sur la mortalité excluent de facto les forêts qui ont été perturbées. Des études dans l'Ouest Canadien ont ainsi montré que l'effet des changements climatiques sur les tendances temporelles de mortalité des arbres était nettement plus important dans les jeunes forêts que dans les forêts matures (Luo & Chen 2013 ; Zhang et al. 2015). La contribution relative de ces facteurs pourrait aussi varier entre la forêt boréale et la forêt tempérée puisque leur dynamique naturelle est très différente ; la dynamique des forêts boréales est gouvernée par des perturbations à grandes échelles, comme les feux, les épidémies et la coupe, tandis que la dynamique des forêts tempérées est plutôt dominée par des perturbations très locales de type trouée (?). La quantification des contributions relatives de différentes causes de mortalité des arbres est cruciale non seulement pour mieux comprendre et anticiper les changements dans la dynamique forestière, mais aussi pour mieux informer les modèles qui se basent sur la démographie.

Les taux typiques de mortalité des arbres sont faibles (de l'ordre de 0.1 à 2% par l'année) de sorte qu'estimer leur variation de manière fiable requiert de grands échantillons

et de longues périodes d'échantillonnage. Les inventaires forestiers représentent une occasion unique d'étudier les changements démographiques à long terme. Dans le chapitre 2, les tendances et les causes des changements démographiques (mortalités et recrutements) des populations d'arbres au cours des quatre dernières décennies seront analysées. Je m'intéresse à trois questions : 1. Est-ce que les taux de mortalité ou de recrutement ont changé systématiquement dans les forêts du Québec méridional au cours des quatre dernières décennies ? 2. Si les taux démographiques ont changé, les changements sont-ils constants entre les différents groupes d'espèces (boréales, tempérées et pionnières) et entre les régions ? Et enfin, 3. Quelles sont les causes probables de ces changements démographiques et quelle est l'importance relative des effets endogènes (développement du peuplement, succession) et des effets exogènes (climat, perturbations naturelles et humaines) sur la mortalité individuelle des arbres ? Selon mes hypothèses, avec les changements climatiques, on observera une augmentation du recrutement des espèces tempérées particulièrement en zone de forêts mixtes, et, inversement, une augmentation de la mortalité des espèces boréales. Toutefois, comme la majorité des mortalités seront principalement causées par des perturbations directes, comme la coupe et les feux, il y aura aussi une augmentation des espèces pionnières.

La probabilité de mortalité annuelle sera analysée par un modèle de régression logistique avec divers prédicteurs environnementaux, incluant des variables liées aux caractéristiques du peuplement (âge, surface terrière, densité), des variables climatiques (température annuelle moyenne, précipitation annuelle totale) et des variables liées aux perturbations humaines (e.g., coupes forestières) et naturelles (épidémies d'insecte, feux).

### **0.9.3. Chapitre 3 : Influence des interactions compétitives sur la dynamique de migration des arbres en forêts tempérées**

Bien qu'un important déplacement des niches climatiques soit anticipé d'ici la fin du siècle, les approches de modélisation utilisées à ce jour sont majoritairement incapables de projeter le rythme auquel les espèces forestières répondront aux changements climatiques, car les contraintes à la migration sont encore peu connues. Une des hypothèses importantes avance que la compétition par les espèces résidentes pourrait freiner l'établissement des espèces migratrices (Svenning et al. 2014). Cependant, l'effet des interactions biotiques sur la dynamique d'expansion d'aires de répartition des arbres n'a pas reçu suffisamment d'attention et jusqu'à maintenant les études empiriques sur le sujet sont principalement issues d'expériences de transplantation (Hillerislambers et al. 2013 ; Brown & Vellend 2014).

Les perturbations pourraient moduler la vitesse de réponse des forêts aux changements climatiques en diminuant ou éliminant la compétition par les espèces résidentes, créant ainsi des opportunités de colonisation pour les espèces d'arbres tempérés (Xu et al. 2012 ; Woodall et al. 2013 ; Vanderwel & Purves 2014). Les perturbations pourraient donc accélérer

les changements de composition dans les forêts ou même les faire basculer d’une dominance coniférienne à une composition mixte (regime shift). En plus de pouvoir accélérer la vitesse de transition, les perturbations pourraient influencer différenciellement les espèces en raison du compromis compétition-colonisation. Par exemple, les compétiteurs inférieurs pourraient être favorisés (du moins à court terme) grâce à leur meilleure capacité de colonisation leur permettant d’atteindre les milieux récemment perturbés (Gilman et al. 2010). Pour l’instant, l’effet des perturbations sur les capacités de colonisation des espèces migratrices en réponse aux changements climatiques a été étudié surtout par modélisation à l’échelle régionale (Scheller & Mladenoff 2005 ; Vanderwel & Purves 2014) et empiriquement à l’échelle locale (Leithead et al. 2010). À l’échelle régionale, Woodall et al. (2013) n’ont pas trouvé de différence dans les limites nord de répartition des semis et des arbres adultes entre les sites perturbés et non perturbés aux États-Unis, mais ils n’avaient que 5 ans d’intervalle.

S’il y a d’autres contraintes abiotiques que le climat aux limites 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. Certaines études expérimentales suggèrent, par exemple, que les propriétés du sol peuvent freiner la germination et la croissance des semis (Brown & Vellend 2014 ; Eskelinen & Harrison 2015 ; Collin et al. 2017). Ainsi, même si les contraintes climatiques sont relâchées pour une espèce donnée et que la compétition est éliminée par une perturbation, il est possible que l’habitat ne soit tout de même pas adéquat (Beauregard & De Blois 2014). Ces contraintes biotiques liées à la compétition et abiotiques liées aux propriétés du sol pourraient donc freiner ou empêcher la migration des espèces tempérées et contribuer au déséquilibre entre la répartition géographique et la niche climatique potentielle des espèces.

Au chapitre 3, je vais évaluer l’importance relative des facteurs non climatiques sur la dynamique de colonisation et d’extinction des arbres dans les forêts tempérées, particulièrement à la limite de leur aire de répartition. Je tenterai de répondre aux questions suivantes : Est-ce que la compétition (mesurée par un effet densité-dépendant des espèces résidentes sur l’espèce migratrice) influence les probabilités de colonisation des arbres ? Ou est-ce plutôt l’effet des propriétés du sol qui freine la probabilité de colonisation ? Si la compétition est importante, est-ce que les perturbations permettent d’accélérer le taux de recrutement des espèces tempérées à la limite nord de leur distribution ? Selon mes hypothèses, l’effet combiné de la compétition et des propriétés du sol sur les espèces tempérées migratrices sera soutenu en marge de leur aire de répartition, mais les perturbations faciliteront l’établissement de ces espèces en diminuant la compétition. Aussi, cette diminution de la compétition avantagera différenciellement les espèces selon leurs traits, et le gain sera plus grand pour les espèces de début de succession.

Dans ce chapitre, un modèle basé sur la théorie des métapopulations et des métacommunautés me permettra de modéliser la dynamique d’assemblage des communautés locales en

prenant en considération la manière dont la compétition, le sol et les perturbations peuvent faciliter ou entraver la migration des arbres via leurs effets sur la démographie. Le modèle classique sera étendu de façon à ce que la probabilité de colonisation/recrutement et d'extinction/mortalité d'une espèce soit conditionnelle aux variables climatiques (Talluto et al. 2017), édaphiques et à la composition de la communauté.