

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

2 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

Résumé	5
Abstract	7
Liste des tableaux	11
Table des figures	13
Liste des sigles et des abréviations.....	15
Remerciements	17
Introduction	19
0.1. L'écologie à l'ère de l'Anthropocène	19
0.2. Changements climatiques	19
0.3. Réponses des communautés forestières aux changements climatiques.....	21
0.3.1. La course vers le nord.....	21
0.3.2. Changement de communautés.....	22
0.3.3. Réponses démographiques.....	22
0.4. Délais de réponse et déséquilibre	22
0.5. Contraintes à la migration	23
0.5.1. Interactions biotiques	23
0.5.2. Propriétés du sol.....	25
0.5.3. Interaction entre changements climatiques et perturbations.....	26
0.6. Enjeux et importances	27
0.7. Contexte climatique et écologique du Québec.....	27
0.7.1. Climat du Québec	27
0.7.2. Végétation et domaines bioclimatiques	28
0.7.3. Changements climatiques au Québec	28
0.7.4. état des forêts du Québec méridional.....	28

0.8. Objectifs	28
0.9. sections suivantes à intégrer plus haut	29
0.9.1. Chapitre 1 : Patrons de diversité bêta temporelle	29
0.9.2. Chapitre 2 : Tendances et causes de mortalités dans les forêts tempérées ..	30
0.9.3. Chapitre 3 : Influence des interactions compétitives sur la dynamique de migration des arbres en forêts tempérées	32
First Article. Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate-boreal ecotone	35
1. Introduction	37
2. Methods	39
2.1. Study area	39
2.2. Environmental variables	40
2.3. Analysis	42
2.3.1. β diversity	42
2.3.2. Assessing the relative importance of drivers of community changes	43
2.3.3. Functional index of community change	43
3. Results	45
3.1. Temporal β diversity	45
3.2. Drivers of temporal changes	47
3.3. Changes in community temperature and shade indices	48
4. Discussion	52
4.1. Impact of disturbances on tree community changes	52
4.2. Climate-induced change in tree community	52
4.3. Feedback between climate change and disturbances	53
4.4. Species contributions to community thermophilization	54
4.5. Long-term perspectives for the temperate-boreal ecotone	55
4.6. Data Accessibility Statement	56
Bibliography	57
Appendix A	71
A.1. Supplementary Tables	71
A.2. Supplementary Figures	75

Liste des tableaux

1	Description of the predictors used in the multiple linear regression models. See Table A.2 for details about disturbance types.	41
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.	71
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.	73
A.3	List of R packages used for analyses.	74

Table des figures

1	Locations of the 6281 forest inventory plots in meridional Québec, Canada	40
2	Maps of gains and losses in tree abundances.....	46
3	Frequency distributions of temporal β diversity in forests plots by bioclimatic domains	47
4	Slope coefficients from multiple regression models of temporal β diversity	48
5	Thermophilization (change in community temperature index) and successional process (change in community shade index) of forests for different levels of disturbance.....	50
6	Individual species contributions, through gains and losses, to thermophilization of forest communities.....	51
A.1	Temporal trends in growing season temperatures	75
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.	76
A.3	Equations to compute the temporal β 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 $\beta = 2 + 4/(9 + 2 + 4) = 0.4$	77

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>
STI	Indice de température des espèces, de l'anglais <i>Species Temperature Index</i>

TBI

Indice de diversité beta temporelle, de l'anglais *Temporal Beta diversity Index*

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). 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 soulèvent 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 (CO₂) 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 dirigeions. 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^e 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, 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, comme la phénologie, la croissance, la survie et la régénération des espèces (Saxe *et al.*, 2001). Si les espèces ne peuvent s'adapter localement aux nouvelles conditions environnementales, elles devront se déplacer (Aitken *et al.*, 2008). Certaines projections suggèrent que les niches climatiques optimales de nombreuses espèces d'arbres devraient se déplacer 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), 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 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 (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. Réponses des communautés forestières aux changements climatiques

0.3.1. La course vers le nord

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 (Jump *et al.*, 2009; Boulanger *et al.*, 2017). 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. 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 (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 et les espèces de sous-bois de près de 40 m (Savage et Vellend, 2015). 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, 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.

0.3.2. Changement de communautés

0.3.3. 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 Allen *et al.*, 2010). 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 (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 dynamique des forêts 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).

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 (Sexton *et al.*, 2009; Schurr *et al.*, 2012; Thuiller *et al.*, 2013; Snell *et al.*, 2014). 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 (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 (Zhu *et al.*, 2012; Woodall *et al.*, 2013; Vissault, 2016; Sittaro *et al.*, 2017). 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 (Sittaro *et al.*, 2017).

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 pourraient expliquer le haut niveau d'inertie des forêts malgré les changements de climat (Vissault, 2016). 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 (Pulliam, 2000; Jackson et Sax, 2010; Schurr *et al.*, 2012). 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现实的 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 (Holt, 2009). 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 (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).

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 (Soberón, 2007). 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 (**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 (Kissling et Schleuning, 2015). 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 ; Gilman *et al.*, 2010). 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 (Cazelles *et al.*, 2016b), 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 (Meier *et al.*, 2012). 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 Meier *et al.* (2012)]. Les interactions biotiques sont de plus en plus reconnues comme étant un facteur clé influençant la distribution des espèces à grande échelle (Meier *et al.*, 2010; Blois *et al.*, 2013; Wisz *et al.*, 2013; Svenning *et al.*, 2014; Cazelles *et al.*, 2016a).

Comme la répartition géographique d'une espèce dépend de nombreux facteurs environnementaux, ainsi que des limites de dispersion et des contingences historiques (Pulliam, 2000; Holt, 2009; Godsoe, 2010), 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 (Svenning *et al.*, 2014). 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 (Goldblum et Rigg, 2010; Lafleur *et al.*, 2010; Brown et Vellend, 2014). 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 (Goldblum et Rigg, 2010). 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'érable à sucre via un débalancement 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 (Laganière *et al.*, 2010). 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 (Chen *et al.*, 2009; Laquerre *et al.*, 2009). La présence de cette espèce décidue induit des changements physicochimiques et accélère les taux de décomposition de la matière organique (Légaré *et al.*, 2005; Laganière *et al.*, 2010). 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 (Keane *et al.*, 2013; Gauthier *et al.*, 2015; Bergeron *et al.*, 2017; Boulanger *et al.*, 2017), 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 (Scheller et Mladenoff, 2005; Bergeron *et al.*, 2017; Boulanger *et al.*, 2017). 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 (Xu *et al.*, 2012; Woodall *et al.*, 2013; Vanderwel et Purves, 2014). Une perturbation combinée aux changements dans les conditions climatiques peut changer la trajectoire successionnelle 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 Boucher *et al.* (2006). 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 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 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 km², ses forêts couvrent 761 100 km², 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 km², la forêt mélangée 98 600 km² et la forêt feuillue 111 100 km²

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 (Crutzen, 2002). 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 (Ceballos *et al.*, 2015). D'ailleurs, Ceballos *et al.* (2015) 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 (Vellend *et al.*, 2013; Dornelas *et al.*, 2014). Bien que ces résultats aient été vivement critiqués (Newbold *et al.* 2015 ; Gonzalez *et al.* 2016), il reste clair que la diversité locale (diversité α) 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 β ; 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 α et β , ainsi que les composantes sous-jacentes de ces changements, les pertes et les gains en espèces.

Des travaux récents ont attiré l'attention sur le gain en compréhension lorsque la diversité β est partitionnée en ses composantes sous-jacentes (Baselga, 2010; Podani *et al.*, 2013; Legendre, 2014, 2019). De telles analyses permettent de quantifier les contributions de différents processus écologiques à la diversité β . Legendre et Salvat (2015) ont développé une méthode pour partitionner la diversité β temporelle en composantes de pertes et de gains en espèces, et l'ont appliquée aux communautés de mollusques 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 β temporelle. Spécifiquement : quelles sont les tendances temporelles de diversité α et β 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 α . Inversement, il y aura une augmentation de la diversité β 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 (MFFP, 2016), ces questions seront étudiées, dans un premier temps, en quantifiant les tendances temporelles de diversité α , mesurée comme un changement dans la richesse locale, et de diversité β , 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 β 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 β , ce travail pourra révéler des tendances précédemment imperceptibles sous l'angle de la diversité α 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 (van Mantgem et Stephenson, 2007; van Mantgem *et al.*, 2009; Allen *et al.*, 2010; Peng *et al.*, 2011). 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 (Goldblum et Rigg, 2010). 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 différemment 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 différemment 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.

First Article.

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

by

Marie-Hélène Brice¹, Kevin Cazelles², Pierre Legendre³, and Marie-Josée Fortin⁴

- (¹) Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, Canada H3C 3J7
- (²) Department of Integrative Biology, University Of Guelph, Guelph, ON, Canada N1G 2W1
- (³) Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, Canada H3C 3J7
- (⁴) 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 β diversity, gains and losses. The effects of climate and disturbances on temporal β 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 β 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 β diversity (Legendre, 2019) over 6000 resurveyed communities between a historical (1970–1980) and a contemporary (2000–2016) period. Temporal β 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 β 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 52nd parallel, since 1970 by the Ministère des forêts, de la Faune et des Parcs (Fig. 1; 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. 1), with a median of 35 years between surveys (1st quartile: 33 and 3rd quartile: 41 years).

Within each circular plot (400 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).

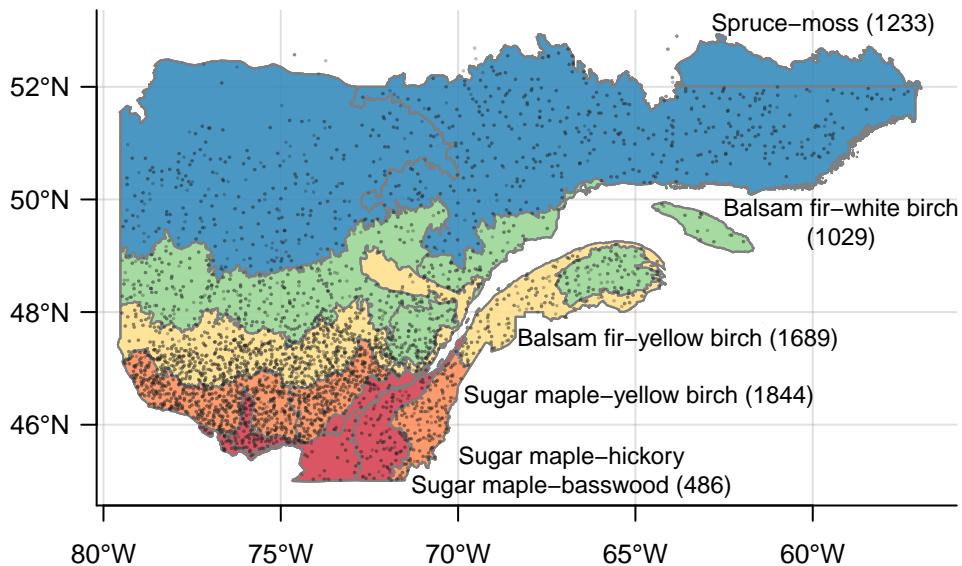


Figure 1. Locations of the 6281 forest inventory plots in meridional Québec, Canada. Colours delimit the six bioclimatic domains. The two southernmost domains (orange) were combined in our analyses. The number of forest plots in each domain is written in parentheses.

2.2. Environmental variables

The annual past climatic conditions, covering a period from 1960 to 2013, were extracted using a 2 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
Baseline conditions	
Temp, Temp ²	Mean temperature during growing season and its second order polynomial. 10-year average prior to first survey of each plot (°C).
Precip, Precip ²	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).
Climate change	
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.
Disturbances	
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. β diversity. For each plot, we computed temporal β 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 (β) 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 β 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 β 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, β 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 β , 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 (β , 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 β , 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 α 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

10th 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 km², 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 10th and 90th 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 10th and 90th 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 ΔCTI 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 ΔCTI 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 ΔCTI 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 Δ 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, Δ CSI, was computed in the same way as for Δ 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 β diversity

The mean temporal β 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. 2a). Temporal β 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 β 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 β (Fig. 2b). 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).

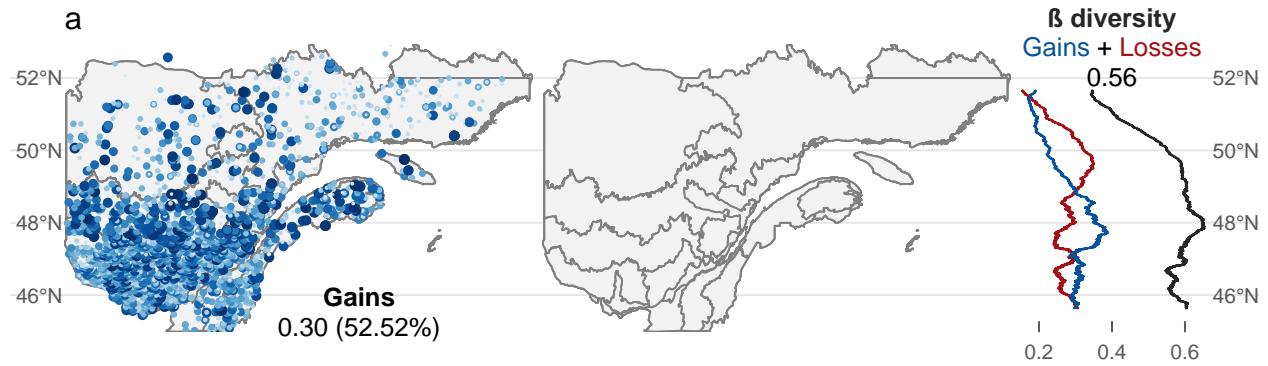


Figure 2. Maps of gains and losses in tree abundances (a) and latitudinal trends in temporal β diversity, decomposed into gains (blue) and losses (red) of boreal, pioneer and temperate trees, for different levels of disturbance (b-d). The sizes and colours of the points on the maps are proportional to the values of interest. The latitudinal trends in temporal β 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 2b-d, 3, A.2). In each domain, the β diversity values of highly disturbed forests are strongly skewed (Fig. 3). The mean temporal β 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. 3). At minor disturbance level, both boreal and temperate species groups experienced more gains than losses (Fig. 2b), while at major disturbance level, we observed a strong surge in losses of boreal tree species along with larger gains of pioneer species (Fig. 2d). In contrast, gains in temperate species were higher at moderate disturbance level (Fig. 2c). 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 β diversity (Fig. A.2).

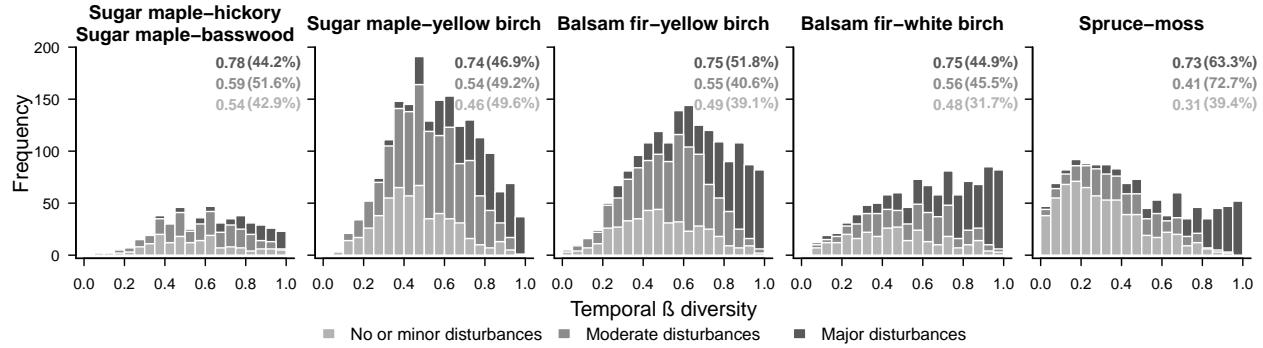


Figure 3. Frequency distributions of temporal β diversity in forests plots by bioclimatic domains. Forests of different disturbance levels are stacked on top of each other. The values written in the panels are the mean temporal β diversity values followed by the percentage of losses in parentheses. The distribution of β 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 β diversity, and 30% for both gains and losses (Fig. 4). As revealed by the variation partitioning analyses, community temporal changes were mainly driven by disturbances (R^2_{adj} for β : 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. 4d-f).

Overall, disturbances enhanced temporal β diversity, with old major harvest (Old harvest₂) being the most important driver, followed by old major natural disturbances (Old natural₂; Fig. 4a-c). Interestingly, while recent disturbances (natural and harvest) promoted losses and reduced gains, old disturbances had the opposite effect (Fig. 4b-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. 4a-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. 4a,c). Increase in precipitation (Δ Precip) favoured tree gains. Only one interaction was retained, which indicated that stronger warming (Δ Temp) mitigated the effect of recent moderate harvest (Recent harvest₁) 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 (Δ Time) reflects the fact that community change takes time.

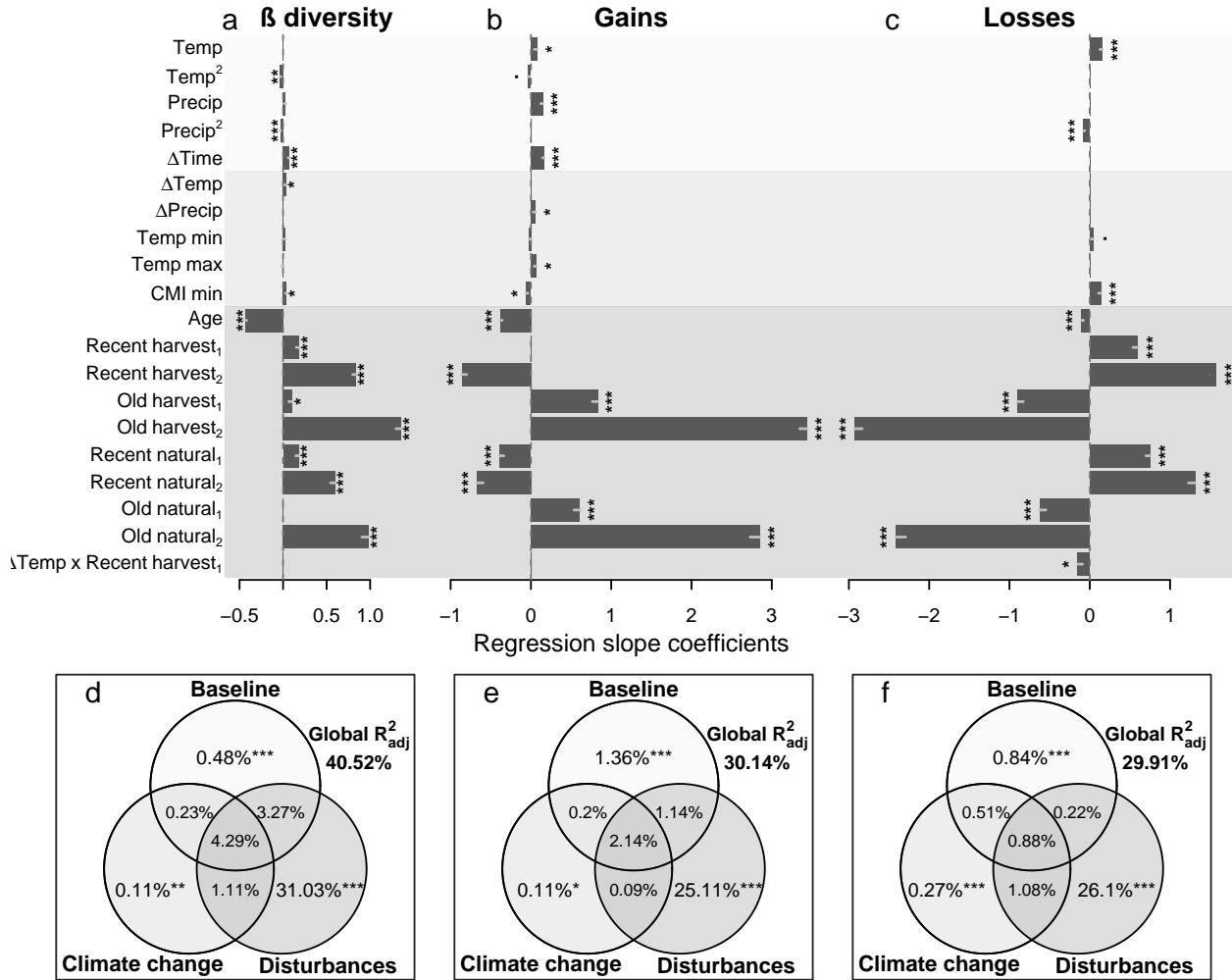


Figure 4. Slope coefficients from multiple regression models for (a) temporal β diversity, (b) species gains and (c) species losses and the corresponding variation partitioning diagrams (d, e, f). Error bars represent one standard error of the slope coefficient. For the regression models, only the selected 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 $+0.03$ $^{\circ}\text{C}/\text{decade}$ 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. 5).

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 ΔCTI at moderate disturbance than at the other levels). Moreover, the latitudinal pattern of ΔCTI varied with the disturbance level: the thermophilization in moderately disturbed forests extended further north than in undisturbed forests, exceeding 48°N , up in the balsam fir-yellow birch domain (Fig. 5b,e), while at major disturbances, thermophilization was more or less constant across the latitudinal gradient (Fig. 5c,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 ΔCSI revealed that major disturbances resulted in a large decrease in CSI (Fig. 5c; mean $\Delta\text{CSI} = -0.037$), consistent with higher gains in pioneer species (Fig. 2), while minor disturbances led to an increase in CSI (Fig. 5a; mean $\Delta\text{CSI} = +0.060$). Both influenced by disturbances, ΔCTI and ΔCSI were negatively correlated (Pearson $r = -0.2$, $p\text{-value} < 0.001$) indicating that the two ecological processes are intertwined. However, ΔCTI was more strongly correlated to gains in temperate species and losses of boreal species than to gains in pioneer species (Fig. A.2), 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. 5d-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. 5e). The positive correlation between ΔCTI and gains in temperate species in all domains, except in the spruce-moss, also corroborates the role of warm-adapted species (Fig. A.2).

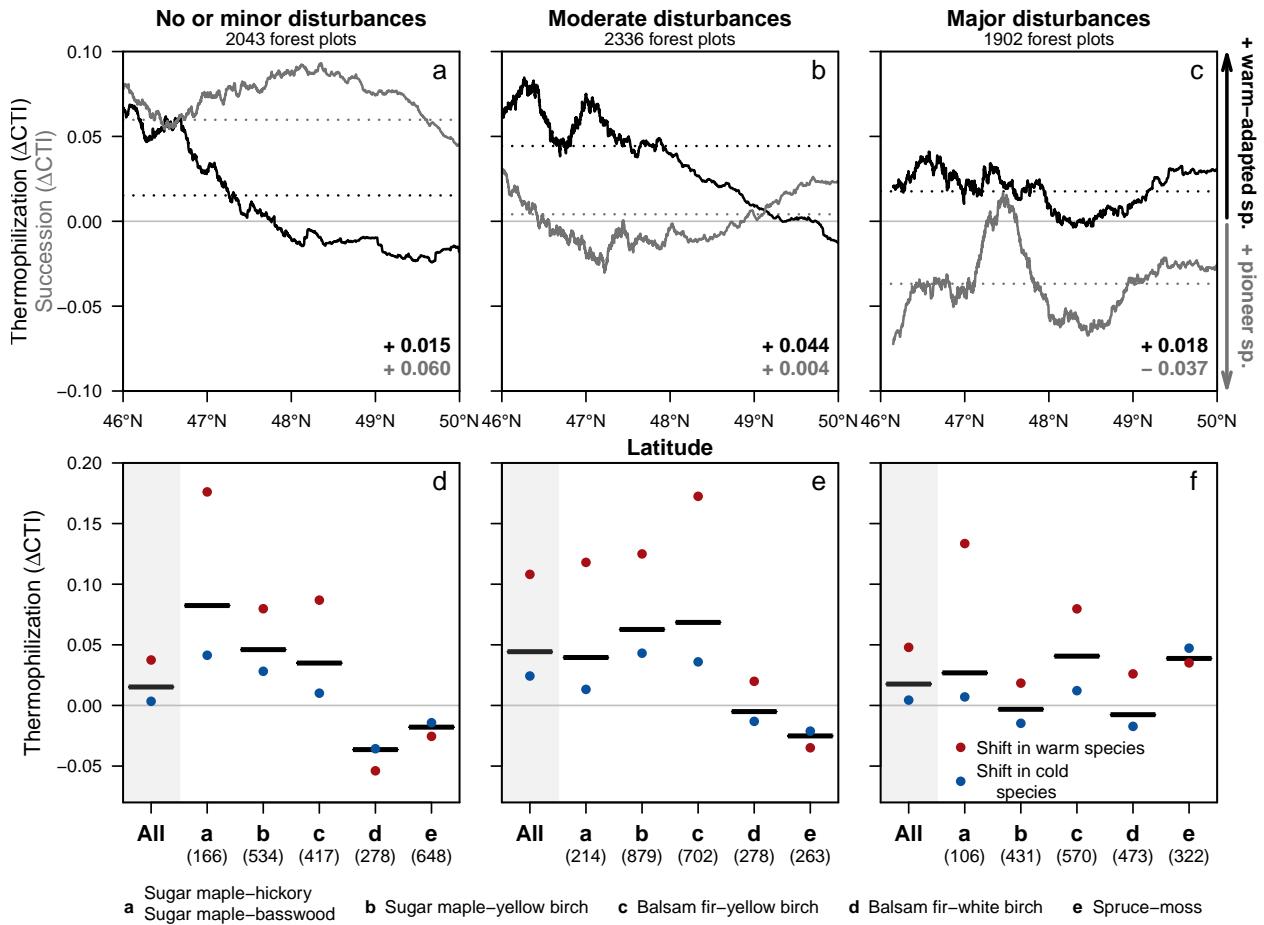


Figure 5. Thermophilization (i.e., change in community temperature index, ΔCTI) and successional process (i.e., change in community shade index, ΔCSI) of forests for different levels of disturbance. In the upper panels (a-c), the latitudinal trends in ΔCTI (black curve) and ΔCSI (grey curve) are based 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 ΔCTI (black) and ΔCSI (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. 6). 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. 6) where

their abundance has increased (Fig. A.2). In contrast, the surge in CTI north of the 49°N (spruce-moss) in highly disturbed forests (Fig. 5) was likely due to the replacement of boreal species by pioneer species (Fig. A.2), such as *Betula papyrifera* and *Salix spp.* (Fig. 6).

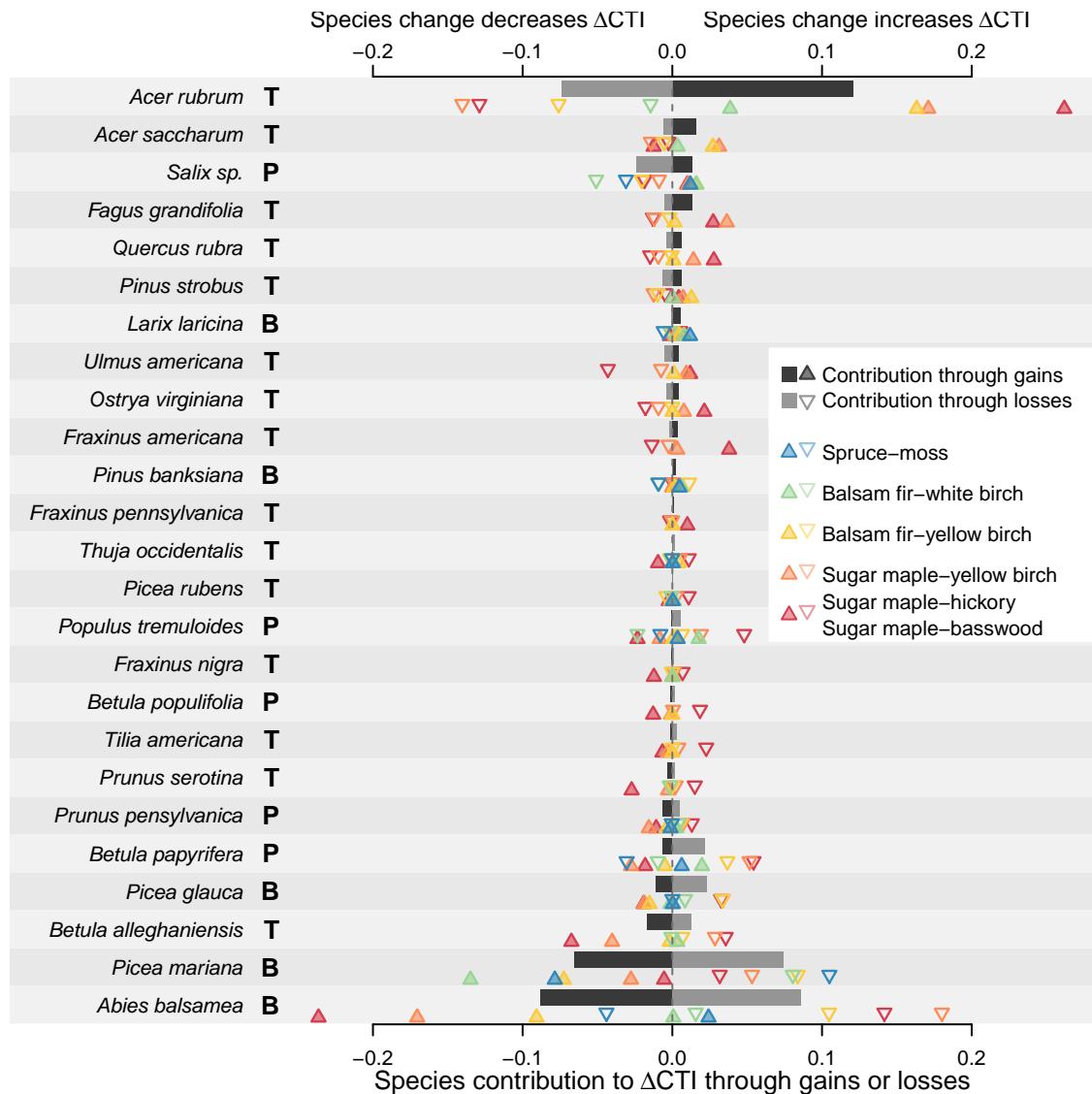


Figure 6. Individual species contributions, through gains and losses, to thermophilization of forest communities across the study area and for each bioclimatic domain. The bars represent the mean contributions of given species through gains (dark grey) or losses (light grey) across the study area, while the coloured triangles represent the mean contributions of given species through gains (filled) or losses (open) by domain. For example, the ΔCTI increased by an average of 0.12 for all plots where **Acer rubrum** has increased in abundance (dark grey bar), whereas the ΔCTI 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)boreal 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. A.2) and, when it did, it contributed to increase its CTI (Fig. 6). 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>
- 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>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D. G., Pucko, C., Siccam, 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>

- 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>
- 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>
- Blois, J. L., Zarnetske, P. L., Fitzpatrick, M. C. et Finnegan, S. (2013). Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science*, 341(6145), 499–504. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1237184>
- 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>
- 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., 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>
- Cazelles, K., Araújo, M. B., Mouquet, N. et Gravel, D. (2016a). A theory for species co-occurrence in interaction networks. *Theoretical Ecology*, 9(1), 39–48. <http://dx.doi.org/10.1007/s12080-015-0281-9>
- Cazelles, K., Mouquet, N., Mouillot, D. et Gravel, D. (2016b). On the integration of biotic interaction and environmental constraints at the biogeographical scale. *Ecography*, 39(10), 921–931. <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.01714>
- 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>
- Chen, H. Y., Vasiliauskas, S., Kayahara, G. J. et Ilisson, T. (2009). Wildfire promotes broadleaves and species mixture in boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 257(1), 343–350. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.022>
- 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>
- 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>
- 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*.
- 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., Héault, 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., Arets, 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>
- 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>

- 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>
- 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.
- Hijmans, R. J. (2018). *Raster: Geographic Data Analysis and Modeling*.
- 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., 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.0030-1299.2005.13922.x>

doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13147.x

- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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*.
- Laquerre, S., Leduc, A. et Harvey, B. D. (2009). Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Écoscience*, 16(4), 483–491. <http://dx.doi.org/10.2980/16-4-3252>
- 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>
- Legendre, P. et Salvat, B. (2015). Thirty-year recovery of mollusc communities after nuclear experimentations on Fangataufa atoll (Tuamotu, French Polynesia). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1810), 20150750. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0750>
- 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>
- Louthan, 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>

- 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>
- Meier, E. S., Kienast, F., Pearman, P. B., Svenning, J.-C., Thuiller, W., Araújo, M. B., Guisan, A. et Zimmermann, N. E. (2010). Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography*, 33(6), 1038–1048. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06229.x>
- 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., Szoebs, 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>
- 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)
- Podani, J., Ricotta, C. et Schmera, D. (2013). A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecological Complexity*, 15, 52–61. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.03.002>
- 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>
- Pulliam, H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349–361. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- 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>
- 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>
- Scheller, R. M. et Mladenoff, D. J. (2005). A spatially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in northern Wisconsin, USA. *Global Change Biology*, 11(2), 307–321. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00906.x>
- 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., 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>
- Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L. et Rice, K. J. (2009). Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 415–436. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- 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>
- Snell, R. S., Huth, A., Nabel, J. E. M. S., Bocedi, G., Travis, J. M. J., Gravel, D., Bugmann, H., Gutiérrez, A. G., Hickler, T., Higgins, S. I., Reineking, B., Scherstjanoi, M., Zurbiggen, N. et Lischke, H. (2014). Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. *Ecography*, 37(12), 1184–1197. <http://dx.doi.org/10.1111/ecog.00580>
- 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>
- 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., Gravel, D., Holt, R. D., Schurr, F. M., Thuiller, W., Münkemüller, T., Schiffers, K. H., Dullinger, S., Edwards, T. C., Hickler, T., Higgins, S. I., Nabel, J. E. M. S., Pagel, J. et Normand, S. (2014). The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography*, 37(12), 1198–1209. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00574.x>
- 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>
- Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schiffers, K. et Gravel, D. (2013). A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters*, 16, 94–105. <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12104>
- van Mantgem, P. J. et Stephenson, N. L. (2007). Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters*, 10(10), 909–916. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01080.x>
- 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., 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.0030-1299.2007.15559.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.
- 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>
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D. A., Aastrup, P. et Svenning, J.-C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1), 15–30. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- 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>
- 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

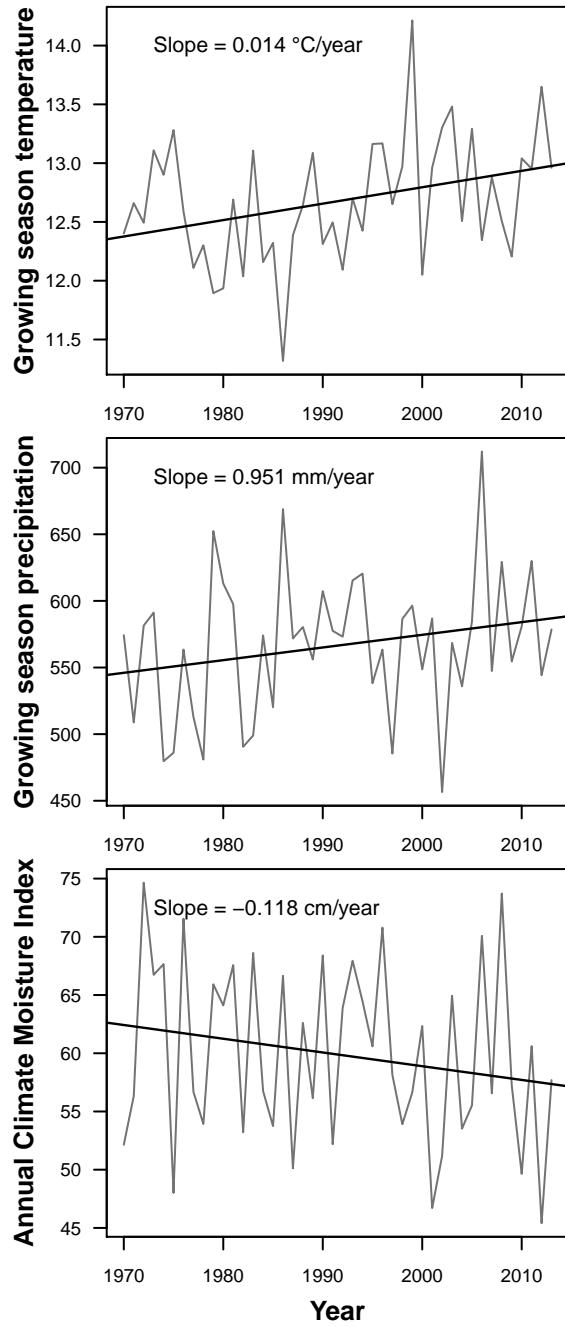


Figure A.1. Temporal trends in growing season temperatures (top), total growing season precipitation (middle) and annual climate moisture index (bottom). Grey lines represent averaged climate values across the 6281 studied forest plots. Straight black lines show the fitted least-squared linear regression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

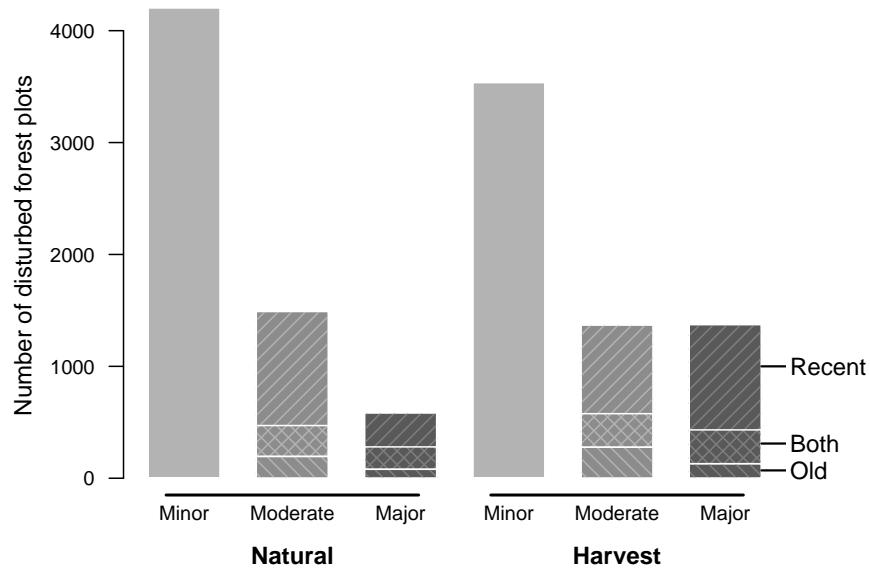


Figure A.2. Frequency of forest plots by disturbance type (natural disturbances and harvest), level of intensity (minor, moderate, major) and timing (old refers to disturbances that occurred before the study period whereas recent disturbances occurred during the study period). The three columns in each 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.

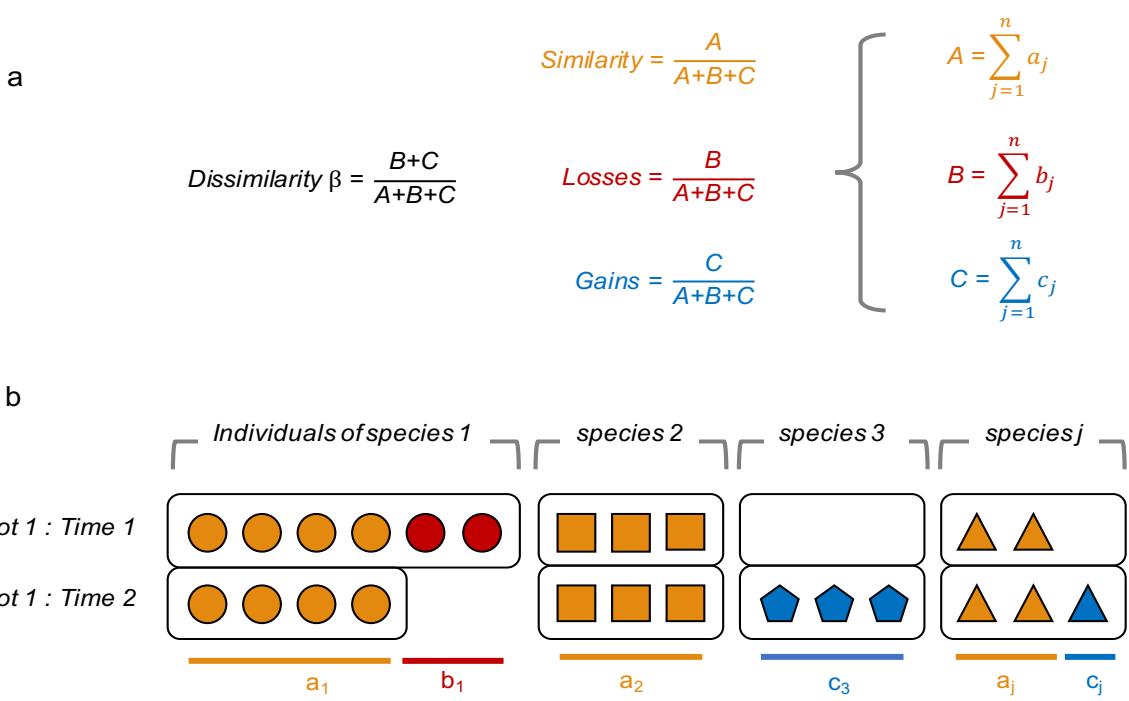


Figure A.3. Equations to compute the temporal β diversity index, as well as its components, using the Ružička coefficient for abundance data (a) and an example (b) where the tree composition of a single forest plot is compared between two surveys, t_1 and t_2 . In the example, each of the n species is 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 $\beta = 2 + 4/(9 + 2 + 4) = 0.4$.

