



# BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE  
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

## Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

## Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

DYNAMIQUE D'EXPANSION DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE (*POPULUS  
TREMULOIDES*) DANS LA FORÊT BORÉALE CONIFÉRIENNE DE LA  
CEINTURE D'ARGILE

THÈSE  
PRÉSENTÉE  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
MATHILDE MARCHAIS

OCTOBRE 2023

## REMERCIEMENTS

« Un doctorat, c'est difficile ! ». Voilà une phrase que j'avais beaucoup entendue avant de me lancer dans ce périple, et que je peux moi aussi énoncer maintenant que j'arrive à la fin. Mais un aspect certainement plus important, c'est que le travail de longue haleine que représente un doctorat ne s'effectue fort heureusement pas seul. Je tiens donc à remercier sincèrement toutes les personnes qui ont contribué à cette thèse. Tout d'abord, je remercie mes directeurs Yves Bergeron et Dominique Arseneault pour leur confiance et leur aide indispensable tout au long de ce projet, mais également pour leur soutien et leur compréhension face aux aléas de la vie. À ce titre, je tiens aussi à remercier tout le personnel de soutien aux étudiants de l'UQAT et de l'UQAR, qui font un travail formidable pour guider et aider au mieux les étudiants; un merci tout particulier à Danièle Laporte et à Étienne Michaud pour leur gentillesse, leur compréhension, leur implication et leur efficacité ! Je remercie également Osvaldo Valeria et Annie DesRochers pour leur aide et leurs conseils lors de l'acquisition de certaines données de cette thèse. J'adresse également un grand merci à Danielle Charron et à Raynald Julien pour leur support indispensable lors des travaux de terrain, et qui, disons-le, font preuve d'une ingéniosité sans pareille pour régler les problèmes *via* le système D.

Le terrain est bien souvent un aspect primordial d'un travail de recherche, et à ce titre, je me dois de remercier deux autres personnes qui m'ont permis de mener ces travaux à bien, Todor Minchev et Joëlle Boutin. Todor, merci pour ta bonne humeur et ta patience lors de nos multiples crevaisons (un nombre record...), et pour tes talents de conducteur sur les chemins, tous plus impraticables les uns que les autres, que nous avons arpenté. Joe Bout ! Un immense merci pour ton énergie remarquable, ton enthousiasme inébranlable et ton implication continue au cours des trois mois

d'échantillonnage intensif. Les « tunes de pick-up », les épisodes épiques de la « SPATULE !!! » et du saule brisé, nos rencontres avec les ours, notre aversion partagée pour les aulnes et nos chutes d'épuisement dans les fossés sont autant de souvenirs impérissables ! J'espère que notre livre « Anecdotes de terrain – Volume 1 : grosse Bertha » légué aux prochains étudiants sur le terrain sera poursuivi, ou, à défaut, qu'ils prendront au moins autant de plaisir à le lire que nous en avons eu à l'écrire. Encore une fois, un immense merci à vous deux pour votre aide inestimable lors de ces étés !

Je tiens également à remercier Diary Gaspard pour son accueil et son aide dans les serres du campus d'Amos, et bien entendu un grand merci aussi à toutes les personnes qui ont fait du presbytère de Villebois un lieu si vivant et agréable, Maïsa, Juanita, Samuel, Carla, Ange-Marie et Raphaël. Je souhaite aussi adresser un merci tout particulier à Marie, sans qui la FERLD ne serait pas la même, et qui pense toujours à nourrir en cachette les exilés de Villebois. Mais chut... personne ne doit le savoir !

Je tiens également à remercier mes amis et collègues du laboratoire d'écologie historique et de dendrochronologie, Tasneem, Zahed, Feng et Nadège. Tas, tu as fini ta thèse trop tôt à mon goût, mais sûrement pas au tien... J'aurais aimé te garder un peu plus longtemps avec nous au labo ! Nadège, Feng et Zahed, nous avons vécu une situation assez particulière, liée à une certaine pandémie, qui a fait que nous avons passé beaucoup moins de temps ensemble que nous l'aurions dû. J'ai néanmoins pris beaucoup de plaisir à partager du temps avec vous. Merci à vous trois pour votre gentillesse, votre bonne humeur et votre bienveillance, notamment vis-à-vis de mes piètres compétences en anglais. Merci aussi, Nadège, pour les traductions français-anglais et anglais-français qui ont grandement facilité les échanges. Je suis sûre que vous parlez parfaitement français maintenant, Feng et Zahed, vu les progrès incroyables que vous aviez faits en très peu de temps. Quant à moi, ce n'est toujours pas ça l'anglais, mais promis, je vais m'y mettre !

Mes derniers remerciements vont à la famille française, suisse et québécoise. Tout d'abord, à ma mère, mon frère, ma tante et mon père, merci pour votre soutien et vos encouragements durant toutes ces années, ainsi qu'à l'intérêt porté à mon travail, même si je ne suis pas sûre que vous ayez tout retenu (Attention ! Interrogation surprise !!). Je suis désolée de ne pas avoir réussi à être aussi présente que je l'aurais dû en cette fin de thèse, mais sachez que je pense à vous. À Marie-Claire, Rüdiger et Carla, merci pour votre soutien et votre formidable accueil au sein de votre famille. Merci aussi de me laisser Kevin ! Il n'est pas si mal comme garçon... À Sophie, Yohan, Élodie, Martin, Sarah et Gaël, merci pour toutes ces années à partager des délires stupides, ou étonnamment pertinents. Attendez une seconde... c'est déjà arrivé ça ? Plus sérieusement, merci d'abord et avant tout d'être toujours présent en cas de besoin, et ceux, peu importe le sujet. Je vous aime les amis ! Oui, je me permets des extravagances dans mes remerciements de thèse !! Finalement, à mon compagnon, Kevin. Il y a beaucoup trop de choses à dire sur toute l'aide que tu m'apportes au quotidien, alors je vais essayer de faire simple. Merci d'être là et d'être toi ! Merci de m'endurer, de m'encourager et de me reconforter ! Après cette dernière année, je n'aurais jamais réussi à me reconcentrer sur ma thèse sans ton soutien. Aussi, je veux que tu saches que, même si l'avenir est loin d'être dégagé, et qu'il ne le sera peut-être jamais, il est moins effrayant à tes côtés. Cette thèse t'est dédiée.



## AVANT-PROPOS

Cette thèse est rédigée sous forme d'articles. Elle est composée de trois articles formant le corps du document, et complétée d'une introduction et d'une conclusion générales. Le premier article est publié, le second et le troisième sont en préparation pour soumission.

Chapitre 2. Marchais, M., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2022). The rapid expansion of *Populus tremuloides* due to anthropogenic disturbances in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(7), 991-1001. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0082>

Chapitre 3. Marchais, M., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (en préparation). Do forest roads act as habitat or dispersal corridors for *Populus tremuloides* in the boreal forest of eastern Canada?

Chapitre 4. Marchais, M., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (en préparation). Chemins forestiers, épaisseur de la couche organique et expansion de *Populus tremuloides* dans la forêt boréale.

En tant que principale contributrice à la collecte et à l'analyse des données, ainsi qu'à la rédaction des manuscrits, je suis la première auteure de tous les chapitres. Mes directeurs Yves Bergeron et Dominique Arseneault ont conçu le projet, supervisé toutes les étapes de sa réalisation, et contribué à l'amélioration de l'ensemble du manuscrit.





## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	vii
LISTE DES FIGURES .....	xiii
LISTE DES TABLEAUX .....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xix
RÉSUMÉ .....	xxi
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
1.1 La forêt boréale canadienne .....	1
1.1.1 Présentation .....	1
1.1.2 Importance écologique et socio-économique .....	2
1.2 Les menaces liées aux changements globaux .....	3
1.2.1 Les activités anthropiques : changements de régime de perturbations et d'utilisation des terres .....	3
1.2.2 Les impacts directs et indirects des changements climatiques .....	5
1.2.3 Les enjeux de composition .....	6
1.3 Le peuplier faux-tremble .....	6
1.3.1 Les causes potentielles de l'expansion du tremble .....	7
1.3.2 Les contraintes à l'expansion du tremble .....	10
1.4 Objectifs .....	12
CHAPITRE II THE RAPID EXPANSION OF <i>POPULUS TREMULOIDES</i> DUE TO ANTHROPOGENIC DISTURBANCES IN EASTERN CANADA .....	15
2.1 Abstract .....	16
2.2 Résumé .....	17
2.3 Introduction .....	18
2.4 Materials and methods .....	20

2.4.1	Study area .....	20
2.4.2	Database.....	21
2.4.3	Statistical analyses.....	23
2.5	Results.....	25
2.6	Discussion.....	32
2.7	Conclusion .....	36
2.8	Acknowledgements.....	36
2.9	Supplementary material .....	36
CHAPITRE III DO FOREST ROADS ACT AS HABITAT OR DISPERSAL CORRIDORS FOR <i>POPULUS TREMULOIDES</i> IN THE BOREAL FOREST OF EASTERN CANADA? .....		39
3.1	Abstract.....	40
3.2	Résumé.....	41
3.3	Introduction.....	42
3.4	Materials and methods .....	44
3.4.1	Study area .....	44
3.4.2	Inventory of vegetation along forest roads.....	46
3.4.3	Selection and sampling of aspen stands .....	47
3.4.4	Data analyses .....	48
3.5	Results.....	50
3.5.1	Distribution of aspen along forest roads.....	50
3.5.2	Role of forest roads .....	50
3.6	Discussion.....	56
3.7	Conclusion .....	59
3.8	Acknowledgements.....	60
3.9	Supplementary material .....	61
CHAPITRE IV CHEMINS FORESTIERS, ÉPAISSEUR DE LA COUCHE ORGANIQUE ET EXPANSION DE <i>POPULUS TREMULOIDES</i> DANS LA FORÊT BORÉALE .....		65
4.1	Résumé.....	66
4.2	Introduction.....	67
4.3	Matériel et méthodes.....	71

4.3.1	Aire d'étude.....	71
4.3.2	Épaisseur de la couche organique et distribution du tremble.....	71
4.3.3	Chemins forestiers et épaisseur de la couche organique.....	74
4.3.4	Sol minéral et germination du tremble : dispositif expérimental.....	78
4.4	Résultats.....	79
4.4.1	Épaisseur de la couche organique et distribution du tremble.....	79
4.4.2	Chemins forestiers et épaisseur de la couche organique.....	80
4.4.3	Sol minéral et germination du tremble.....	84
4.5	Discussion.....	86
4.5.1	Épaisseur de la couche organique et distribution du tremble.....	86
4.5.2	Chemins forestiers et épaisseur de la couche organique.....	87
4.5.3	Sol minéral et germination du tremble.....	89
4.5.4	Distribution du tremble le long du réseau routier.....	90
4.6	Conclusion.....	91
4.7	Matériel supplémentaire.....	91
CHAPITRE V CONCLUSION GÉNÉRALE.....		95
5.1	La dynamique récente d'expansion du peuplier faux-tremble.....	95
5.2	Une dynamique future incertaine : les interactions entre l'expansion du peuplier faux-tremble et les impacts des changements globaux.....	96
5.3	Les enjeux de composition et l'aménagement forestier.....	98
5.4	Recommandations.....	100
5.5	Perspectives.....	101
RÉFÉRENCES.....		105



## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1 Location of the study area according to the ecological land classification of the Quebec Ministry of Forests, Wildlife, and Parks (A), and distribution of the main surface deposits in the study area (B). The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ( <a href="#">ESRI</a> ).....	21
2.2 Maps (A) and contingency tables (B) of the variations in the presence/absence of trembling aspen in the boreal forest landscape. In gray cells, aspen is present at t (e.g., 1976-1986 forest inventory) and at t + 1 (e.g., 1987-1996 forest inventory), indicating persistence. In blue cells, aspen is present at t, but is absent at t + 1 (i.e., decline). In red cells, aspen is absent at t but is present at t + 1 (i.e., expansion). The results of McNemar tests are also presented. The values in the contingency tables represent the number of cells. The red font indicates aspen expansion and the blue font indicates aspen decline. The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ( <a href="#">ESRI</a> ).....	27
2.3 Maps (A) and frequency distributions (B) of the differences in trembling aspen cover in the boreal forest landscape. The p-values of Wilcoxon's signed-rank tests are also presented. In the charts, the x-axis is organized by a coverage class of 10% (e.g., for the value 10, the corresponding coverage class is +90%-100%). The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ( <a href="#">ESRI</a> ).....	28
2.4 Redundancy analysis (RDA) biplot illustrating the correlation between the presence of trembling aspen (i.e., aspen) and environmental variables. The black arrows represent the presence of aspen (i.e., response variables). TA2: presence of aspen in the 1987-1996 forest inventory; TA3: presence of aspen in the 1997-2006 forest inventory; TA4: presence of aspen in the 2007-2016 forest inventory. The blue arrows represent the environmental variables (i.e., explanatory variables). AG1: abandoned agricultural land in the 1976-1986 forest inventory; Clay: clay deposits; Fire_Bf1: fires that occurred before the 1976-1986 forest inventory; Fire1: fires occurring in	

	the 1976-1986 forest inventory; Log1: logging occurring in the 1976-1986 forest inventory; Log3: logging occurring in the 1997-2006 forest inventory; Log4: logging occurring in the 2007-2016 forest inventory; Org: organic deposits; TA1: presence of aspen in the 1976-1986 forest inventory; Till_Mo: tills and moraines. ....	30
2.5	Maps of the main disturbances observed in the 1976-1986 forest inventory and changes in the distribution of trembling aspen in the 1987-1996 forest inventory. (B) Maps of the main disturbances observed in the 1976-1986 and 1987-1996 forest inventories and changes in the distribution of aspen in the 1997-2006 forest inventory. (C) Maps of the main disturbances observed in the 1997-2006 and 2007-2016 forest inventories and changes in the distribution of aspen in the 2007-2016 forest inventory. For readability of the maps, only cells showing aspen expansion are shown on maps (A) and (B). Only cells showing aspen decline are shown on map (C). Fire_Bf1: fires that occurred before the 1976-1986 forest inventory; AG1: abandoned agricultural land in the 1976-1986 forest inventory; Fire1: fires occurring in the 1976-1986 forest inventory; Log1: logging occurring in the 1976-1986 forest inventory; AG2: abandoned agricultural land in the 1987-1996 forest inventory; Fire2: fires occurring in the 1987-1996 forest inventory; Log2: logging occurring in the 1987-1996 forest inventory; Fire3: fires occurring in the 1997-2006 forest inventory; Log3: logging occurring in the 1997-2006 forest inventory; Wf3: windfall occurring in the 1997-2006 forest inventory; Log4: logging occurring in the 2007-2016 forest inventory. The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ( <a href="#">ESRI</a> ). ....	31
3.1	Location of the study landscape (i.e., study area) in the bioclimatic domain of the black spruce-feathermoss forest (A). Location of the vegetation inventory carried out in 2018 along forest roads, and location of trembling aspen stands sampled in 2019 (B).....	46
3.2	Trembling aspen density according to distance from forest roads for trees (DBH > 8 cm) (A), and saplings (DBH ≤ 8 cm) (B). The x-axis scale varies between graphs. Friedman test results are shown for trees and saplings. The transects parallel to forest roads form a single distance class (0 m). The transects perpendicular to the forest roads are divided into four classes of distance: 10 m, 20 m, 30 m and more than 30 m from the roads (>30). The symbol * indicates a statistically significant difference between the distance class and the control (> 30 m) at a threshold of $\alpha = 0.05$ , according to the results of Desmar's post-hoc test with Benjamini-Hochberg	

- correction. The symbol \*\* indicates a statistically significant difference at a threshold of  $\alpha = 0.01$ . ..... 52
- 3.3 Relationships between the number of trembling aspen stems and the distance to the centre of the stands for transects parallel (in black) and perpendicular (in grey) to the forest roads. Only four “typical” stands are represented (for all the stands, see Figure S3.5). The number of trembling aspen stems was transformed using a logarithmic function. Panels (A) and (B) show two examples of stands where forest roads act as a habitat corridor for trembling aspen. Panel (C) shows an example of a stand where forest roads play no particular role in the distribution of trembling aspen. Panel (D) shows a stand where the forest road appears to act as a dispersal corridor for trembling aspen. .... 54
- 3.4 Average maximum age of trembling aspen estimated by the linear mixed model, according to distance from forest roads. Error bars are standard errors. The results of the ANOVA performed on the values estimated by the linear mixed model are shown. The transects parallel to forest roads form a single distance class (0 m). The transects perpendicular to the forest roads are divided into four classes of distance: 10 m, 20 m, 30 m and more than 30 m from the roads (>30). The symbol \* indicates a statistically significant difference between the average age at a threshold of  $\alpha = 0.05$ , according to the results of Tukey's post-hoc test. The symbol \*\* indicates a statistically significant difference at a threshold of  $\alpha = 0.01$ . ..... 55
- S3.5 Relationships between the number of trembling aspen stems and the distance to the centre of the stands for transects parallel (in black) and perpendicular (in grey) to the forest roads. The number of trembling aspen stems was transformed using a logarithmic function. Panels (A) and (B) show stands where forest roads act as a habitat corridor for trembling aspen. Panel (C) shows stands where forest roads play no particular role in the distribution of trembling aspen. Panel (D) shows a stand where the forest road appears to act as a dispersal corridor for trembling aspen. .... 61
- 4.1 Localisation des chemins forestiers et des peuplements échantillonnés dans le paysage d'étude. Les peuplements échantillonnés comprennent 19 peuplements de peuplier faux-tremble situés en bordure de chemins, ainsi que 8 peuplements ne contenant pas de peuplier faux-tremble (i.e. peuplements témoins). ..... 76

4.2	Probabilité de présence du peuplier faux-tremble selon l'épaisseur de la couche organique. La ligne bleue représente la courbe de régression logistique. Les lignes rouges représentent les intervalles de confiance à 95%. Les cercles représentent les observations de présence/absence du peuplier faux-tremble. ....	80
4.3	Épaisseur de la couche organique (ECO) selon la distance aux chemins forestiers. Les transects parallèles aux chemins forment une seule classe de distance (0 m). Les transects perpendiculaires aux chemins sont divisés en deux classes de distance (10 m et >10 m). Les résultats du test de Friedman sont montrés. Le symbole ** indique les différences significatives entre les classes de distance selon les résultats du test post-hoc exact avec correction de Holm ( $p < 0,01$ ). ....	81
4.4	Épaisseur de la couche organique (ECO) selon la distance aux chemins forestiers estimée par le modèle linéaire mixte, pour les habitats où les chemins ne jouent aucun rôle fonctionnel (ARF), où ils jouent le rôle de couloir d'habitat (CH), et pour les habitats témoins (TE). Pour chaque type d'habitats, la distance aux chemins est divisée en deux classes (<10 m et >10 m). Les barres grises représentent les intervalles de confiance à 95 %. Les résultats de l'ANOVA sont montrés. Les symboles °, * et ** indiquent les différences significatives entre les groupes selon les résultats du test post-hoc de Tukey (respectivement, $p < 0,1$ , $p < 0,05$ et $p < 0,001$ ). ....	83
4.5	Épaisseur moyenne de la couche organique (ECO) à 5 m et 25 m des chemins forestiers, d'après les profils de sol effectués dans 4 peuplements où les chemins jouent le rôle fonctionnel de couloir d'habitat. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types. Les résultats du test de Student pour échantillons appariés sont indiqués. ....	84
4.6	Nombre de semis de peuplier faux-tremble selon le type de substrat (i.e. traitement). Les résultats du test de Kruskal-Wallis sont indiqués. Les symboles * et *** indiquent les différences significatives entre les traitements selon les résultats du test post-hoc de Dunn avec correction de Holm (respectivement, $p < 0,05$ et $p < 0,001$ ). ....	85
5.1	Distribution du peuplier faux-tremble dans la forêt commerciale québécoise dans les années 1970 et 2010, d'après le système d'information forestière par tesselle (SIFORT). ....	103



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
<p>S2.1 Explanatory variables used in the forward selection procedure in the redundancy analysis (RDA), ranked according to the P values that entered into the model. The variables in bold are retained in the final model. <b>AG1</b>: abandoned agricultural land in the 1976-1986 forest inventory; <b>AG2</b>: abandoned agricultural land in the 1987-1996 forest inventory; <b>Allu</b>: alluvial deposits; <b>Clay</b>: clay deposits; <b>Dune</b>: dune; <b>Esk</b>: esker; <b>Fire_Bf1</b>: fires occurring before the 1976-1986 forest inventory; <b>Fire1</b>: fires occurring in the 1976-1986 forest inventory; <b>Fire2</b>: fires occurring in the 1987-1996 forest inventory; <b>Fire3</b>: fires occurring in the 1997-2006 forest inventory; <b>Fire4</b>: fires occurring in the 2007-2016 forest inventory; <b>Log1</b>: logging occurring in the 1976-1986 forest inventory; <b>Log2</b>: logging occurring in the 1987-1996 forest inventory; <b>Log3</b>: logging occurring in the 1997-2006 forest inventory; <b>Log4</b>: logging occurring in the 2007-2016 forest inventory; <b>Org</b>: organic deposits; <b>Outb2</b> : insect outbreak occurring in the 1987-1996 forest inventory; <b>Roc</b> : rocks; <b>Sand</b>: sand deposits; <b>TA1</b>: presence of aspen in the 1976-1986 forest inventory; <b>Till_Mo</b>: tills and moraines; <b>Wf1</b>: windfall occurring in the 1976-1986 forest inventory; <b>Wf2</b>: windfall occurring in the 1987-1996 forest inventory.....</p>	37
<p>S4.1 Caractéristiques écologiques des peuplements échantillonnés et rôle fonctionnel des chemins pour le peuplier faux-tremble. Les profils de sol ont été faits dans les peuplements en gras. Les peuplements témoins sont en italique. La classe d'âge 120 correspond aux peuplements âgés de 101 ans et plus. Lorsque plusieurs compositions sont indiquées pour un même transect, la distance entre parenthèse correspond à la distance au chemin. <b>BP</b> : bouleau blanc (<i>Betula papyrifera</i> Marsh.); <b>DH</b> : dénudé humide; <b>EN</b> : épinette noire (<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP); <b>FI</b> : feuillus intolérants (i.e. <i>Populus tremuloides</i> Michx. et <i>B. papyrifera</i>, ou <i>Populus balsamifera</i> L. et <i>B. papyrifera</i>); <b>FX</b> : feuillus inconnus; <b>ML</b> : mélèze laricin (<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch); <b>PE</b> : peupliers (i.e. <i>P. tremuloides</i> et <i>P. balsamifera</i>); <b>PG</b> : pin gris (<i>Pinus banksiana</i> Lamb.); <b>PT</b> : peuplier faux-tremble (<i>P.</i></p>	

tremuloides); RX : résineux inconnus; SB : sapin baumier ( <i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.) .....	92
S4.2 Description des profils de sol dans 4 peuplements jouant le rôle de couloir d'habitat pour le peuplier faux-tremble. Dans chaque peuplement, une description a été faite à 5 m et à 25 m du chemin. Toutes les descriptions ont été faites sur une profondeur de 50 cm. Les horizons sont listés depuis la plus couche superficielle vers la couche la plus profonde. ....	93

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ANOVA : Analysis of variance / Analyse de variance

ARF : Aucun rôle fonctionnel

Aspen / Tremble : Trembling aspen / Peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.)

CH : Couloir d'habitat

DBH : Diameter breast height (130 cm) / Diamètre à hauteur de poitrine (130 cm)

ECO : Épaisseur de la couche organique

FERLD : Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet

IH / FI : Intolerant hardwoods / Feuillus intolérants

RDA : Redundancy analysis / Analyse de redondance

SIFORT : Système d'information forestière par tesselle

TE : Témoin

VIF : Variance inflation factors / Facteurs d'inflation de la variance



## RÉSUMÉ

La forêt boréale canadienne fournit de nombreux biens et services aux populations locales comme mondiales. Le maintien de ces services et de la résilience des écosystèmes tend cependant à être menacé par les changements de composition forestière à grande échelle, induits par les perturbations anthropiques passées et anticipés dans le cadre des changements climatiques. Dans ce contexte, une meilleure compréhension de la dynamique spatio-temporelle des espèces boréales, et des facteurs la gouvernant, est essentielle pour renforcer notre capacité de gestion et de conservation de la forêt boréale. Dans la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, dans l'est du Canada, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) a été particulièrement favorisé par les perturbations anthropiques intervenues depuis la colonisation du territoire. Néanmoins, cette espèce s'est également avérée être vulnérable à de récents épisodes de forte mortalité, induits par la combinaison d'épidémies d'insectes et de sécheresses. Nous avons reconstitué la dynamique de *P. tremuloides* au cours des 40 dernières années dans un paysage de la ceinture d'argile, afin d'identifier les variations spatio-temporelles dans cette dynamique, et l'influence relative des perturbations anthropiques et naturelles. De plus, les routes étant supposées avoir favorisé l'expansion de *P. tremuloides* dans la région, notamment dans des zones où l'épaisseur de la couche organique tend à limiter sa présence, nous avons évalué l'impact des routes sur la distribution de *P. tremuloides*, ainsi que leur rôle fonctionnel (couloir d'habitat/couloir de dispersion) et leur impact sur l'épaisseur de la couche organique. L'expansion de *P. tremuloides* au cours des 40 dernières années a été substantielle (+ 102% d'occurrence), bien que spatialement et temporellement variable, avec une phase de forte expansion dans les années 1980 (+ 70,9% d'occurrence) et de faible déclin dans les années 2000 (- 5,9% d'occurrence). Les coupes totales ont été le principal moteur de cette expansion, notamment sur les dépôts mésiques. Les routes ont quant à elles favorisé l'expansion de *P. tremuloides* sur les dépôts organiques, en réduisant l'épaisseur de la couche organique et en lui fournissant des couloirs d'habitat favorables à son établissement et à sa croissance. L'expansion de *P. tremuloides* pourrait réduire la résilience de notre paysage aux changements climatiques, en influençant l'activité des feux, les épidémies d'insectes, et la migration de la forêt boréale mixte vers le nord.

Mots clés : *Populus tremuloides*, perturbations anthropiques, impacts des routes, couloir d'habitat, épaisseur de la couche organique, ceinture d'argile, forêt boréale canadienne



## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### 1.1 La forêt boréale canadienne

##### 1.1.1 Présentation

La zone boréale circumpolaire est l'une des plus vastes zones biogéoclimatiques mondiales, couvrant 1,9 milliard d'hectares au total, dont 552 Mha au Canada (28%) ([Brandt et al., 2013](#)). La zone boréale canadienne est couverte d'une forêt continue transcontinentale de 270 Mha, représentant plus de 75% de la superficie forestière totale du pays ([NFI, 2023](#)), et supportant une grande partie de sa biodiversité terrestre ([Venier et al., 2014](#)). Cette forêt boréale est dominée par un petit nombre d'espèces d'arbres tolérants au froid, appartenant principalement aux genres *Abies*, *Betula*, *Larix*, *Picea*, *Pinus* et *Populus* ([Brandt, 2009](#)). Les genres *Picea*, *Populus* et *Pinus* sont les plus abondants et dominant 63%, 11% et 10% du territoire, respectivement ([NFI, 2023](#)). La dynamique naturelle de la forêt boréale est principalement gouvernée par le climat, les feux, les épidémies d'insectes et leurs interactions ([Brandt et al., 2013](#)). Le climat est caractérisé par de longs hivers froids et de courts étés frais ([Price et al., 2013](#)), avec un gradient de précipitations croissant d'ouest en est, qui favorise une plus forte prévalence des feux à l'ouest et des épidémies d'insectes à l'est, comme principal agent de renouvellement des peuplements ([Fleming, 2000](#)). Le régime de feux est caractérisé par des feux de cimes peu fréquents, mais de grandes superficies et de fortes intensités

([Johnson, 1992](#); [Stocks et al., 2002](#)). Les épidémies d'insectes résultent de trois espèces en particulier, soit, la tordeuse des bourgeons d'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), la tordeuse des bourgeons du pin gris (*Choristoneura pinus* Free.) et la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.), qui défolient périodiquement plusieurs millions d'hectares de forêts ([Fleming, 2000](#)).

### 1.1.2 Importance écologique et socio-économique

La forêt boréale fournit de nombreux biens et services aux populations canadienne et mondiale, en matière de culture (e.g. activités récréatives, spirituelles), d'approvisionnement (e.g. bois, eau douce), de soutien (e.g. formation des sols, cycle des nutriments), et de régulation des processus naturels (e.g. climat, filtration de l'eau) ([Anielski & Wilson, 2009](#)). À l'échelle mondiale, on estime par exemple que les forêts boréales stockent au moins un tiers du carbone terrestre ([Bradshaw & Warkentin, 2015](#)), et contribuent pour 20 % au puits de carbone total généré par les forêts ([Pan et al., 2011](#)). Au Canada, la forêt boréale aménagée a servi de puits de carbone à la hauteur de 28 Tg C an<sup>-1</sup> entre 1990 et 2008, en partie *via* le stockage de carbone dans les produits ligneux récoltés ([Kurz et al., 2013](#)). L'approvisionnement mondial en produit ligneux est d'ailleurs fortement dépendant des forêts boréales, puisque plus de 33% du bois d'œuvre et 25% du papier exportés proviennent de ces forêts ([Gauthier et al., 2015](#)). Le Canada, qui est le 1<sup>er</sup> producteur mondial de papier journal et le 2<sup>nd</sup> producteur de bois d'œuvre résineux, est un acteur clé du secteur forestier mondial ([RNC, 2022](#)). Ce secteur joue de plus un rôle important dans l'économie du pays, avec plus de 184 000 emplois directs et 25,2 milliards de dollars générés en 2020. Néanmoins, bien que les ressources naturelles aient une valeur marchande primordiale pour l'économie canadienne, [Anielski & Wilson \(2009\)](#) estiment que la valeur des services rendus par les écosystèmes boréaux (e.g. séquestration du carbone, filtration



de l'eau, contrôle des insectes nuisibles) est plus de 10 fois plus importante, avec des valeurs respectivement estimées à 62 et 703 milliards de dollars par année. Le maintien de ces services et de la résilience des écosystèmes pourrait cependant être menacé par les pressions anthropiques croissantes exercées sur la forêt boréale ([Gauthier et al., 2015](#)).

## 1.2 Les menaces liées aux changements globaux

### 1.2.1 Les activités anthropiques : changements de régime de perturbations et d'utilisation des terres

Dans son ensemble, la zone boréale canadienne est relativement peu perturbée par les activités anthropiques, mais d'importantes variations régionales existent ([Wells et al., 2020](#)). [Anielski & Wilson \(2009\)](#) ont estimé que seulement 31 % de la zone a été rendue accessible par le développement industriel, et que 3% des terres ont été converties pour d'autres utilisations (e.g. agriculture). En accord avec ces résultats, [Vernier et al. \(2022\)](#) ont estimé que 55% à 89% des paysages boréaux étaient intacts, avec un pourcentage probablement davantage situé autour de 70%. Néanmoins, ces paysages intacts se retrouvent essentiellement au nord de la zone boréale, alors qu'au sud où se concentrent le développement industriel et la population, les paysages ont été plus fortement impactés par les perturbations anthropiques ([Brandt et al., 2013](#); [Venier et al., 2014](#)). Ainsi, alors que des écozones nordiques comme la Cordillère boréale, la Taïga de la Cordillère, la Taïga des plaines ou la Taïga du Bouclier sont constituées d'environ 80% de paysages intacts de 10 000 ha ou plus, l'écozone méridionale des Plaines boréales ne conserve par exemple que 36% de paysages intacts ([Lee et al., 2006](#); [Wells et al., 2020](#)). De plus, la proportion de paysages intacts dans la zone boréale a diminué de 3,5% entre les années 2000 et 2016 ([Vernier et al., 2022](#)). Cette dégradation est liée à diverses perturbations anthropiques, dont les plus communes sont l'exploitation

forestière, l'exploration et l'extraction minière, pétrolière et gazière, l'agriculture, l'expansion urbaine, et le développement des infrastructures associées telles que les routes, les lignes sismiques, les pipelines et les lignes électriques ([Kurz et al., 2013](#); [Venier et al., 2022](#)).

Parmi les nombreuses perturbations anthropiques présentes dans la forêt boréale, celle ayant le plus large impact est l'exploitation forestière, avec environ 40% de la forêt sous aménagement et 60% de la forêt aménagée ayant été récolté au moins une fois ([Venier et al., 2014](#)). Cette exploitation se concentre dans les peuplements productifs du sud de la zone boréale ([Brandt et al., 2013](#)), où la récolte a remplacé les feux comme principal agent de perturbation ([Venier et al., 2014](#)). Ce changement de régime de perturbations a eu d'importantes conséquences sur la structure, la composition et le fonctionnement des écosystèmes (e.g. [Boucher et al., 2014](#); [Carleton & MacLellan, 1994](#); [Harvey & Bergeron, 1989](#); [Weir & Johnson, 1998](#)). Les coupes à blanc à rotations courtes menées au 20<sup>e</sup> siècle ont notamment rajeuni les forêts (e.g. [Cyr et al., 2009](#)), augmenté la proportion des feuillus (e.g. [Brumelis & Carleton, 1988](#)), diminué la disponibilité en débris ligneux grossiers (e.g. [Pedlar et al., 2002](#)), et modifié la structure spatiale de la mosaïque forestière (e.g. [Boucher et al., 2015](#)), conduisant parfois les écosystèmes en dehors des limites de variabilité naturelle. [Grondin et al. \(2018\)](#) ont par exemple montré que sur 14 paysages couvrant 175 000 km<sup>2</sup> dans l'ouest du Québec, 9 paysages (54% de la superficie totale) étaient en dehors des limites de variabilité naturelle en termes de structure d'âge et de composition forestière, et un paysage (7% de la superficie totale) avait en plus perdu sa résilience. Outre ces impacts directs, l'exploitation forestière s'accompagne également du développement d'un vaste réseau de chemins, dont les impacts écologiques n'ont été que très peu étudiés dans la forêt boréale ([Franklin et al., 2021](#)), bien qu'ils constituent actuellement la principale cause de déforestation dans les provinces de l'est du Canada ([Kurz et al., 2013](#)).

### 1.2.2 Les impacts directs et indirects des changements climatiques

En plus des changements de régime de perturbations et d'utilisation des terres, les activités anthropiques sont responsables de changements climatiques mondiaux se produisant à une vitesse sans précédent ([IPCC, 2014](#)). Les régions situées aux hautes latitudes septentrionales qui subissent les plus fortes hausses de température sont particulièrement vulnérables à ces changements ([Boulanger & Pascual Puigdevall, 2021](#); [Gauthier et al., 2015](#)). Le fonctionnement de la forêt boréale pourrait être fortement altéré en réponse aux impacts directs et indirects des changements climatiques, et à leurs interactions avec les perturbations anthropiques ([de Groot et al., 2013](#); [Kettridge et al., 2015](#); [Logan et al., 2003](#); [Man et al., 2017](#); [Price et al., 2013](#)). Certains impacts tels que la hausse des températures ([Zhang et al., 2000](#)), la hausse de l'activité et l'allongement de la saison des feux ([Gillett et al., 2004](#); [Hanes et al., 2019](#)), la hausse de l'activité épidémique des insectes ([Berg et al., 2006](#); [Taylor et al., 2006](#)), ou encore la hausse de mortalité des arbres induite par les sécheresses ([Peng et al., 2011](#); [Zhang et al., 2015](#)), sont déjà perceptibles et devraient se poursuivre à l'avenir, bien que des incertitudes demeurent dans les projections ([Price et al., 2013](#)). Cette altération des conditions climatiques et des régimes de perturbation pourrait en retour fortement modifier la structure et la composition de la forêt boréale, et conduire les écosystèmes vers de nouveaux états ([Chapin et al., 2004](#); [Frelich et al., 2021](#); [Gauthier et al., 2015](#); [Price et al., 2013](#); [Reich et al., 2022](#)). Par exemple, la hausse de fréquence et d'intensité des feux dans la forêt boréale coniférienne pourrait fortement augmenter les échecs de régénération chez l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) ([Splawinski et al., 2019](#)), entraînant une réduction conséquente de son abondance, voire son extirpation de certaines régions ([Boulanger & Pascual Puigdevall, 2021](#); [Hart et al., 2019](#)).

### 1.2.3 Les enjeux de composition

Les changements de composition forestière à grande échelle induits par les perturbations anthropiques passées, et anticipés dans le cadre des changements climatiques, représentent un enjeu écologique important. D'une part, ces changements peuvent affecter les services écosystémiques (e.g. approvisionnement en bois), les processus écologiques (e.g. cycle des nutriments) et la biodiversité ([Frelich et al., 2021](#); [Price et al., 2013](#); [Venier et al., 2014](#)). D'autre part, la composition peut moduler la réponse des écosystèmes aux changements globaux en influençant de multiples facteurs tels que l'albédo de surface, le régime de feux, ou l'activité épidémique des insectes ([Astrup et al., 2018](#); [Girardin et al., 2013b](#); [Robert et al., 2018](#)). Ces rétroactions induites par des changements de composition pourraient être bénéfiques pour mitiger certains impacts des changements globaux, mais pourraient également avoir des effets non souhaités sur d'autres aspects du fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, une hausse de la proportion de feuillus dans la forêt coniférienne pourrait diminuer le risque de feux ([Cavard et al., 2015](#); [Cumming, 2001](#); [Girardin & Terrier, 2015](#)), mais également s'accompagner d'une modification des communautés fauniques associées ([Drapeau et al., 2000](#); [Venier et al., 2014](#)). Pour accroître notre capacité à conserver et à gérer la forêt boréale dans ce contexte, une meilleure compréhension de la dynamique spatio-temporelle des espèces et des facteurs la gouvernant est essentielle.

### 1.3 Le peuplier faux-tremble

Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx, après nommé tremble) est l'espèce d'arbre indigène la plus largement distribuée en Amérique du Nord ([Little, 1971](#)), avec une aire de répartition s'étendant sur 111° de longitude et 48° de latitude,

du niveau de la mer à plus de 3600 m d'altitude ([Baker, 1925](#); [Perala, 1990](#)). Il est présent dans toutes les régions forestières du Canada et constitue l'espèce feuillue la plus abondante dans la forêt boréale ([NFI, 2023](#)). La large répartition spatiale du tremble témoigne de sa tolérance à divers conditions environnementales (e.g. climatique, édaphique) et régimes de perturbations ([Mueggler, 1985](#); [Peterson & Peterson, 1992](#); [Strothmann & Zasada, 1962](#)). Cette grande amplitude écologique, associée à ses caractéristiques autoécologiques, peuvent l'avantager par rapport aux autres espèces boréales sur certains aspects des changements globaux. Par exemple, il devrait être particulièrement efficient pour suivre son enveloppe climatique, grâce à une bonne capacité de dispersion à longue distance et une maturité sexuelle relativement précoce ([Boisvert-Marsh et al., 2022](#)). Néanmoins, il pourrait aussi être vulnérable à d'autres aspects de ces changements (e.g. sécheresse) en raison d'une forte exposition, d'une forte sensibilité ou de l'interaction de plusieurs facteurs de stress ([Allen et al., 2010](#); [Aubin et al., 2018](#); [Frey et al., 2004](#)). Certains impacts des changements climatiques étant déjà perceptibles dans la forêt boréale, documenter la dynamique spatio-temporelle récente du tremble, ainsi que les facteurs pouvant favoriser ou limiter son expansion, voire entraîner son déclin, devrait permettre de mieux anticiper sa dynamique future.

### 1.3.1 Les causes potentielles de l'expansion du tremble

Le tremble étant une espèce pionnière, agressive et très intolérante à l'ombre ([Baker, 1949](#); [Strothmann & Zasada, 1962](#)), de fréquentes perturbations sévères impactant de grandes superficies peuvent favoriser son expansion ([Graham et al., 1963](#); [Kittredge & Gevorkiantz, 1929](#); [Kulakowski et al., 2013b](#); [Weigle & Frothingham, 1911](#)). Les perturbations anthropiques intervenues dans la forêt boréale depuis la période préindustrielle, lui ont ainsi permis d'augmenter son abondance et sa dominance dans

de nombreuses régions. Sa dominance a par exemple été multipliée par 2 en Ontario ([Pinto et al., 2008](#)), par 1,7 dans le centre de la Saskatchewan ([Weir & Johnson, 1998](#)), et par 6,1 et 8,8 dans le centre et l'ouest du Québec, respectivement ([Boucher et al., 2016](#); [Marchais et al., 2020](#)). Dans la forêt mixte, cette expansion est bien documentée et résulte essentiellement de la combinaison des feux d'origine anthropique et des coupes forestières ([Bouchard & Pothier, 2011](#); [Boucher et al., 2016](#); [Grondin et al., 2018](#); [Weir & Johnson, 1998](#)). Dans la forêt coniférienne, l'expansion du tremble est moins bien documentée, mais les coupes totales mécanisées semblent en avoir été le principal vecteur ([Brumelis & Carleton, 1988](#); [Carleton & MacLellan, 1994](#); [Laquerre et al., 2009](#)). En outre, la hausse anticipée de l'activité des feux devrait continuer à favoriser son expansion ([Boulanger & Pascual Puigdevall, 2021](#); [Hart et al., 2019](#)), notamment dans le centre et l'est du Canada ([Boulanger et al., 2017](#); [Boulanger et al., 2018](#); [Brecka et al., 2020](#)).

La capacité du tremble à bénéficier de fréquentes perturbations sévères résulte principalement de sa stratégie reproductive, et notamment de son drageonnement prolifique ([Brinkman & Roe, 1975](#)). Un tremble peut produire des drageons dès l'âge de 1 ou 2 ans ([Day, 1944](#); [Perala, 1990](#)), et conserve cette capacité durant toute sa vie ([Bates et al., 1988](#); [Schier & Campbell, 1980](#)). Le développement des drageons est généralement initié par la suppression de la dominance apicale lors d'une perturbation sévère ([Farmer, 1962](#); [Frey et al., 2003](#); [Steneker, 1974](#)). Leur survie et leur croissance sont ensuite favorisées par la hausse de la température du sol et de la luminosité dans les zones perturbées ([Farmer, 1963](#); [Fraser et al., 2002](#); [Maini & Horton, 1966](#)). Dès la première année suivant une perturbation, plusieurs dizaines voire centaines de milliers de drageons sont produits à l'hectare ([Bartos et al., 1991](#); [Bella, 1986](#); [Schier et al., 1985](#)), généralement à moins de 10 m de l'arbre mère, mais parfois à plus de 25 ou 30 m ([Buell & Buell, 1959](#); [Lutz, 1956](#)). Cette régénération abondante permet au tremble d'occuper rapidement l'espace disponible ([Doucet, 1979](#); [Stahelin, 1943](#)), lui offrant un avantage compétitif sur les autres espèces ([Fetherolf, 1917](#)).

Cet avantage compétitif est accentué par les réserves énergétiques contenues dans les systèmes racinaires des tiges mères. D'une part, ces réserves énergétiques soutiennent une forte croissance en hauteur des drageons ([Barnes, 1966](#); [Schier et al., 1985](#)), qui peuvent atteindre 1 à 2 m la première année ([Jones, 1975](#); [Steneker, 1976](#); [Zehngraff, 1947](#)), surpassant ainsi rapidement les autres espèces ([Baker, 1925](#); [Gutsell & Johnson, 2002](#)). D'autre part, elles permettent au tremble de supporter des cycles de perturbations courts, tant que la récurrence des perturbations n'est pas suffisante pour épuiser les réserves et altérer sa capacité de drageonnement ([Schier et al., 1985](#); [Wachowski et al., 2014](#)). D'après [Berry & Stiehl \(1978\)](#) et [Perala \(1979\)](#), le tremble pourrait supporter un cycle de coupes de 15 ans, sans que sa capacité de drageonnement ne soit altérée. D'après [Shirley \(1941\)](#), un cycle de feux de seulement 3 ans permettrait encore l'expansion du tremble, en stimulant le drageonnement et en lui fournissant des lits de germination adéquats pour un établissement par graines.

L'établissement par graines est le second moyen de reproduction efficace du tremble (e.g. [Elliott & Baker, 2004](#); [Jayen et al., 2006](#); [Johnstone et al., 2004](#); [Kay, 1993](#); [Quinn & Wu, 2001](#)). La production de graines débute généralement vers l'âge de 10 ou 20 ans ([Perala, 1990](#)). Un arbre mature peut produire plus de 1,6 million de graines présentant une viabilité élevée (> 90 %) ([Maini & Cayford, 1968](#); [Mitton & Grant, 1996](#)), mais de courte durée (2 à 4 semaines) ([Moss, 1938](#)). Les graines sont légères et munies de longues soies leur permettant d'être transportées par le vent sur plusieurs kilomètres ([Shirley, 1941](#); [Turner et al., 2003](#)). Elles peuvent germer dans une large gamme de température (de 0 à 39°C), tant que l'humidité est suffisante ([Faust, 1936](#); [McDonough, 1979](#)). Les microsites concaves présentant un sol minéral exposé ou une fine couche de matière organique constituent ainsi de bons lits de germination ([Greene et al., 1999](#); [Kreider & Yocom, 2021](#); [Schott et al., 2014](#)). Tant que des microsites appropriés et des graines sont disponibles, l'établissement peut se produire de manière continue ([Landhäusser et al., 2019](#)). Cet établissement continu facilite la colonisation de milieux où le tremble était auparavant absent ([Landhäusser et al., 2010](#)), les semis

établis formant alors le noyau d'un futur peuplement qui se répandra par drageonnement ([Day, 1944](#); [Fairweather et al., 2014](#)).

Cette capacité du tremble à former des noyaux de peuplements *via* un établissement par graines, a amené [Grondin & Cimon \(2003\)](#) à supposer que les chemins forestiers pourraient favoriser son expansion en hébergeant de tels noyaux. Les habitats en bordure de chemin sont connus pour être propices à l'établissement d'espèces pionnières, intolérantes à l'ombre, adaptées aux perturbations, et présentant d'excellentes capacités de dispersion ([Andrews, 1990](#); [Trombulak & Frissell, 2000](#)). Le tremble répondant à toutes ces caractéristiques ([Perala, 1990](#)) pourrait donc être particulièrement efficace pour exploiter ces habitats de bordure. Bien que l'impact des chemins n'ait été que peu étudié dans la forêt boréale ([Franklin et al., 2021](#)), plusieurs observations semblent soutenir cette hypothèse. [Fortin \(2008\)](#) a par exemple observé la présence du tremble sur la quasi-totalité du réseau routier, lors d'un inventaire de la végétation le long de 1 155 km de chemins forestiers dans l'est du Québec. [Whitbeck et al. \(2016\)](#) ont quant à eux démontré que la distribution du tremble était en partie concentrée à proximité des routes dans le nord-ouest du Québec. Finalement, [Ackerman & Breen \(2016\)](#) ont observé des populations de tremble établies le long de routes alaskiennes, au-delà de la limite nordique de l'espèce; l'expansion du tremble dans les habitats adjacents à ces chemins pourrait néanmoins être entravée par les conditions environnementales, et notamment par les conditions édaphiques.

### 1.3.2 Les contraintes à l'expansion du tremble

Les conditions édaphiques sont l'un des principaux facteurs pouvant limiter localement ou régionalement l'expansion du tremble dans la forêt boréale ([Lafleur et al., 2010b](#)). En effet, bien que le tremble soit capable de croître sur une grande variété de sols, allant



d'un sol peu épais sur un substrat rocheux à des argiles lourdes ([Baker, 1925](#); [Heinselman & Zasada, 1955](#)), il présente une plus faible croissance sur les sols pauvres en nutriments, trop fortement ou faiblement drainés ([Gifford, 1967](#); [Stoeckeler, 1960](#); [Strothmann, 1960](#)). Or, dans la forêt boréale, les sols tourbeux présentant de mauvaises conditions de drainage sont abondants. C'est notamment le cas dans la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, où les argiles compactées par les réavancées glaciaires favorisent l'accumulation d'une épaisse couche de matière organique ([Lavoie et al., 2005](#)). Cette accumulation de matière organique s'accompagne d'une remontée de la nappe phréatique qui crée des conditions anoxiques ([Fenton & Bergeron, 2006](#)). Le tremble tolère mal ces conditions, en raison de son incapacité à former des racines adventives ([Krasny et al., 1988](#); [Schier & Campbell, 1976](#)). En outre, l'accumulation de matière organique induit une baisse de la température du sol ([van Cleve et al., 1983](#)), facteur auquel le tremble est particulièrement sensible. Une température du sol de 5°C peut notamment inhiber la croissance racinaire et limiter la photosynthèse, l'absorption de l'eau, et la croissance des feuilles ([Landhäusser et al., 2001](#); [Landhäusser & Lieffers, 1998](#); [Wan et al., 1999](#); [Wan et al., 2001](#)).

En plus des conditions édaphiques qui peuvent limiter l'expansion du tremble, les conditions climatiques, notamment les sécheresses, peuvent entraîner son déclin ([Worrall et al., 2013](#)). Bien que la présence du tremble dans des régions prônes aux sécheresses témoigne de sa relative résistance ([Hogg, 1994](#); [Lieffers et al., 2001](#)), [Aubin et al. \(2018\)](#) le classe comme la seconde espèce boréale la plus vulnérable dans le contexte des changements climatiques. Sa résistance aux sécheresses résulte notamment de sa capacité à maintenir le potentiel hydrique de ses feuilles à un niveau suffisamment élevé pour limiter les cavitations du xylème ([Hogg et al., 1997](#); [Hogg & Hurdle, 1997](#); [Hogg et al., 2000](#)). Néanmoins, des cavitations peuvent survenir lors de sécheresses sévères ([Anderegg et al., 2012](#)), augmentant alors le risque que de nouvelles cavitations se créent lors du prochain stress hydrique ([Anderegg et al., 2013](#)). Ces cavitations peuvent ultimement conduire à une importante mortalité du tremble *via*

une perte de la capacité hydraulique des arbres ([Anderegg et al., 2014](#)), tels que cela a été observé depuis le début des années 2000 dans de nombreuses régions ([Worrall et al., 2013](#)). Cet épisode de forte mortalité, qualifié de « sudden aspen decline », s'est produit essentiellement aux marges sud de l'aire de répartition du tremble. Néanmoins, un épisode de mortalité massif induit par la combinaison d'une sécheresse et d'une épidémie de livrée des forêts, a également été observé au milieu de son aire de répartition en Ontario ([Candau et al., 2002](#)), soulignant l'importance de documenter la dynamique récente du tremble à travers l'ensemble de son aire de répartition.

#### 1.4 Objectifs

L'objectif général cette thèse est de reconstituer la dynamique spatio-temporelle du tremble depuis le début des activités forestières industrielles (i.e. années 1970), dans un paysage de la forêt boréale coniférienne de la ceinture d'argile dans l'est du Canada. De précédentes études menées dans la région de la ceinture d'argile ont documenté à la fois des épisodes de mortalité chez le tremble ([Candau et al., 2002](#); [Man & Rice, 2010](#); [Moulinier et al., 2011, 2013](#)), mais également une expansion ([Laquerre et al., 2009](#); [Marchais et al., 2020](#)). En outre, les chemins forestiers sont supposés avoir favorisé l'expansion du tremble vers le nord, dans des zones où il est naturellement rare ou absent ([Grondin & Cimon, 2003](#)). Les données concernant la dynamique récente du tremble et les facteurs la gouvernant étant partielles dans cette région, cette thèse vise à améliorer notre compréhension générale de cette dynamique.

Le premier chapitre de la thèse a pour objectifs de reconstituer la dynamique spatio-temporelle du tremble depuis les années 1970, et de déterminer l'importance relative des perturbations anthropiques et naturelles dans cette dynamique. Le second chapitre a pour objectif d'évaluer l'effet des routes sur la distribution du tremble, pour

déterminer si elles lui servent de vecteur d'expansion. Le troisième chapitre a pour objectifs d'évaluer plus en détail les relations entre les chemins forestiers et les conditions édaphiques, notamment l'épaisseur de la couche organique, afin de déterminer ultimement l'influence de ces facteurs sur la distribution du tremble.



## CHAPITRE II

### THE RAPID EXPANSION OF *POPULUS TREMULOIDES* DUE TO ANTHROPOGENIC DISTURBANCES IN EASTERN CANADA

Mathilde Marchais, Dominique Arseneault, Yves Bergeron

Article publié dans Canadian Journal of Forest Research

## 2.1 Abstract

In the context of global changes, the future dynamics of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) are uncertain in the middle of its range. An increase in climate-related mortality could occur, but the modification of disturbance regimes could also favor its expansion. In this study, we document trembling aspen dynamics over 40 years at the scale of a boreal forest landscape (10,930 km<sup>2</sup>), as well as the role of disturbances in these dynamics. The results indicate that trembling aspen has experienced a substantial expansion over the last four decades (+102% occurrence), particularly between 1987 and 1997 (+70.9% occurrence). Nevertheless, these dynamics vary both spatially and temporally, with for example a phase of weak decline since 1997 (-5.9% occurrence). Anthropogenic disturbances, particularly clear-cutting, have played a major role in the expansion of trembling aspen. This expansion could influence the response of ecosystems to climate change, by modifying both fire and insect outbreak activities.

Keywords: *Populus tremuloides* expansion, disturbance, clear-cut, boreal forest, eastern Canada

## 2.2 Résumé

Dans le contexte des changements mondiaux, la dynamique future du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) est incertaine au milieu de son aire de distribution. Une augmentation de la mortalité reliée au climat pourrait se produire, mais la modification des régimes de perturbations pourrait également favoriser son expansion. Dans la présente étude, nous documentons la dynamique du peuplier faux-tremble sur plus de 40 ans à l'échelle d'un paysage forestier boréal (10 930 km<sup>2</sup>) de même que le rôle des perturbations dans cette dynamique. Les résultats indiquent que le peuplier faux-tremble a connu une expansion substantielle au cours des quatre dernières décennies (fréquence de + 102 %), particulièrement entre 1987 et 1997 (fréquence de + 70,9 %). Néanmoins, cette dynamique varie sur le plan spatial et temporel, avec par exemple une phase de faible déclin depuis 1997 (fréquence de - 5,9 %). Les perturbations anthropogéniques, particulièrement la coupe à blanc, ont joué un rôle majeur dans l'expansion du peuplier faux-tremble. Cette expansion pourrait influencer la réponse des écosystèmes aux changements climatiques en modifiant les activités des incendies et des épidémies d'insectes.

Mots-clés : expansion de *Populus tremuloides*, perturbation, coupe à blanc, forêt boréale, Est du Canada

### 2.3 Introduction

Global changes raise many questions about the recent and future dynamics of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx., hereinafter referred to as aspen). In recent years, several cases of decline have been reported at the southern limits of the aspen range ([Worrall et al., 2013](#)), while cases of expansions have been observed at the northern limits ([Ackerman & Breen, 2016](#); [Elliott & Baker, 2004](#); [Landhäusser et al., 2010](#)). These observations seem to correspond to predictive models of aspen distribution change in the context of climate changes (i.e., decline in the south and expansion in the north) (e.g., [Worrall et al., 2013](#)). However, the future dynamics of aspen are more uncertain in the middle of its range. Indeed, an increase in climate-related mortality could occur even in mesic forests ([Allen et al., 2010](#); [Peng et al., 2011](#)), for example, via a combination of climate-related and insect outbreak stress, as has been observed in the mixed boreal forest of eastern Canada ([Candau et al., 2002](#)) and in the Great Lakes region of the United States ([Worrall et al., 2013](#)). Conversely, the modification of disturbance regimes could favor the expansion of aspen, for example, via logging ([Laquerre et al., 2009](#)), the increase in the frequency and severity of fires ([Baltzer et al., 2021](#)), or compound disturbances (i.e., succession of disturbances over a short period of time) ([Gill et al., 2017](#); [Kulakowski et al., 2013b](#)). Future trends are likely to depend on the net outcome of the direct (e.g., drought) and indirect effects (e.g., fires, insect outbreaks) of climate changes ([Kulakowski et al., 2013a](#)), and their interactions with anthropogenic disturbances (e.g., [Ackerman & Breen, 2016](#); [Landhäusser et al., 2010](#)).

To assess the effects of global changes on the dynamic changes in the range and abundance of aspen and the implications related to forest management, it is important to document its dynamics at several spatiotemporal scales ([Kulakowski et al., 2013a](#); [Rogers et al., 2013](#)). In western North America, the dynamics of aspen at a fine spatial



scale (i.e., of the order of 1-100 km<sup>2</sup>) and (or) short temporal scale (i.e., more recent decades) are well documented (e.g., [Di Orio et al., 2005](#); [Stanke et al., 2021](#)). In comparison, the dynamics of aspen are less well documented at larger scales (i.e., in the order of 1000-100 000 km<sup>2</sup> and of the century) with some notable exceptions (see, for example, [Kulakowski et al., 2004](#); [Zier & Baker, 2006](#)). Conversely, in eastern North America, many studies have looked at changes in forest composition at large spatiotemporal scales (e.g., [Danneyrolles et al., 2021](#); [Schulte et al., 2007](#); [Thompson et al., 2013](#)). Large-scale studies have shown that a significant expansion of aspen has occurred since European colonization, especially in the boreal forest (e.g., [Friedman & Reich, 2005](#); [Marchais et al., 2020](#)). The numerous fires that occurred during this period and the selective harvest of conifers have greatly favored aspen, a pioneer species known to re-establish rapidly and massively after severe disturbance ([Perala, 1990](#)). In the Great Lakes region of the United States, a few studies have looked at the recent dynamics of aspen and report a decline in its abundance since the middle of the 20th century ([Cleland et al., 2001](#); [Hanberry, 2013](#)). However, little data are available on recent aspen dynamics in eastern Canada.

The objective of this study was to document the dynamics of aspen since the 1970s for a landscape covering 10 930 km<sup>2</sup> in the coniferous boreal forest of the Quebec and Ontario Clay Belt. Aspen is the main hardwood component in the boreal forest of the Quebec and Ontario Clay Belt region, where it is particularly favored by clay deposits. In this region, a decline in aspen due to a combination of drought and a forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria* Hübner) outbreak was reported in the early 2000s ([Candau et al., 2002](#); [Man & Rice, 2010](#); [Moulinier et al., 2011, 2013](#)). At the same time, however, [Laquerre et al. \(2009\)](#) documented an expansion rate of aspen in the order of 30% between the 1970s and 1990s in stands that had been cut. Data on the recent aspen dynamics, considering all the disturbances that occurred in the territory (i.e., not only logging or insect outbreak), are lacking for this part of the boreal forest. In this study, our objectives are as follows:

- Determine the dynamics of aspen at the scale of a boreal forest landscape (10 930 km<sup>2</sup>) of the Clay Belt, since the 1970s.
- Determine the relative importance of anthropogenic and natural disturbances in the recent dynamics of aspen in our boreal forest landscape.

We postulate that aspen is expanding despite heterogeneous spatiotemporal dynamics characterized by phases of expansion, persistence, and decline, and we postulate that anthropogenic disturbances are the main driver of this expansion.

## 2.4 Materials and methods

### 2.4.1 Study area

Our study area corresponds to a landscape of 10 930 km<sup>2</sup> (49°-49°50'N, 78°-79°30'W) (Figure 2.1). It is located in the Clay Belt of Quebec and Ontario that was created during the drainage of proglacial Lake Ojibway, about 8000 years ago ([Veillette, 1994](#)). The topography is flat and the main types of surface deposits are organic deposits (45%), clays (35%), and till (12%). The climate is subpolar, subhumid, and continental ([Blouin & Berger, 2005](#)). The average annual precipitation is 909 mm, of which 29% is snow. The mean annual temperature is 0 °C ( $\pm 2.9$  °C) (data from the Joutel weather station for the period 1981-2010 ([EC, 2022](#))). The study area is located in the bioclimatic domain of the sprucemoss forest of western Quebec. The vegetation is largely dominated by black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and aspen are also abundant, forming pure stands or mixed stands with black spruce. Severe stand-replacing crown fires are the main natural disturbance, with a cycle of around 100 years before 1850 and around 400 years today ([Bergeron et al.,](#)

[2004](#)). Large-scale industrial forestry activities, notably mechanized clear-cutting, began in the 1970s.

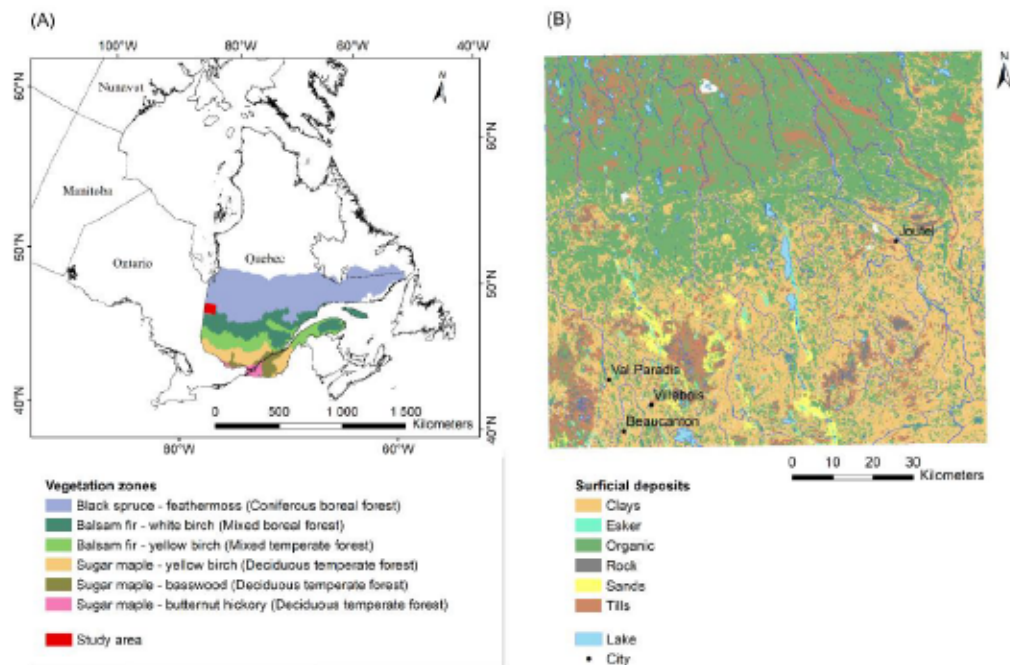


Figure 2.1: Location of the study area according to the ecological land classification of the Quebec Ministry of Forests, Wildlife, and Parks (A), and distribution of the main surface deposits in the study area (B). The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ([ESRI](#)).

## 2.4.2 Database

Changes in the abundance of aspen and the history of disturbances were reconstructed from decennial forest inventory maps, which have been made by the Government of Quebec since the 1970s. The forestry maps are produced at a scale of 1:20 000, from aerial photographs taken at a scale of 1:15 000. These maps contain information on the composition and age of stands, ecological characteristics (i.e., slope, deposits surface,

drainage), and natural and anthropogenic disturbances (e.g., fires, insect outbreaks, abandoned agricultural lands, cuts). Forest maps are produced for all of southern Quebec with a production year that varies from region to region. In our boreal forest landscape, the decennial inventories cover the periods 1976-1986, 1987-1996, 1997-2006, and 2007-2016. We refer to these inventories as to those of 1976, 1987, 1997, and 2007, respectively. Adjustments were necessary to make the data comparable, as inventory standards and mapping methods varied over time. First, only the forest maps produced for the 1997 and 2007 are georeferenced, while the non-georeferenced 1976 and 1987 maps are only available in paper format. For the latter, all the stands containing aspen or disturbances were therefore georeferenced manually in the ArcMap 10.6.1 software, for a total of approximately 18 000 stands. Given the large area of our boreal forest landscape and the georeferencing time, stands that do not contain aspen were not georeferenced, thus precluding any analysis of the composition of the communities. Second, many disturbances are identified on several forest maps without any associated date. Each disturbance has been associated with the date of its first appearance on a map. For example, if a cut was noted on the 1976 and 1987 maps, we considered that this cut had occurred in 1976. Third, the minimum photointerpretation areas varied between 2 and 4 ha according to the forest inventories. We therefore removed all stands less than 4 ha before analyzing the data.

In addition, the 1976 map contains a large number of stands identified as “intolerant hardwoods” (IH) compared with other inventories. In total, 4157 stands were identified as IH in 1976 compared with 255, 1390, and 1573, in 1987, 1997, and 2007, respectively. Stands identified as IH may contain aspen and (or) white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), so ignoring them would cause aspen abundance to be underestimated. Conversely, to consider that all these stands contain aspen would be tantamount to overestimating its abundance. We therefore inferred the composition of stands identified as IH in 1976 by comparing them to the composition of stands in 1987. Thus, if a stand of IH in 1976 is covered by a stand of aspen in 1987 that covers

- over 75% or more of its area, the inferred composition is “aspen”.
- between 25% and 75% of its area, the inferred composition is “aspen” only if the 1976 “IH” stand does not intersect with a white birch stand in 1987 (visual inspection). Otherwise, the composition remains “IH”.
- less than 25% of its surface area, the composition remains “IH”.

In the end, 2579 stands identified as “IH” in 1976 were reclassified as aspen stands, while 1578 stands remained as “IH”. After our inference, a large number of stands are therefore still identified as “IH” compared with the 1987 map. Nevertheless, a large proportion of them could certainly have been reclassified as “white birch” if we had georeferenced these stands on the 1987 map. In addition, the coverage limits adopted here correspond to the forest inventory standards to determine the composition of a stand. We therefore believe that the result of our inference should be relatively close to that which would have been obtained if the aspen stands had been directly identified as such in 1976.

#### 2.4.3 Statistical analyses

The abundance of aspen was compared between successive surveys using a grid comprised of 273 182 cells of 4 ha ( $200 \times 200$  m). The presence/absence and percentage of aspen cover were calculated for each cell and each inventory. The variations in aspen abundance in terms of presence/absence were tested statistically using McNemar tests ([Legendre & Legendre, 2012](#)). The McNemar test is used to compare presence/absence of data in paired samples. This test only considers discordant presence/absence values. Under  $H_0$ , the difference between the number of cells passing from the state “aspen present” to “aspen absent”, and the number of cells

passing from the state “aspen absent” to “aspen present”, is only due to chance. The McNemar tests were performed in R `gmodels` library ([Warnes et al., 2018](#)). The variations in abundance in terms of percentage recovery per cell were tested statistically using Wilcoxon’s signed-rank tests for paired samples ([Legendre & Legendre, 2012](#)). Under H0, the % recovery of aspen did not vary between inventories. Wilcoxon’s signed-rank tests for paired samples were carried out using R `Stats` library ([R Core Team, 2020](#)). Finally, a % change in aspen abundance based on the presence/absence of data was calculated between each successive inventory and over the entire study period (i.e., 1976 vs 2007). This percentage was determined using the following formula:

$$(1) \text{ Percent change} = \frac{Nb \text{ cell}_{t+1} - Nb \text{ cell}_t}{Nb \text{ cell}_t} \times 100$$

with  $Nb \text{ cell}_{t+1}$  the number of cells where aspen is present at  $t + 1$  (e.g., 1987) and  $Nb \text{ cell}_t$  the number of cells where aspen is present at  $t$  (e.g., 1976).

A redundancy analysis (RDA) was used to identify the explanatory variables most strongly correlated with the aspen distribution changes in the boreal forest landscape ([Legendre & Legendre, 2012](#)). All the data used in the RDA are taken from decennial forest inventory maps (i.e., 1976, 1987, 1997, and 2007). The response variables are the distribution of aspen (presence/absence) in 1987, 1997, and 2007. The explanatory variables considered in the exploratory analyses are disturbance type, surface deposit type, drainage class, slope class, and presence/absence of aspen in 1976. However, given the strong multicollinearity between the drainage, slope, and surface deposit, only the latter variable was retained in the rest of the analyses. Multicollinearity was examined using variance inflation factors (VIF). Once drainage and slope were excluded, all the variables retained for the analysis had a VIF less than 2, indicating relatively low collinearity. The presence/absence of aspen in 1976 was used as an

explanatory and nondependent variable, as we do not have a complete history of disturbances before 1976. All the explanatory variables were coded in the form of a “dummy variable”. A forward-type selection was used to identify significant explanatory variables. All significant variables increasing the fit of the model by at least 0.1% (adjusted  $R^2$ ) were retained in the final model. In total, 10 of the 23 explanatory variables tested were retained (Table S2.1). The overall significance of the final model, as well as the significance of the axes, were tested via ANOVA. Only the results of the final model are presented in the remainder of the study. All the analyses were carried out in the R vegan library ([Oksanen et al., 2019](#)).

## 2.5 Results

Aspen has undergone a substantial expansion between 1976 and 2007, with a % change of +102.4%. The number of cells occupied by aspen more than doubled from 32 942 to 66 658 cells between 1976 and 2007. The changes in aspen abundance in terms of presence/absence and % recovery are highly significant ( $p < 0.001$ ), but vary between inventories (Figures 2.2 and 2.3). Aspen abundance increased from 1976 to 1997 but decreased between 1997 and 2007. Between 1976 and 1987, the increase in abundance was significant in the southwest of our boreal forest landscape where aspen invaded stands (i.e., coverage >75%) in which it was previously absent (Figure 2.3), mainly on the outskirts of the areas where it was present in 1976 (Figure 2.2). In 1987, aspen was present in 41 417 cells in contrast to 32 942 in 1976, which represents a % change of +25.7%. Between 1987 and 1997, aspen expansion was much more marked with a % change of +70.9%. During this decade, most of the expansion occurred in the southeast, west, and northwest parts of our boreal forest landscape, where aspen was scarce in 1976 and 1987 (Figure 2.2). The areas where aspen was present in 1976 (i.e., southwest and east of the boreal landscape), are characterized by a much more variable dynamics

between 1987 and 1997, with areas of weak increases and weak decreases in cover (Figure 2.3). The south-central part of our boreal forest landscape has many cells characterized by a sharp drop in cover (i.e., >75%) (Figure 2.3). Between 1997 and 2007, aspen abundance declined slightly with a % change of -5.9%. The decline in abundance occurred particularly in the eastern part of the landscape study area, where aspen was already present in 1976 (Figure 2.2).



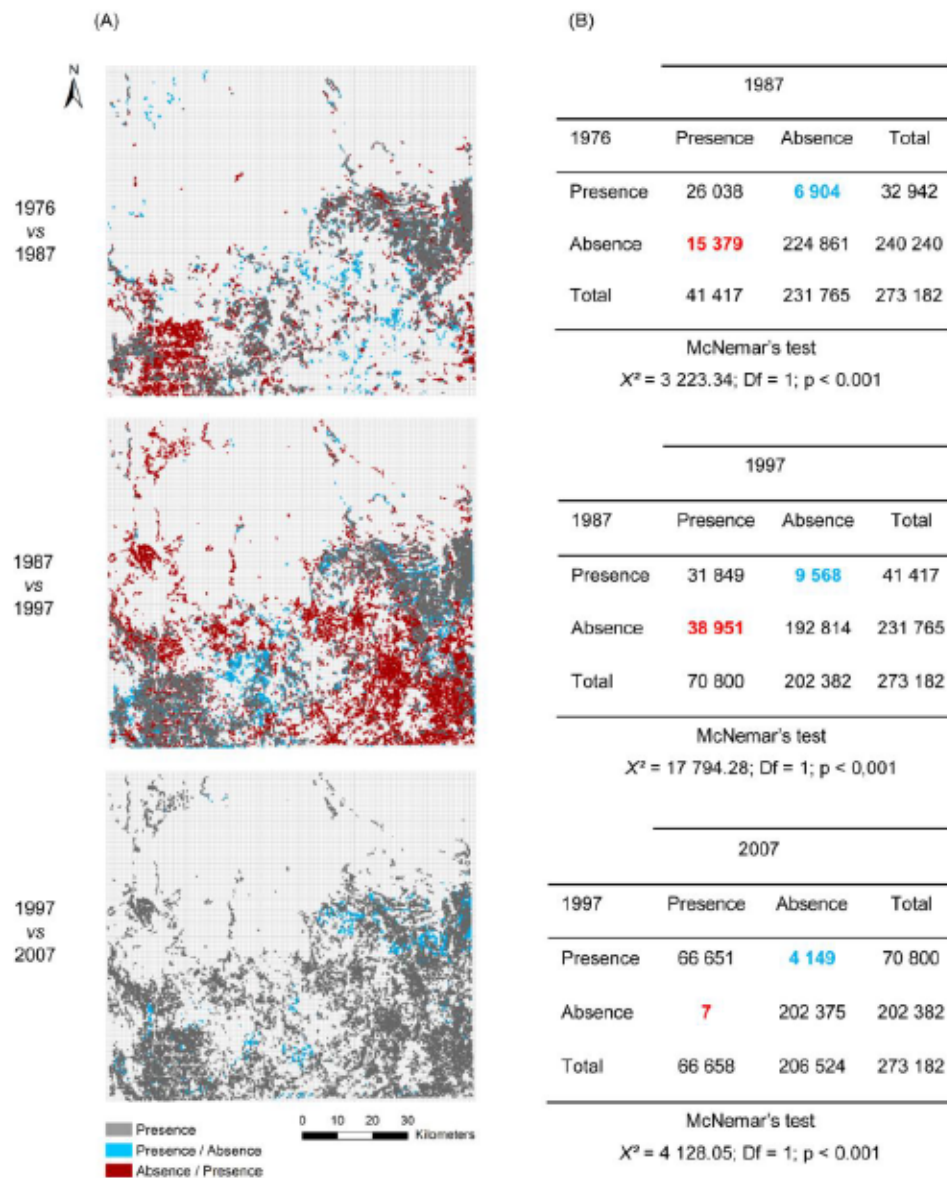


Figure 2.2: Maps (A) and contingency tables (B) of the variations in the presence/absence of trembling aspen in the boreal forest landscape. In gray cells, aspen is present at  $t$  (e.g., 1976-1986 forest inventory) and at  $t + 1$  (e.g., 1987-1996 forest inventory), indicating persistence. In blue cells, aspen is present at  $t$ , but is absent at  $t + 1$  (i.e., decline). In red cells, aspen is absent at  $t$  but is present at  $t + 1$  (i.e., expansion). The results of McNemar tests are also presented. The values in the contingency tables represent the number of cells. The red font indicates aspen expansion and the blue font indicates aspen decline. The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ([ESRI](#)).

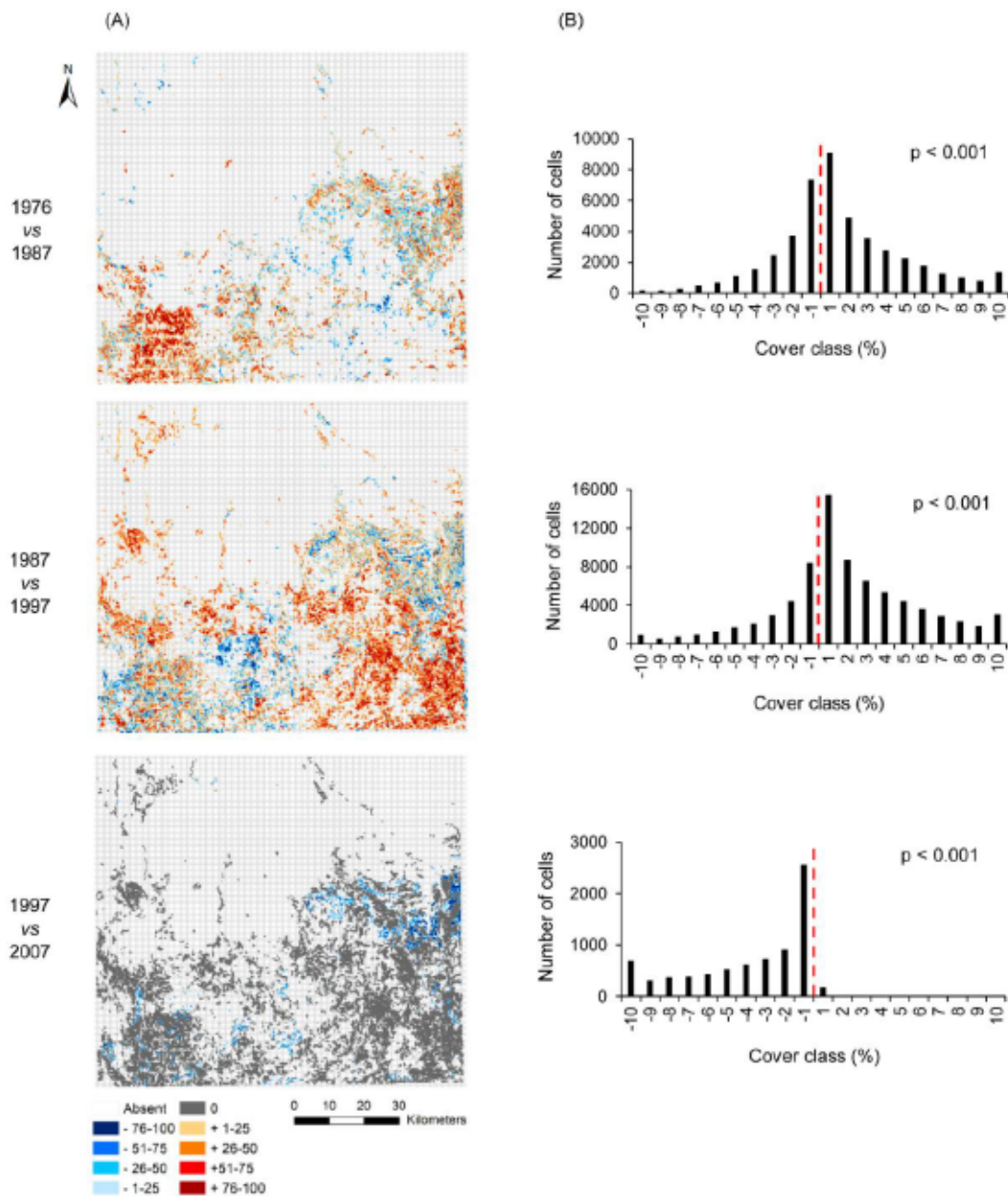


Figure 2.3: Maps (A) and frequency distributions (B) of the differences in trembling aspen cover in the boreal forest landscape. The  $p$ -values of Wilcoxon's signed-rank tests are also presented. In the charts, the  $x$ -axis is organized by a coverage class of 10% (e.g., for the value 10, the corresponding coverage class is +90%-100%). The maps were produced in ArcMap 10.7.1 (ESRI).

About 32.2% (adjusted  $R^2$ ) of the variation in the presence of aspen between 1987 and 2007 is explained by the final RDA model. This model is globally significant ( $p < 0.001$ ,  $df = 10$ ,  $F = 3811.3$ ). The first three axes of the model are also significant but only the results of the first two are presented. These two axes represent about 96% of the explained variance. The presence of aspen in 1987 was positively correlated with its presence in 1976, with fires that occurred before 1976, as well as with fires and abandoned agricultural land in 1976 (Figure 2.4). In contrast, it is strongly negatively correlated with the presence of organic deposits and till/moraines. The presence of aspen in 1997 and 2007 is positively correlated with logging in 1976 and clay deposits. It is also strongly negatively correlated with logging in 1997 and 2007. Logging in 1976 is the main explanatory variable of the model, representing 16.9% of the explained variation on their own. The other main explanatory variables of the model are, in order of importance, the presence of aspen in 1976 (7.2%), logging in 1997 (2.7%), logging in 2007 (2.5%), and abandoned agricultural land in 1976 (1.1%). Together these five variables represent 30.4% of the variation explained by the model. The RDA results are consistent with a visual examination of the disturbance and distribution change data for aspen (Figure 2.5). In 1987, the expansion of aspen mainly occurred in fires and abandoned agricultural lands in 1976 (Figure 2.5A). In 1997, expansion occurred in the 1976 logged sections (Figure 2.5B). Finally, aspen decline in 2007 occurred primarily in the 1997 and 2007 logged sections (Figure 2.5C).

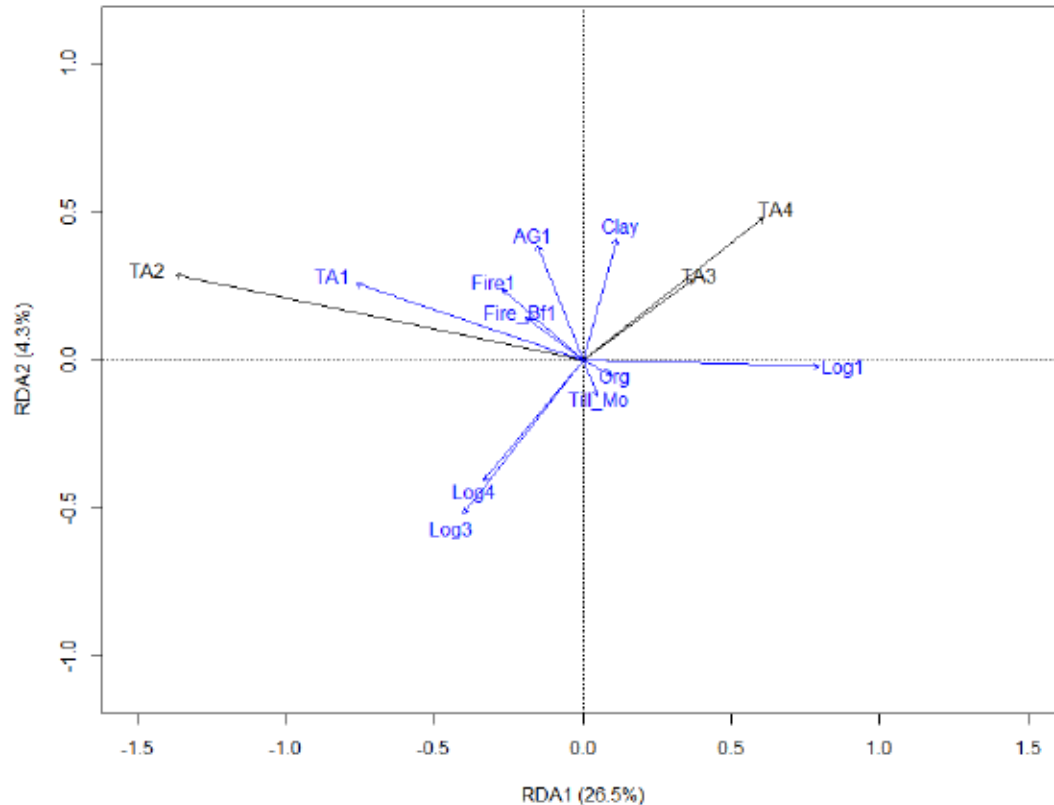


Figure 2.4: Redundancy analysis (RDA) biplot illustrating the correlation between the presence of trembling aspen (i.e., aspen) and environmental variables. The black arrows represent the presence of aspen (i.e., response variables). TA2: presence of aspen in the 1987-1996 forest inventory; TA3: presence of aspen in the 1997-2006 forest inventory; TA4: presence of aspen in the 2007-2016 forest inventory. The blue arrows represent the environmental variables (i.e., explanatory variables). AG1: abandoned agricultural land in the 1976-1986 forest inventory; Clay: clay deposits; Fire\_Bf1: fires that occurred before the 1976-1986 forest inventory; Fire1: fires occurring in the 1976-1986 forest inventory; Log1: logging occurring in the 1976-1986 forest inventory; Log3: logging occurring in the 1997-2006 forest inventory; Log4: logging occurring in the 2007-2016 forest inventory; Org: organic deposits; TA1: presence of aspen in the 1976-1986 forest inventory; Till\_Mo: tills and moraines.

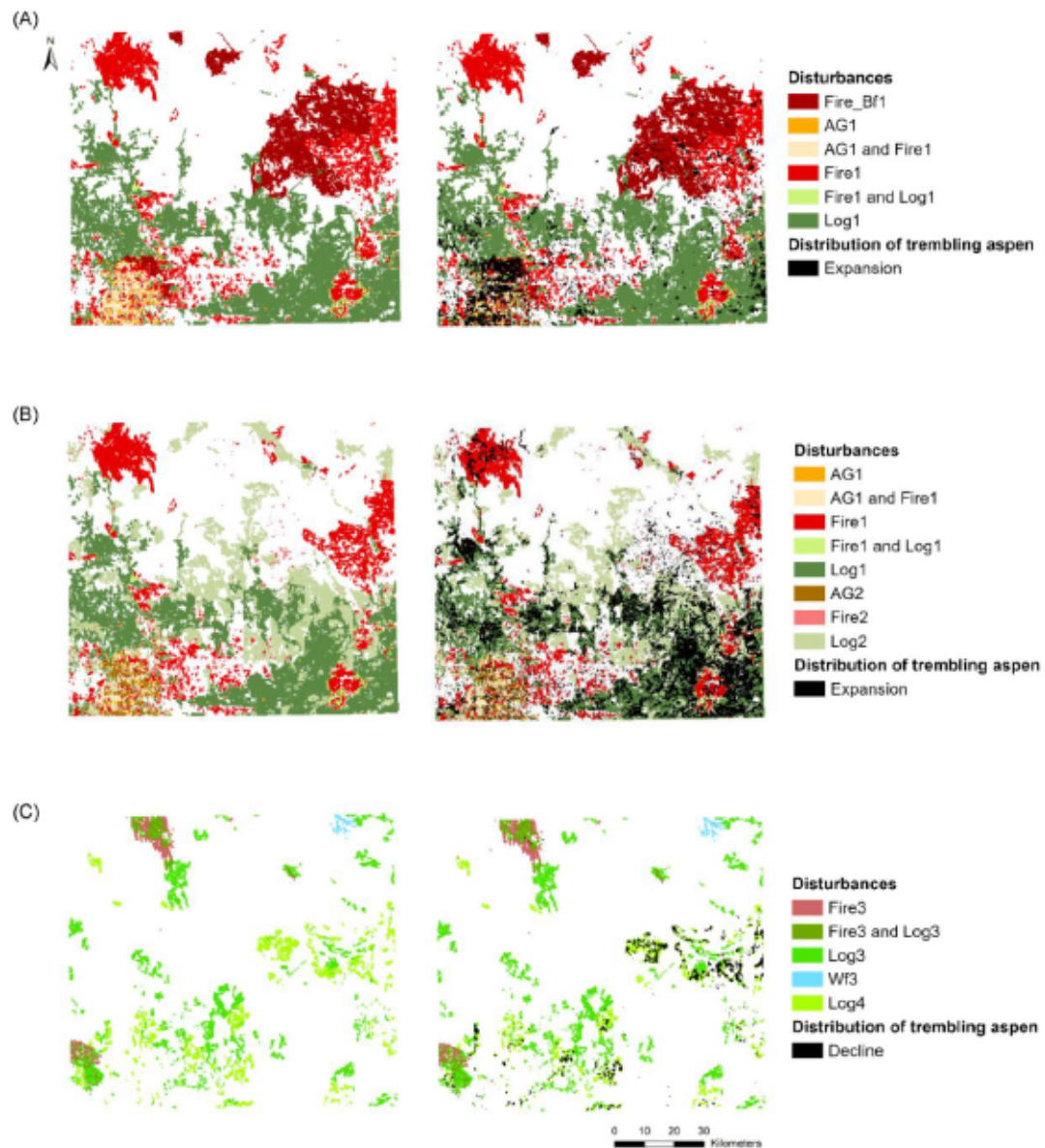


Figure 2.5: Maps of the main disturbances observed in the 1976-1986 forest inventory and changes in the distribution of trembling aspen in the 1987-1996 forest inventory. (B) Maps of the main disturbances observed in the 1976-1986 and 1987-1996 forest inventories and changes in the distribution of aspen in the 1997-2006 forest inventory. (C) Maps of the main disturbances observed in the 1997-2006 and 2007-2016 forest inventories and changes in the distribution of aspen in the 2007-2016 forest inventory. For readability of the maps, only cells showing aspen expansion are shown on maps (A) and (B). Only cells showing aspen decline are shown on map (C). Fire\_Bf1: fires

that occurred before the 1976-1986 forest inventory; AG1: abandoned agricultural land in the 1976-1986 forest inventory; Fire1: fires occurring in the 1976-1986 forest inventory; Log1: logging occurring in the 1976-1986 forest inventory; AG2: abandoned agricultural land in the 1987-1996 forest inventory; Fire2: fires occurring in the 1987-1996 forest inventory; Log2: logging occurring in the 1987-1996 forest inventory; Fire3: fires occurring in the 1997-2006 forest inventory; Log3: logging occurring in the 1997-2006 forest inventory; Wf3: windfall occurring in the 1997-2006 forest inventory; Log4: logging occurring in the 2007-2016 forest inventory. The maps were produced in ArcMap 10.7.1 ([ESRI](#)).

## 2.6 Discussion

The expansion of aspen in our boreal forest landscape over the past 40 years is substantial (+102.4%). The expansion of aspen observed in 1987 and 1997 (+25.7% and +70.9%, respectively) is mainly due to anthropogenic disturbances. In 1987, the expansion took place mainly in the abandoned agricultural lands in 1976. The opening of the forest cover for the cultivation of land associated with the fires that occurred in this portion of the territory (Figure 2.5) likely created conditions favorable to aspen by eliminating competing vegetation. The greatest expansion, however, occurred in 1997 in the 1976 logged sections (Figures 2. 4 and 2.5). The strong regeneration of aspen after clear-cutting by sexual reproduction, or more generally by vegetative propagation, is a widely documented phenomenon ([Doucet, 1989](#); [Laquerre et al., 2011](#)). The passage of machinery disturbs the surface peat layer and enriches the site, thus creating germination beds favorable to aspen ([Brumelis & Carleton, 1988](#); [Carleton & MacLellan, 1994](#)). In addition, removal of apical dominance interrupts the transport of auxins to the roots of the tree, thus allowing the initiation of suckers ([Farmer, 1962](#); [Wan et al., 2006](#)), the growth of which is then promoted by the rise in soil temperature ([Landhäusser et al., 2006](#)). Aspen suckers grow taller than most competitor species in the boreal forest ([Bergeron, 2000](#); [Cardona, 2014](#); [Gutsell & Johnson, 2002](#)). It can thus dominate the stands after a clear-cut.

Our results also indicate a weak decline of aspen associated with the logging that occurred after 1997 (Figure 2.2-2.5). This decline could be an artifact reflecting that the logging was too recent for the forest composition to be attributed to them in 2007 during the last inventory considered. It is therefore not possible to determine whether or not this aspen decline is indicative of a real trend. In fact, aspen is still present in 2738 of 4149 cells showing a decline in 2007, but in the form of patches of less than 2 ha (i.e., patches too small for considering aspen as present in our analysis, see Methodology section). An increase in aspen abundance could therefore occur locally over the coming decades through sexual reproduction, vegetative multiplication, and the development of young forests, the composition of which has not yet been identified.

However, the cuts practiced since the 1990s (i.e., clear-cuts with protection of advance regeneration and soils, Quebec acronym: CPRS), could limit the establishment of aspen on some sites. In these cuts, the movement of machinery is limited to trails occupying 25%-33% of the area of the cut and the thickness of the organic layer is not reduced outside these trails ([Harvey & Brais, 2002](#)). On fine-textured sites where aspen was scarce before cutting (i.e., low overlap; see Figure 2.3), the thickness of the organic layer tends to increase over time ([Fenton et al., 2005](#); [Simard et al., 2009](#)). A thick organic layer (i.e., >25-30 cm) can limit the establishment of aspen ([Gewehr et al., 2014](#); [Lafleur et al., 2015](#)) by inducing a soil temperature that is too cold to allow suckers to emergence and grow ([Landhäusser et al., 2006](#); [Wan et al., 1999](#)). The organic layer could therefore be thick enough at these sites to limit aspen suckering. In addition, CPRS does not create germination beds favorable to aspen (i.e., exposed mineral soil) ([Harvey & Brais, 2002](#)), which could limit establishment by seed. In contrast, fine-textured sites where aspen is abundant before cutting are less likely to be influenced by CPRS. A high abundance of aspen tends to reduce the accumulation of organic matter by decreasing the cover of *Sphagnum* spp. ([Fenton et al., 2005](#)) and by accelerating the nutrient cycle via a change in the composition of the soil macrofauna and an increase in the quality of the litter ([Laganière et al., 2009, 2010](#)). On these sites,

CPRS could therefore promote the expansion of aspen in the same way as the cuts made previously. Although we cannot determine the direction of the variation in aspen abundance in the next few years (i.e., increase or decrease), the amplitude of this variation should be relatively small due to logging between 1997 and 2007 being less extensive than previously (Figure 2.5). Monitoring should nevertheless be carried out to know the real impact of recent (i.e., 1997, 2007) and future disturbances on the dynamics of aspen in the region.

Wildfire that is the main natural disturbance in the boreal forest has played a minor role in the recent dynamics of aspen in our boreal forest landscape (Figure 2.4). Most of the fires that occurred during our study period (i.e., 1976-2016) were located in the north of our landscape on thick organic deposits (Figures 2.1 and 2.5). However, the black spruce stands on these deposits have shown a strong resilience in terms of composition for several millennia, despite significant fluctuations in fire activity ([Carcaillet et al., 2001](#); [Carcaillet et al., 2010](#)). Given that the future burning rate projected for climate change scenarios should remain within the limits of natural variability ([Bergeron et al., 2010](#)), it is unlikely that the future fire regime will induce an important increase in the abundance of the hardwood component in our boreal landscape ([Terrier et al., 2015](#)). However, local increases in aspen abundance may occur following severe fire, notably in better-drained landscape positions where a more complete combustion of the soil organic layer could occur ([Baltzer et al., 2021](#)).

At the same time, the increased abundance of aspen observed in our boreal landscape could reduce the risk of future fires. Indeed, although the climate is the main driver of the fire regime in the boreal coniferous forest of Eastern Canada ([Carcaillet et al., 2001](#); [Carcaillet et al., 2010](#)), the vegetation can exert a significant feedback on their activity ([Cavard et al., 2015](#); [Hély et al., 2010](#)). A high abundance of broadleaf species tends to reduce the risk, severity and area of fires, due to their lower flammability compared with conifers ([Hély et al., 2001](#); [Krawchuk et al., 2006](#)). According to [Girardin &](#)



[Terrier \(2015\)](#), an increase of about 13% in the percentage cover of *Populus* spp. by the end of the 21st century should make it possible to maintain a constant rate of burning in our region given the scenarios of climate change.

In this study, we did not observe any aspen decline associated with forest tent caterpillar outbreaks as observed in the mixed boreal forest of Quebec and Ontario ([Candau et al., 2002](#); [Perrette et al., 2014](#)). The increase in abundance of aspen in our boreal forest landscape could, however, increase the impact of future tent caterpillar outbreaks. Some studies have indeed shown that a high abundance of host species of the tent caterpillar was associated with an increase in the duration, severity and synchronization of outbreaks ([Charbonneau et al., 2012](#); [Robert et al., 2020](#); [Roland, 2005](#)). Since aspen is the tent caterpillar's preferred host in the Canadian boreal forest ([Schowalter, 2017](#)), its increase in abundance could therefore increase the duration and severity of outbreaks. In addition, the mixed boreal forest of Abitibi-Témiscamingue located immediately south of our boreal landscape, is one of the two core regions of tent caterpillar outbreaks in the province of Quebec ([Cooke & Lorenzetti, 2006](#)). According to [Cooke et al. \(2012\)](#), these core regions could act as "pace-makers" of the dynamics of tent caterpillar populations in adjacent regions. In these core regions, the outbreaks are more frequent and tend to last longer than in other regions ([Cooke et al., 2009](#)). If the outbreak cycle in our boreal landscape tends to synchronize with that of Abitibi-Témiscamingue in response to the increase in aspen abundance (see [Robert et al., 2020](#)), the impact of the tent caterpillar could therefore increase in the regional forests. An increase in the severity and duration of outbreaks could lead to episodes of aspen decline such as those that occurred in the mixed boreal forest ([Moulinier et al., 2014](#)), especially if outbreaks occur during severe droughts ([Singer et al., 2019](#)), the frequency of which should, however, only increase slightly with climate change ([Tam et al., 2019](#); [Wang et al., 2014](#)).

## 2.7 Conclusion

Trembling aspen has experienced a substantial expansion over the past 40 years in our landscape of approximately 11 000 km<sup>2</sup> in the coniferous boreal forest (+102.4%). This rapid expansion is mainly due to anthropogenic disturbances, which appear to have been the main driver of changes in forest composition. Given the many feedbacks between forest composition, climate change, and disturbances, studies should be conducted to determine the potential impacts of aspen expansion on future boreal forest dynamic.

## 2.8 Acknowledgements

The authors thank Mélanie Desrochers for her help during data acquisition and Paul Jasinski for aiding in the translation of this article. This project was financially supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and by a practical field grant (Mitacs Accelerate), in collaboration with Rayonier Advanced Materials.

## 2.9 Supplementary material

Tableau S2.1: Explanatory variables used in the forward selection procedure in the redundancy analysis (RDA), ranked according to the P values that entered into the model. The variables in bold are retained in the final model. **AG1**: abandoned agricultural land in the 1976-1986 forest inventory; **AG2**: abandoned agricultural land in the 1987-1996 forest inventory; **Allu**: alluvial deposits; **Clay**: clay deposits; **Dune**: dune; **Esk**: esker; **Fire\_Bf1**: fires occurring before the 1976-1986 forest inventory; **Fire1**: fires occurring in the 1976-1986 forest inventory; **Fire2**: fires occurring in the 1987-1996 forest inventory; **Fire3**: fires occurring in the 1997-2006 forest inventory; **Fire4**: fires occurring in the 2007-2016 forest inventory; **Log1**: logging occurring in the 1976-1986 forest inventory; **Log2**: logging occurring in the 1987-1996 forest inventory; **Log3**: logging occurring in the 1997-2006 forest inventory; **Log4**: logging occurring in the 2007-2016 forest inventory; **Org**: organic deposits; **Outb2** : insect outbreak occurring in the 1987-1996 forest inventory; **Roc** : rocks; **Sand**: sand deposits; **TA1**: presence of aspen in the 1976-1986 forest inventory; **Till\_Mo**: tills and moraines; **Wf1**: windfall occurring in the 1976-1986 forest inventory; **Wf2**: windfall occurring in the 1987-1996 forest inventory.

Order of entry in the model	Variable	Adjusted R <sup>2</sup>	Cumulative adjusted R <sup>2</sup>	F	p value
1	<b>Log1</b>	0.169	0.169	16280.0	0.002
2	<b>TA1</b>	0.072	0.241	7639.8	0.002
3	<b>Log3</b>	0.027	0.268	3006.3	0.002
4	<b>Log4</b>	0.025	0.293	2793.8	0.002
5	<b>AG1</b>	0.011	0.304	1300.1	0.002
6	<b>Clay</b>	0.009	0.313	1065.9	0.002
7	<b>Till_Mo</b>	0.003	0.316	382.6	0.002
8	<b>Fire1</b>	0.003	0.319	329.2	0.002
9	<b>Fire_Bf1</b>	0.002	0.321	204.1	0.002
10	<b>Org</b>	0.001	0.322	112.1	0.002
11	<b>Log2</b>	< 0.001	0.322	46.0	0.002
12	<b>Allu</b>	< 0.001	0.322	43.9	0.002
13	<b>AG2</b>	< 0.001	0.323	24.5	0.002
14	<b>Sand</b>	< 0.001	0.323	21.1	0.002
15	<b>Roc</b>	< 0.001	0.323	15.7	0.002
16	<b>Wf1</b>	< 0.001	0.323	14.8	0.002
17	<b>Fire2</b>	< 0.001	0.323	13.3	0.002
18	<b>Fire3</b>	< 0.001	0.323	11.3	0.002
19	<b>Fire4</b>	< 0.001	0.323	10.3	0.002
20	<b>Wf2</b>	< 0.001	0.323	6.0	0.006
21	<b>Esk</b>	< 0.001	0.323	5.8	0.008
22	<b>Outb2</b>	< 0.001	0.323	2.4	0.102
23	<b>Dune</b>	-	-	-	-



### CHAPITRE III

## DO FOREST ROADS ACT AS HABITAT OR DISPERSAL CORRIDORS FOR *POPULUS TREMULOIDES* IN THE BOREAL FOREST OF EASTERN CANADA?

Mathilde Marchais, Dominique Arseneault, Yves Bergeron

Article en préparation

### 3.1 Abstract

Edge habitats resulting from the construction of forest roads favour pioneer, shade-intolerant and disturbance-adapted plant species. The effect of roads on the spread of non-native species has been frequently studied, but few studies have focused upon their effects on native tree species. We studied the effect of forest roads on the expansion dynamics of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) in a boreal forest landscape of eastern Canada. We determined whether roads act as a habitat and dispersal corridor for trembling aspen, and whether populations that established along roads act as a starting point for aspen expansion into adjacent stands. We evaluated the effect of forest roads on the distribution of trembling aspen by surveying the vegetation along 694 km of roads. In 19 stands, we compared the density and age of individuals in 100 m transects established parallel and perpendicular to roads, to determine the role of roads. Trembling aspen is abundant along the forest road network. Forest roads act sometimes as habitat corridors for trembling aspen, but their effects on its density extend only over a short distance (10 m) on each side of the roads. The forest roads did not act as a starting point for the expansion of trembling aspen into adjacent stands. Forest roads are particularly favourable habitats for trembling aspen. Although roads did not act as a starting point for aspen dispersal away from roads, these habitats would be vulnerable to invasion following a disturbance that would reduce the thickness of the organic layer.

Keywords: habitat corridor, dispersal corridor, road-edge effect, *Populus tremuloides*, boreal forest

### 3.2 Résumé

Les habitats de bordure résultant de la construction des chemins forestiers favorisent les espèces végétales pionnières, intolérantes à l'ombre et adaptées aux perturbations. L'effet des chemins sur la propagation des espèces non-natives a été fréquemment étudié, mais peu d'études se sont concentrées sur leurs effets sur les espèces d'arbres natives. Nous avons étudié l'effet des chemins forestiers sur la dynamique d'expansion du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) dans un paysage boréal de l'est du Canada. Nous avons déterminé si les chemins servent de couloirs d'habitat et/ou de dispersion au peuplier faux-tremble, et si les populations établies le long des chemins ont servi de point de départ à son expansion dans les peuplements adjacents. Nous avons évalué l'impact des chemins forestiers sur la répartition du peuplier faux-tremble en inventoriant la végétation le long de 694 km de chemins. Dans 19 peuplements, nous avons comparé la densité et l'âge des individus dans des transects de 100 m établis parallèlement et perpendiculairement aux chemins, afin de déterminer leur rôle. Le peuplier faux-tremble est abondant le long du réseau routier. Les chemins forestiers agissent parfois comme des couloirs d'habitat pour le peuplier faux-tremble, mais leur effet sur sa densité ne s'étend que sur une courte distance (10 m) de chaque côté des chemins. Les chemins forestiers n'ont pas servi de point de départ à l'expansion du peuplier faux-tremble dans les peuplements adjacents. Les chemins forestiers sont des habitats particulièrement favorables au peuplier faux-tremble. Bien que les chemins n'aient pas servi de point de départ la dispersion des peupliers loin des routes, ces habitats pourraient être vulnérables à une invasion suite à une perturbation qui réduirait l'épaisseur de la couche organique.

Mots clés : couloir d'habitat, couloir de dispersion, effet de bordure des routes, *Populus tremuloides*, forêt boréale

### 3.3 Introduction

The global road network has expanded rapidly over the past century, to the point that roads are currently one of the most widespread forms of natural landscape modification ([Forman et al., 2003](#)). Roads fragment the landscape and create edge effects that affect the physico-chemical environment and ecological processes, together with the dynamics, structure and composition of plant communities ([Andrews, 1990](#); [Forman & Alexander, 1998](#); [Murcia, 1995](#); [Ries et al., 2004](#)). In forest ecosystems, the effects of road building include vegetation removal, soil disturbance, and changes in wind patterns, nutrient availability, and light in response to canopy opening ([Forman et al., 2003](#); [Harper et al., 2005](#)). Edge habitats resulting from road construction typically differ in their plant composition compared to adjacent habitats, including a high abundance of shade-intolerant pioneer, nutrient-demanding and disturbance-adapted species ([Seiler, 2001](#); [Trombulak & Frissell, 2000](#)). Roads can thus act as habitat corridors for these species by providing them with environments favourable to their establishment and growth, within a less suitable habitat matrix ([Christen & Matlack, 2006](#); [Huijser & Clevenger, 2006](#)). Subsequently, these populations established along roads can act as a source of propagules and facilitate the expansion of some species into adjacent habitats away from roads, particularly following a disturbance ([Parendes & Jones, 2000](#); [Tyser & Worley, 1992](#)). Road edges can also act as dispersal corridors for certain plant species, by facilitating their dispersal along the roads (e.g., [Geng et al., 2017](#); [Mortensen et al., 2009](#)). For example, seeds can be transported preferentially along roads by anthropogenic (e.g., vehicles, clothing) ([Auffret & Cousins, 2013](#); [Clifford, 1959](#); [Pickering et al., 2011](#); [Ross, 1986](#); [Taylor et al., 2012](#); [von der Lippe et al., 2013](#)) or by wildlife vectors ([Suárez-Esteban et al., 2013a, 2013b](#)), or through modifications of wind patterns within the road corridor ([Damschen et al., 2014](#)).



The effect of roads on the composition of plant communities has been widely studied in the context of non-native species propagation (e.g., [Barnaud et al., 2013](#); [Flory & Clay, 2006](#); [Kalwij et al., 2008](#); [Lu & Ma, 2006](#); [Manee et al., 2015](#); [Padmanaba & Sheil, 2014](#)), and in the context of native species conservation (e.g., [Deckers et al., 2005](#); [Fekete et al., 2017](#); [Spooner et al., 2004](#); [Tikka et al., 2001](#)). Comparatively few studies have focused upon the effects of roads on the expansion of native species (but see [Avon et al., 2013](#); [Buckley et al., 2003](#); [Gill et al., 2014](#); [Najafi et al., 2012](#); [Picchio et al., 2018](#)), especially trees. Nevertheless, populations of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) ([Ackerman & Breen, 2016](#)) and white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) ([Elsner & Jorgenson, 2009](#)) have recently been observed along Arctic roads beyond the current northern limit of these species, thereby highlighting the role that roads can play in expanding native species distributions. In the boreal forest east of James Bay (Quebec, Canada), the distribution of trembling aspen (hereafter, referred to as aspen) appears to be concentrated near anthropogenic infrastructures, including roads ([Whitbeck et al., 2016](#)). Given that aspen is a shade-intolerant, fast-growing, disturbance-adapted species, which reproduces both asexually and sexually ([Perala, 1990](#)), it may be particularly effective in using road-edge habitats ([Andrews, 1990](#)). More specifically, forest roads can: 1- act as habitat for aspen; 2- act as a source of propagules to allow its expansion into adjacent habitats away from roads, if habitat conditions are favourable; 3- act as a dispersal corridor to facilitate its expansion along roads.

The main objective of this study was to assess the effect of forest roads on the distribution and abundance of aspen in a boreal landscape of eastern Canada (Quebec). The length of the permanent forest road network had tripled in the Province of Quebec between 1975 and 1999 ([Coulombe et al., 2004](#)). Between 2018 and 2019, nearly 6 000 new kilometres of forest roads were constructed ([MFFP, 2020](#)), compared to 4 000 to 5 000 km that were built annually in the early 2000s ([Coulombe et al., 2004](#)). Despite the strong development of the forest road network since the 1970s, few studies have

focussed on their ecological impacts ([Bourgeois et al., 2005](#)). In the study landscape, clay deposits to the south are particularly favourable for aspen, while the great abundance of thick organic deposits to the north limits its presence ([Blouin & Berger, 2005](#); [Gewehr et al., 2014](#); [Lafleur et al., 2015](#)). However, industrial logging that has been carried out since the 1970s was accompanied by the construction of an extensive network of forest roads, which may have allowed expansion of aspen to the north ([see Grondin & Cimon, 2003](#)). If aspen is able to form well-established populations along roads, these may have acted as a starting point for its dispersal along roads as well as into adjacent stands away from roads, especially following clear-cutting ([see Parendes & Jones, 2000](#)). Aspen has indeed experienced a strong expansion in the study landscape since the 1970s ([Marchais et al., 2022](#)). While clear-cuts have favored this expansion ([Brumelis & Carleton, 1988](#); [Carleton & MacLellan, 1994](#); [Laquerre et al., 2009](#)), the particular role played by forest roads remains unknown. The specific objectives of the study were thus to assess whether forest roads 1) are favorable aspen habitats within a less suitable landscape matrix; 2) are dispersal corridors for aspen; and 3) acted as a starting point for the expansion of aspen into adjacent stands away from roads. We hypothesize that forest roads provide favourable habitat for aspen, and act as habitat corridor notably on organic deposits. We also hypothesize that aspen populations established along roads acted as a starting point for its dispersal into adjacent stands.

### 3.4 Materials and methods

#### 3.4.1 Study area

The study landscape covers an area of 10930 km<sup>2</sup> (49°-49° 50'N; 78°-79° 30'W) in the Clay Belt of Quebec and Ontario (Figure 3.1), which was created during the drainage of proglacial Lake Ojibway, about 8000 years ago ([Veillette, 1994](#)). The main types of

surface deposits are organic material (45%), clays (35%), and till (12%). The topography is flat and the climate is subpolar, subhumid continental ([Blouin & Berger, 2005](#)). Average annual precipitation is 909 mm, of which 29% falls as snow. Mean annual temperature is 0 ° C ( $\pm 2.9$  ° C) (data from the Joutel weather station for the period 1981-2010 ([EC, 2022](#))). The study landscape is located in the bioclimatic domain of the black spruce-feather moss forest of western Quebec ([MFFP, 2021](#)). The vegetation is largely dominated by black spruce (*Picea mariana* [Mill.] BSP.). Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and aspen are also abundant, forming pure stands or mixed stands with black spruce.

The forest road network is highly developed, with 10493 km of roads, including 6971 km that are passable only in winter (i.e., winter forest roads) and 3522 km passable all-year-round (i.e., forest roads; Figure 3.1). Considering a right-of-way (i.e., width deforested during construction of the road) of 20 m for winter forest roads and 30 m for other forest roads ([MFFP, 2021](#)), the right-of-way of the forest road network extends over a total 245.1 km<sup>2</sup> and over 105.7 km<sup>2</sup> off-road in winter. Most of the regional road network, excluding winter forest roads, is constituted of class 3 forest roads (2174 km). The foundations of these class 3 forest roads consist of exogenous mineral soil with road surfaces of natural gravel. The planned period of use for class 3 forest roads is 10 to 15 years. The foundations of winter forest roads consist of materials in place (e.g., mineral soil, organic soil, woody debris) and the road surfaces are of compacted snow. The planned period of use for the winter forest roads is three months ([MFFP, 2021](#)).

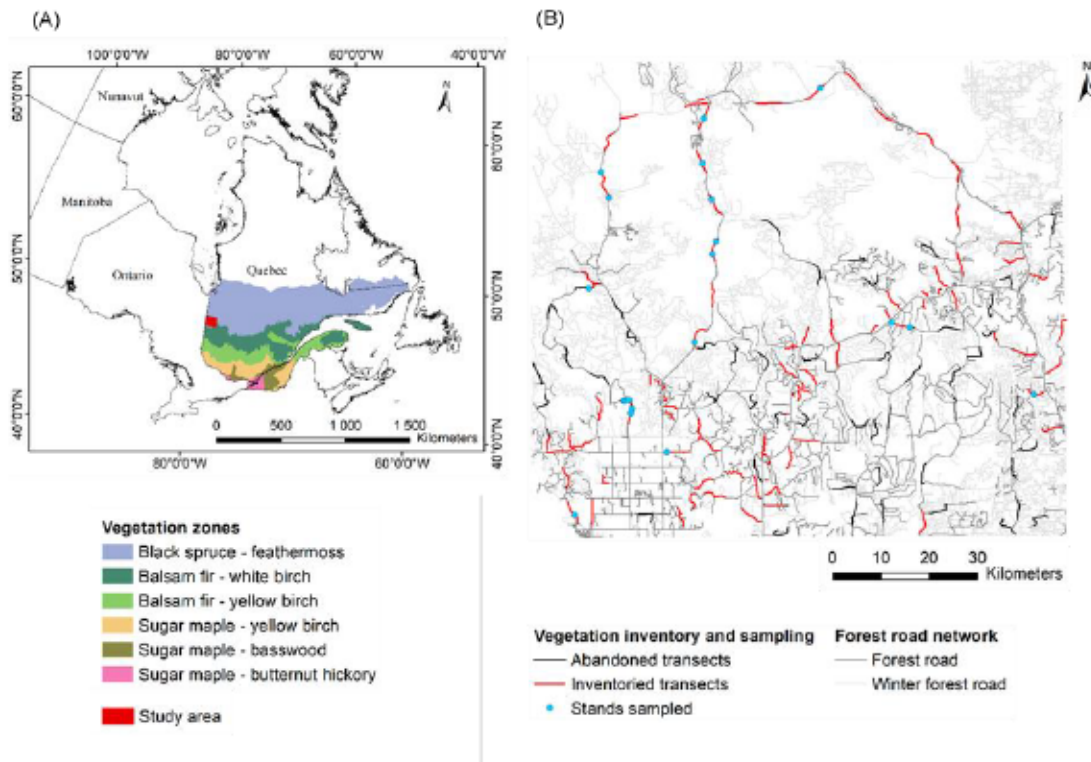


Figure 3.1: Location of the study landscape (i.e., study area) in the bioclimatic domain of the black spruce-feathermoss forest (A). Location of the vegetation inventory carried out in 2018 along forest roads, and location of trembling aspen stands sampled in 2019 (B).

### 3.4.2 Inventory of vegetation along forest roads

A vegetation inventory along forest roads was carried out in the summer of 2018, to quantify the distribution of aspen. Winter forest roads were not included in the inventory, given that they are not passable in summer with heavy vehicles. Portions of 5 km of roads (i.e., transects) were inventoried every 10 km in the northern part of the study landscape. In the southern part, given the more complex structure of the road network, points that were spaced at least 6 km apart were randomly placed to indicate the starting points of the transects. During the fieldwork, many roads became

inaccessible (i.e., partially closed) or impassable (e.g., collapsed, flooded). Some transects were therefore partially or totally moved during the fieldwork, while others were inventoried over less than 5 km or were completely abandoned. Of the 130 transects of 5 km that had been planned at the start, 54 transects were completely inventoried, 36 were partially inventoried (length ranging from 100 m to 4600 m) and 40 had to be abandoned (Figure 3.1). In total, 347.2 km of transects were inventoried. Vegetation inventories were conducted by a single observer, from a vehicle travelling at reduced speed ( $\approx 10$  km/h). Only tree species were inventoried. The composition was noted for the road-edge and for the adjacent stand, on both sides of the roads (i.e., 694.4 km of vegetation observations in total).

### 3.4.3 Selection and sampling of aspen stands

As aspen is naturally present in the study landscape, its presence in stands adjacent to roads may predate and be independent of their construction. However, the date of road construction is not available in our study landscape. As industrial logging began in the 1970s, most of the forest roads were built since this decade. Consequently, in order to limit the risk of sampling aspen stems established prior to road construction, buffer zones of 1 km were placed around each observation of vegetation carried out during the summer of 2018, and all observations containing aspen in these buffer zones on the forest map that had been produced by the Quebec government in the 1970s were excluded. Of the remaining observations from the 2018 summer, 19 aspen stands were randomly selected for sampling during the summer of 2019 (Figure 3.1). In each of these stands, a 100 m x 10 m transect was placed parallel to the forest road, along with a second that ran perpendicular to the first. The starting point of the two transects corresponds to the centre of the stand (i.e., L-shaped transects). Each transect was subdivided into 10 plots of 10 x 10 m in which the stems of each tree species were

counted as saplings ( $DBH \leq 8$  cm) or trees ( $DBH > 8$ cm). In addition, the aspen with the largest DBH in each plot was selected for dendrochronological analysis, assuming that this tree was the oldest individual in the plot. Two core samples taken perpendicularly to one another, were collected at 30 cm from the ground surface on each selected individual. The samples were prepared and dated using standard dendrochronology methods ([Payette & Filion, 2010](#)).

#### 3.4.4 Data analyses

To assess the effect of forest roads on aspen abundance at the landscape scale, we compared stem density (number of stems/ha) at different distances from roads using Friedman tests. Analyses were performed separately for trees ( $DBH > 8$ cm) and saplings ( $DBH \leq 8$  cm) using the `rstatix` library (version 0.7.2) of R software (version 4.3.1, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT). For both analyses, aspen density data were grouped into a single distance class for transects parallel to roads (0 m), while data from perpendicular transects were divided into four distance classes (10 m, 20 m, 30 m and more than 30 m from roads). These classes were considered because the right-of-way (i.e., area deforested during road construction) in the study landscape is generally 30 m, with cleared strips along the roadbed which are generally 11 m wide, but can vary between 0 and 27 m wide if the roadbed is off-centre due to operational or safety constraints ([see Figure 2D MFFP, 2021](#)). The use of a single distance class of 0-10 m corresponding to the common width of the cleared strips (i.e., 11 m), could therefore have prevented us from detecting situations where the cleared strips are wider (e.g., 20 m). Conversely, the use of a distance class of 0-30 m could have masked the effect of the right-of-way on aspen density, by including plots not located in the right-of-way if the latter is 11m wide.

Post hoc analyses were then carried out to identify between which pairs of distance classes aspen density differed significantly. Given that cleared strips along the roadbed never extend beyond 27 m, the >30 m distance class was used as "control" in post hoc tests, to increase tests power by minimizing the number of pairwise comparisons. Aspen densities in all other distance classes were compared to aspen density in the >30 m distance class using Desmar's post hoc tests in the R PMCMRplus library (version 1.9.7). Desmar's tests were preferred to exact tests (Eisinga et al., 2017) and Nemenyi's tests, as they allow both one-tailed testing and the use of the Benjamini-Hochberg correction method for multiple comparisons, thus increasing the power of the tests. One-tailed tests were preferred to two-tailed tests because we suppose that aspen density is higher near roads than far from them.

We used the method developed by [Christen & Matlack \(2006\)](#) to determine if forest roads are habitat corridor and if they are dispersal corridor for aspen in the study landscape. The relationship between the number of aspen stems and the distance to the centre of the stand was plotted for each sampled transect. If the number of aspen stems decreases at a lower rate (i.e., lower slope) along the transect parallel to the forest road compared to the perpendicular transect, this suggests facilitated dispersal along the forest road (i.e., dispersal corridor). If the Y-intercept is larger for the transect parallel compared to the transect perpendicular to the road, this suggests better habitat quality along the road (i.e., habitat corridor). For the analyses, the number of aspen stems was transformed using a logarithmic function and plotted in the R Stats library (version 4.0.0).

Finally, in order to determine if the forest roads acted as a starting point for the dispersal of aspen into adjacent stands, we used a linear mixed model followed by ANOVA to compare the maximum age of aspen stems at different distances from the roads. If aspen stems established along the forest roads before dispersing into adjacent stands, then individuals should be older near roads than far from them. For this analysis, the

perpendicular transects were divided into four distance classes (10 m, 20 m, 30 m and more than 30 m from the forest road) to distinguish the effect of the right-of-way, while parallel transects form a single distance class (0 m). Homogeneity of the variance was checked using Levene's test, while normality of the residuals was tested using a Shapiro-Wilk test. A Tukey's post hoc test was used to identify pairs of distance classes in which the maximum age of aspen differed significantly. Only stands that had been severely disturbed after road construction, allowing the potential dispersal of aspen into adjacent stands, were included in this analysis (13 stands). The analyses were carried out in the R lme4, car and emmeans libraries (respectively, version 1.1-34, 3.1-2 and 1.8.8).

### 3.5 Results

#### 3.5.1 Distribution of aspen along forest roads

Forest roads seem to influence the distribution and abundance of aspen in the study landscape, acting as dispersal and habitat corridors. Of the 694.4 km of vegetation observations made in 2018, aspen was present on 525.7 km (75.7%). Aspen was present only on the road-edges ( $\approx 5$  m) along 312.1 km (45.0%), present on the road-edges plus the adjacent stand on 75.8 km (10.9%), and present only in the adjacent stands on 137.8 km (19.8%).

#### 3.5.2 Role of forest roads

The 2019 survey confirms that distribution and abundance of aspen trees and saplings are influenced by forest roads. The density of trees (DBH > 8 cm) and saplings (DBH



$\leq 8$  cm) differ significantly between distance classes (Friedman tests;  $X^2 = 18.8$ ,  $df = 4$ ,  $p = 8.66 \times 10^{-4}$  vs.  $X^2 = 27.7$ ,  $df = 4$ ,  $p = 1.43 \times 10^{-5}$ , respectively). The density of trees is significantly higher at 0 and 10 m from roads than at more than 30 m (Figure 3.2A). The median density of trees at 0 and 10 m is 400 stems/ha, compared to 0, 0 and 57 stems/ha at 20, 30 and more than 30 m from roads, respectively. The density of saplings is higher at 0 m than more than 30 m from roads (Figure 3.2B). However, saplings density is not higher at 10 m, indicating that the distribution of aspen saplings is more restricted in the immediate vicinity of forest roads than that of trees. The median density of saplings at 0 m is 100 stems/ha, compared to 0 stems/ha for all other distance classes.

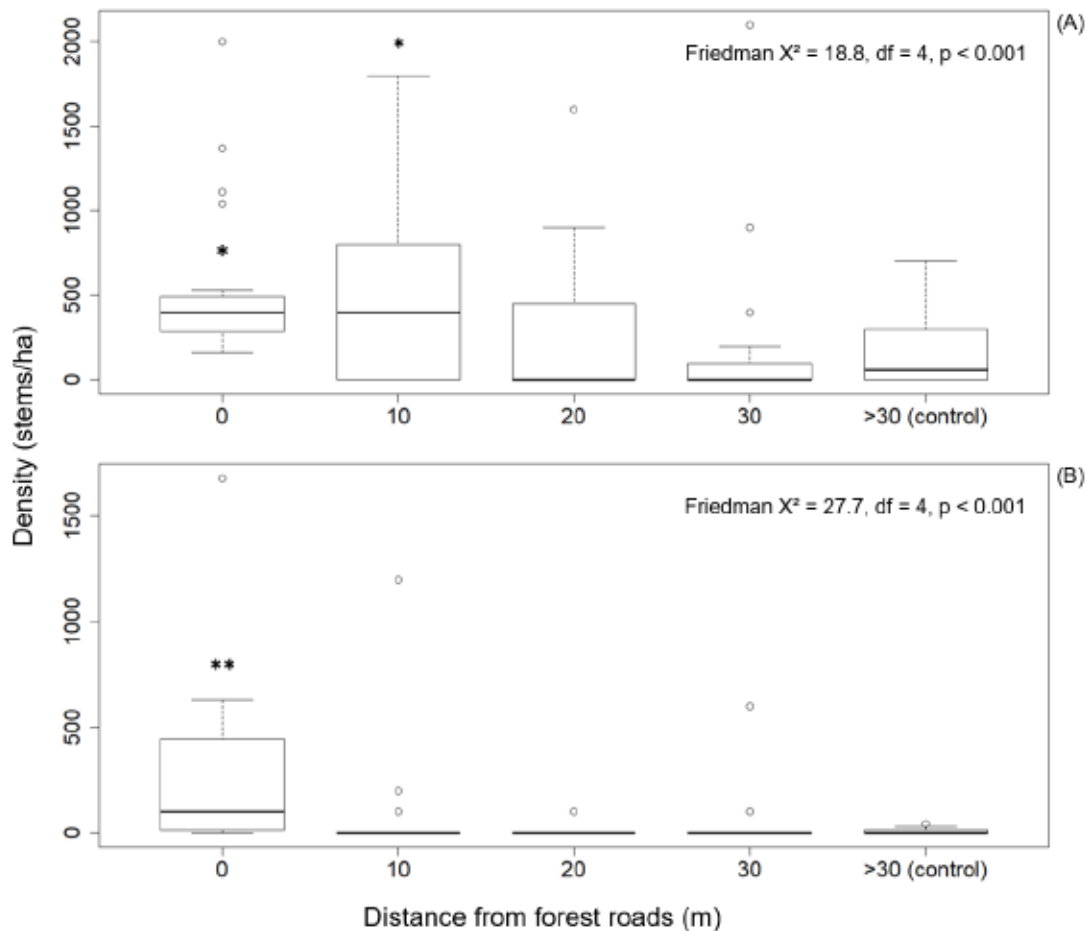


Figure 3.2: Trembling aspen density according to distance from forest roads for trees (DBH > 8 cm) (A), and saplings (DBH ≤ 8 cm) (B). The x-axis scale varies between graphs. Friedman test results are shown for trees and saplings. The transects parallel to forest roads form a single distance class (0 m). The transects perpendicular to the forest roads are divided into four classes of distance: 10 m, 20 m, 30 m and more than 30 m from the roads (>30). The symbol \* indicates a statistically significant difference between the distance class and the control (> 30 m) at a threshold of  $\alpha = 0.05$ , according to the results of Desmar's post-hoc test with Benjamini-Hochberg correction. The symbol \*\* indicates a statistically significant difference at a threshold of  $\alpha = 0.01$ .

The number of aspen stems according to the distance to the stand centres indicate that forest roads sometimes act as habitat corridors for aspen. Indeed, part of the study landscape is characterized by the presence of habitats adjacent to forest roads that are unsuitable for aspen, as evidenced by its absence on the perpendicular transects (Figures 3.3A and S3.5). Aspen distribution is channeled along forest roads, given that they provide favourable habitat for its establishment and growth, within a less favourable habitat matrix. This situation was observed in 8 of the 19 sampled stands (Figure S3.5).

The role of forest roads is more difficult to establish for stands with aspen in perpendicular transect. The distribution of aspen in five of these stands suggests that forest roads act as a habitat corridor (Figure S3.5), because aspen established at greater densities close to the road than farther away (Figure 3.3B). Yet, in five other stands, the forest roads did not play a particular role in the distribution of the aspen and for three of them, the habitat seems to be of better quality away from the roads in the perpendicular transect than parallel to the roads (Figures 3.3C and S3.5). In the last stand, the road seems to act as a dispersal corridor (Figure 3.3D), but this result could reflect the presence of unsuitable habitat beyond the first 30 m of the perpendicular transect.

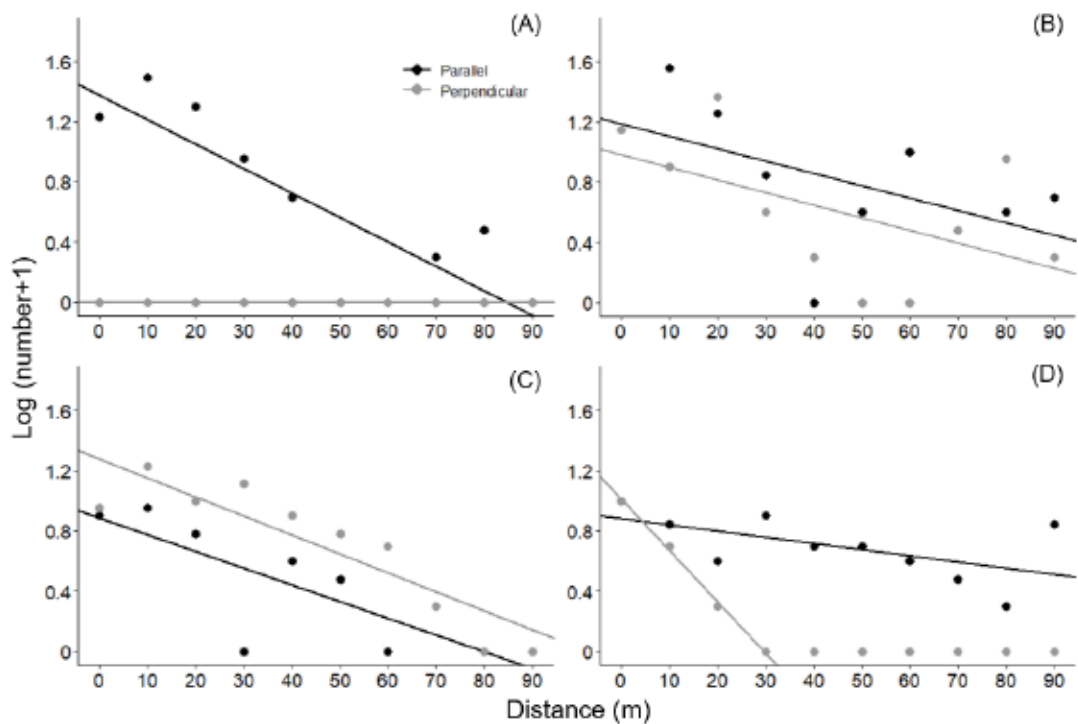


Figure 3.3: Relationships between the number of trembling aspen stems and the distance to the centre of the stands for transects parallel (in black) and perpendicular (in grey) to the forest roads. Only four “typical” stands are represented (for all the stands, see Figure S3.5). The number of trembling aspen stems was transformed using a logarithmic function. Panels (A) and (B) show two examples of stands where forest roads act as a habitat corridor for trembling aspen. Panel (C) shows an example of a stand where forest roads play no particular role in the distribution of trembling aspen. Panel (D) shows a stand where the forest road appears to act as a dispersal corridor for trembling aspen.

Contrary to our hypothesis, forest roads do not appear to have acted as a starting point for the dispersal of aspen into adjacent stands away from roads. Indeed, although the ANOVA indicates significant differences between the average maximum age of individuals according to distance classes ( $X^2 = 25.1$ ,  $df = 4$ ,  $p = 4.82 \times 10^{-5}$ ), Tukey's post hoc test does not indicate difference between distance classes 0 m, 30 m and >30 m from roads (Figure 3.4). However, aspen stems established at 10 and 20 m from roads are significantly younger than aspen stems established at 0 and more than 30 m

from roads. Furthermore, although the age of aspen stems does not differ significantly between the 20, 30 and >30 m distance classes, individuals located at 30 m tend to be slightly younger than individuals located beyond 30 m, and slightly older than individuals located at 20 m. Thus, the colonization of road-edges seems to have occurred gradually from aspen populations established both in the immediate vicinity of roads (0 m) and far from roads (>30 m).

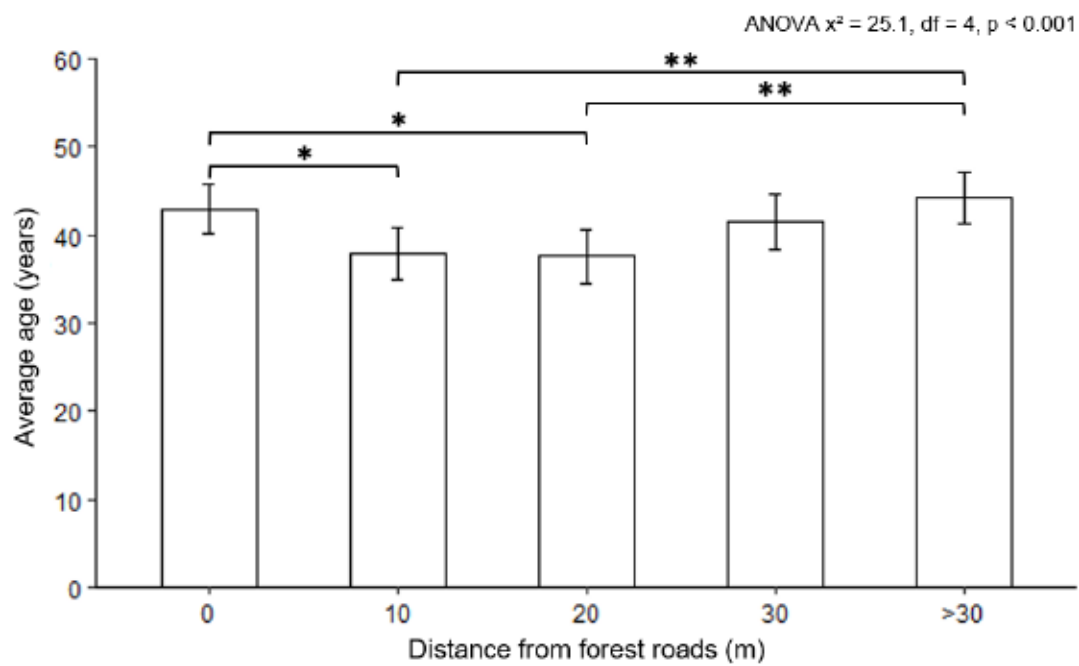


Figure 3.4: Average maximum age of trembling aspen estimated by the linear mixed model, according to distance from forest roads. Error bars are standard errors. The results of the ANOVA performed on the values estimated by the linear mixed model are shown. The transects parallel to forest roads form a single distance class (0 m). The transects perpendicular to the forest roads are divided into four classes of distance: 10 m, 20 m, 30 m and more than 30 m from the roads (>30). The symbol \* indicates a statistically significant difference between the average age at a threshold of  $\alpha = 0.05$ , according to the results of Tukey's post-hoc test. The symbol \*\* indicates a statistically significant difference at a threshold of  $\alpha = 0.01$ .

### 3.6 Discussion

Forest roads play an important role in the distribution of aspen in our study landscape, as evidenced by its presence on road-edges along 55.9% of the 694 km of forest roads that we inventoried in 2018. Road construction creates edge habitats in which environmental conditions differ from those found in interior forests, which in turn influences plant composition ([Andrews, 1990](#); [Forman & Alexander, 1998](#); [Trombulak & Frissell, 2000](#)). Direct effects of forest road construction include vegetation removal and soil disturbance ([Harper et al., 2005](#)), together with altered nutrient availability ([Devlaeminck et al., 2005](#); [Santelmann & Gorham, 1988](#); [Schmidt et al., 2017](#)), wind and incident light patterns ([Damschen et al., 2014](#); [Stern et al., 2018](#); [Young & Mitchell, 1994](#)), and temperature and humidity of the air and soil ([Chen et al., 1993, 1995](#); [Pohlman et al., 2007, 2009](#)). Consequently, edge habitats are generally favourable for pioneer, shade-intolerant and disturbance-adapted species (e.g., [Godefroid & Koedam, 2004](#); [Honnay et al., 2002](#); [McDonald & Urban, 2006](#); [Najafi et al., 2012](#); [Picchio et al., 2018](#)), such as aspen ([Perala, 1990](#)). For example, [Harper et al. \(2015\)](#) and [Whitbeck et al. \(2016\)](#) showed that in the boreal forest, edge habitats of natural (i.e., fire, lakes, wetlands) and anthropogenic origin (i.e., cutting, roads) favoured poplars (*Populus* spp.). Since winter forest roads were not considered in this study, their effects on the distribution of aspen remain unknown. Yet, winter forest roads are probably less favourable habitats for aspen, because the use of endogenous materials for road construction (e.g., organic soil) tends to limit the modification of edaphic conditions ([Bergès et al., 2013](#); [Godefroid & Koedam, 2004](#)).

At the scale of our study landscape, the effect of road-edges on aspen regeneration and tree densities extends over a relatively short distance (i.e., respectively 0 and 10 m; Figure 3.2). These results are consistent with literature reports. Indeed, the effect of roads on the composition of vegetation has been reported to be limited to about 10 m

in several forest ecosystems ([Arévalo et al., 2008](#); [Deljouei et al., 2017](#); [Hansen & Clevenger, 2005](#); [Watkins et al., 2003](#)). The restriction of aspen regeneration to the immediate vicinity of roads (i.e., transect parallel to the road) could be due to insufficient solar irradiance beyond a few metres from the roadway ([Avon et al., 2010](#); [Buckley et al., 2003](#); [Delgado et al., 2007](#); [Deljouei et al., 2018](#)), to allow the regeneration of this very shade-intolerant species. Our results are also consistent with the width of rights-of-way (i.e., the area deforested during road construction) in our study landscape (i.e., generally 30 m). These rights-of-way include an 8 m-wide roadbed, which is normally located at the centre of the right-of-way, plus an 11 m-wide cleared strip on either side of the roadway (i.e., road-edge habitats available for aspen) ([MFFP, 2021](#)). However, at the stand scale, the distance of the road-edge effect on aspen density is variable (Figure 3.2). The distance of the road-edge effect depends upon many factors such as the width of the road and the intensity of traffic ([Angold, 1997](#); [Forman et al., 2003](#); [Zhou et al., 2020](#)), the position of the road in relation to the slope and wind ([Forman & Alexander, 1998](#)), or the orientation of the edges, their age and the characteristics of the adjacent vegetation ([Camargo & Kapos, 1995](#); [Didham & Lawton, 1999](#); [Dignan & Bren, 2003](#); [Harper & Macdonald, 2002](#); [Matlack, 1993, 1994](#)). In our study, the orientation of the edges and the characteristics of the adjacent stands (e.g., composition, age, height, surface deposit, drainage) differ among sites, which probably explains the observed variability in the response of aspen at the stand scale (see [Murcia, 1995](#); [Ries et al., 2004](#)).

Forest roads sometimes act as habitat corridors for aspen in our study landscape (Figures 3.3A and S3.5), because its expansion appears to be channeled along the roads due to unsuitable or less favourable conditions in adjacent habitats ([Christen & Matlack, 2006](#); [Huijser & Clevenger, 2006](#)). In our study landscape, edaphic conditions, especially the thickness of organic layers, appear to be the main factor limiting the presence of aspen away from roads. A thick organic layer (> 30 cm) is known to limit establishment of aspen through sexual reproduction and vegetative

propagation ([Gewehr et al., 2014](#); [Lafleur et al., 2015](#)), which can be attributed to low soil temperatures and low nutrient availability induced by organic matter accumulation ([Simard et al., 2007](#); [van Cleve et al., 1983](#)), and to low carbohydrate reserves contained in small-sized aspen seeds ([Greene et al., 1999](#); [Greene et al., 2007](#)). In our study, 7 out of the 8 stands where aspen is absent more than 10 m away from forest roads exhibit an organic layer thicker than 30 cm. In these stands, road construction has created favourable edge habitats for aspen, within a less favourable matrix. The use of gravel for road construction may be responsible for creating favourable conditions for aspen establishment in edge habitats, as observed in Alaska ([Ackerman & Breen, 2016](#)). Road dust transport due to wind, road traffic and runoff may have increased soil pH and nutrient availability along the roads, and limited moss cover, particularly *Sphagnum* spp. ([Ackerman & Finlay, 2019](#); [Auerbach et al., 1997](#); [Müellerová et al., 2011](#); [Myers-Smith et al., 2006](#); [Walker & Everett, 1987](#)). In addition, dust deposits may have created islands of mineral soil that favour aspen germination. Once established, aspen is able to exert a positive feedback on its environment by limiting sphagnum cover and improving nutrient cycling ([Fenton et al., 2005](#); [Laganière et al., 2009, 2010](#); [Légaré et al., 2005](#); [Prescott et al., 2000](#)), thereby facilitating its subsequent establishment along the roads.

In addition to suitable edaphic conditions, the establishment of aspen away from roads seems to require the occurrence of severe disturbance. Indeed, all stands where aspen is present perpendicular to the roads have been clear-cut (9 stands) or burned (2 stands) over the last 40 to 50 years. The vigorous regeneration of aspen after severe disturbance is a widely documented phenomenon ([Bartos & Mueggler, 1982](#); [Bartos et al., 1991](#); [Bella, 1986](#); [Brown & Debyle, 1987](#); [Ilisson & Chen, 2009](#)), and clear-cuts have played a major role in aspen expansion in the boreal forest ([Brumelis & Carleton, 1988](#); [Carleton & MacLellan, 1994](#); [Friedman & Reich, 2005](#)). As the practice of clear-cutting will continue in the future, some stands may be vulnerable to aspen expansion from populations that have established on the road-edges ([see Parendes & Jones, 2000](#)).



According to our 2018 vegetation inventory, aspen is present only on the road-edges in 45% of our observations. Yet, severe disturbance does not appear to be systematic trigger of aspen establishment away from roads, as three out of the 8 stands where aspen is absent perpendicular to the roads have been clearcut. Given the high coverage of thick organic deposits in our study landscape (45% of the soils surface), the potential for aspen expansion from the roads could be lower than what our vegetation inventory suggests, if disturbances do not reduce sufficiently the thickness of organic layer to allow establishment of aspen. Conversely, if disturbances, such as clearcutting or fire, sufficiently reduce the thickness of the organic layer, these habitats could be particularly vulnerable to invasion by aspen.

Contrary to our hypothesis, aspen stands along forest roads do not appear to have acted as a starting point for dispersal into adjacent habitats. Indeed, the establishment of the aspen took place relatively synchronously near to and far from the roads (i.e, 0 m and more than 30 m, Figure 3.4). This result could be due to the synchronicity between road construction and clear-cutting. Given that forest roads have a planned use of 10 to 15 years ([MFFP, 2021](#)), logging must occur shortly after road construction. This hypothesis is supported by the fact that roads and cuts appear together on the governmental decadal forest map.

### 3.7 Conclusion

Construction of forest roads create edge habitats in which environmental conditions differ from those found in adjacent sites, which in turn influences vegetation composition. These edge habitats are particularly favourable to aspen in our study landscape, a frequent species along the road network. Soil disturbance, opening of the canopy, and the use of gravel for the construction of forest roads are likely important

factors in explaining the high density of aspen along the roads. The influence of roads on aspen density extends over a short distance (10 m on each side of the roads) and roads act as a habitat corridor for aspen, due to the presence of unsuitable adjacent habitats. Although roads do not appear to have acted as a starting point for aspen dispersal away from roads, these habitats would be particularly vulnerable to invasion by aspen following a disturbance that would reduce the thickness of the organic layer.

### 3.8 Acknowledgements

We thank Todor Minchev and Joëlle Boutin for their help during data sampling. W.F.J. Parsons corrected the English. This project was financially supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Grant Number: CRSNG\_SPS 380893-09) and by a practical field grant (Mitacs Accelerate, Grant Number: IT08209) in collaboration with the company Rayonier Advanced Materials.

## 3.9 Supplementary material

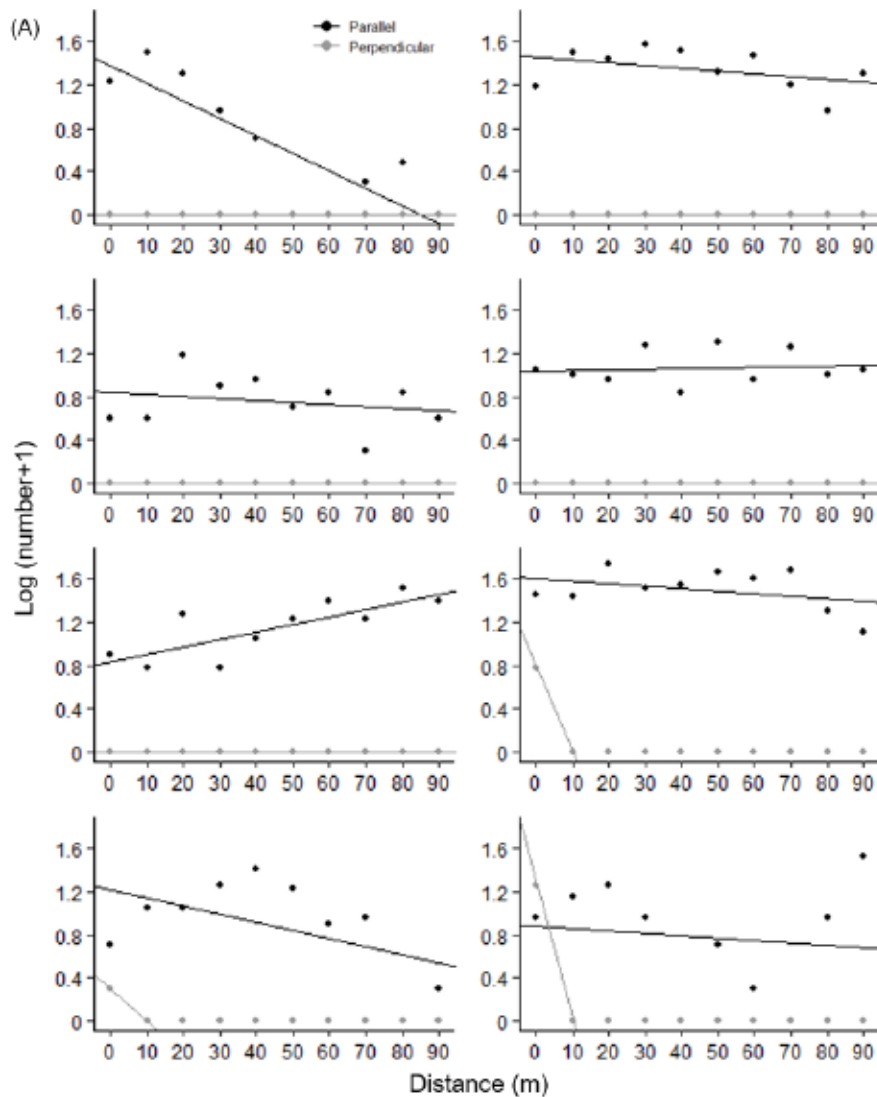


Figure S3.5: Relationships between the number of trembling aspen stems and the distance to the centre of the stands for transects parallel (in black) and perpendicular (in grey) to the forest roads. The number of trembling aspen stems was transformed using a logarithmic function. Panels (A) and (B) show stands where forest roads act as a habitat corridor for trembling aspen. Panel (C) shows stands where forest roads play no particular role in the distribution of trembling aspen. Panel (D) shows a stand where the forest road appears to act as a dispersal corridor for trembling aspen.

Figure S3.5 suite

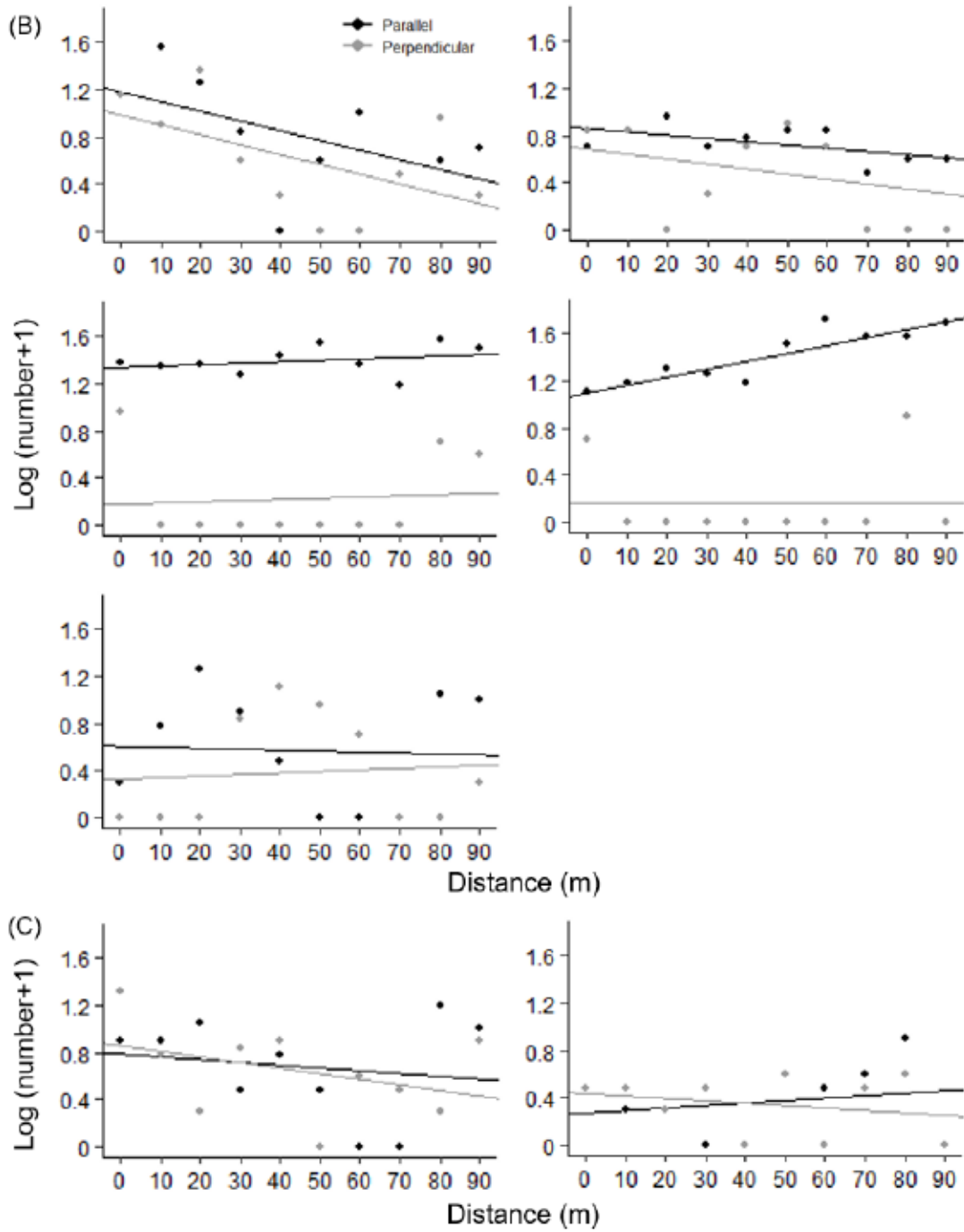
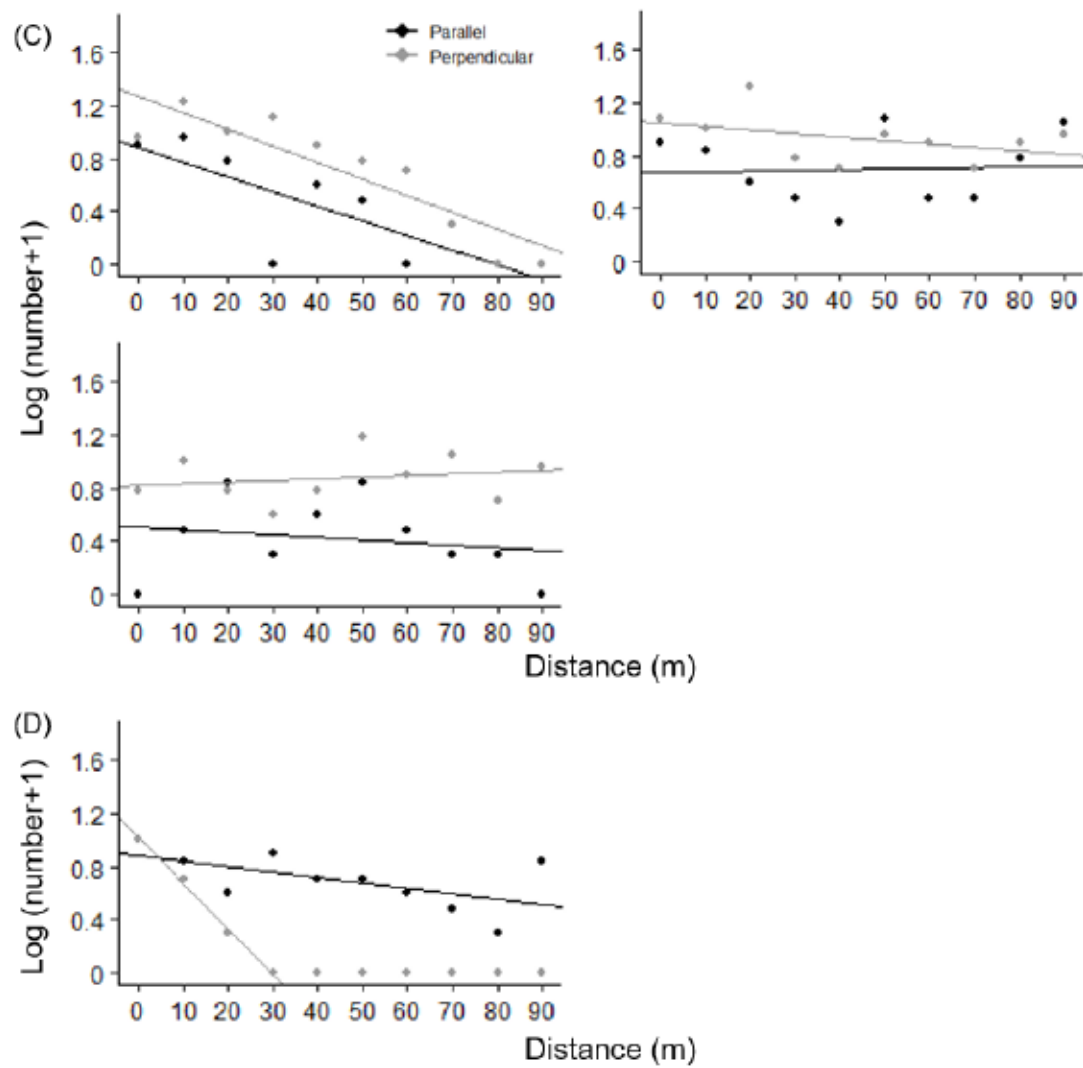


Figure S3.5 suite





## CHAPITRE IV

CHEMINS FORESTIERS, ÉPAISSEUR DE LA COUCHE ORGANIQUE ET  
EXPANSION DE *POPULUS TREMULOIDES* DANS LA FORÊT BORÉALE

Mathilde Marchais, Dominique Arseneault, Yves Bergeron

Article en préparation

#### 4.1 Résumé

Les routes sont connues pour altérer les conditions environnementales et la composition des communautés végétales en bordure des chemins, notamment lorsque des matériaux exogènes sont utilisés comme revêtement routier. Dans cette étude, nous évaluons l'impact des chemins de gravier sur l'épaisseur de la couche organique (ECO) et la distribution du peuplier faux-tremble, dans un paysage de la forêt boréale de l'est du Canada. L'ECO et la distribution du tremble ont été comparées à différentes distances des chemins, pour déterminer si une réduction de l'ECO en bordure des chemins pouvait expliquer la distribution du tremble le long du réseau routier, et notamment le rôle de couloir d'habitat des chemins. En outre, des tests de germination ont été effectués pour déterminer si le sol minéral provenant des chemins pouvait favoriser l'établissement du tremble. La présence du tremble dans le paysage d'étude est limitée par les dépôts organiques épais. L'épaisseur de ces dépôts est néanmoins réduite en bordure des chemins de gravier, en partie *via* le transport de sol minéral depuis les chemins. Cette réduction de l'ECO facilite l'établissement du tremble, et aide à expliquer sa distribution le long du réseau routier.

Mots clés : *Populus tremuloides*, impact des routes forestières, poussière des routes, épaisseur de la couche organique, forêt boréale



## 4.2 Introduction

Les routes constituent une des formes de modification du paysage naturel les plus répandues, avec de nombreux impacts écologiques sur les écosystèmes ([Forman et al., 2003](#)). Leur construction s'accompagne notamment de la création d'habitats de bordures, présentant des caractéristiques environnementales et des communautés végétales différentes des habitats adjacents ([Harper et al., 2005](#); [Murcia, 1995](#)). Dans les écosystèmes forestiers, l'ouverture du couvert par la construction et l'entretien des chemins, modifie les conditions d'habitats en altérant le régime de vent, de luminosité, et les conditions microclimatiques ([Pohlman et al., 2009](#); [Schmidt et al., 2017](#); [Stern et al., 2018](#)). Ces habitats ouverts et fréquemment perturbés en bordure des chemins, favorisent l'installation d'espèces végétales pionnières, intolérantes à l'ombre et adaptées aux perturbations ([Trombulak & Frissell, 2000](#)). L'utilisation comme revêtement routier de matériaux exogènes dont les propriétés diffèrent des sols forestiers existants, contribue également à altérer les conditions d'habitats et la composition en espèces en bordure des chemins ([Bergès et al., 2013](#); [Godefroid & Koedam, 2004](#); [Greenberg et al., 1997](#)). Ces effets sont particulièrement marqués dans les milieux acides et pauvres en nutriments, où l'utilisation fréquente de matériaux alcalins tels que le gravier, augmente le pH du sol et la disponibilité en nutriments rendant ainsi les conditions peu soutenables pour les espèces acidophiles ([Auerbach et al., 1997](#); [Avon et al., 2013](#); [Müellerová et al., 2011](#)). Ces impacts peuvent de plus s'étendre à de nombreux habitats adjacents *via* le transport de particules par le vent, la circulation routière et les eaux de ruissellement ([Forman & Alexander, 1998](#); [Santelmann & Gorham, 1988](#)).

Bien que les impacts écologiques des routes soient largement documentés (e.g. [Andrews, 1990](#); [Laurance et al., 2009](#); [Seiler, 2001](#); [Spellerberg, 1998](#)), peu d'études se sont penchées sur leurs impacts sur les communautés d'arbres natives (mais voir

[Najafi et al., 2012](#); [Picchio et al., 2018](#); [Vepakomma et al., 2018](#)), en particulier dans la forêt boréale ([Franklin et al., 2021](#)). Dans la forêt boréale canadienne, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx., ci-après nommé tremble) semble être particulièrement efficace pour exploiter les habitats de bordures ([Harper et al., 2015](#)). Le tremble est l'espèce d'arbre indigène la plus largement distribuée en Amérique du Nord ([Perala, 1990](#)), ce qui témoigne de son adaptation à une grande variété de conditions environnementales. Il s'agit en outre d'une espèce pionnière, intolérante à l'ombre, à croissance rapide, capable de s'installer massivement dans les milieux nouvellement perturbés ([Brumelis & Carleton, 1988](#); [Carleton & MacLellan, 1994](#); [Chen et al., 2009](#); [Weir & Johnson, 1998](#)) via une reproduction abondante par graines et par drageonnement ([Bartos & Mueggler, 1981, 1982](#); [Kay, 1993](#); [Quinn & Wu, 2001](#)). Cette espèce possède de plus une excellente capacité de dispersion, grâce à ses graines de petites tailles qui peuvent être transportées par le vent sur plusieurs kilomètres ([Jobidon, 1995](#); [Turner et al., 2003](#)). Or, d'après [Andrews \(1990\)](#), les espèces présentant d'excellentes capacités de dispersion et capables d'envahir les habitats perturbés sont « attirées » par les habitats de bordures. Dans la forêt boréale de l'est du Canada, la distribution du tremble semble effectivement être influencée par les habitats de bordures associés aux chemins. À l'est de la Baie-James (Québec, Canada), la distribution du tremble est par exemple concentrée à proximité des infrastructures anthropiques telles que les routes ([Whitbeck et al., 2016](#)). Au Sud de la Baie-James dans la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, le tremble est densément présent le long du réseau routier, et est capable de coloniser les habitats en bordure de chemins même lorsque la matrice d'habitats environnants est peu soutenable pour lui (Chapitre 3).

Dans la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, la distribution du tremble semble être en partie contrainte par les conditions édaphiques, et notamment par l'épaisseur de la couche organique ([Gewehr et al., 2014](#); [Lafleur et al., 2015](#)). La ceinture d'argile est une région prône à la paludification car le climat froid, la topographie plane, le cycle

de feu relativement long et l'abondance de dépôts à texture fine, favorisent l'accumulation d'une épaisse couche de matière organique sur les sols forestiers ([Lavoie et al., 2005](#)). Cette accumulation de matière organique affecte les conditions édaphiques, la productivité des forêts et la composition des communautés végétales ([Simard et al., 2007](#); [Taylor et al., 1987](#)). La matière organique présentant une faible conductivité thermique, son accumulation entraîne une baisse de la température du sol, et un ralentissement de la décomposition et de la mise en disponibilité en nutriments ([van Cleve et al., 1983](#)). L'accumulation de matière organique s'accompagne également d'une remontée de la nappe phréatique, en raison de la hausse de la densité apparente du sol qui induit une haute capillarité et une faible conductivité hydraulique ([Clymo, 1984](#)). La remontée de la nappe phréatique crée des conditions anoxiques ([Fenton et al., 2006](#)), qui réduisent le taux de décomposition de la matière organique ([Clymo, 1984](#)), et peuvent conduire à la mort des arbres. Le phénomène d'accumulation de la matière organique est en outre entretenu par des processus de facilitation lors de la succession des communautés de bryophytes ([Fenton & Bergeron, 2006](#); [Fenton et al., 2005](#)). Ces modifications des conditions édaphiques liées à l'accumulation de la matière organique créent des environnements insoutenables pour le tremble, qui tolère mal les conditions d'inondations et les sols froids ([Krasny et al., 1988](#); [Landhäusser et al., 2006](#)). Les forêts de la région ont ainsi tendance à converger vers des tourbières ouvertes dominées par les sphaignes (*Sphagnum* spp.) et l'épinette noire ([Belleau et al., 2011](#); [Lecomte & Bergeron, 2005](#)), qui tolèrent mieux ces conditions.

L'objectif principal de cette étude était d'évaluer l'impact des chemins de gravier sur l'épaisseur de la couche organique et la distribution du tremble, dans un paysage de la forêt boréale coniférienne situé sur la ceinture d'argile (Québec, Canada). Dans notre paysage d'étude, le réseau de chemins s'étend sur près de 10 500 km, et environ 3 500 km de ce réseau est constitué de chemins en gravier. Les communautés dominées par les bryophytes, telles que celles retrouvées dans la ceinture d'argile, sont connues pour

être particulièrement susceptibles à la poussière provenant de ces chemins ([Farmer, 1993](#); [Santelmann & Gorham, 1988](#)), et aux effets de bordures ([Fenton et al., 2003](#); [Harper et al., 2015](#); [Moen & Jonsson, 2003](#)). Dans le même temps, les bordures de ces chemins peuvent fournir un habitat favorable au tremble ([Ackerman & Breen, 2016](#); [McKendrick, 2002](#)). Dans une précédente étude (Chapitre 3), nous avons montré que les chemins jouaient parfois le rôle de couloirs d'habitat pour le tremble, lui permettant de s'établir dans des matrices d'habitats défavorables, généralement caractérisées par la présence de dépôts organiques épais. Dans cette étude, nous évaluons plus en détail les relations entre l'épaisseur de la couche organique, la distribution du tremble et la présence des chemins en répondant aux questions suivantes :

- 1) Est-ce que l'épaisseur de la couche organique (ci-après ECO) impacte la distribution du tremble dans le paysage d'étude ?
- 2) Est-ce que les chemins forestiers impactent l'ECO *via* le transport de particules minérales depuis les chemins, favorisant ainsi l'établissement du tremble ?
- 3) Est-ce que l'impact des chemins sur l'ECO peut expliquer la distribution du tremble le long du réseau routier, et notamment le rôle de couloir d'habitat des chemins ?

Nous supposons : 1) que les dépôts organiques épais ( $\geq 30\text{cm}$ , cf. [Gewehr et al., 2014](#)) limitent la présence du tremble dans notre paysage d'étude; 2) que le transport de sol minéral depuis les chemins réduit l'ECO en bordure des chemins, et favorise l'établissement du tremble; 3) que la réduction de l'ECO en bordure des chemins explique leur rôle de couloir d'habitat pour le tremble.

### 4.3 Matériel et méthodes

#### 4.3.1 Aire d'étude

L'aire d'étude (49°- 49°50'N ; 78°- 79°30'O) couvre un territoire de 10 930 km<sup>2</sup>. Elle est située sur la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario qui s'est mise en place lors du drainage du lac proglaciaire Ojibway, il y a environ 8000 ans (Veillette, 1994). La topographie est plane, et les principaux types de dépôts de surface sont des dépôts organiques (45%), des argiles (35%) et des tills (12%). Le climat est de type subpolaire subhumide, continental (Blouin & Berger, 2005). Les précipitations annuelles moyennes sont de 909 mm, dont 29% sous forme de neige. La température annuelle moyenne est de 0°C ( $\pm 2,9^{\circ}\text{C}$ ) (données de la station météorologique de Joutel pour la période 1981-2010 (EC, 2022)). L'aire d'étude est située dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec, qui correspond à la subdivision bioclimatique Mésoboréale du biome boréal canadien (Baldwin et al., 2012). La végétation y est largement dominée par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.). Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et le tremble sont également abondants, et forment des peuplements purs ou mélangés avec l'épinette noire.

#### 4.3.2 Épaisseur de la couche organique et distribution du tremble

Avant de déterminer si la distribution du tremble le long du réseau routier, et plus particulièrement, le rôle de couloir d'habitat des chemins s'explique par la réduction de l'épaisseur de la couche organique (ECO) en bordures des chemins, nous avons dans un premier temps chercher à confirmer que les dépôts organiques épais limitent la présence du tremble dans notre paysage d'étude, en effectuant une régression logistique de la présence du tremble en fonction de l'ECO.

#### 4.3.2.1 Base de données

Les données de présence/absence du tremble ont été obtenues à partir du système d'information forestière par tesselle (SIFORT). Cette base de données est composée d'unités polygonales (i.e. tesselles) d'une superficie d'environ 14 ha. Les tesselles contiennent, entre autres, des informations sur la composition des peuplements forestiers. Ces informations sont-elles mêmes issues des cartes forestières produites par le gouvernement du Québec depuis 1970, dans le cadre du programme d'inventaire forestier décennal. Bien que les données de composition forestière soient généralisées à l'ensemble de la superficie des tesselles (14 ha), elles représentent en réalité la composition du peuplement situé au point central de chaque tesselle sur les cartes forestières.

Seules les données SIFORT les plus récentes (i.e. 4<sup>e</sup> inventaire forestier) ont été utilisées pour établir la distribution du tremble. Le tremble a été noté « présent » dans les observations où la composition forestière était identifiée comme « PT » (peuplier faux-tremble) ou « PE » (peupliers). Le groupement « PE » correspond à la présence du peuplier faux-tremble et du peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.). En revanche, le tremble a été noté « absent » dans les observations où la composition forestière était identifiée comme « FI » (feuillus intolérants). Le groupement « FI » correspond à des compositions forestières incluant ou non la présence du tremble, c'est-à-dire des peuplements de bouleaux blancs (*Betula papyrifera* Marsh.) et de trembles, ou des peuplements de bouleaux blancs et de peupliers baumiers ([MFFP, 2015](#)). Considérer que le tremble est absent dans ces observations sous-estime donc potentiellement sa présence. Cependant, seules 567 observations étaient identifiées comme « FI » sur les 77 935 observations contenues dans notre base de données (0,7%). Nous estimons donc que notre choix d'attribuer la mention « absent » aux observations « FI » a eu peu d'incidence sur l'analyse des données.

Les données d'épaisseur de la couche organique (ECO) ont été obtenues à partir de la carte de paludification des sols créée par [Mansuy et al. \(2018\)](#). Succinctement, les auteurs ont créé une carte prédictive de l'ECO pour une région de 180 000 km<sup>2</sup> située dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec, à partir d'une base de données contenant 13 944 mesures géoréférencées d'épaisseur de la couche organique, avec une résolution de 30 m. Notre paysage d'étude étant entièrement compris dans l'aire d'étude de [Mansuy et al. \(2018\)](#), toutes les données d'ECO ont été obtenues à partir de leur carte. Cependant, seules les données intersectant le centre des tesselles ont été extraites, afin de respecter la nature ponctuelle de la base de données SIFORT.

#### 4.3.2.2 Analyse des données

Afin de déterminer si la présence du tremble est limitée par l'épaisseur de la couche organique à l'échelle de notre paysage d'étude, une régression logistique a été effectuée dans la bibliothèque « stats » du logiciel R ([R Core Team, 2020](#)). Notre base de données contenait initialement 77 935 observations, mais la régression logistique a été effectuée sur 61 267 observations. D'une part, toutes les observations correspondant à des terrains non forestiers (e.g. lacs, gravières, infrastructures anthropiques) ont été exclues de notre base de données, soit 3 013 observations. D'autre part, toutes les observations correspondant à des peuplements de moins de 7 m de hauteur ont été exclues (13 655 observations), car il n'est pas obligatoire de leur attribuer une composition dans le cadre des inventaires forestiers ([MFFP, 2015](#)). Une fois l'ensemble de ces données exclues, seules 156 observations identifiées comme « FI » demeurent dans notre base de données (0,3%).

### 4.3.3 Chemins forestiers et épaisseur de la couche organique

Après avoir déterminé si les dépôts organiques épais limitent la présence du tremble dans notre paysage, nous avons déterminé si les chemins de gravier induisent une réduction de l'ECO, en comparant l'ECO à différentes distances des chemins dans 27 peuplements. Nous avons ensuite déterminé si la réduction de l'ECO le long des chemins pouvait expliquer la distribution du tremble le long du réseau routier, en comparant l'ECO à différentes distances des chemins dans des couloirs d'habitat, des peuplements de tremble (i.e. habitat favorable) et des peuplements témoins (i.e. habitat défavorable).

#### 4.3.3.1 Échantillonnage des peuplements

La méthodologie employée pour sélectionner les peuplements de tremble est détaillée dans le Chapitre 3. Succinctement, 19 peuplements de tremble situés en bordure de chemin ont été sélectionnés aléatoirement, à partir d'un inventaire de la végétation effectué le long du réseau routier en 2018 (Figure 4.1). Les caractéristiques écologiques des peuplements sont décrites dans le tableau S4.1. Dans chaque peuplement, un transect de 10 x 100 m a été placé parallèlement au chemin et un second perpendiculairement à celui-ci. Le point de départ des deux transects correspond au centre du peuplement (i.e. transect en L). Chaque transect a été divisé en 10 placettes de 10 x 10 m. Dans chaque placette, l'épaisseur de la couche organique (ECO) a été mesurée à l'aide d'une tarière Edelman (i.e. sonde pédologique manuelle), sur une profondeur maximale de 120 cm. Lorsqu'un fossé était présent sur les transects parallèles aux chemins, les mesures d'ECO ont été faites avant le fossé afin d'être en mesure d'observer l'effet des chemins sur l'ECO. En outre, un peuplement ne contenant pas de tremble (i.e. peuplement témoin) a été échantillonné selon la même



méthodologie, pour chaque portion de chemin jouant le rôle fonctionnel de couloir d'habitat pour le tremble, soit 8 peuplements au total (Figure 4.1, Tableau S4.1). Finalement, des descriptions des profils de sols ont été effectuées sur une profondeur de 50 cm dans 4 peuplements où les chemins constituent des couloirs d'habitat (Tableau S4.1), afin de déterminer si du sol minéral a été transporté depuis les chemins. Dans chacun de ces 4 peuplements, une première description a été effectuée à une distance de 5 m du chemin, et une seconde a été faite à une distance de 25 m.

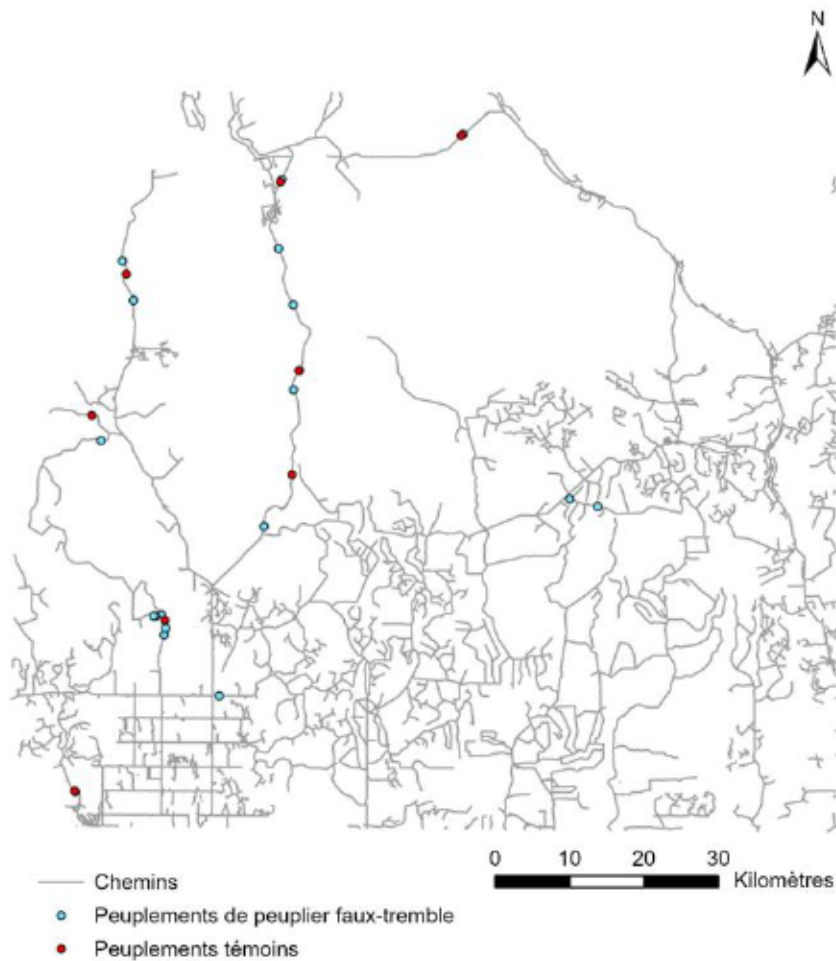


Figure 4.1 : Localisation des chemins forestiers et des peuplements échantillonnés dans le paysage d'étude. Les peuplements échantillonnés comprennent 19 peuplements de peuplier faux-tremble situés en bordure de chemins, ainsi que 8 peuplements ne contenant pas de peuplier faux-tremble (i.e. peuplements témoins).

#### 4.3.3.2 Analyse des données

L'impact des chemins sur l'ECO a été évalué en comparant l'ECO à différentes distances des chemins *via* un test de Friedman. Pour cette analyse, les données du

transect T17B-3300 ont été exclues, car l'ECO n'a pas été mesurée systématiquement avant le fossé dans le transect parallèle au chemin. Les données des transects parallèles ont été regroupées en une seule classe de distance (0 m), alors que les données des transects perpendiculaires ont été divisées en deux classes de distance (10 m et >10 m). Ces classes de distances ont été utilisées, car l'effet des chemins sur l'abondance du tremble s'étend jusqu'à 10 m dans notre aire d'étude (Chapitre 3). Nous supposons donc que si l'ECO est le facteur limitant l'établissement du tremble loin des chemins, l'effet des chemins sur l'épaisseur de la couche organique devrait lui aussi s'étendre jusqu'à 10 m. Un test post hoc exact (Eisinga et al., 2017) avec correction de Holm a ensuite été effectué pour déterminer entre quelles classes de distance l'ECO variait de manière significative. Les analyses ont été effectuées dans les bibliothèques « rstatix » et « PMCMRplus » du logiciel R.

Pour déterminer si l'influence des chemins sur l'ECO peut expliquer la distribution du tremble le long du réseau routier, l'ECO selon la distance aux chemins a été comparée entre 3 types d'habitats : 1) les habitats ARF où les chemins ne jouent aucun rôle fonctionnel, et qui correspondent aux peuplements où le tremble est présent à proximité et loin des chemins; 2) les couloirs d'habitat (CH), qui correspondent aux peuplements où le tremble est présent à proximité des chemins, mais est rare ou absent loin des chemins; 3) les habitats témoins (TE), qui correspondent aux peuplements où le tremble est absent à proximité et loin des chemins. Afin de simplifier l'interprétation des résultats, les classes de distance 0 m et 10 m ont été regroupées en une seule classe de distance de moins de 10 m pour cette analyse (<10 m). La comparaison de l'ECO selon la distance aux chemins entre les 3 types d'habitat a été effectuée à l'aide d'un modèle linéaire mixte, suivi d'une ANOVA. Afin de respecter les conditions d'application de ces analyses, une transformation logarithmique a été utilisée sur les données d'ECO. L'homogénéité de la variance et la normalité des résidus ont été évalués avec un test de Levene et de Shapiro-Wilk, respectivement. Un test post hoc de Tukey a ensuite été effectué pour déterminer entre quels types d'habitat (ARF, CH, TE) et classes de

distance (<10 m, >10 m), l'ECO variait de manière significative. Les analyses ont été effectuées dans les bibliothèques « lme4 », « car » et « emmeans » du logiciel R.

Dans les 4 peuplements où les descriptions de profils de sol ont été faites pour déterminer si du sol minéral avait été transporté depuis les chemins, un test de Student pour échantillons appariés a été employé pour comparer l'épaisseur moyenne de la couche organique à 5 m et 25 m des chemins. Ces peuplements incluent le transect T17B-3300, qui a été conservé pour cette analyse. Étant donné que nous supposons que l'ECO est plus faible à 5 m qu'à 25 m des chemins, un test unilatéral a été préféré à un test bilatéral afin d'augmenter la puissance du test. Les données d'épaisseur de la couche organique ont été transformées *via* une fonction logarithmique, afin de respecter les conditions d'applications du test de Student pour échantillons appariés. La normalité des différences a été vérifiée à l'aide d'un test de Shapiro-Wilk. Les analyses ont été effectuées dans la bibliothèque « rstatix » du logiciel R.

#### 4.3.4 Sol minéral et germination du tremble : dispositif expérimental

Après avoir déterminé si les chemins de gravier induisent une réduction de l'ECO *via* le transport de particules minérales depuis les chemins, nous avons finalement cherché à déterminer si ce sol minéral permet au tremble de s'établir en bordure de chemins. Pour ce faire, un dispositif expérimental visant à tester l'effet du type de substrat sur la germination du tremble, a été mis en place à la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD) lors de l'été 2021. Ce dispositif expérimental comprenait 4 types de substrat (i.e. traitements) soit :

- 1) Sol minéral uniquement
- 2) Mousses vivantes recouvertes de 2 cm de sol minéral

3) Mousses vivantes recouvertes de 0,5 cm de sol minéral

4) Mousses vivantes uniquement

Le sol minéral a été prélevé en bordure des chemins forestiers, alors que les mousses vivantes ont été prélevées dans les peuplements adjacents aux chemins, et ce, dans trois peuplements différents situés sur des dépôts organiques. Chacun des 4 traitements a été répliqué 21 fois. Douze graines de tremble ont été semées le 18 août, dans chacun des 84 pots de notre dispositif expérimental. Un suivi de la germination a été effectué jusqu'au 21 septembre. Les graines de tremble ont été obtenues auprès du Centre national de semences forestières (CNSF). Elles ont été prélevées en 2018 sur 9 arbres différents, dans la Forêt expérimentale Acadia (FEA) au Nouveau-Brunswick. Le taux de viabilité des graines de tremble a été estimé en 2021 avant la mise en place du dispositif expérimental, à 96,7%. Le nombre de germinations a été comparé statistiquement entre les traitements à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, et d'un test post-hoc de Dunn avec correction de Holm. Ces analyses ont été effectués dans la bibliothèque « GmAMisc » du logiciel R.

#### 4.4 Résultats

##### 4.4.1 Épaisseur de la couche organique et distribution du tremble

À l'échelle du paysage d'étude, la régression logistique a permis de démontrer que la probabilité de présence du tremble varie en fonction de l'épaisseur de la couche organique ( $\chi^2 = 12\,332$ ,  $p < 0,001$ ; Figure 4.2). Le modèle indique que la probabilité de présence du tremble est de l'ordre de 80% pour une épaisseur de la couche organique (ECO) égale à 0 cm, de 40% pour une ECO égale à 20 cm, de 10% pour une ECO égale à 40 cm, et de 0% pour une ECO égale à 60 cm. Les intervalles de confiance à 95% du

modèle sont néanmoins très étendus pour des épaisseurs de la couche organique inférieures à 50 cm (Figure 4.2), ce qui indique un mauvais ajustement du modèle. Cependant, notre modèle indique avec fiabilité que la probabilité de présence du tremble est quasiment nulle, lorsque la couche organique a une épaisseur de 50 cm ou plus.

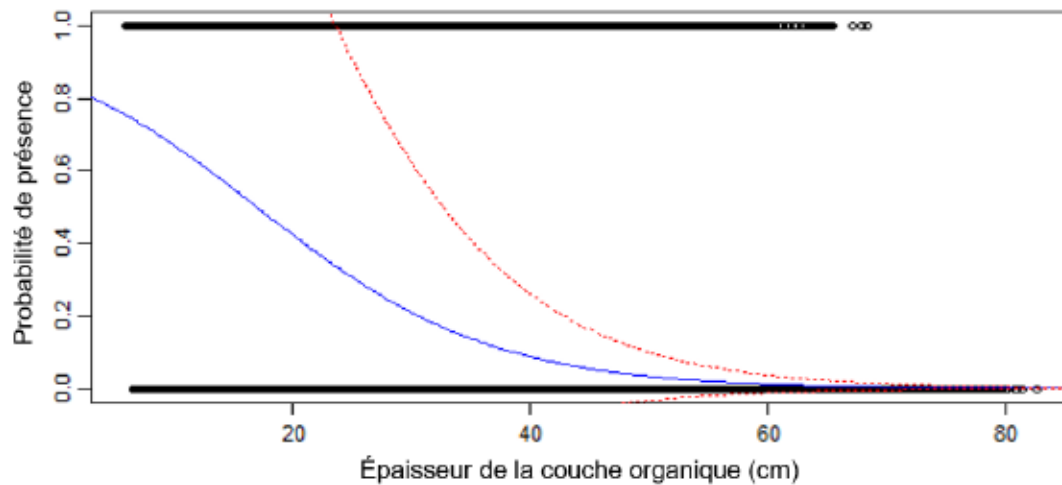


Figure 4.2 : Probabilité de présence du peuplier faux-tremble selon l'épaisseur de la couche organique. La ligne bleue représente la courbe de régression logistique. Les lignes rouges représentent les intervalles de confiance à 95%. Les cercles représentent les observations de présence/absence du peuplier faux-tremble.

#### 4.4.2 Chemins forestiers et épaisseur de la couche organique

Dans les 27 peuplements échantillonnés en bordure de chemins, le test de Friedman permis de démontrer que l'épaisseur de la couche organique (ECO) varie significativement en fonction de la distance aux chemins ( $X^2 = 13,2$ ,  $dl = 2$ ,  $p = 1,39 \times 10^{-3}$ ). L'épaisseur de la couche organique est plus faible à proximité des chemins que loin de ces derniers (Figure 4.3). La valeur médiane de l'épaisseur de la couche

organique est de l'ordre de 14 cm à 0 et 10 m des chemins, contre 28,7 cm au-delà de 10 m (i.e. classe de distance >10 m).

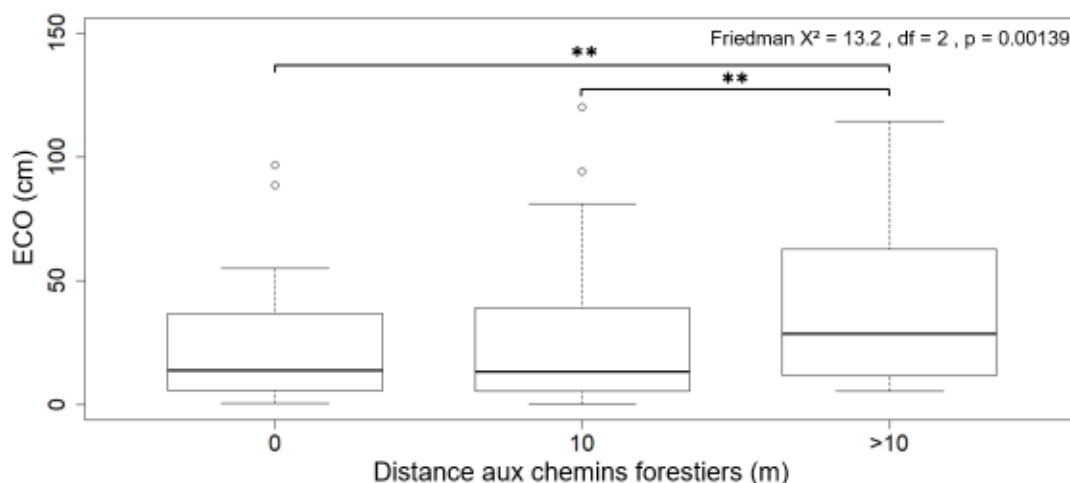


Figure 4.3 : Épaisseur de la couche organique (ECO) selon la distance aux chemins forestiers. Les transects parallèles aux chemins forment une seule classe de distance (0 m). Les transects perpendiculaires aux chemins sont divisés en deux classes de distance (10 m et >10 m). Les résultats du test de Friedman sont montrés. Le symbole \*\* indique les différences significatives entre les classes de distance selon les résultats du test post-hoc exact avec correction de Holm ( $p < 0,01$ ).

Les résultats de l'ANOVA effectuée sur les habitats où les chemins ne jouent aucun rôle fonctionnel (ARF), où ils constituent des couloirs d'habitat (CH), et les habitats témoins (TE), indiquent eux aussi des différences significatives d'ECO selon la distance aux chemins ( $X^2 = 37,8$ ,  $df = 5$ ,  $p = 4,16 \times 10^{-7}$ ; Figure 4.4). De plus, l'ECO semble pouvoir expliquer la distribution du tremble le long du réseau routier. Ainsi, l'ECO ne varie pas significativement selon la distance aux chemins pour les habitats ARF, où le tremble est présent à la fois à proximité et loin des chemins (Figure 4.4). La valeur moyenne de l'ECO pour ces habitats est de l'ordre de 10 cm, ce qui correspond d'après notre modèle de régression logistique à une probabilité de présence du tremble supérieure à 60%. De la même manière, l'ECO ne varie pas significativement selon la distance aux chemins pour les habitats TE, où le tremble est

absent. La valeur moyenne de l'ECO pour ces habitats est de l'ordre de 50 cm, ce qui correspond à une probabilité de présence du tremble quasiment nulle (Figure 4.2). L'ECO varie par contre significativement selon la distance aux chemins pour les habitats CH (Figure 4.4), où le tremble est abondant à proximité des chemins, mais peu abondant ou absent loin de ces derniers. Dans ces habitats, la valeur moyenne de l'ECO à moins de 10 m des chemins est de 10 cm, et elle ne diffère pas significativement des valeurs d'ECO des habitats ARF. À plus de 10 m des chemins, la valeur moyenne de l'ECO est de 35 cm, et elle ne diffère pas significativement des habitats TE (Figure 4.4).



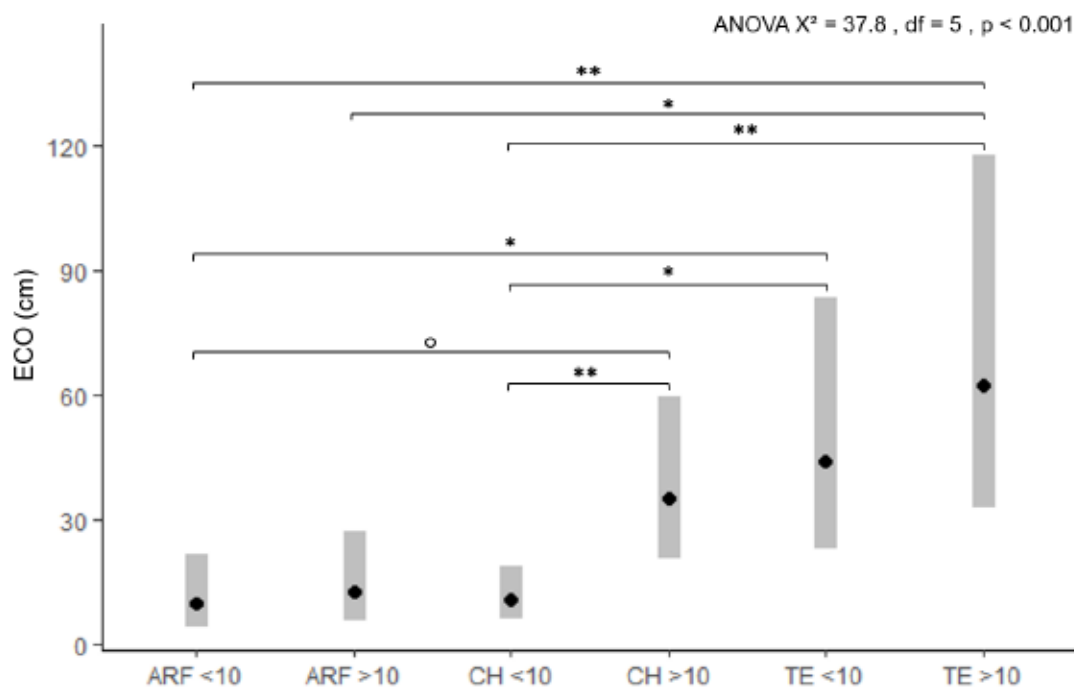


Figure 4.4 : Épaisseur de la couche organique (ECO) selon la distance aux chemins forestiers estimée par le modèle linéaire mixte, pour les habitats où les chemins ne jouent aucun rôle fonctionnel (ARF), où ils jouent le rôle de couloir d'habitat (CH), et pour les habitats témoins (TE). Pour chaque type d'habitats, la distance aux chemins est divisée en deux classes (<10 m et >10 m). Les barres grises représentent les intervalles de confiance à 95 %. Les résultats de l'ANOVA sont montrés. Les symboles °, \* et \*\* indiquent les différences significatives entre les groupes selon les résultats du test post-hoc de Tukey (respectivement,  $p < 0,1$ ,  $p < 0,05$  et  $p < 0,001$ ).

Les descriptions de profils de sol effectuées dans 4 peuplements CH (Tableau S4.2), ont permis de confirmer la présence de sol minéral transporté depuis les chemins, et son influence sur l'épaisseur de la couche organique. Les résultats du test de Student pour échantillons appariés indiquent une différence statistique significative d'épaisseur de la couche organique selon la distance aux chemins ( $T = 2.47$ ,  $dl = 3$ ,  $p = 4,51 \times 10^{-2}$ ). L'épaisseur de la couche organique est plus faible à proximité des chemins que loin de ces derniers (Figure 4.5). L'épaisseur moyenne de la couche organique à 5 m des chemins est de 6,8 cm ( $\pm 3$ ), contre 41 cm ( $\pm 7$ ) à 25 m des chemins. Ces valeurs sont en accord avec les valeurs médianes d'ECO mesurées dans les peuplements CH (Figure

4.4). La réduction de l'ECO à proximité des chemins est due au transport de sol minéral depuis les chemins. Une couche de sol minéral allant de 1 à 7 cm d'épaisseur a en effet été observée dans les 4 peuplements échantillonnés (Tableau S4.2).

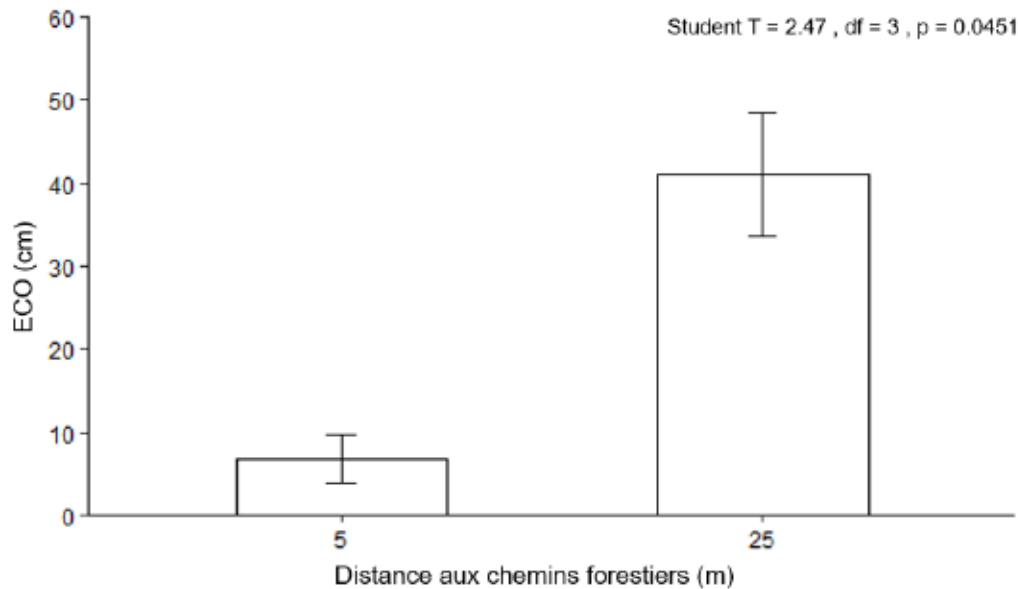


Figure 4.5 : Épaisseur moyenne de la couche organique (ECO) à 5 m et 25 m des chemins forestiers, d'après les profils de sol effectués dans 4 peuplements où les chemins jouent le rôle fonctionnel de couloir d'habitat. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types. Les résultats du test de Student pour échantillons appariés sont indiqués.

#### 4.4.3 Sol minéral et germination du tremble

Le dispositif expérimental mis en place à la FERLD indique un effet significatif du type de substrat (i.e. traitement) sur la germination du tremble (Kruskal-Wallis :  $H = 47,97$ ,  $df = 3$ ,  $p = 2,16 \times 10^{-10}$ ). Le traitement comprenant uniquement du sol minéral permet une meilleure germination du tremble que tous les autres traitements (Figure 4.6). Le taux de germination moyen pour ce traitement est de 64,7%. La germination

du tremble est également plus importante lorsqu'une couche de 2 cm de sol minéral recouvre les mousses vivantes, que lorsque le substrat est constitué uniquement de mousses vivantes (Figure 4.6). Par contre, la germination du tremble ne diffère pas entre le traitement comprenant uniquement des mousses vivantes et le traitement comprenant des mousses vivantes recouvertes de 0,5 cm de sol minéral. Le taux de germination moyen pour le traitement comprenant 2 cm de sol minéral est de 25% contre respectivement, 8,3% et 5,2%, pour le traitement comprenant 0,5 cm de sol minéral et pour le traitement comprenant uniquement des mousses vivantes.

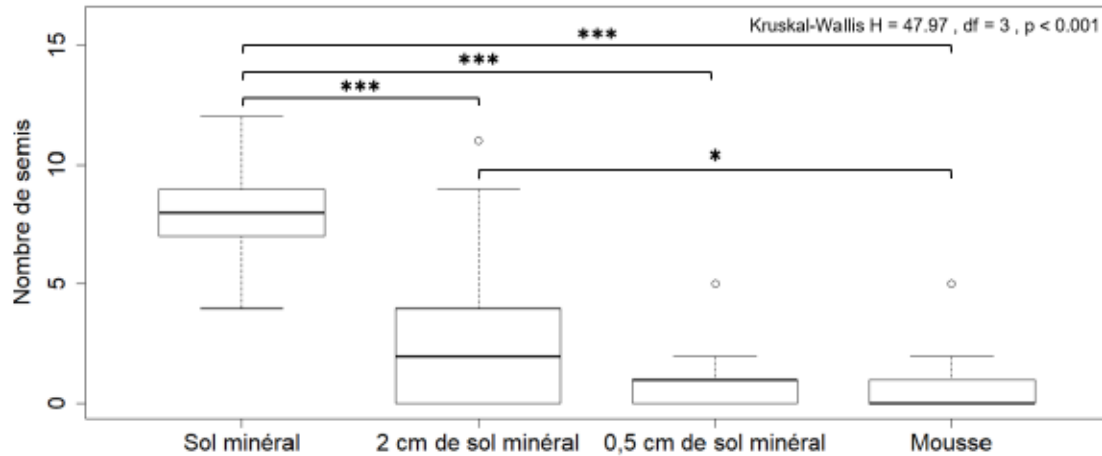


Figure 4.6 : Nombre de semis de peuplier faux-tremble selon le type de substrat (i.e. traitement). Les résultats du test de Kruskal-Wallis sont indiqués. Les symboles \* et \*\*\* indiquent les différences significatives entre les traitements selon les résultats du test post-hoc de Dunn avec correction de Holm (respectivement,  $p < 0,05$  et  $p < 0,001$ ).

## 4.5 Discussion

### 4.5.1 Épaisseur de la couche organique et distribution du tremble

Tel que nous le supposions, les dépôts organiques épais limitent la présence du tremble dans notre paysage d'étude (Figure 4.2). Dans la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, une épaisse couche de matière organique tend à s'accumuler sur les sols forestiers au cours du temps ([Fenton et al., 2005](#)). Cette accumulation de matière organique s'accompagne d'une baisse de la température du sol et de la disponibilité en nutriments, ainsi que d'une remontée de la nappe phréatique ([Prescott et al., 2000](#); [Simard et al., 2007](#); [van Cleve et al., 1983](#)), créant des conditions défavorables à l'établissement et à la croissance du tremble ([Gewehr et al., 2014](#); [Lafleur et al., 2015](#)). Des températures de 5°C peuvent notamment inhiber la croissance racinaire, et diminuer la photosynthèse et l'absorption de l'eau par les semis ([Landhäusser et al., 2001](#); [Wan et al., 1999](#)), alors que des températures de 8°C et moins inhibent l'émergence et la croissance des drageons ([Landhäusser et al., 2006](#)). De plus, bien que le tremble puisse survivre plusieurs semaines sur un sol saturé en eau ([Landhäusser et al., 2003](#)), il résiste mal aux conditions d'inondations en raison de son incapacité à former des racines adventives ([Krasny et al., 1988](#); [Schier & Campbell, 1976](#)).

D'après nos résultats, la distribution du tremble dans notre paysage d'étude s'étend sur un gradient d'épaisseur de la couche organique allant de 1 à 60 cm (Figure 4.2). Les valeurs de notre gradient sont plus étendues que celles rapportées par [Gewehr et al. \(2014\)](#). Ces auteurs ont en effet montré que dans la ceinture d'argile du Québec, la distribution du tremble à l'échelle du paysage était limitée à un gradient d'épaisseur de la couche organique compris entre 1 et 30 cm. Les résultats de [Gewehr et al. \(2014\)](#) sont similaires à ceux de [Lafleur et al. \(2015\)](#), à l'effet qu'une couche organique supérieure à 25 cm d'épaisseur limite fortement l'établissement du tremble par graines

et par drageonnement. Le gradient d'épaisseur de la couche organique plus étendu que nous observons dans notre étude, reflète probablement le mauvais ajustement de notre modèle de régression logistique pour des épaisseurs de la couche organique inférieures à 50 cm.

Deux raisons principales peuvent expliquer le mauvais ajustement de notre modèle. D'une part, le modèle de [Mansuy et al. \(2018\)](#) présente une faible performance pour prédire des épaisseurs de la couche organique comprises entre 0 et 20 cm et entre 20 et 40 cm, comparativement aux prédictions supérieures à 40 cm d'épaisseur (respectivement,  $R^2 = 0,041$ ,  $R^2 = 0,209$  et  $R^2 = 0,793$ ). Cela a dû augmenter la valeur maximale de notre gradient, ainsi que la valeur supérieure de l'intervalle de confiance. D'autre part, l'absence du tremble peut être liée à d'autres facteurs que l'épaisseur de la couche organique, tels que le type de dépôts de surface ou l'âge des peuplements ([Belleau et al., 2011](#); [Bergeron & Bouchard, 1984](#); [Lecomte & Bergeron, 2005](#)). Cette absence du tremble dans des peuplements présentant une couche organique peu épaisse en raison de facteurs confondants, a dû tendre à accroître la valeur inférieure de l'intervalle de confiance de notre modèle.

#### 4.5.2 Chemins forestiers et épaisseur de la couche organique

Les chemins forestiers ont un impact sur l'épaisseur de la couche organique. Cette dernière est plus faible à proximité (0-10 m) que loin des chemins (plus de 10 m) (Figures 4.3 et 4.5), en raison de la perturbation du sol lors de leur construction ([Harper et al., 2005](#)), et du transport de sol minéral depuis les chemins (Tableau S4.2). Les chemins en gravier, tels que ceux présents dans notre aire d'étude, sont connus pour avoir un impact chronique et cumulatif sur les écosystèmes adjacents *via* le dépôt de particules ([Myers-Smith et al., 2006](#); [Santelmann & Gorham, 1988](#)). Dans les milieux

acides et pauvres en nutriments, le sol minéral transporté depuis les chemins augmente notamment la disponibilité en nutriments et le pH du sol, et tend à diminuer son humidité en raison de sa faible capacité de rétention d'eau comparativement au sol organique ([Auerbach et al., 1997](#); [Johnston & Johnston, 2004](#); [Kalisz & Powell, 2003](#); [Müellerová et al., 2011](#)). Les conditions environnementales deviennent ainsi moins soutenables pour les mousses acidophiles telles que les sphaignes (*Sphagnum* spp.), dont l'abondance est fortement réduite en bordure de chemins ([Clymo, 1973](#); [Spatt & Miller, 1981](#); [Walker & Everett, 1987](#)). À l'inverse, les conditions deviennent davantage favorables au tremble qui présente une meilleure croissance sur les sols peu acides ou neutres, et riches en nutriments notamment en calcium et en azote ([DesRochers et al., 2003](#); [Gifford, 1967](#); [Stoekeler, 1960](#)). Les bordures de chemins sont de plus caractérisées par une température du sol plus élevée ([Gill et al., 2014](#); [Trombulak & Frissell, 2000](#)), qui doit contribuer à augmenter la vitesse de décomposition de la matière organique et la croissance du tremble ([Auerbach et al., 1997](#); [Landhäusser et al., 2006](#)). En outre, une fois établi le tremble peut exercer une rétroaction positive sur son environnement en accélérant le cycle des nutriments, *via* un changement de composition de la macrofaune du sol et une augmentation de la qualité de la litière ([Laganière et al., 2009, 2010](#)), et en limitant la couverture des sphaignes ([Fenton et al., 2005](#)). Le tremble contribue ainsi lui-même à limiter l'épaisseur de la couche organique ([Légaré et al., 2005](#)), et facilite son établissement subséquent le long des chemins.

L'impact des chemins de gravier sur l'épaisseur de la couche organique s'étend jusqu'à une dizaine de mètres dans notre aire d'étude (Figures 4.3 et 4.5). Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés dans la littérature. En Alaska, [Walker & Everett \(1987\)](#) ont estimé que 70 à 75% des dépôts de particules se faisaient à moins de 10 m des chemins de gravier. De la même manière, [Spatt & Miller \(1981\)](#), [Meininger & Spatt \(1988\)](#) et [Ackerman & Finlay \(2019\)](#) ont noté une diminution exponentielle du taux de déposition de la poussière avec la distance aux chemins. Dans le Dakota du Nord,

[Creuzer et al. \(2016\)](#) ont eux aussi observé une charge de particules plus élevée à 10 m qu'à 80 m des chemins de gravier, une tendance qui est exacerbée par l'intensité du trafic. Finalement en Suède, [Tamm & Troedsson \(1955\)](#) ont également noté une forte diminution des dépôts de particules au-delà de 10 m des chemins de gravier.

#### 4.5.3 Sol minéral et germination du tremble

Le sol minéral transporté depuis les chemins forestiers peut favoriser l'établissement du tremble par graines (Figure 4.6). Ces résultats supportent les observations d'[Ackerman & Breen \(2016\)](#) dans quatre peuplements de tremble sur des chemins et des remblais de gravier, au-delà de la limite nordique de l'espèce en Alaska. Ils ont supposé que la présence du tremble était due au fait que le gravier a fourni des îlots de substrat favorable à leur établissement et à leur croissance. Le sol minéral ou une fine couche de matière organique sont en effet connus pour constituer de bons lits de germination (e.g. [Landhäusser et al., 2010](#)). À l'inverse, une épaisse couche de matière organique limite l'établissement du tremble (e.g. [Lafleur et al., 2015](#)). Cette différence de qualité de substrats est notamment due aux différences d'humidité du sol ([Johnstone & Chapin, 2006](#)), le facteur le plus critique pour la germination et la survie des semis ([Faust, 1936](#); [Moss, 1938](#)). La matière organique tend à présenter des fluctuations d'humidité plus importantes que le sol minéral ([Duchesne & Sirois, 1995](#)), en raison de sa plus grande porosité ([Greene et al., 1999](#)). Les semis de tremble sont sensibles aux variations d'humidité de la couche de surface ([Moss, 1938](#)), car le lent développement des racines les rend particulièrement vulnérables à la dessiccation ([Wolken et al., 2010](#)). Ainsi en l'absence d'une humidité suffisante et continue, la germination des graines peut être inhibée, et la survie et la croissance des semis fortement entravées ([McDonough, 1979](#)).

#### 4.5.4 Distribution du tremble le long du réseau routier

La réduction de l'épaisseur de la couche organique (ECO) en bordure des chemins *via* l'apport de particules minérales, aide à expliquer leur rôle de couloirs d'habitat pour le tremble. Dans notre aire d'étude, les chemins constituant des couloirs d'habitat sont généralement situés dans des matrices caractérisées par la présence de dépôts organiques épais (Chapitre 3). Or, l'ECO en bordure de ces chemins est équivalente à celle retrouvée dans les habitats favorables au tremble (Figure 4.4). L'ouverture du couvert forestier, la perturbation du sol et l'apport de sol minéral lors de la construction des chemins, ont dû modifier les conditions environnementales et réduire l'ECO, rendant les conditions peu soutenables pour les mousses acidophiles ([Auerbach et al., 1997](#)), mais favorables au tremble (Chapitre 3). Le sol minéral transporté depuis les chemins a notamment dû créer des îlots de substrat permettant l'établissement du tremble par graines ([Figure 4.6; Ackerman & Breen, 2016](#)), étant donné qu'il est rare sur les dépôts organiques épais ([Figure 4.2; Marchais et al., 2022](#)). Le tremble pouvant produire des drageons dès l'âge de 1 ou 2 ans ([Day, 1944; Perala, 1990](#)), il a pu se répandre rapidement le long du réseau routier une fois établi. L'impact des chemins sur l'ECO s'étendant seulement sur une dizaine de mètres (Figures 4.3 et 4.5), et les dépôts organiques épais empêchant l'établissement du tremble par graines et par drageons dans les habitats adjacents ([Figure 4.4; Lafleur et al., 2015](#)), sa distribution s'est ainsi retrouvée canalisée le long des chemins (Chapitre 3). Étant donné qu'une couche de sol minéral inférieure à celle généralement observée dans les peuplements suffit à favoriser l'établissement du tremble (i.e. 2 cm vs 5 cm en moyenne; Figure 4.6, Tableau S4.2), nous pouvons supposer qu'une grande partie du réseau routier de notre aire d'étude constitue un habitat favorable au tremble. Cela pourrait expliquer sa forte présence et abondance le long du réseau routier (Chapitre 3).



#### 4.6 Conclusion

La distribution du tremble dans notre paysage d'étude est contrainte par l'épaisseur de la couche organique, avec une probabilité de présence du tremble quasiment nulle pour des dépôts de 50 cm d'épaisseur et plus. Le sol minéral transporté depuis les chemins de gravier tend néanmoins à réduire l'épaisseur de cette couche organique en bordure des chemins, favorisant ainsi l'établissement du tremble. Cette réduction de l'épaisseur de la couche organique semble pouvoir expliquer la distribution du tremble le long du réseau routier, et notamment le rôle de couloir d'habitat des chemins.

## 4.7 Matériel supplémentaire

Tableau S4.1 : Caractéristiques écologiques des peuplements échantillonnés et rôle fonctionnel des chemins pour le peuplier faux-tremble. Les profils de sol ont été faits dans les peuplements en gras. Les peuplements témoins sont en italique. La classe d'âge 120 correspond aux peuplements âgés de 101 ans et plus. Lorsque plusieurs compositions sont indiquées pour un même transect, la distance entre parenthèse correspond à la distance au chemin. BP : bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.); DH : dénudé humide; EN : épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP); FI : feuillus intolérants (i.e. *Populus tremuloides* Michx. et *B. papyrifera*, ou *Populus balsamifera* L. et *B. papyrifera*); FX : feuillus inconnus; ML : mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch); PE : peupliers (i.e. *P. tremuloides* et *P. balsamifera*); PG : pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.); PT : peuplier faux-tremble (*P. tremuloides*); RX : résineux inconnus; SB : sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.).

ID Transect	Composition	Classe d'âge	Dépôt de surface	Drainage	Rôle fonctionnel du chemin
AJ39-400	PTFXML	20-40	Argile	Imparfait	Aucun
AJ39-4200	PEPG	20-40	Argile	Imparfait	Aucun
T17-900	PTPT	20-40	Esker	Modéré	Aucun
T17-1100	PTPT (0-10m) / ENEN (20-100m)	20-40/ 40-60	Esker	Modéré	Aucun
T17B-2200	SBSBBP	40-60	Sable	Modéré	Aucun
T38-300	PTPT	40-60	Argile	Imparfait	Aucun
T13-1900	ENEN	20-40	Organique	Mauvais	Habitat
<i>T13-TE</i>	<i>ENRX</i>	<i>20-40</i>	<i>Argile</i>	<i>Imparfait</i>	-
T17B-200	PTBPEN	40-60	Esker	Modéré	Habitat
<b>T17B-3300</b>	<b>ENEN</b>	<b>40-60</b>	<b>Argile</b>	<b>Mauvais</b>	<b>Habitat</b>
<i>T17B-TE</i>	<i>ENEN</i>	<i>40-60</i>	<i>Esker</i>	<i>Modéré</i>	-
T24-2100	PGPG	60-80	Esker	Modéré	Habitat
<i>T24-TE</i>	<i>PGPG</i>	<i>60-80</i>	<i>Esker</i>	<i>Modéré</i>	-
T27-100	ENEN	60-80	Till_Moraine	Imparfait	Habitat
<b>T27-5000</b>	<b>ENEN</b>	<b>120</b>	<b>Organique</b>	<b>Très mauvais</b>	<b>Habitat</b>
<i>T27-TE</i>	<i>ENEN (0m) / DH (10-100m)</i>	<i>120 / -</i>	<i>Organique</i>	<i>Très mauvais</i>	-
T41-100	DH	-	Organique	Très mauvais	Habitat
<i>T41-TE</i>	<i>ENEN</i>	<i>120</i>	<i>Organique</i>	<i>Mauvais</i>	-
T43-1600	ENEN	20-40	Argile	Modéré	Habitat
T43-4500	ENSBFI	20-40	Argile	Modéré	Habitat
T44-4400	ENSB	0-20	Sable	Modéré	Habitat
<i>T43-TE</i>	<i>ENEN</i>	<i>120</i>	<i>Organique</i>	<i>Mauvais</i>	-
<b>T45-2400</b>	<b>ENEN</b>	<b>0-20</b>	<b>Till_Moraine</b>	<b>Modéré</b>	<b>Habitat</b>
<b>T46-2400</b>	<b>ENEN</b>	<b>120</b>	<b>Organique</b>	<b>Mauvais</b>	<b>Habitat</b>
<i>T46-TE</i>	<i>ENEN</i>	<i>120</i>	<i>Organique</i>	<i>Mauvais</i>	-
T50-4500	ENEN (0-50m) / DH (50-100m)	120 / -	Organique	Mauvais / Très mauvais	Habitat
<i>T50-TE</i>	<i>ENEN</i>	<i>120</i>	<i>Organique</i>	<i>Mauvais</i>	-

Tableau S4.2 : Description des profils de sol dans 4 peuplements jouant le rôle de couloir d'habitat pour le peuplier faux-tremble. Dans chaque peuplement, une description a été faite à 5 m et à 25 m du chemin. Toutes les descriptions ont été faites sur une profondeur de 50 cm. Les horizons sont listés depuis la plus couche superficielle vers la couche la plus profonde.

ID	Distance au chemin (m)	Horizon	Épaisseur (cm)	Description
T17B-3300	5	Organique	17	Stade de décomposition intermédiaire
		Minéral	7	Sable + gravier, sol transporté depuis la route
		Organique	26	Stade de décomposition intermédiaire
	25	Organique	14	Stade de décomposition peu avancé
		Minéral	36	Argile non compactée
T27-5000	5	Organique	2	Stade de décomposition peu avancé
		Minéral	7	Gravier, sol transporté depuis la route
		Organique	41	Stade de décomposition avancé
	25	Organique	50	Stade de décomposition peu avancé
T45-2400	5	Organique	2	Stade de décomposition peu avancé
		Organique	5	Stade de décomposition intermédiaire
		Minéral	6	Gravier, sol transporté depuis la route.
		Organique	3	Stade de décomposition avancé
		Minéral	19	Sable
		Minéral	15	Sable + argile + limon
	25	Organique	36	Stade de décomposition peu avancé
		Organique	14	Stade de décomposition intermédiaire
T46-2400	5	Organique	1	Stade de décomposition peu avancé
		Minéral	1	Sable + gravier, sol transporté depuis la route
		Organique	6	Stade de décomposition intermédiaire
		Minéral	42	Argile compactée
	25	Organique	50	Stade de décomposition peu avancé



## CHAPITRE V

### CONCLUSION GÉNÉRALE

#### 5.1 La dynamique récente d'expansion du peuplier faux-tremble

En l'espace de 40 ans, le recouvrement spatial du tremble a doublé dans notre paysage d'étude de la ceinture d'argile, avec environ 6% du territoire occupé dans les années 1970, contre 12% dans les années 2010. Cette dynamique d'expansion, qui résulte essentiellement de l'exploitation forestière, est en accord avec celle documentée dans d'autres régions boréales (e.g. [Brumelis & Carleton, 1988](#); [Friedman & Reich, 2005](#); [Weir & Johnson, 1998](#)) et avec les caractéristiques autoécologiques de l'espèce, notamment sa stratégie reproductive et ses exigences édaphiques (Chapitre 1). En effet, les coupes totales ont fortement favorisé le tremble sur les dépôts argileux, riches en nutriments et relativement bien drainés, au sud de notre paysage d'étude, alors que l'abondance des dépôts organiques mal drainés et la plus faible occurrence des coupes ont limité son expansion au nord ([Marchais et al., 2022](#)). Dans cette partie du paysage, la construction, l'entretien et l'utilisation des chemins ont néanmoins créé des couloirs d'habitat favorable au tremble *via* une réduction de l'épaisseur de la couche organique, permettant son expansion rapide le long du réseau routier (Chapitre 3 et 4). Ainsi, tel que l'avaient supposé [Grondin & Cimon \(2003\)](#), les chemins forestiers ont favorisé l'expansion du tremble vers le nord, dans des zones où il est naturellement rare ou absent. Le rôle prépondérant joué par l'exploitation forestière (i.e. coupes et chemins) dans l'expansion du tremble, et les interactions potentielles entre cette expansion et la

réponse des écosystèmes aux changements globaux, soulèvent de nombreuses questions vis-à-vis de la dynamique future des forêts de la région, et des stratégies d'aménagement à adopter.

## 5.2 Une dynamique future incertaine : les interactions entre l'expansion du peuplier faux-tremble et les impacts des changements globaux

En réponse aux changements climatiques, l'activité des feux devrait augmenter dans notre paysage d'étude ([Boulanger et al., 2014](#); [Boulanger et al., 2013](#)), mais l'expansion récente du tremble rend cette dynamique incertaine. En effet, les projections de risque de feux intégrant une expansion des feuillus, concluent à une rétroaction négative de la végétation sur l'activité des feux ([Johnstone et al., 2011](#); [Krawchuk & Cumming, 2011](#); [Terrier et al., 2013](#)). L'inflammabilité des feuillus étant plus faible que celle des conifères, une forte composante feuillue peut diminuer le risque, la sévérité et la superficie des feux dans un paysage ([Bernier et al., 2016](#); [Cumming, 2001](#); [Hély et al., 2010](#); [Krawchuk et al., 2006](#)). Durant certaines périodes chaudes de l'Holocène, l'élévation du risque de feux a ainsi été partiellement compensée par l'abondance des feuillus ([Brown & Giesecke, 2014](#); [Girardin et al., 2013a](#); [Kelly et al., 2013](#)). Néanmoins, le climat demeure le principal moteur de l'activité des feux dans notre région ([Carcaillet et al., 2001](#)), et la rétroaction exercée par la végétation peut être outrepassée lorsque les conditions météorologiques sont particulièrement propices aux feux ([Erni et al., 2017](#); [Parks et al., 2015](#)). La fréquence de ces épisodes météorologiques risquant d'augmenter à l'avenir ([Wang et al., 2017](#); [Wang et al., 2015](#)), la capacité du tremble à réguler l'activité des feux pourrait être réduite ([mais voir Wang et al., 2023](#)). De plus, le contrôle exercé par la végétation feuillue étant plus faible au printemps et à l'automne ([Hély et al., 2001](#); [Wotton & Flannigan, 1993](#)), l'allongement anticipé de la saison des feux ([Boulanger et al., 2014](#); [Hanes et al., 2019](#)) pourrait également diminuer la capacité de régulation du tremble.

Le futur régime de feux dépendra probablement du résultat net des interactions entre le climat et la végétation.

Si la composition des forêts peut influencer le futur régime de feux, celui-ci peut en retour modifier leur composition. La modification du régime de feux pourrait notamment favoriser ou prévenir la migration de la forêt mixte vers le nord, la transition entre la forêt mixte et coniférienne étant principalement contrôlée par la sévérité et la superficie des feux ([Bergeron et al., 2004](#)). Une réduction de la sévérité et de la superficie des feux induite par l'expansion du tremble créerait des conditions davantage similaires à celles de la forêt mixte, favorisant l'installation d'espèces non adaptées aux feux tels que le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), ou le cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.) ([Sims et al., 1990](#)). De nombreux sites favorables à ces espèces sont disponibles dans la forêt coniférienne ([Messaoud et al., 2007](#); [Rayfield et al., 2021](#)), mais ne sont pas occupés en raison de la trop forte fréquence des feux sévères ([Ali et al., 2008](#); [Jules et al., 2018](#)). Une hausse de l'activité des feux induite par les changements climatiques préviendrait donc probablement l'expansion du sapin baumier et du cèdre blanc dans la forêt coniférienne. En revanche, elle pourrait favoriser le maintien et l'expansion du tremble sur les sites suffisamment drainés ([Baltzer et al., 2021](#)). Il apparaît par contre peu probable qu'une hausse de l'activité des feux induise une expansion du tremble sur les dépôts organiques mal drainés, en raison de la faible épaisseur de brûlage anticipée sur ces dépôts ([Augustin et al., 2022](#); [Terrier et al., 2015](#)). Ces changements de composition potentiels sont importants à prendre en compte dans les stratégies d'aménagement forestier, car ils pourraient affecter la résilience des paysages.

### 5.3 Les enjeux de composition et l'aménagement forestier

L'objectif de l'aménagement forestier durable étant d'assurer la santé à long terme des écosystèmes, l'approche privilégiée consiste à maintenir, ou à ramener, les caractéristiques des écosystèmes aménagés dans leurs limites de variabilité naturelle ([Gauthier et al., 2008](#); [Landres et al., 1999](#); [Swanson et al., 1994](#)). D'après [Grondin et al. \(2018\)](#), bien que notre paysage soit en dehors de ces limites en termes de composition, celui-ci a conservé sa résilience et peut être restauré avec des stratégies d'aménagement adaptées. Néanmoins, dans le cas où le futur régime de feux permettrait l'établissement du sapin baumier, il pourrait s'avérer difficile de restaurer la dominance de l'épinette noire dans les zones d'expansion du tremble. La hausse d'occurrence du tremble pourrait en effet faciliter l'installation du sapin baumier, étant donné que l'établissement et la croissance du sapin sont favorisés dans les peuplements de tremble ([Arbour & Bergeron, 2011](#); [Nagati et al., 2019](#)), et que ces deux espèces tendent à occuper les sites mésiques ([Messaoud et al., 2007](#)). En présence d'une régénération de sapin suffisante et en absence de perturbations sévères pendant une longue période, une dynamique successionnelle « classique » de la forêt mixte ([Bergeron, 2000](#)) pourrait ultimement se mettre en place et conduire à la dominance du sapin. De plus, ce phénomène pourrait être accentué par l'exploitation forestière, notamment si celle-ci continue à favoriser l'expansion du tremble sur les sites mésiques, et si les coupes induisent un phénomène d'ensapinage comme celui observé dans la forêt mixte ([Venier et al., 2014](#)).

Afin de guider l'aménagement forestier, il semble important d'évaluer dans quelle mesure ce scénario d'installation du sapin risque de se produire, en déterminant quel taux d'expansion du tremble peut induire une diminution de l'activité des feux. À notre connaissance, aucune étude n'a évalué ce taux. Néanmoins, la hausse d'abondance des feuillus ayant été proposée comme mesure de mitigation du risque de feux ([Astrup et](#)



[al., 2018](#); [Hirsch et al., 2004](#)), [Girardin & Terrier \(2015\)](#) ont évalué le taux de conversion nécessaire pour maintenir une activité des feux constante. Une hausse du recouvrement de *Populus* spp. de 6% (taux optimal) à 13% (taux maximal) d'ici la fin du XXI<sup>e</sup> siècle, par rapport à son recouvrement en 2001, devrait permettre de maintenir un taux de brûlage constant dans notre région. Cependant, ces auteurs ont estimé le recouvrement de *Populus* spp. à environ 5% en 2001, alors qu'il était d'environ 12% dans notre paysage. Cette différence résulte probablement des échelles spatiales employées. En effet, la large zone de végétation de [Girardin & Terrier \(2015\)](#), qui recouvre essentiellement la partie nordique de la zone boréale faiblement impactée par les perturbations anthropiques ([Stanojevic et al., 2006](#); [Venier et al., 2014](#); [Wells et al., 2020](#)), ne permet probablement pas de percevoir les changements de végétation intervenus à l'échelle d'un paysage. Ainsi, la proportion de *Populus* spp. estimée par ces auteurs se rapproche davantage du recouvrement du tremble dans les années 1970 dans notre paysage d'étude ( $\approx 6\%$ ), ce qui implique que son expansion au cours des 40 dernières années (+ 6%) pourrait déjà être suffisante pour maintenir un taux de brûlage constant. Il semble donc important de poursuivre le travail de [Girardin & Terrier \(2015\)](#) à plus fine échelle spatiale, en partant éventuellement des taux d'expansion documentés du tremble, pour déterminer s'ils induiront une hausse, une baisse ou une activité constante des feux dans le contexte des changements climatiques.

En plus de l'éventuel risque d'expansion du sapin, les stratégies d'aménagement devraient également prendre en compte la présence du tremble le long du réseau routier, notamment si des traitements sylvicoles visant à contrer la paludification successionnelle sont employés. Plusieurs études ayant soulevé le risque accru de paludification associé aux coupes avec protection de la régénération et des sols ([Fenton et al., 2005](#); [Lavoie et al., 2005](#)), des traitements sylvicoles plus susceptibles de contrôler cette paludification et de maintenir la productivité des peuplements ont été proposés ([Bergeron et al., 2007](#); [Fenton et al., 2009](#); [Lafleur et al., 2018](#)). Ces traitements, qui visent à mieux reproduire l'effet d'un feu sévère sur les sols, tendent à

réduire l'épaisseur de la couche organique ([Henneb et al., 2015](#); [Lafleur et al., 2016](#)), et à augmenter la température et l'aération du sol ([Prévost, 1992](#); [Sutton, 1993](#)), créant ainsi davantage de microsites favorables à l'établissement et à la croissance de l'épinette noire ([Henneb et al., 2019](#); [Lafleur et al., 2010a](#); [Lafleur et al., 2011](#)). Cependant, de telles conditions étant également plus favorables à l'établissement du tremble par graines ([Greene et al., 1999](#); [Landhäusser et al., 2019](#)), ces traitements pourraient favoriser l'envahissement des peuplements ([Nguyen-Xuan et al., 2000](#)), à partir des populations de tremble établies en bordure de chemin. De plus, si les racines de ces trembles sont modérément endommagées lors de la préparation des sites, le drageonnement pourrait également être favorisé ([Fraser et al., 2003](#); [Fraser et al., 2004](#); [Lavertu et al., 1994](#)). En outre, une fois établi le tremble pourrait autofaciliter son maintien dans les peuplements, en limitant la couverture de sphaignes et en améliorant le cycle des nutriments ([Légaré et al., 2005](#)). L'emploi de traitements sylvicoles perturbant fortement le sol pourrait donc favoriser une nouvelle expansion du tremble, qui est déjà surabondant dans le paysage.

#### 5.4 Recommandations

En réponse aux enjeux de composition soulevés précédemment, plusieurs recommandations peuvent être formulées. D'une part, des coupes partielles visant à accélérer la succession vers une dominance d'épinette noire et à mieux reproduire les caractéristiques structurelles des vieilles forêts ([Bergeron et al., 2007](#); [Fenton et al., 2009](#)), pourraient être employées dans la partie sud de notre paysage d'étude, où les coupes extensives ont fortement affecté la composition et la structure d'âge des forêts ([Grondin et al., 2018](#); [Marchais et al., 2022](#)). D'autre part, les traitements visant à maintenir la productivité des sites paludifiés pourraient être différés dans le temps afin de restaurer en partie la dominance de l'épinette noire, avant d'induire une nouvelle

expansion du tremble. Néanmoins, ces traitements pourraient probablement être utilisés, avec un risque limité d'expansion, dans des peuplements suffisamment éloignés des trembles établis en bordure de chemins. La réalisation d'une cartographie exhaustive de la distribution du tremble le long du réseau routier, constituerait vraisemblablement un outil utile pour la planification de ces traitements. À défaut, la proximité des chemins de gravier pourrait éventuellement être utilisée comme « proxy » pour la présence du tremble, puisque ces chemins tendent à jouer un rôle de couloirs d'habitat pour cette espèce (Chapitre 3 et 4). Finalement, la capacité du tremble à coloniser les bordures de chemin devrait être prise en compte dans la planification du développement du réseau routier. Dans les zones où la proximité d'arbres semenciers induit un fort risque d'installation du tremble, la construction de chemins de gravier devrait probablement être évitée. Des chemins d'hiver pourraient éventuellement leur être préférés, puisque l'utilisation de matériaux endogènes tend à limiter les modifications des conditions édaphiques en bordure de chemins ([Bergès et al., 2013](#); [Godefroid & Koedam, 2004](#)).

## 5.5 Perspectives

Cette thèse a permis d'approfondir nos connaissances sur la dynamique récente du tremble dans la forêt coniférienne de la ceinture d'argile, dans l'est du Canada. Nos résultats réaffirment l'importance de l'expansion du tremble suite aux perturbations anthropiques, comme enjeu de composition dans la ceinture d'argile ([Grondin & Cimon, 2003](#); [Marchais et al., 2020](#)), et plus largement à l'échelle de la forêt commerciale québécoise (Figure 5.1; [Danneyrolles et al., 2019](#); [Danneyrolles et al., 2021](#)). La hausse d'abondance du tremble pouvant interagir avec les impacts des changements climatiques pour affecter la dynamique et la composition future des forêts, la prise en compte de son expansion dans les modèles prédictifs semble

importante. Des études évaluant le futur régime de feux en partant des taux documentés d'expansion du tremble, pourraient notamment être utiles pour mieux anticiper la dynamique future de notre paysage. En outre, une attention particulière devrait être portée à une meilleure compréhension de la dynamique épidémique de la livrée des forêts, les épidémies de livrée étant un facteur commun à plusieurs cas de déclin du tremble ([Singer et al., 2019](#)), notamment dans la forêt boréale ([Candau et al., 2002](#); [Hogg et al., 2002](#)). Des études semblent par exemple être nécessaires pour évaluer de manière robuste, l'impact relatif de la composition forestière et des ennemis naturels de la livrée, sur sa dynamique épidémique à long terme ([Robert et al., 2020](#)). Ces informations sont importantes, car l'expansion du tremble dans notre paysage pourrait entraîner une hausse de la durée et de la sévérité des épidémies ([Charbonneau et al., 2012](#)).

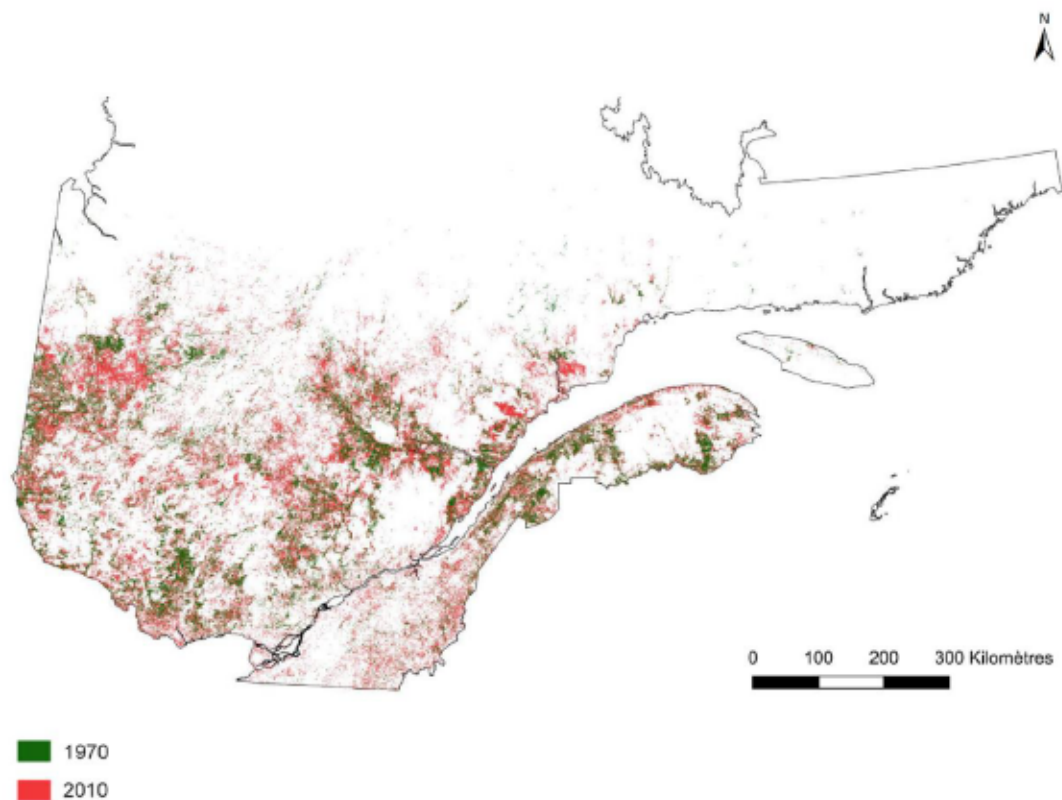


Figure 5.1 : Distribution du peuplier faux-tremble dans la forêt commerciale québécoise dans les années 1970 et 2010, d'après le système d'information forestière par tesselle (SIFORT).

Cette thèse a en outre permis de mettre en lumière le rôle joué par les chemins forestiers dans l'expansion du tremble, notamment *via* la réduction de l'épaisseur de la couche organique en bordure des chemins de gravier. L'impact des chemins demeure néanmoins très peu documenté dans la forêt boréale (Franklin et al., 2021), et de plus amples études sont nécessaires pour guider le développement du réseau routier. Une attention particulière devrait notamment être portée au rôle potentiel des chemins comme couloir de dispersion pour le tremble. En effet, bien que nos résultats n'aient pas permis de démontrer un tel rôle, la présence de peuplements de tremble le long de la route Dalton en Alaska, au-delà de la limite de répartition nordique de l'espèce et de la barrière topographique de la chaîne de montagnes Brooks, souligne le rôle que

peuvent jouer les véhicules comme vecteur de dispersion des graines de tremble ([Ackerman & Breen, 2016](#)). La dispersion de graines par les véhicules pouvant parfois s'effectuer sur plusieurs centaines de kilomètres ([Taylor et al., 2012](#)), l'existence de ce mécanisme de dispersion pourrait avoir des conséquences pour les stratégies de développement du réseau routier. Il ne serait alors pas suffisant de considérer uniquement la proximité des arbres semenciers pour évaluer le risque d'installation du tremble. En outre, à notre connaissance, aucune étude n'a évalué l'impact des chemins d'hiver sur la distribution du tremble. Bien que l'utilisation de matériaux endogènes pour la construction des chemins puisse limiter les modifications des conditions édaphiques ([Bergès et al., 2013](#); [Godefroid & Koedam, 2004](#)), il semble nécessaire d'évaluer l'impact réel des chemins d'hiver avant d'envisager leur utilisation comme alternative aux chemins de gravier.

## RÉFÉRENCES

- Ackerman, D., & Breen, A. (2016). Infrastructure development accelerates range expansion of trembling aspen (*Populus tremuloides*, Salicaceae) into the arctic. *Arctic*, 69(2), 130-136. <https://doi.org/10.14430/arctic4560>
- Ackerman, D., & Finlay, J. (2019). Road dust biases NDVI and alters edaphic properties in Alaskan arctic tundra. *Scientific Reports*, 9(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36804-3>
- Ali, A., Asselin, H., Larouche, A., Bergeron, Y., Carcaillet, C., & Richard, P. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, 18(5), 693-703. <https://doi.org/10.1177/0959683608091780>
- Allen, C., Macalady, A., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., . . . 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, W., Anderegg, L., Berry, J., & Field, C. (2014). Loss of whole-tree hydraulic conductance during severe drought and multi-year forest die-off. *Oecologia*, 175(1), 11-23. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2875-5>
- Anderegg, W., Berry, J., Smith, D., Sperry, J., Anderegg, L., & Field, C. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(1), 233-237. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107891109>
- Anderegg, W., Plavcová, L., Anderegg, L., Hacke, U., Berry, J., & Field, C. (2013). Drought's legacy: multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk. *Global Change Biology*, 19(4), 1188-1196. <https://doi.org/10.1111/gcb.12100>
- Andrews, A. (1990). Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review. *Australian Zoologist*, 26(3-4), 130-141. <https://doi.org/10.7882/AZ.1990.005>

- Angold, P. (1997). The impact of a road upon adjacent heathland vegetation: effects on plant species composition. *Journal of Applied Ecology*, 34(2), 409-417. <https://doi.org/10.2307/2404886>
- Anielski, M., & Wilson, S. (2009). *Counting Canada's natural capital: assessing the real value of Canada's boreal ecosystems* (Canadian Boreal Initiative & Pembina Institute, Eds.). desLibris.
- Arbour, M.-L., & Bergeron, Y. (2011). Effect of increased *Populus* cover on *Abies* regeneration in the *Picea*-feathermoss boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 22(6), 1132-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01314.x>
- Arévalo, J., Delgado, J., & Fernández-Palacios, J. (2008). Changes in plant species composition and litter production in response to roads and trails in the laurel forest of Tenerife (Canary Islands). *Plant Biosystems*, 142(3), 614-622. <https://doi.org/10.1080/11263500802410991>
- Astrup, R., Bernier, P., Genet, H., Lutz, D., & Bright, R. (2018). A sensible climate solution for the boreal forest. *Nature Climate Change*, 8(1), 11-12. <https://doi.org/10.1038/s41558-017-0043-3>
- Aubin, I., Boisvert-Marsh, L., Kebli, H., McKenney, D., Pedlar, J., Lawrence, K., . . . Ste-Marie, C. (2018). Tree vulnerability to climate change: Improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity. *Ecosphere*, 9(2), 1-24, Article e02108. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2108>
- Auerbach, N., Walker, M., & Walker, D. (1997). Effects of roadside disturbance on substrate and vegetation properties in arctic tundra. *Ecological Applications*, 7(1), 218-235. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0218:EORDOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0218:EORDOS]2.0.CO;2)
- Auffret, A., & Cousins, S. (2013). Humans as long-distance dispersers of rural plant communities. *PLoS ONE*, 8(5), 1-7, Article e62763. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062763>
- Augustin, F., Girardin, M., Terrier, A., Grondin, P., Lambert, M.-C., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2022). Projected changes in fire activity and severity feedback in the spruce-feather moss forest of western Quebec, Canada. *Trees, Forests and People*, 8, 1-17, Article 100229. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100229>
- Avon, C., Bergès, L., Dumas, Y., & Dupouey, J.-L. (2010). Does the effect of forest roads extend a few meters or more into the adjacent forest? A study on understory plant diversity in managed oak stands. *Forest Ecology and Management*, 259(8), 1546-1555. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.031>



- Avon, C., Dumas, Y., & Bergès, L. (2013). Management practices increase the impact of roads on plant communities in forests. *Biological Conservation*, 159, 24-31. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.10.008>
- Baker, F. (1925). *Aspen in the central Rocky Mountain region*. (Bulletin No. 1291). Washington DC, USA: US Department of Agriculture, Forest service
- Baker, F. (1949). A revised tolerance table. *Journal of Forestry*, 47(3), 179-181. <https://doi.org/10.1093/jof/47.3.179>
- Baldwin, K., MacKenzie, W., Pfalz, J., Meades, W., Meidinger, D., Robitaille, A., . . . Uhlig, P. (2012). *Level 4 Map, Version 1, Canadian Component of the Circumboreal Vegetation Map (CBVM); Canadian regional team of the Circumboreal Vegetation Map Project*. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre.
- Baltzer, J., Day, N., Walker, X., Greene, D., Mack, M., Alexander, H., . . . Boucher, Y. (2021). Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(45), 1-9, Article e2024872118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024872118>
- Barnaud, A., Kalwij, J., Berthouly-Salazar, C., McGeoch, M., & Jansen van Vuuren, B. (2013). Are road verges corridors for weed invasion? Insights from the fine-scale spatial genetic structure of *Raphanus raphanistrum*. *Weed Research*, 53(5), 362-369. <https://doi.org/10.1111/wre.12033>
- Barnes, B. (1966). The clonal growth habit of American aspens. *Ecology*, 47(3), 439-447. <https://doi.org/10.2307/1932983>
- Bartos, D., & Mueggler, W. (1981). Early succession in aspen communities following fire in western Wyoming. *Journal of Range Management*, 34(4), 315-318. <https://doi.org/10.2307/3897859>
- Bartos, D., & Mueggler, W. (1982). Early succession following clearcutting of aspen communities in Northern Utah. *Journal of Range Management*, 35(6), 764-768. <https://doi.org/10.2307/3898260>
- Bartos, D., Mueggler, W., & Campbell, R. (1991). *Regeneration of aspen by suckering on burned sites in western Wyoming*. (Research Paper INT-448). Ogden, UT, USA: US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station

- Bates, P., Blinn, C., & Alm, A. (1988). *Factors Affecting the Regeneration of Quaking Aspen A Literature Review* (Station Bulletin 587). University of Minnesota Agricultural Experiment Station.
- Bella, I. (1986). Logging practices and subsequent development of aspen stands in east-central Saskatchewan. *The Forestry Chronicle*, 62(2), 81-83. <https://doi.org/10.5558/tfc62081-2>
- Belleau, A., Leduc, A., Lecomte, N., & Bergeron, Y. (2011). Forest succession rate and pathways on different surface deposit types in the boreal forest of northwestern Quebec. *Ecoscience*, 18(4), 320-340. <http://dx.doi.org/10.2980/18-4-3393>
- Berg, E., Henry, J., Fastie, C., De Volder, A., & Matsuoka, S. (2006). Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory: relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, 227(3), 219-232. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.038>
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1500:SASDIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:SASDIT]2.0.CO;2)
- Bergeron, Y., & Bouchard, A. (1984). Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Quebec. *Vegetatio*, 56(1), 45-63. <https://doi.org/10.1007/BF00036136>
- Bergeron, Y., Cyr, D., Girardin, M., & Carcaillet, C. (2010). Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1127-1139. <https://doi.org/10.1071/WF09092>
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., & Lecomte, N. (2007). Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 326-337. <https://doi.org/10.5558/tfc83326-3>
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., & Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85(7), 1916-1932. <https://doi.org/10.1890/02-0716>
- Bergès, L., Chevalier, R., & Avon, C. (2013). Influence of forest road, road-surfacing material and stand age on floristic diversity and composition in a nutrient-poor

- environment. *Applied Vegetation Science*, 16(3), 470-479. <https://doi.org/10.1111/avsc.12019>
- Bernier, P., Gauthier, S., Jean, P.-O., Manka, F., Boulanger, Y., Beaudoin, A., & Guindon, L. (2016). Mapping local effects of forest properties on fire risk across Canada. *Forests*, 7(8), 1-11, Article 157. <https://doi.org/10.3390/f7080157>
- Berry, A., & Stiel, W. (1978). Effect of rotation length on productivity of aspen sucker stands. *The Forestry Chronicle*, 54(5), 265-267. <https://doi.org/10.5558/tfc54265-5>
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2005). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 6a-Plaine du lac Matagami et 6b-Plaine de la baie de Rupert*. Québec, QC, CA: Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations
- Boisvert-Marsh, L., Pedlar, J., de Blois, S., Le Squin, A., Lawrence, K., McKenney, D., . . . Aubin, I. (2022). Migration-based simulations for Canadian trees show limited tracking of suitable climate under climate change. *Diversity and Distributions*, 28(11), 2330-2348. <https://doi.org/10.1111/ddi.13630>
- Bouchard, M., & Pothier, D. (2011). Long-term influence of fire and harvesting on boreal forest age structure and forest composition in eastern Québec. *Forest Ecology and Management*, 261(4), 811-820. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.11.020>
- Boucher, D., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., St-Onge, B., Ruel, J.-C., Waldron, K., & Lussier, J.-M. (2015). Effects of 80 years of forest management on landscape structure and pattern in the eastern Canadian boreal forest. *Landscape Ecology*, 30(10), 1913-1929. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0220-6>
- Boucher, Y., Auger, I., Noël, J., Grondin, P., & Arseneault, D. (2016). Fire is a stronger driver of forest composition than logging in the boreal forest of eastern Canada. *Journal of Vegetation Science*, 28(1), 57-68. <https://doi.org/10.1111/jvs.12466>
- Boucher, Y., Grondin, P., & Auger, I. (2014). Land use history (1840–2005) and physiography as determinants of southern boreal forests. *Landscape Ecology*, 29(3), 437-450. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9974-x>
- Boulanger, Y., Gauthier, S., & Burton, P. (2014). A refinement of models projecting future Canadian fire regimes using homogeneous fire regime zones. *Canadian*

- Journal of Forest Research*, 44(4), 365-376. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0372>
- Boulanger, Y., Gauthier, S., Gray, D., Le Goff, H., Lefort, P., & Morissette, J. (2013). Fire regime zonation under current and future climate over eastern Canada. *Ecological Applications*, 23(4), 904-923. <https://doi.org/10.1890/12-0698.1>
- Boulanger, Y., & Pascual Puigdevall, J. (2021). Boreal forests will be more severely affected by projected anthropogenic climate forcing than mixedwood and northern hardwood forests in eastern Canada. *Landscape Ecology*, 36(6), 1725-1740. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01241-7>
- Boulanger, Y., Taylor, A., Price, D., Cyr, D., McGarrigle, E., Rammer, W., . . . Mansuy, N. (2017). Climate change impacts on forest landscapes along the Canadian southern boreal forest transition zone. *Landscape Ecology*, 32(7), 1415-1431. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0421-7>
- Boulanger, Y., Taylor, A., Price, D., Cyr, D., & Sainte-Marie, G. (2018). Stand-level drivers most important in determining boreal forest response to climate change. *Journal of Ecology*, 106(3), 977-990. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12892>
- Bourgeois, L., Kneeshaw, D., & Boisseau, G. (2005). Les routes forestières au Québec: Les impacts environnementaux, sociaux et économiques. *Vertigo*, 6(2), 1-9. <https://doi.org/10.4000/vertigo.4352>
- Bradshaw, C., & Warkentin, I. (2015). Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux. *Global and Planetary Change*, 128, 24-30. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.02.004>
- Brandt, J. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17, 101-161. <https://doi.org/10.1139/A09-004>
- Brandt, J., Flannigan, M., Maynard, D., Thompson, I., & Volney, W. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207-226. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0040>
- Brecka, A., Boulanger, Y., Searle, E., Taylor, A., Price, D., Zhu, Y., . . . Chen, H. (2020). Sustainability of Canada's forestry sector may be compromised by impending climate change. *Forest Ecology and Management*, 474, 1-10, Article 118352. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118352>

- Brinkman, K., & Roe, E. (1975). *Quaking aspen: silvics and management in the Lake States*. (Agriculture Handbook No. 486). Washington DC, USA: US Department of Agriculture, Forest service
- Brown, J., & Debyle, N. (1987). Fire damage, mortality, and suckering in aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(9), 1100-1109. <https://doi.org/10.1139/x87-168>
- Brown, K., & Giesecke, T. (2014). Holocene fire disturbance in the boreal forest of central Sweden. *Boreas*, 43(3), 639-651. <https://doi.org/10.1111/bor.12056>
- Brumelis, G., & Carleton, T. (1988). The vegetation of postlogged black spruce lowlands in central Canada. I. Trees and tall shrubs. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(11), 1470-1478. <https://doi.org/10.1139/x88-226>
- Buckley, D., Crow, T., Nauertz, E., & Schulz, K. (2003). Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management*, 175(1-3), 509-520. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(02\)00185-8](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(02)00185-8)
- Buell, M., & Buell, H. (1959). Aspen invasion of prairie. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 86(4), 264-265.
- Camargo, J., & Kapos, V. (1995). Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11(2), 205-221. <https://doi.org/10.1017/S026646740000866X>
- Candau, J.-N., Abt, V., & Keatley, L. (2002). *Bioclimatic analysis of declining aspen stands in northeastern Ontario*. (Forest Research Report No. 154). Sault Ste Marie, ON, CA: Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P., Fréchette, B., Gauthier, S., & Prairie, Y. (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, 89(6), 930-946. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00614.x>
- Carcaillet, C., Richard, P., Bergeron, Y., Fréchette, B., & Ali, A. (2010). Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1026-1039. <https://doi.org/10.1071/WF09097>

- Cardona, L. (2014). *Dynamique des peuplements de peuplier faux-tremble dans la forêt boréale de l'ouest du Québec* [Mémoire de Maîtrise, Université Laval]. Québec, QC, CA.
- Carleton, T., & MacLellan, P. (1994). Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Écoscience*, 1(2), 141-152. <https://doi.org/10.1080/11956860.1994.11682238>
- Cavard, X., Boucher, J.-F., & Bergeron, Y. (2015). Vegetation and topography interact with weather to drive the spatial distribution of wildfires in the eastern boreal forest of Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 24(3), 391-406. <https://doi.org/10.1071/WF13128>
- Chapin, F., Callaghan, T., Bergeron, Y., Fukuda, M., Johnstone, J., Juday, G., & Zimov, S. (2004). Global change and the boreal forest: thresholds, shifting states or gradual change? *Ambio*, 33(6), 361-365. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.6.361>
- Charbonneau, D., Lorenzetti, F., Doyon, F., & Mauffette, Y. (2012). The influence of stand and landscape characteristics on forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*) defoliation dynamics: the case of the 1999-2002 outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(10), 1827-1836. <https://doi.org/10.1139/x2012-126>
- Chen, H., Vasiliauskas, S., Kayahara, G., & Ilisson, T. (2009). Wildfire promotes broadleaves and species mixture in boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 257(1), 343-350. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.022>
- Chen, J., Franklin, J., & Spies, T. (1993). Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63(3-4), 219-237. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(93\)90061-L](https://doi.org/10.1016/0168-1923(93)90061-L)
- Chen, J., Franklin, J., & Spies, T. (1995). Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5(1), 74-86. <https://doi.org/10.2307/1942053>
- Christen, D., & Matlack, G. (2006). The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach. *Conservation Biology*, 20(2), 385-391. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00315.x>
- Cleland, D., Leefers, L., & Dickmann, D. (2001). *Ecology and management of aspen: a Lake States perspective* Sustaining aspen in western landscapes: Symposium proceedings, Grand Junction, CO, USA.

- Clifford, H. (1959). Seed dispersal by motor vehicles. *Journal of Ecology*, 47(2), 311-315. <https://doi.org/10.2307/2257368>
- Clymo, R. (1973). The growth of Sphagnum: some effects of environment. *Journal of Ecology*, 61(3), 849-869. <https://doi.org/10.2307/2258654>
- Clymo, R. (1984). The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B*, 303(1117), 605-654. <https://doi.org/10.1098/rstb.1984.0002>
- Cooke, B., & Lorenzetti, F. (2006). The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 110-121. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.034>
- Cooke, B., Lorenzetti, F., & Roland, J. (2009). On the duration and distribution of forest tent caterpillar outbreaks in east-central Canada. *Journal of the Entomological Society of Ontario*, 140, 3-18.
- Cooke, B., MacQuarrie, C., & Lorenzetti, F. (2012). The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks across east-central Canada. *Ecography*, 35(5), 422-435. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07083.x>
- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, É., Bernard, J.-T., Bouchard, A., . . . Szaraz, G. (2004). *Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise (Rapport Coulombe)*. Bibliothèque nationale du Québec.
- Creuzer, J., Hargiss, C., Norland, J., DeSutter, T., Casey, F., DeKeyser, E., & Ell, M. (2016). Does Increased Road Dust Due to Energy Development Impact Wetlands in the Bakken Region? *Water, Air, & Soil Pollution*, 227, 39-52. <https://doi.org/10.1007/s11270-015-2739-1>
- Cumming, S. (2001). Forest type and wildfire in the Alberta boreal mixedwood: what do fires burn? *Ecological Applications*, 11(1), 97-110. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0097:FTAWIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0097:FTAWIT]2.0.CO;2)
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519-524. <https://doi.org/10.1890/080088>
- Damschen, E., Baker, D., Bohrer, G., Nathan, R., Orrock, J., Turner, J., . . . Tewksbury, J. (2014). How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of*

- the United States of America*, 111(9), 3484-3489. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308968111>
- Danneyyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R., . . . Arsenault, D. (2019). Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications*, 10, 1-7, Article 1265. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>
- Danneyyrolles, V., Vellend, M., Dupuis, S., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y., . . . Arsenault, D. (2021). Scale-dependent changes in tree diversity over more than a century in eastern Canada: Landscape diversification and regional homogenization. *Journal of Ecology*, 109, 273-283. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13474>
- Day, M. (1944). The root system of aspen. *American Midland Naturalist*, 32(2), 502-509. <https://doi.org/10.2307/2421314>
- de Groot, W., Flannigan, M., & Cantin, A. (2013). Climate change impacts on future boreal fire regimes. *Forest Ecology and Management*, 294, 35-44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.027>
- Deckers, B., De Becker, P., Honnay, O., Hermy, M., & Muys, B. (2005). Sunken roads as habitats for forest plant species in a dynamic agricultural landscape: effects of age and isolation. *Journal of Biogeography*, 32(1), 99-109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01101.x>
- Delgado, J., Arroyo, N., Arévalo, J., & Fernández-Palacios, J. (2007). Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and Urban Planning*, 81(4), 328-340. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.01.005>
- Deljouei, A., Abdi, E., Marcantonio, M., Majnounian, B., Amici, V., & Sohrabi, H. (2017). The impact of forest roads on understory plant diversity in temperate hornbeam-beech forests of Northern Iran. *Environmental Monitoring and Assessment*, 189(8), 392-407. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-6105-1>
- Deljouei, A., Sadeghi, S., Abdi, E., Bernhardt-Römermann, M., Pascoe, E., & Marcantonio, M. (2018). The impact of road disturbance on vegetation and soil properties in a beech stand, Hyrcanian forest. *European Journal of Forest Research*, 137(6), 759-770. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1138-8>



- DesRochers, A., van den Driessche, R., & Thomas, B. (2003). Nitrogen fertilization of trembling aspen seedlings grown on soils of different pH. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4), 552-560. <https://doi.org/10.1139/x02-191>
- Devlaeminck, R., De Schrijver, A., & Hermy, M. (2005). Variation in throughfall deposition across a deciduous beech (*Fagus sylvatica* L.) forest edge in Flanders. *Science of the Total Environment*, 337(1-3), 241-252. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.07.005>
- Di Orio, A., Callas, R., & Schaefer, R. (2005). Forty-eight year decline and fragmentation of aspen (*Populus tremuloides*) in the South Warner Mountains of California. *Forest Ecology and Management*, 206, 307-313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.011>
- Didham, R., & Lawton, J. (1999). Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31(1), 17-30. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00113.x>
- Dignan, P., & Bren, L. (2003). Modelling light penetration edge effects for stream buffer design in mountain ash forest in southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 179(1-3), 95-106. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00491-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00491-7)
- Doucet, R. (1979). Méthodes de coupe et de préparation du terrain pour favoriser la régénération naturelle de quelques tremblaies de l'est du Québec. *The Forestry Chronicle*, 55(4), 133-136. <https://doi.org/10.5558/tfc55133-4>
- Doucet, R. (1989). Regeneration silviculture of aspen. *The Forestry Chronicle*, 65(1), 23-27. <https://doi.org/10.5558/tfc65023-1>
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P., Bergeron, Y., & Vickery, W. (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs*, 70(3), 423-444. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0423:LSDACI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0423:LSDACI]2.0.CO;2)
- Duchesne, S., & Sirois, L. (1995). Phase initiale de régénération après feu des populations conifériennes subarctiques. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(2), 307-318. <https://doi.org/10.1139/x95-035>
- EC. (2022). *Normales climatiques canadiennes: Normales et moyennes climatiques de 1981-2010*. Government of Canada, Environnement Canada. Accessed March 2022 from [https://climat.meteo.gc.ca/climate\\_normals/](https://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/)

- Eisinga, R., Heskes, T., Pelzer, B., & Te Grotenhuis, M. (2017). Exact p-values for pairwise comparison of Friedman rank sums, with application to comparing classifiers. *BMC Bioinformatics*, 18(1), 1-18, Article 68. <https://doi.org/10.1186/s12859-017-1486-2>
- Elliott, G., & Baker, W. (2004). Quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) at treeline: a century of change in the San Juan Mountains, Colorado, USA. *Journal of Biogeography*, 31(5), 733-745. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01064.x>
- Elsner, W., & Jorgenson, J. (2009). White spruce seedling (*Picea glauca*) discovered north of the Brooks Range along Alaska's Dalton Highway. *Arctic*, 62(3), 342-344.
- Erni, S., Arseneault, D., Parisien, M.-A., & Bégin, Y. (2017). Spatial and temporal dimensions of fire activity in the fire-prone eastern. *Global Change Biology*, 23(3), 1152-1166. <https://doi.org/10.1111/gcb.13461>
- ESRI. (2014). ArcGIS Release 10.3 Environmental Systems Research Institute. Redlands, CA.
- Fairweather, M., Rokala, E., & Mock, K. (2014). Aspen seedling establishment and growth after wildfire in central Arizona: an instructive case history. *Forest Science*, 60(4), 703-712. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-048>
- Farmer, A. (1993). The effects of dust on vegetation-a review. *Environmental Pollution*, 79(1), 63-75. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(93\)90179-R](https://doi.org/10.1016/0269-7491(93)90179-R)
- Farmer, R. (1962). Aspen root sucker formation and apical dominance. *Forest Science*, 8(4), 403-410.
- Farmer, R. (1963). Effect of light intensity on growth of *Populus tremuloides* cuttings under two temperature regimes. *Ecology*, 44(2), 409-411. <https://doi.org/10.2307/1932193>
- Faust, M. (1936). Germination of *Populus grandidentata* and *P. tremuloides*, with particular reference to oxygen consumption. *Botanical Gazette*, 97(4), 808-821. <https://doi.org/10.1086/334605>
- Fekete, R., Nagy, T., Bodis, J., Biro, E., Loki, V., Suveges, K., . . . Molnar, A. (2017). Roadside verges as habitats for endangered lizard-orchids (*Himantoglossum* spp.): Ecological traps or refuges? *Science of the Total Environment*, 607-608, 1001-1008. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.037>

- Fenton, N., & Bergeron, Y. (2006). Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science*, 17(1), 65-76. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02424.x>
- Fenton, N., Frego, K., & Sims, M. (2003). Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany*, 81(7), 714-731. <https://doi.org/10.1139/b03-063>
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., & Bergeron, Y. (2005). Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, 213(1), 151-159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.017>
- Fenton, N., Légaré, S., Bergeron, Y., & Paré, D. (2006). Soil oxygen within boreal forests across an age gradient. *Canadian Journal of Soil Science*, 86(1), 1-9. <https://doi.org/10.4141/S05-004>
- Fenton, N., Simard, M., & Bergeron, Y. (2009). Emulating natural disturbances: the role of silviculture in creating even-aged and complex structures in the black spruce boreal forest of eastern North America. *Journal of Forest Research*, 14(5), 258-267. <https://doi.org/10.1007/s10310-009-0134-8>
- Fetherolf, J. (1917). Aspen as a permanent forest type. *Journal of Forestry*, 15(6), 757-760. <https://doi.org/10.1093/jof/15.6.757>
- Fleming, R. (2000). Climate change and insect disturbance regimes in Canada's boreal forests. *World Resource Review*, 12(3), 521-555.
- Flory, S., & Clay, K. (2006). Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecology*, 184(1), 131-141. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9057-4>
- Forman, R., & Alexander, L. (1998). Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 207-231. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>
- Forman, R., Sperling, D., Bissonette, J., Clevenger, A., Cutshall, C., Dale, V., . . . Winter, T. (2003). *Road ecology: science and solutions*. Island press.
- Fortin, S. (2008). *Expansion postcoloniale du tremble (Populus tremuloides) dans le bassin de la rivière York, en Gaspésie* [Thèse de Doctorat, Université du Québec à Chicoutimi]. Chicoutimi, QC, CA.

- Franklin, C., Harper, K., & Clarke, M. (2021). Trends in studies of edge influence on vegetation at human-created and natural forest edges across time and space. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(2), 274-282. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0308>
- Fraser, E., Landhäusser, S., & Lieffers, V. (2003). The effects of mechanical site preparation and subsequent wildfire on trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) regeneration in central Alberta, Canada. *New Forests*, 25, 49-66. <https://doi.org/10.1023/A:1022382314822>
- Fraser, E., Lieffers, V., & Landhäusser, S. (2004). Wounding of aspen roots promotes suckering. *Canadian Journal of Botany*, 82(3), 310-315. <https://doi.org/10.1139/b04-009>
- Fraser, E., Lieffers, V., Landhäusser, S., & Frey, B. (2002). Soil nutrition and temperature as drivers of root suckering in trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(9), 1685-1691. <https://doi.org/10.1139/x02-080>
- Frelich, L., Montgomery, R., & Reich, P. (2021). Seven ways a warming climate can kill the southern boreal forest. *Forests*, 12(5), 560-572. <https://doi.org/10.3390/f12050560>
- Frey, B., Lieffers, V., Hogg, E., & Landhäusser, S. (2004). Predicting landscape patterns of aspen dieback: mechanisms and knowledge gaps. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(7), 1379-1390. <https://doi.org/10.1139/x04-062>
- Frey, B., Lieffers, V., Landhäusser, S., Comeau, P., & Greenway, K. (2003). An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(7), 1169-1179. <https://doi.org/10.1139/x03-053>
- Friedman, S., & Reich, P. (2005). Regional legacies of logging: departure from presettlement forest conditions in northern Minnesota. *Ecological Applications*, 15(2), 726-744. <https://doi.org/10.1890/04-0748>
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A., & Schepaschenko, D. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., . . . Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec.
- Geng, S.-L., Chen, Q., Cai, W.-L., Cao, A.-C., & Ou-Yang, C.-B. (2017). Genetic variation in the invasive weed *Mikania micrantha* (Asteraceae) suggests

- highways as corridors for its dispersal in southern China. *Annals of Botany*, 119(3), 457-464. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw218>
- Gewehr, S., Drobyshev, I., Berninger, F., & Bergeron, Y. (2014). Soil characteristics mediate the distribution and response of boreal trees to climatic variability. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 487-498. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0481>
- Gifford, G. (1967). *The influence of growth media, temperatures, and light intensities on aspen root and top growth*. (Research Note INT-67). Ogden, UT, USA: US Department of Agriculture, Forest service, Intermountain Forest & Range Experiment Station
- Gill, H., Lantz, T., O'Neill, B., & Kokelj, S. (2014). Cumulative impacts and feedbacks of a gravel road on shrub tundra ecosystems in the Peel Plateau, Northwest Territories, Canada. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 46(4), 947-961. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.947>
- Gill, N., Sangermano, F., Buma, B., & Kulakowski, D. (2017). *Populus tremuloides* seedling establishment: An underexplored vector for forest type conversion after multiple disturbances. *Forest Ecology and Management*, 404, 156-164. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.008>
- Gillett, N., Weaver, A., Zwiers, F., & Flannigan, M. (2004). Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires. *Geophysical Research Letters*, 31(18), 1-4, Article L18211. <https://doi.org/10.1029/2004GL020876>
- Girardin, M., Ali, A., Carcaillet, C., Blarquez, O., Hély, C., Terrier, A., . . . Bergeron, Y. (2013a). Vegetation limits the impact of a warm climate on boreal wildfires. *New Phytologist*, 199(4), 1001-1011. <https://doi.org/10.1111/nph.12322>
- Girardin, M., Ali, A., Carcaillet, C., Gauthier, S., Hély, C., Le Goff, H., . . . Bergeron, Y. (2013b). Fire in managed forests of eastern Canada: Risks and options. *Forest Ecology and Management*, 294, 238-249. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.005>
- Girardin, M., & Terrier, A. (2015). Mitigating risks of future wildfires by management of the forest composition: an analysis of the offsetting potential through boreal Canada. *Climatic Change*, 130(4), 587-601. <https://doi.org/10.1007/s10584-015-1373-7>
- Godefroid, S., & Koedam, N. (2004). The impact of forest paths upon adjacent vegetation: effects of the path surfacing material on the species composition

- and soil compaction. *Biological Conservation*, 119(3), 405-419. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.01.003>
- Graham, S., Harrison, R., & Westell, C. (1963). *Aspens, phoenix trees of the Great Lakes region*. The University of Michigan Press.
- Greenberg, C., Crownover, S., & Gordon, D. (1997). Roadside soils: a corridor for invasion of xeric scrub by nonindigenous plants. *Natural Areas Journal*, 17(2), 99-109.
- Greene, D., Zasada, J., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., & Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824-839. <https://doi.org/10.1139/x98-112>
- Greene, D. F., Macdonald, S. E., Haeussler, S., Domenicano, S., Noël, J., Jayen, K., . . . Swift, L. (2007). The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(6), 1012-1023. <https://doi.org/10.1139/X06-245>
- Grondin, P., & Cimon, A. (2003). *Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière*. Québec, QC, CA: Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de l'environnement forestier
- Grondin, P., Gauthier, S., Poirier, V., Tardif, P., Boucher, Y., & Bergeron, Y. (2018). Have some landscapes in the eastern Canadian boreal forest moved beyond their natural range of variability? *Forest Ecosystems*, 5(30), 1-17. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0148-9>
- Gutsell, S., & Johnson, E. (2002). Accurately ageing trees and examining their height-growth rates: implications for interpreting forest dynamics. *Journal of Ecology*, 90(1), 153-166. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00646.x>
- Hanberry, B. (2013). Changing eastern broadleaf, southern mixed, and northern mixed forest ecosystems of the eastern United States. *Forest Ecology and Management*, 306, 171-178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.040>
- Hanes, C., Wang, X., Jain, P., Parisien, M.-A., Little, J., & Flannigan, M. (2019). Fire-regime changes in Canada over the last half century. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(3), 256-269. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0293>

- Hansen, M., & Clevenger, A. (2005). The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation*, 125(2), 249-259. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.03.024>
- Harper, K., & Macdonald, S. (2002). Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 535-546. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02080.x>
- Harper, K., Macdonald, S., Burton, P., Chen, J., Brosofske, K., Saunders, S., . . . Esseen, P.-A. (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19(3), 768-782. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x>
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Mayerhofer, M. S., Biswas, S. R., Esseen, P. A., Hylander, K., . . . Bergeron, Y. (2015). Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *Journal of Ecology*, 103(3), 550-562. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12398>
- Hart, S., Henkelman, J., McLoughlin, P., Nielsen, S., Truchon-Savard, A., & Johnstone, J. (2019). Examining forest resilience to changing fire frequency in a fire-prone region of boreal forest. *Global Change Biology*, 25(3), 869-884. <https://doi.org/10.1111/gcb.14550>
- Harvey, B., & Bergeron, Y. (1989). Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(11), 1458-1469. <https://doi.org/10.1139/x89-222>
- Harvey, B., & Brais, S. (2002). Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(4), 653-666. <https://doi.org/10.1139/x02-006>
- Heinselman, M., & Zasada, Z. (1955). *A review of literature relating to quaking aspen (populus tremuloides) sites*. (Station Paper No. 32). St Paul, MN, USA: US Department of Agriculture, Forest Service, Lake States Forest Experiment Station
- Hély, C., Flannigan, M., Bergeron, Y., & McRae, D. (2001). Role of vegetation and weather on fire behavior in the Canadian mixedwood boreal forest using two fire behavior prediction systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 430-441. <https://doi.org/10.1139/x00-192>
- Hély, C., Fortin, C., Anderson, K., & Bergeron, Y. (2010). Landscape composition influences local pattern of fire size in the eastern Canadian boreal forest: role

- of weather and landscape mosaic on fire size distribution in mixedwood boreal forest using the Prescribed Fire Analysis System. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1099-1109. <https://doi.org/10.1071/WF09112>
- Henneb, M., Valeria, O., Fenton, N., Thiffault, N., & Bergeron, Y. (2015). Mechanical site preparation: Key to microsite creation success on Clay Belt paludified sites. *The Forestry Chronicle*, 91(2), 187-196. <https://doi.org/10.5558/tfc2015-030>
- Henneb, M., Valeria, O., Thiffault, N., Fenton, N., & Bergeron, Y. (2019). Effects of mechanical site preparation on microsite availability and growth of planted black spruce in Canadian paludified forests. *Forests*, 10(8), 1-16, Article 670. <https://doi.org/10.3390/f10080670>
- Hirsch, K., Kafka, V., & Todd, B. (2004). *Using forest management techniques to alter forest fuels and reduce wild* Proceedings of the 22nd Tall Timbers Fire Ecology Conference: Fire in Temperate, Boreal, and Montane Ecosystems, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, FL.
- Hogg, E. (1994). Climate and the southern limit of the western Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(9), 1835-1845. <https://doi.org/10.1139/x94-237>
- Hogg, E., Black, T., den Hartog, G., Neumann, H., Zimmermann, R., Hurdle, P., . . . Staebler, R. (1997). A comparison of sap flow and eddy fluxes of water vapor from a boreal deciduous forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102(D24), 28929-28937. <https://doi.org/10.1029/96JD03881>
- Hogg, E., Brandt, J., & Kochtubajda, B. (2002). Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(5), 823-832. <https://doi.org/10.1139/x01-152>
- Hogg, E., & Hurdle, P. (1997). Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit. *Tree Physiology*, 17(8-9), 501-509. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.8-9.501>
- Hogg, E., Saugier, B., Pontailier, J.-Y., Black, T., Chen, W., Hurdle, P., & Wu, A. (2000). Responses of trembling aspen and hazelnut to vapor pressure deficit in a boreal deciduous forest. *Tree Physiology*, 20(11), 725-734. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.11.725>
- Honnay, O., Verheyen, K., & Hermy, M. (2002). Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, 161(1-3), 109-122. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00490-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00490-X)



- Huijser, M., & Clevenger, A. (2006). Habitat and corridor function of rights-of-way. In John Davenport & Julia L Davenport (Eds.), *The ecology of transportation: managing mobility for the environment* (pp. 233-254). Springer. <https://doi.org/10.1007/1-4020-4504-2>
- Ilisson, T., & Chen, H. (2009). Response of six boreal tree species to stand replacing fire and clearcutting. *Ecosystems*, 12(5), 820-829. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9259-z>
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014 - Synthesis report* (Core Writing Team, R Pachauri, & L Meyer, Eds.) [Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment]. Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jayen, K., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2006). Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Quebec, Canada. *Ecoscience*, 13(2), 143-151. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-143.1>
- Jobidon, R. (1995). *Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. Revue de littérature*. (Mémoire de Recherche Forestière No. 117). Québec, QC, CA: Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles, Direction de la Recherche Forestière
- Johnson, E. (1992). *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press.
- Johnston, F., & Johnston, S. (2004). Impacts of road disturbance on soil properties and on exotic plant occurrence in subalpine areas of the Australian Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36(2), 201-207. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0201:IODOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0201:IODOS]2.0.CO;2)
- Johnstone, J., & Chapin, F. (2006). Effects of soil burn severity on post-fire tree recruitment in boreal forest. *Ecosystems*, 9, 14-31. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0042-x>
- Johnstone, J., Chapin, F., Foote, J., Kemmett, S., Price, K., & Viereck, L. (2004). Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 267-273. <https://doi.org/10.1139/x03-183>
- Johnstone, J., Rupp, S., Olson, M., & Verbyla, D. (2011). Modeling impacts of fire severity on successional trajectories and future fire behavior in Alaskan boreal forests. *Landscape Ecology*, 26, 487-500. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9574-6>

- Jones, J. (1975). *Regeneration on an aspen clearcut in Arizona*. (Research Note RM-285). Fort Collins, CO, USA: US Department of Agriculture, Forest service, Rocky Mountain Forest & Range Experiment Station
- Jules, A. N., Asselin, H., Bergeron, Y., & Ali, A. (2018). Are marginal balsam fir and eastern white cedar stands relics from once more extensive populations in north-eastern North America? *The Holocene*, 28(10), 1672-1679. <https://doi.org/10.1177/0959683618782601>
- Kalisz, P., & Powell, J. (2003). Effect of calcareous road dust on land snails (Gastropoda: Pulmonata) and millipedes (Diplopoda) in acid forest soils of the Daniel Boone National Forest of Kentucky, USA. *Forest Ecology and Management*, 186(1-3), 177-183. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00259-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00259-7)
- Kalwij, J., Milton, S., & McGeoch, M. (2008). Road verges as invasion corridors? A spatial hierarchical test in an arid ecosystem. *Landscape Ecology*, 23(4), 439-451. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9201-3>
- Kay, C. (1993). Aspen seedlings in recently burned areas of Grand Teton and Yellowstone National Parks. *Northwest Science*, 67(2), 94-104.
- Kelly, R., Chipman, M., Higuera, P., Stefanova, I., Brubaker, L., & Hu, F. S. (2013). Recent burning of boreal forests exceeds fire regime limits of the past 10,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(32), 13055-13060. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305069110>
- Kettridge, N., Turetsky, M., Sherwood, J., Thompson, D., Miller, C., Benscoter, B., . . . Waddington, J. (2015). Moderate drop in water table increases peatland vulnerability to post-fire regime shift. *Scientific Reports*, 5, 8063-8066. <https://doi.org/10.1038/srep08063>
- Kittredge, J., & Gevorkiantz, S. (1929). *Forest possibilities of aspen lands in the lake state* (Technical Bulletin No. 60). University of Minnesota Agricultural Experiment Station & Forest service US Department of Agriculture.
- Krasny, M., Zasada, J., & Vogt, K. (1988). Adventitious rooting of four Salicaceae species in response to a flooding event. *Canadian Journal of Botany*, 66(12), 2597-2598. <https://doi.org/10.1139/b88-352>
- Krawchuk, M., & Cumming, S. (2011). Effects of biotic feedback and harvest management on boreal forest fire activity under climate change. *Ecological Applications*, 21(1), 122-136. <https://doi.org/10.1890/09-2004.1>

- Krawchuk, M., Cumming, S., Flannigan, M., & Wein, R. (2006). Biotic and abiotic regulation of lightning fire initiation in the mixedwood boreal forest. *Ecology*, 87(2), 458–468. <https://doi.org/10.1890/05-1021>
- Kreider, M., & Yocom, L. (2021). Aspen seedling establishment, survival, and growth following a high-severity wildfire. *Forest Ecology and Management*, 493, 119248–119260. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119248>
- Kulakowski, D., Kaye, M., & Kashian, D. (2013a). Long-term aspen cover change in the western US. *Forest Ecology and Management*, 299, 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.004>
- Kulakowski, D., Matthews, C., Jarvis, D., & Veblen, T. (2013b). Compounded disturbances in sub-alpine forests in western Colorado favour future dominance by quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Journal of Vegetation Science*, 24, 168–176. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01437.x>
- Kulakowski, D., Veblen, T., & Drinkwater, S. (2004). The persistence of quaking aspen (*Populus tremuloides*) in the Grand Mesa area, Colorado. *Ecological Applications*, 14(5), 1603–1614. <https://doi.org/10.1890/03-5160>
- Kurz, W., Shaw, C., Boisvenue, C., Stinson, G., Metsaranta, J., Leckie, D., . . . Neilson, E. (2013). Carbon in Canada's boreal forest—a synthesis. *Environmental Reviews*, 21(4), 260–292. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0041>
- Lafleur, B., Cazal, A., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2015). Soil organic layer thickness influences the establishment and growth of trembling aspen (*Populus tremuloides*) in boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 347, 209–216. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.031>
- Lafleur, B., Fenton, N., Paré, D., Simard, M., & Bergeron, Y. (2010a). Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of black spruce regeneration in the boreal forested peatlands of eastern Canada. *Silva Fennica*, 44(5), 799–813. <http://doi.org/10.14214/sf.122>
- Lafleur, B., Fenton, N., Simard, M., Leduc, A., Paré, D., Valeria, O., & Bergeron, Y. (2018). Ecosystem management in paludified boreal forests: enhancing wood production, biodiversity, and carbon sequestration at the landscape level. *Forest Ecosystems*, 5(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0145-z>
- Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N., & Bergeron, Y. (2011). Growth of planted black spruce seedlings following mechanical site preparation in boreal forested peatlands with variable organic layer thickness: 5-year results. *Annals of Forest Science*, 68, 1291–1302. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0136-5>

- Lafleur, B., Paré, D., Munson, A., & Bergeron, Y. (2010b). Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews*, 18, 279-289. <https://doi.org/10.1139/A10-013>
- Lafleur, B., Renard, S., Leroy, C., Fenton, N., Simard, M., Gauthier, S., . . . Bergeron, Y. (2016). Silviculture to sustain productivity in black spruce paludified forests. *Forest Ecology and Management*, 375, 172-181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.037>
- Laganière, J., Paré, D., & Bradley, R. (2009). Linking the abundance of aspen with soil faunal communities and rates of belowground processes within single stands of mixed aspen–black spruce. *Applied Soil Ecology*, 41(1), 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.08.005>
- Laganière, J., Paré, D., & Bradley, R. (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. <https://doi.org/10.1139/X09-208>
- Landhäusser, S., Deshaies, D., & Lieffers, V. (2010). Disturbance facilitates rapid range expansion of aspen into higher elevations of the Rocky Mountains under a warming climate. *Journal of Biogeography*, 37(1), 68-76. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02182.x>
- Landhäusser, S., DesRochers, A., & Lieffers, V. (2001). A comparison of growth and physiology in *Picea glauca* and *Populus tremuloides* at different soil temperatures. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(11), 1922-1929. <https://doi.org/10.1139/x01-129>
- Landhäusser, S., & Lieffers, V. (1998). Growth of *Populus tremuloides* in association with *Calamagrostis canadensis*. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(3), 396-401. <https://doi.org/10.1139/x98-006>
- Landhäusser, S., Lieffers, V., & Mulak, T. (2006). Effects of soil temperature and time of decapitation on sucker initiation of intact *Populus tremuloides* root systems. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21(4), 299-305. <https://doi.org/10.1080/02827580600813313>
- Landhäusser, S., Pinno, B., & Mock, K. (2019). Tamm Review: Seedling-based ecology, management, and restoration in aspen (*Populus tremuloides*). *Forest Ecology and Management*, 432, 231-245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.024>

- Landhäusser, S., Silins, U., Lieffers, V., & Liu, W. (2003). Response of *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*, *Betula papyrifera* and *Picea glauca* seedlings to low soil temperature and water-logged soil conditions. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 18(5), 391-400. <https://doi.org/10.1080/02827580310015044>
- Landres, P., Morgan, P., & Swanson, F. (1999). Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications*, 9(4), 1179-1188. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[1179:OOTUON\]2.0.CO:2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[1179:OOTUON]2.0.CO:2)
- Laquerre, S., Harvey, B., & Leduc, A. (2011). Spatial analysis of response of trembling aspen patches to clearcutting in black spruce-dominated stands. *The Forestry Chronicle*, 87(1), 77-85. <https://doi.org/10.5558/tfc87077-1>
- Laquerre, S., Leduc, A., & Harvey, B. (2009). Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Ecoscience*, 16(4), 483-491. <https://doi.org/10.2980/16-4-3252>
- Laurance, W., Goosem, M., & Laurance, S. (2009). Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 659-669. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.009>
- Lavertu, D., Mauffette, Y., & Bergeron, Y. (1994). Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *Journal of Vegetation Science*, 5(4), 561-568. <https://doi.org/10.2307/3235983>
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., & Taylor, K. (2005). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews*, 13(2), 21-50. <https://doi.org/10.1139/a05-006>
- Lecomte, N., & Bergeron, Y. (2005). Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(8), 1984-1995. <https://doi.org/10.1139/x05-114>
- Lee, P., Aksenov, D., Laestadius, L., Noguerón, R., & Smith, W. (2006). *Canada's Large Intact Forest Landscapes*. Global Forest Watch Canada.
- Légaré, S., Paré, D., & Bergeron, Y. (2005). Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil*, 275(1-2), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (3rd ed.). Elsevier.

- Lieffers, V., Landhausser, S., & Hogg, E. (2001). *Is the wide distribution of aspen a result of its stress tolerance? Sustaining aspen in western landscapes: Symposium proceedings, Grand Junction, CO, USA.*
- Little, E. (1971). *Atlas of United States trees. Volume 1. Conifers and important hardwoods.* (Miscellaneous Publication No. 1146). Washington DC, USA: US Department of Agriculture, Forest Service
- Logan, J., Régnière, J., & Powell, J. (2003). Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(3), 130-137. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0130:ATIOGW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0130:ATIOGW]2.0.CO;2)
- Lu, Z., & Ma, K. (2006). Spread of the exotic croftonweed (*Eupatorium adenophorum*) across southwest China along roads and streams. *Weed Science*, 54(6), 1068-1072. <https://doi.org/10.1614/ws-06-040r1.1>
- Lutz, H. (1956). *Ecological effects of forest fires in the interior of Alaska.* (Technical Bulletin No. 1133). Washington DC, USA: US Department of Agriculture
- Maini, J., & Cayford, J. (1968). *Growth and utilization of poplars in Canada.* (Departmental Publication No. 1205). Ottawa, ON, CA: Minister of Forestry and Rural Development, Forestry branch
- Maini, J., & Horton, K. (1966). Vegetative propagation of *Populus* spp.: I. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers. *Canadian Journal of Botany*, 44(9), 1183-1189. <https://doi.org/10.1139/b66-130>
- Man, R., Lu, P., & Dang, Q.-L. (2017). Insufficient Chilling Effects Vary among Boreal Tree Species and Chilling Duration. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1-9, Article 1354. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01354>
- Man, R., & Rice, J. (2010). Response of aspen stands to forest tent caterpillar defoliation and subsequent overstory mortality in northeastern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1853-1860. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.08.032>
- Manee, C., Rankin, W., Kauffman, G., & Adkison, G. (2015). Association between roads and the distribution of *Microstegium vimineum* in Appalachian Forests of North Carolina. *Southeastern Naturalist*, 14(4), 602-611. <https://doi.org/10.1656/058.014.0402>
- Mansuy, N., Valeria, O., Laamrani, A., Fenton, N., Guindon, L., Bergeron, Y., . . . Légaré, S. (2018). Digital mapping of paludification in soils under black spruce

- forests of eastern Canada. *Geoderma Regional*, 15, 1-13, Article e00194. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2018.e00194>
- Marchais, M., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2020). Composition Changes in the Boreal Mixedwood Forest of Western Quebec Since Euro-Canadian Settlement. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 1-12, Article 126. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00126>
- Marchais, M., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2022). The rapid expansion of *Populus tremuloides* due to anthropogenic disturbances in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(7), 991-1001. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0082>
- Matlack, G. (1993). Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, 66(3), 185-194. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90004-K](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90004-K)
- Matlack, G. (1994). Vegetation dynamics of the forest edge - Trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 82(1), 113-123. <https://doi.org/10.2307/2261391>
- McDonald, R., & Urban, D. (2006). Edge effects on species composition and exotic species abundance in the North Carolina Piedmont. *Biological Invasions*, 8(5), 1049-1060. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5227-5>
- McDonough, W. (1979). *Quaking aspen - seed germination and early seedling growth*. (Research Paper INT-234). Ogden, UT, USA: US Department of Agriculture, Forest service, Intermountain Forest & Range Experiment Station
- McKendrick, J. (2002). *Soils and vegetation of the Trans-Alaska Pipeline Route: A 1999 survey* (Bulletin 109). University of Alaska Agricultural and Forestry Experiment Station.
- Meininger, C., & Spatt, P. (1988). Variations of tardigrade assemblages in dust-impacted Arctic mosses. *Arctic and Alpine Research*, 20(1), 24-30. <https://doi.org/10.1080/00040851.1988.12002648>
- Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Leduc, A. (2007). Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 90-102. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00277.x>

- MFFP. (2015). *Normes de stratification écoforestière - Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional*. Québec, QC, CA: Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction des inventaires forestiers
- MFFP. (2020). *Ressources et industries forestières du Québec - Portrait statistique 2019*. Québec, QC, CA: Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la modernisation de l'industrie des produits forestiers
- MFFP. (2021). *Guide d'application du règlement sur l'aménagement durable des forêts du domaine de l'état*. Québec, QC, CA: Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la protection des forêts
- Mitton, J., & Grant, M. (1996). Genetic variation and the natural history of quaking aspen. *Bioscience*, 46(1), 25-31. <https://doi.org/10.2307/1312652>
- Moen, J., & Jonsson, B. (2003). Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic of boreal forest and wetland. *Conservation Biology*, 17(2), 380-388. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.00406.x>
- Mortensen, D., Rauschert, E., Nord, A., & Jones, B. (2009). Forest roads facilitate the spread of invasive plants. *Invasive Plant Science and Management*, 2(3), 191-199. <https://doi.org/10.1614/IPSM-08-125.1>
- Moss, E. (1938). Longevity of seed and establishment of seedlings in species of *Populus*. *Botanical Gazette*, 99(3), 529-542. <https://doi.org/10.1086/334728>
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., & Bergeron, Y. (2011). Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(8), 1606-1617. <https://doi.org/10.1139/x11-075>
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., & Bergeron, Y. (2013). Effects of a forest tent caterpillar outbreak on the dynamics of mixedwood boreal forests of eastern Canada. *Ecoscience*, 20(2), 182-193. <https://doi.org/10.2980/20-2-3588>
- Moulinier, J., Lorenzetti, F., & Bergeron, Y. (2014). Growth and mortality of trembling aspen (*Populus tremuloides*) in response to artificial defoliation. *Acta Oecologica*, 55, 104-112. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.12.007>
- Mueggler, W. (1985). Vegetation associations. In N DeByle & R Winokur (Eds.), *Aspen ecology and management in the western United States* (pp. 45-55). US



Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range experimental Station.

- Müellerová, J., Vítková, M., & Vitek, O. (2011). The impacts of road and walking trails upon adjacent vegetation: effects of road building materials on species composition in a nutrient poor environment. *Science of the Total Environment*, 409(19), 3839-3849. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.06.056>
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 58-62. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
- Myers-Smith, I., Arnesen, B., Thompson, R., & Chapin, F. (2006). Cumulative impacts on Alaskan arctic tundra of a quarter century of road dust. *Ecoscience*, 13(4), 503-510. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2006\)13\[503:CIOAAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2006)13[503:CIOAAT]2.0.CO;2)
- Nagati, M., Roy, M., Desrochers, A., Manzi, S., Bergeron, Y., & Gardes, M. (2019). Facilitation of balsam fir by trembling aspen in the boreal forest: do ectomycorrhizal communities matter? *Frontiers in Plant Science*, 10, 1-12, Article 932. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00932>
- Najafi, A., Torabi, M., Nowbakht, A.-A., Moafi, M., Eslami, A., & Sotoudeh Foumani, B. (2012). Effect of forest roads on adjacent tree regeneration in a mountainous forest. *Annals of Biological Research*, 3(4), 1700-1703.
- NFI. (2023). *Canada's National Forest Inventory, combined remeasured (2007-2017) and projected (2006-2017 with NFI projection system) data*. Government of Canada, Canadian Forest Service, National Forest Inventory. Accessed March 2023 from <https://nfi.nfis.org/en/standardreports>
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J., & Paré, D. (2000). The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(9), 1353-1364. <https://doi.org/10.1139/x00-067>
- Oksanen, J., Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., . . . Wagner, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Padmanaba, M., & Sheil, D. (2014). Spread of the invasive alien species *Piper aduncum* via logging roads in Borneo. *Tropical Conservation Science*, 7(1), 35-44. <https://doi.org/10.1177/194008291400700108>

- Pan, Y., Birdsey, R., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P., Kurz, W., . . . Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Parendes, L., & Jones, J. (2000). Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology*, 14(1), 64-75. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99089.x>
- Parks, S., Holsinger, L., Miller, C., & Nelson, C. (2015). Wildland fire as a self-regulating mechanism: the role of previous burns and weather in limiting fire progression. *Ecological Applications*, 25(6), 1478-1492. <https://doi.org/10.1890/14-1430.1>
- Payette, S., & Filion, L. (2010). *La dendroécologie : principes, méthodes et applications*. Les Presses de l'Université Laval.
- Pedlar, J., Pearce, J., Venier, L., & McKenney, D. (2002). Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*, 158(1-3), 189-194. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00711-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00711-8)
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., . . . Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9), 467-471. <https://doi.org/10.1038/nclimate1293>
- Perala, D. (1979). *Regeneration and productivity of aspen grown on repeated short rotations*. (Research Paper NC-176). St Paul, MN, USA: US Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station
- Perala, D. (1990). *Populus tremuloides* Michx. quaking aspen. In R Burns & B Honkala (Eds.), *Silvics of North America: hardwoods* (Vol. 2, pp. 555-569). US Department of Agriculture, Forest Service.
- Perrette, G., Lorenzetti, F., Moulinier, J., & Bergeron, Y. (2014). Site factors contribute to aspen decline and stand vulnerability following a forest tent caterpillar outbreak in the Canadian Clay Belt. *Forest Ecology and Management*, 323, 126-137. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.013>
- Peterson, E., & Peterson, N. (1992). *Ecology, management, and use of aspen and balsam poplar in the prairie provinces*. (Special Report No. 1). Edmonton, AB, CA: Forestry Canada, Northwest Region, Northern Forestry Centre

- Picchio, R., Tavankar, F., Venanzi, R., Lo Monaco, A., & Nikooy, M. (2018). Study of forest road effect on tree community and stand structure in three Italian and Iranian temperate forests. *Croatian Journal of Forest Engineering*, 39(1), 57-70.
- Pickering, C., Mount, A., Wichmann, M., & Bullock, J. (2011). Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area. *Biological Invasions*, 13(8), 1869-1880. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0006-y>
- Pinto, F., Romaniuk, S., & Ferguson, M. (2008). Changes to preindustrial forest tree composition in central and northeastern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7), 1842-1854. <https://doi.org/10.1139/X08-034>
- Pohlman, C., Turton, S., & Goosem, M. (2007). Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica*, 39(1), 62-71. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00238.x>
- Pohlman, C., Turton, S., & Goosem, M. (2009). Temporal variation in microclimatic edge effects near powerlines, highways and streams in Australian tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(1), 84-95. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.07.003>
- Prescott, C., Maynard, D., & Laiho, R. (2000). Humus in northern forests: friend or foe? *Forest Ecology and Management*, 133(1-2), 23-36. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00295-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00295-9)
- Prévost, M. (1992). Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition: revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec. *Annals of Forest Science*, 49(3), 277-296. <https://doi.org/10.1051/forest:19920306>
- Price, D., Alfaro, R., Brown, K., Flannigan, M., Fleming, R., Hogg, E., . . . Venier, L. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems 1. *Environmental Reviews*, 21(4), 322-365. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0042>
- Quinn, R., & Wu, L. (2001). *Quaking aspen reproduce from seed after wildfire in the mountains of southeastern Arizona* Sustaining aspen in western landscapes: Symposium Proceedings, Grand Junction, CO, USA.
- Rayfield, B., Paul, V., Tremblay, F., Fortin, M.-J., Hély, C., & Bergeron, Y. (2021). Influence of habitat availability and fire disturbance on a northern range boundary. *Journal of Biogeography*, 48(2), 394-404. <https://doi.org/10.1111/jbi.14004>

- Reich, P., Bermudez, R., Montgomery, R., Rich, R., Rice, K., Hobbie, S., & Stefanski, A. (2022). Even modest climate change may lead to major transitions in boreal forests. *Nature*, 608(7923), 540-545. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05076-3>
- Ries, L., Fletcher, R., Battin, J., & Sisk, T. (2004). Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 491-522. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148>
- RNC. (2022). *L'état des forêts au Canada - Rapport annuel 2022*. Ottawa, ON, CA: Gouvernement du Canada, Ressources Naturelles Canada, Service canadien des forêts
- Robert, L.-E., Sturtevant, B., Cooke, B., James, P., Fortin, M. J., Townsend, P., . . . Kneeshaw, D. (2018). Landscape host abundance and configuration regulate periodic outbreak behavior in spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecography*, 41(9), 1556-1571. <https://doi.org/10.1111/ecog.03553>
- Robert, L.-E., Sturtevant, B., Kneeshaw, D., James, P., Fortin, M. J., Wolter, P., . . . Cooke, B. (2020). Forest landscape structure influences the cyclic-eruptive spatial dynamics of forest tent caterpillar outbreaks. *Ecosphere*, 11(8), 1-18, Article e03096. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3096>
- Rogers, P., Eisenberg, C., & St Clair, S. (2013). Resilience in quaking aspen: recent advances and future needs. *Forest Ecology and Management*, 299, 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.008>
- Roland, J. (2005). Are the "seeds" of spatial variation in cyclic dynamics apparent in spatially-replicated short time-series? An example from the forest tent caterpillar. *Annales Zoologici Fennici*, 42(4), 397-407.
- Ross, S. (1986). Vegetation change on highway verges in south-east Scotland. *Journal of Biogeography*, 13(2), 109-117. <https://doi.org/10.2307/2844986>
- Santelmann, M. V., & Gorham, E. (1988). The influence of airborne road dust on the chemistry of Sphagnum mosses. *Journal of Ecology*, 76(4), 1219-1231. <https://doi.org/10.2307/2260644>
- Schier, G., & Campbell, R. (1976). Differences among *Populus* species in ability to form adventitious shoots and roots. *Canadian Journal of Forest Research*, 6(3), 253-261. <https://doi.org/10.1139/x76-035>

- Schier, G., & Campbell, R. (1980). *Variation among healthy and deteriorating aspen clones*. (Research Paper INT-264). Ogden, UT, USA: US Department of Agriculture, Forest service, Intermountain Forest & Range Experiment Station
- Schier, G., Jones, J., & Winokur, R. (1985). Vegetative regeneration. In N DeByle & R Winokur (Eds.), *Aspen ecology and management in the western United States* (pp. 29-33). US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range experimental Station.
- Schmidt, M., Jochheim, H., Kersebaum, K.-C., Lischeid, G., & Nendel, C. (2017). Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, 659-671. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022>
- Schott, K., Karst, J., & Landhäuser, S. (2014). The role of microsite conditions in restoring trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx) from seed. *Restoration Ecology*, 22(3), 292-295. <https://doi.org/10.1111/rec.12082>
- Schowalter, T. (2017). Biology and management of the forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Journal of Integrated Pest Management*, 8(1), 1-10. <https://doi.org/10.1093/jipm/pmx022>
- Schulte, L., Mladenoff, D., Crow, T., Merrick, L., & Cleland, D. (2007). Homogenization of northern US Great Lakes forests due to land use. *Landscape Ecology*, 22(7), 1089-1103. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9112-8>
- Seiler, A. (2001). *Ecological effects of roads: a review*. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Shirley, H. (1941). *Restoring conifers to aspen lands in the Lake States*. (Technical Bulletin No. 763). Washington DC, USA: US Department of Agriculture, Forest service, Lake States Forest Experiment Station
- Simard, M., Bernier, P., Bergeron, Y., Paré, D., & Guérine, L. (2009). Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(3), 546-552. <https://doi.org/10.1139/X08-195>
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P., & Paré, D. (2007). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications*, 17(6), 1619-1637. <https://doi.org/10.1890/06-1795.1>

- Sims, R., Kershaw, H., & Wickware, G. (1990). *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*. (Publication 5310). Sault Ste Marie, ON, CA: Ontario Ministry of Natural Resources
- Singer, J., Turnbull, R., Foster, M., Bettigole, C., Frey, B., Downey, M., . . . Ashton, M. (2019). Sudden Aspen Decline: A Review of Pattern and Process in a Changing Climate. *Forests*, 10(8), 671-687. <https://doi.org/10.3390/f10080671>
- Spatt, P., & Miller, M. (1981). Growth conditions and vitality of Sphagnum in a tundra community along the Alaska pipeline haul road. *Arctic*, 34(1), 48-54.
- Spellerberg, I. (1998). Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 7(5), 317-333. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.1998.00308.x>
- Splawinski, T., Cyr, D., Gauthier, S., Jetté, J.-P., & Bergeron, Y. (2019). Analyzing risk of regeneration failure in the managed boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(6), 680-691. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0278>
- Spooner, P., Lunt, I., & Briggs, S. (2004). Spatial analysis of anthropogenic disturbance regimes and roadside shrubs in a fragmented agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 7(1), 61-70. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2004.tb00596.x>
- Stahelin, R. (1943). Factors influencing the natural restocking of high altitude burns by coniferous trees in the central Rocky Mountains. *Ecology*, 24(1), 19-30. <https://doi.org/10.2307/1929857>
- Stanke, H., Finley, A., Domke, G., Weed, A., & MacFarlane, D. (2021). Over half of western United States' most abundant tree species in decline. *Nature Communications*, 12, 451-461. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-20678-z>
- Stanojevic, Z., Lee, P., & Gysbers, J. (2006). *Recent Anthropogenic Changes within the Northern Boreal, Southern Taiga, and Hudson Plains Ecozones of Québec*. Global Forest Watch Canada.
- Steneker, G. (1974). Factors affecting the suckering of trembling aspen. *The Forestry Chronicle*, 50(1), 32-34. <https://doi.org/10.5558/tfc50032-1>
- Steneker, G. (1976). *Guide to the silvicultural management of trembling aspen in the prairie provinces* (Information Report NOR-X-164). Edmonton, AB, CA: Environment Canada, Canadian Forestry Service, Northern Forest Research Centre

- Stern, E., Riva, F., & Nielsen, S. (2018). Effects of narrow linear disturbances on light and wind patterns in fragmented boreal forests in northeastern Alberta. *Forests*, 9(8), 486–498. <https://doi.org/10.3390/f9080486>
- Stocks, B., Mason, J., Todd, J., Bosch, E., Wotton, B., Amiro, B., . . . Skinner, W. (2002). Large forest fires in Canada, 1959-1997. *Journal of Geophysical Research*, 107(D1), FFR 5-1-FFR 5-12. <https://doi.org/10.1029/2001JD000484>
- Stoeckeler, J. (1960). *Soil factors affecting the growth of quaking aspen forests in the Lake States* (Technical Bulletin). University of Minnesota Agricultural Experiment Station.
- Strothmann, R. (1960). *Evaluating the growth potential of aspen lands in northern Minnesota*. (Station Paper No. 86). St Paul, MN, USA: US Department of Agriculture, Forest service, Lake States Forest Experiment Station
- Strothmann, R., & Zasada, Z. (1962). *Silvical characteristics of quaking aspen (Populus tremuloides)*. (Station paper No. 49). St Paul, MN, USA: US Department of Agriculture, Forest Service, Lake States Forest Experiment Station
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M., & Fedriani, J. (2013a). Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 767-774. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12080>
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M., & Fedriani, J. (2013b). Unpaved road verges as hotspots of fleshy-fruited shrub recruitment and establishment. *Biological Conservation*, 167, 50-56. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.022>
- Sutton, R. (1993). Mounding site preparation: a review of European and North American experience. *New Forests*, 7, 151-192. <https://doi.org/10.1007/BF00034198>
- Swanson, F., Jones, J., Wallin, D., & Cissel, J. (1994). Natural variability-implications for ecosystem management. In M Jensen & P Bourgeron (Eds.), *Ecosystem management: principles and applications* (Vol. 2, pp. 80-94). US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Tam, B., Szeto, K., Bonsal, B., Flato, G., Cannon, A., & Rong, R. (2019). CMIP5 drought projections in Canada based on the Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Canadian Water Resources Journal*, 44(1), 90-107. <https://doi.org/10.1080/07011784.2018.1537812>

- Tamm, C., & Troedsson, T. (1955). An example of the amounts of plant nutrients supplied to the ground in road dust. *Oikos*, 6(1), 61-70. <https://doi.org/10.2307/3564825>
- Taylor, K., Brummer, T., Taper, M., Wing, A., & Rew, L. (2012). Human-mediated long-distance dispersal: an empirical evaluation of seed dispersal by vehicles. *Diversity and Distributions*, 18(9), 942-951. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00926.x>
- Taylor, S., Carleton, T., & Adams, R. (1987). Understorey vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio*, 73, 63-72. <https://doi.org/10.1007/BF00031853>
- Taylor, S., Carroll, A., Alfaro, R., & Safranyik, L. (2006). Forest, climate and mountain pine beetle outbreak dynamics in western Canada. In L Safranyik & B Wilson (Eds.), *The mountain pine beetle: a synthesis of biology, management, and impacts on lodgepole pine* (pp. 67-94). Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre.
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Terrier, A., Girardin, M., Cantin, A., de Groot, W., Anyomi, K., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2015). Disturbance legacies and paludification mediate the ecological impact of an intensifying wildfire regime in the Clay Belt boreal forest of eastern North America. *Journal of Vegetation Science*, 26(3), 588-602. <https://doi.org/10.1111/jvs.12250>
- Terrier, A., Girardin, M., Périé, C., Legendre, P., & Bergeron, Y. (2013). Potential changes in forest composition could reduce impacts of climate change on boreal wildfires. *Ecological Applications*, 23(1), 21-35. <https://doi.org/10.1890/12-0425.1>
- Thompson, J., Carpenter, D., Cogbill, C., & Foster, D. (2013). Four centuries of change in northeastern United States forests. *PLoS One*, 8(9), 1-15, Article e72540. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072540>
- Tikka, P., Hogmander, H., & Koski, P. (2001). Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape Ecology*, 16(7), 659-666. <https://doi.org/10.1023/a:1013120529382>



- Trombulak, S., & Frissell, C. (2000). Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14(1), 18-30. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>
- Turner, M., Romme, W., Reed, R., & Tuskan, G. (2003). Post-fire aspen seedling recruitment across the Yellowstone (USA) landscape. *Landscape Ecology*, 18(2), 127-140. <https://doi.org/10.1023/A:1024462501689>
- Tyser, R., & Worley, C. (1992). Alien flora in grasslands adjacent to road and trail corridors in Glacier National Park, Montana (USA). *Conservation Biology*, 6(2), 253-262. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.620253.x>
- van Cleve, K., Dyrness, C., Viereck, L., Fox, J., Chapin, F., & Oechel, W. (1983). Taiga ecosystems in interior Alaska. *Bioscience*, 33(1), 39-44. <https://doi.org/10.2307/1309243>
- Veillette, J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 13(9), 945-971. [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(94\)90010-8](https://doi.org/10.1016/0277-3791(94)90010-8)
- Venier, L., Thompson, I., Fleming, R., Malcolm, J., Aubin, I., Trofymow, J., . . . Brandt, J. (2014). Effects of natural resource development on the terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests. *Environmental Reviews*, 22(4), 457-490. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0075>
- Vepakomma, U., Kneeshaw, D., & De Grandpré, L. (2018). Influence of natural and anthropogenic linear canopy openings on forest structural patterns investigated using lidar. *Forests*, 9(9), 540-558. <https://doi.org/10.3390/f9090540>
- Vernier, P., Leroux, S., Cumming, S., Lisgo, K., Esteban, A., Krawchuck, M., & Schmiegelow, F. (2022). Comparing global and regional maps of intactness in the boreal region of North America: Implications for conservation planning in one of the world's remaining wilderness areas. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 1-16, Article 843053. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.843053>
- von der Lippe, M., Bullock, J., Kowarik, I., Knopp, T., & Wichmann, M. (2013). Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PLoS ONE*, 8(1), 1-10, Article e52733. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052733>
- Wachowski, J., Landhäusser, S., & Lieffers, V. (2014). Depth of root placement, root size and carbon reserves determine reproduction success of aspen root fragments. *Forest Ecology and Management*, 313, 83-90. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.003>

- Walker, D. A., & Everett, K. R. (1987). Road dust and its environmental impact on Alaskan taiga and tundra. *Arctic and Alpine Research*, 19(4), 479-489. <https://doi.org/10.1080/00040851.1987.12002630>
- Wan, X., Landhäusser, S., Lieffers, V., & Zwiazek, J. (2006). Signals controlling root suckering and adventitious shoot formation in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 26(5), 681-687. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.5.681>
- Wan, X., Landhäusser, S., Zwiazek, J., & Lieffers, V. (1999). Root water flow and growth of aspen (*Populus tremuloides*) at low root temperatures. *Tree Physiology*, 19(13), 879-884. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.13.879>
- Wan, X., Zwiazek, J., Lieffers, V., & Landhäusser, S. (2001). Hydraulic conductance in aspen (*Populus tremuloides*) seedlings exposed to low root temperatures. *Tree Physiology*, 21(10), 691-696. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.10.691>
- Wang, X., Oliver, J., Swystun, T., Hanes, C., Erni, S., & Flannigan, M. (2023). Critical fire weather conditions during active fire spread days in Canada. *Science of the Total Environment*, 869, 1-12, Article 161831. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.161831>
- Wang, X., Parisien, M.-A., Taylor, S., Candau, J.-N., Stralberg, D., Marshall, G., . . . Flannigan, M. (2017). Projected changes in daily fire spread across Canada over the next century. *Environmental Research Letters*, 12(2), 1-12, Article 025005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5835>
- Wang, X., Thompson, D., Marshall, G., Tymstra, C., Carr, R., & Flannigan, M. (2015). Increasing frequency of extreme fire weather in Canada with climate change. *Climatic Change*, 130, 573-586. <https://doi.org/10.1007/s10584-015-1375-5>
- Wang, Y., Hogg, E., Price, D., Edwards, J., & Williamson, T. (2014). Past and projected future changes in moisture conditions in the Canadian boreal forest. *The Forestry Chronicle*, 90(5), 678-691. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-134>
- Warnes, G., Bolker, B., Lumley, T., & Johnson, R. (2018). *gmodels: Various R Programming Tools for Model Fitting*. <https://CRAN.R-project.org/package=gmodels>
- Watkins, R., Chen, J., Pickens, J., & Brosofske, K. (2003). Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. *Conservation Biology*, 17(2), 411-419. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01285.x>

- Weigle, W., & Frothingham, E. (1911). *The aspens: their growth and management*. (Bulletin 93). Washington DC, USA: US Department of Agriculture, Forest Service
- Weir, J., & Johnson, E. (1998). Effects of escaped settlement fires and logging on forest composition in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(3), 459-467. <https://doi.org/10.1139/x98-001>
- Wells, J., Dawson, N., Culver, N., Reid, F., & Morgan Siegers, S. (2020). The state of conservation in North America's boreal forest: issues and opportunities. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 1-18, Article 90. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00090>
- Whitbeck, K., Oetter, D., Perry, D., & Fyles, J. (2016). Interactions between macroclimate, microclimate, and anthropogenic disturbance affect the distribution of aspen near its northern edge in Quebec: Implications for climate change related range expansions. *Forest Ecology and Management*, 368, 194-206. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.013>
- Wolken, J., Landhäusser, S., Lieffers, V., & Dyck, M. (2010). Differences in initial root development and soil conditions affect establishment of trembling aspen and balsam poplar seedlings. *Botany*, 88(3), 275-285. <https://doi.org/10.1139/B10-016>
- Worrall, J., Rehfeldt, G., Hamann, A., Hogg, E., Marchetti, S., Michaelian, M., & Gray, L. (2013). Recent declines of *Populus tremuloides* in North America linked to climate. *Forest Ecology and Management*, 299, 35-51. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.033>
- Wotton, B., & Flannigan, M. (1993). Length of the fire season in a changing climate. *The Forestry Chronicle*, 69(2), 187-192. <https://doi.org/10.5558/tfc69187-2>
- Young, A., & Mitchell, N. (1994). Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation*, 67(1), 63-72. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90010-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90010-8)
- Zehngraff, P. (1947). *Possibilities of managing aspen*. (Report No. 21). St Paul, MN, USA: US Department of Agriculture, Forest Service, Lake States Forest Experiment Station
- Zhang, J., Huang, S., & 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.1420844112>

- Zhang, X., Vincent, L., Hogg, W., & Niitsoo, A. (2000). Temperature and precipitation trends in Canada during the 20th century. *Atmosphere-Ocean*, 38(3), 395-429. <https://doi.org/10.1080/07055900.2000.9649654>
- Zhou, T., Luo, X., Hou, Y., Xiang, Y., & Peng, S. (2020). Quantifying the effects of road width on roadside vegetation and soil conditions in forests. *Landscape Ecology*, 35(1), 69-81. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00930-8>
- Zier, J., & Baker, W. (2006). A century of vegetation change in the San Juan Mountains, Colorado: an analysis using repeat photography. *Forest Ecology and Management*, 228, 251-262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.049>