



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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En EERGP – Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau

Unité de recherche – Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier – UMR 5554

En partenariat international avec l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, CANADA

Histoire des paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway

Présentée par Marianne VOGEL
Novembre 2023

Sous la direction de Adam A. Ali, Hugo Asselin,
Sébastien Joannin et Yves Bergeron

Devant le jury composé de

Dr. Guillaume DE LAFONTAINE, Professeur, Université du Québec à Rimouski, Canada

Dr. Emilie GAUTHIER, Professeure, Université de Franche-Comté, France

Dr. Brigitte TALON, Maître de conférences, Aix-Marseille Université, France

Dr. Adam A. ALI, Professeur, Université de Montpellier, France

Dr. Hugo ASSELIN, Professeur, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Canada

Dr. Sébastien JOANNIN, Chargé de recherche, Université de Montpellier, France

Dr. Yves BERGERON, Professeur, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue et Université
du Québec à Montréal, Canada

Président du jury

Rapporteuse

Rapporteuse

Membre du jury

Membre du jury

Membre du jury

Membre du jury



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

HISTOIRE DES PALÉO-ÎLES DU LAC PROGLACIAIRE OJIBWAY

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT SUR MESURE EN PALÉOÉCOLOGIE

PAR

MARIANNE FRANCE SARAH VOGEL

NOVEMBRE 2023

REMERCIEMENTS

Premièrement, j'aimerais remercier mes directeurs et co-directeurs qui m'ont soutenue depuis le début. Adam A. Ali, Hugo Asselin, Sébastien Joannin et Yves Bergeron. Vous avez su me faire confiance pour porter ce projet et m'avez donné la confiance en moi nécessaire pour le faire. Grâce à vous j'ai gagné en autonomie, rigueur et maturité. Vous avez su me transmettre au moins une partie de vos savoirs, réflexions scientifiques et biogéographiques, mais aussi votre efficacité et rigueur. Vos naturels complémentaires auront su alimenter cette thèse et m'auront permis d'acquérir les compétences personnelles et professionnelles pour avancer jusqu'au bout et poursuivre mon chemin.

Merci MITACS, le Parc national d'Aiguebelle, à la Fondation J.A. DeSève et la Fondation de l'UQAT pour avoir financé mes recherches pour ces quatre années. Merci aussi aux Fonds Céline Saucier, l'AGEUQAT, Garon-Blanche, et les bourses de persévérance Hécla Québec de la Fondation de l'UQAT pour ces dons d'argent ponctuels au cours de ces années. Merci également à l'équipe du Parc national d'Aiguebelle de 2020 et 2021 pour l'organisation du terrain qui n'aura pas eu lieu, merci Thibaut Petry pour les accès.

Merci Jean Veillette, Martin Lavoie, Franck Richard, Damien Rius et Pierre-Olivier Antoine d'avoir fait partie des comités d'encadrement et suivi individuel. Si je n'ai pas

abandonné en première année, c'est notamment grâce à votre bienveillance, efficacité et énergie, nos échanges résonnent au quotidien.

Tous les personnels techniques qui m'auront accompagnée dans la découverte des méthodes en laboratoire (notamment à la station) : Raynald Julien, Danielle Charron, Yvan Poirier, je n'y serais jamais arrivée sans vous, vous êtes la preuve ultime que le doctorat est un travail d'équipe selon moi.

Merci à Adam, Hugo, Raynald, Raphaël, Dorian et Boris pour leur aide pour la campagne terrain Kekeko 2021. Cela n'aurait pas été possible sans vous et vous avez rendu ce moment inoubliable.

Merci Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré, Guillaume Tremblay-Bergeron et Mélissa Lacroix d'avoir su me soutenir dans les méandres administratifs de la cotutelle et d'avoir illuminé chacun de mes passages dans les couloirs de l'IRF par votre gaieté et énergie. Merci Mélodie Rhéault pour ton écoute et ta disponibilité. Merci Xavier Cavard d'avoir rendu ma retraite d'écriture à Sept-Îles possible. Merci Cendrine Jay-Allemand d'avoir rendu possible mes réinscriptions chaotiques chaque année.

Merci aux isémien·ne·s et anciens isémien·ne·s, vous êtes encore un soutien sans faille et c'est toujours un plaisir de retrouver votre bienveillance et votre humour tranchant. Gwen, j'attends toujours tes nouveaux jets... mais toujours contente d'en apprendre sur tout et rien grâce à toi. Merci Chéïma, tu restes mon maître et mon guide au-delà de mon stage, merci pour tes précieux conseils et la motivation que tu me transmets sans le savoir. Marion Lestienne, merci pour la gentillesse et sérénité que tu distilles dans ma vie et pour la simplicité avec laquelle vous m'avez accueillie avec Mathieu.

Merci Mary pour ton aide, nos charmantes discussions et pour l'exemple d'implication que tu es. Merci Boris pour tes appels et ton soutien, c'est toujours un plaisir de partager ces moments avec toi et je garde de bons souvenirs de ton passage au Québec! Merci Dorian pour ton aide et ton soutien au Québec et ta bonne humeur. Marion Lacand, merci d'avoir partagé cette fin de thèse avec moi, tu as été un soutien de qualité et nécessaire par nos échanges bénéfiques et ton ouverture d'esprit. Tu m'as rappelé que la détermination est une force insoupçonnée qui peut nous porter loin et tu fais partie de mes modèles même si je sais que tu auras du mal à y croire.

Merci à toute la communauté « Forêts Froides » avec Jonathan, Milva, Marion B. et tous les autres. Ces colloques familiaux et toutes les rencontres et aventures que j'y ai vécues sont parmi les plus belles de ma thèse.

Merci aux parasites parasités, je ne serais jamais restée aussi longtemps à Rouyn sans vous, vous êtes des hôtes merveilleux. Merci Alex de m'avoir appris tant de choses sur la vie en doctorat avec tant d'humilité, merci pour les sorties pêche et canoë et aussi de rire de mes blagues les plus bancales. Merci Manon pour les bons repas et discussions santé-crochet-filleul. Merci Nathan pour tes bêtises et bons moments partagés entre « presqueuh-collègueus » dont les chasses aux Pokémons. Merci Alban et Val d'avoir fait un petit bout de chemin avec moi à Rouyn, votre énergie m'aura ressourcée. Merci Baptiste et Laura, même si on s'est retrouvés tard vous aurez toujours une place de choix dans mon cœur et nos discussions y sont ancrées fermement comme vous vous en doutez. *Gracias* Charly pour ta bonne humeur et ton rire communicatifs. *¡Ostia!* tu as apporté légèreté et joie quand j'en avais bien besoin. Merci Marion pour les apéros, le camping, la course à pied, le poney et nos discussions en général, tu auras naturellement déstressé et enjoué mon environnement! Et les

meilleurs pour la fin : merci Marine pour ta bienveillance, les sorties plein air variées, accueils et activités de qualité, tu as réussi à supporter nos conversations infinies sur nos projets, ta confiance et persévérance sont des modèles et tu auras été un de mes meilleurs soutiens au Québec. Maxence, merci d'avoir été là, tu es un soutien formidable et parmi toutes les choses pour lesquelles je veux te remercier je ne citerai que ton aide R, nos discussions (plus ou moins) constructives, tes projets et idées sans fin, ton humour, ta résilience et ton talent notamment pour me remonter le moral. Tu es un ami précieux et je garde mes autres compliments pour mon futur discours. Les M&M's, merci pour votre accueil si chaleureux et spontané, vous avez sauvé mon séjour à Rouyn et ma productivité des mois de janvier. Je serais perdue sans vous, tellement hâte qu'on se retrouve pour toutes les prochaines aventures qui nous attendent! Et pour conclure, merci Nils pour ton soutien extraordinaire, tu auras su me porter à des moments critiques et partager les petits plaisirs du quotidien, j'espère pouvoir encore bénéficier de ta patience un bout de temps et merci d'être là à mes côtés, tout simplement.

Merci aussi à toutes les super personnes du Club l'Envolée, notamment Guillaume et Marie' mais surtout Jessica. Ton écoute et ta détermination auront été des moteurs de ma persévérance c'est certain. Je garde avec moi tes précieux enseignements, tu m'as fait reprendre confiance dans un domaine que je pensais encore inaccessible pour moi et ça n'a pas de prix. Merci Tango d'avoir égayé beaucoup de journées que je pensais gâchées et d'avoir réouvert mon cœur.

Merci le labo d'Hugo : Guillaume, Estelle et Kloé; je n'ai pas forcément été très présente mais passer du temps avec vous m'a fait plaisir et voir votre motivation m'aura soutenue dans ma dernière année. Merci Val d'être passée et d'avoir échangé

des infos croustillantes de la haute sphère de l'UQAT, j'ai beaucoup apprécié. Merci Miguel d'avoir partagé une partie de mon premier hiver à Rouyn, c'était bien sympa d'avoir quelqu'un avec qui échanger. Merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées au Québec et qui auront rendu mon séjour plus fun : Julia, Sarah, Olivier, Juanita, Enrique, Andréane, Rémi, Marc-Frédéric et toutes ces personnes dont j'ai oublié les noms. Merci Marie-Robin pour tes discussions et ton soutien incroyable pendant mes étés labo et merci Fafa pour tous ces trajets et discussions plus ou moins instructives, tu m'auras presque fait pleurer mais surtout beaucoup rire!

Merci à mes petites Brelettes d'amour, j'aurais sûrement lâché l'affaire sans nos skypes de l'ambiance au timing si parfait et nos rencontres jeux et escape à distance, je vous adore. Pareil merci RionRion pour ton soutien à distance, ce n'est pas la fréquence de nos échanges qui font la qualité de notre amitié. Vous restez mes références. J'espère me rattraper les prochaines années et je vous souhaite que notre amitié reste toujours aussi complice et innée.

Merci Freddou coin-coin pour tes relectures et traits d'esprit et merci Foledad pour ton soutien et ton accueil toujours aussi naturel. J'ai aussi une pensée pour les autres 167 qui ont partagé des moments et soutiens pendant ces années, vous et nos années vert et jaune me manquez. Merci aussi à *la Familia*, je suis le membre fantôme du groupe mais je ne vous oublie pas et j'aime toujours autant échanger et rire avec vous et revenir vous voir pour de super moments de folie.

Un gros merci à ma vraie famille, vous avez su me laisser partir sans savoir quand je reviendrais. Je ne sais pas pour qui cela a été le plus dur, mais bien contente que tout le monde ait tenu le coup, vous avez été un roc. Un gros merci pour tous ces appels

x

et rigolades. Roxane, j'espère que tu comprendras un jour que c'était une chance que je ne pouvais pas laisser passer et merci pour toutes ces balades en téléphone!

Je n'oublie pas ceux qui n'auront vu que le début de ma thèse : Alban, Michel et les autres, mais je pense aussi à ceux qui n'auront vu que la fin : Malo, June, tous mes nouveaux petits cousins et cousines et enfants d'amis. J'espère que « L'histoire des paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway » fera partie de vos lectures du soir.

Et pour finir, merci à toi qui a pris le temps d'avoir au moins lu ces remerciements, je t'invite à lire la suite, moins dans l'émotion mais tout aussi intéressante.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est présentée sous un format « par articles » : elle est constituée d'une introduction générale (Introduction), de trois chapitres correspondant à trois articles scientifiques portant sur différents aspects de l'histoire des paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway. Le chapitre I (publié en 2023 dans *The Holocene*) avait pour objectif de vérifier que l'afforestation des paléo-îles a eu lieu avant la vidange finale du lac Ojibway. Le chapitre II (soumis en novembre 2023 pour publication dans *Journal of Quaternary Science*) visait à documenter l'évolution de la végétation locale et régionale des premiers siècles sur des paléo-îles en tenant compte de la dynamique des feux locaux. Le chapitre III (soumis à *Quaternary Science Advances*) avait pour objectif de déterminer si les paléo-îles ont pu faciliter le processus de migration postglaciaire en agissant comme avant-postes de colonisation. La thèse se termine par une conclusion générale (Conclusion) revenant sur les principaux résultats, leurs implications, limites et perspectives de recherche. Les références et le matériel supplémentaire de chaque article sont compilés à la fin de la thèse. Les chapitres I, II et III et leurs annexes sont écrits en anglais et le reste de la thèse en français.

Le structure de la thèse est la suivante :

- Introduction
- Chapitre 1 – Vogel M.F.S., Asselin H., Joannin S., Bergeron Y., Leclercq S., Latapy C., Ali A.A. 2023. Early afforestation on islands of proglacial Lake Ojibway as evidence of post-glacial migration outposts. *The Holocene*, 33(8), 975-985.
- Chapitre 2 - Vogel M.F.S., Joannin S., Lamara M., Asselin H., Ali A.A, Leclercq S., Latapy C., Richard F., Bergeron Y. (soumis). A multi-proxy analysis of early Holocene vegetation dynamics on the islands of the proglacial Lake Ojibway (eastern North America). *Journal of Quaternary Science*.
- Chapitre 3 – Vogel M.F.S., Joannin S., Bergeron Y., Ali A.A., Asselin H. (soumis). Postglacial vegetation migration facilitated by outposts on proglacial lake islands in eastern North America. *Quaternary Science Advances*.
- Conclusion

Comme le manuscrit est structuré par articles, une certaine redondance des informations de contexte et de méthodes peut être présente car les articles ont pour but d’être indépendants entre eux.

Je suis la première auteure des articles. Chaque étape de cette thèse a été menée en collaboration avec mes directeurs Adam A. Ali et Hugo Asselin, ainsi que mes co-directeurs Sébastien Joannin et Yves Bergeron, qui ont participé à la collecte de données, l’obtention des résultats et la réflexion autour de la thèse et de sa mise en place. Parmi les collaborateurs·trices récurrent·e·s se trouvent aussi les stagiaires Sabrina Leclercq et Cécile Latapy, qui ont participé à l’acquisition de données suite à l’analyse des carottes sédimentaires du lac Despériers. Mebarek Lamara et Franck Richard ont également participé à l’analyse des données génétiques et à la rédaction du chapitre 2.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	xi
LISTE DES FIGURES	xix
LISTE DES TABLEAUX	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xxiii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xxv
RÉSUMÉ	xxvii
INTRODUCTION	1
0.1 Contexte paysager postglaciaire	1
0.2 Évolution du lac proglaciaire Ojibway	3
0.3 Colonisation post-glaciaire de la végétation au Québec.....	5
0.4 Étude des « paléo-îles ».....	8
0.5 Zone d'étude.....	9
0.6 Théorie de la biogéographie insulaire	13
0.7 Étudier les environnements passés.....	15
0.7.1 Reconstituer la dynamique passée des feux	17
0.7.2 Reconstituer la dynamique passée de la végétation	18
0.7.3 Reconstituer la dynamique passée des sols	22
0.8 Objectifs de la thèse	22
CHAPITRE 1 EARLY AFFORESTATION ON ISLANDS OF PROGLACIAL LAKE OJIBWAY AS EVIDENCE OF POST-GLACIAL MIGRATION OUTPOSTS.....	25
1.1 Résumé	26
1.2 Abstract	27
1.3 Introduction.....	28
1.4 Material and methods	32
1.4.1 Study area	32

1.4.2	Site selection and lake sediments sampling.....	34
1.4.3	Age-depth models	36
1.4.4	Geochemical analyses	37
1.4.5	Identification of plant macro-remains	38
1.4.6	Charcoal extraction and analysis.....	38
1.5	Results.....	40
1.5.1	Organic sediment accumulation during Lake Ojibway presence	40
1.5.2	Geochemical signature of the organic sediments.....	42
1.5.3	Plant macro-remains: early presence of local trees.....	45
1.5.4	Evidence of local forest fires on a paleo-island.....	47
1.6	Discussion.....	47
1.6.1	Early afforestation of islands on proglacial Lake Ojibway.....	48
1.6.2	The paleo-island colonization process: an answer to Reid's Paradox	50
1.7	Acknowledgements.....	53
1.8	Conflict of interest	54
1.9	Funding.....	54
1.10	Data availability statement	54
CHAPITRE 2 MULTI-PROXY ANALYSIS OF EARLY HOLOCENE VEGETATION		
DYNAMICS ON THE ISLANDS OF PROGLACIAL LAKE OJIBWAY (NORTHEASTERN		
AMERICA).....		
2.1	Résumé.....	56
2.2	Abstract.....	57
2.3	Introduction	58
2.4	Material and methods	60
2.4.1	Study area.....	60
2.4.2	Site selection and lake sediment sampling	62
2.4.3	Age-depth models	64
2.4.4	Plant macro-remains extraction.....	64
2.4.5	SedaDNA analyses process.....	66
2.4.6	Pollen extraction and counting	68
2.4.7	Biodiversity indices.....	69
2.4.8	Fire history reconstruction	70
2.5	Results.....	71

2.5.1	Age-depth models.....	71
2.5.2	Plant macro-remains: local vegetation establishment	73
2.5.3	SedaDNA: local vegetation and fungi dynamics	77
2.5.4	Pollen analysis: local and regional vegetation dynamics.....	78
2.5.5	Biodiversity indices: intra-core diversity (alpha diversity).....	81
2.5.6	Fire history	82
2.6	Synthesis	85
2.6.1	Pre-afforestation phase (10,000-9,500 cal. yr BP)	85
2.6.2	Afforestation and diversification phase (9,500 – 8,200 cal. yr BP)	86
2.6.3	Forest densification and stabilization (8,200 – 7,000 cal. yr BP)	88
2.7	Discussion	88
2.7.1	Early vegetation establishment: differences between paleo-islands and nearby lowland sites	88
2.7.2	Proxy complementarity	89
2.7.3	Soil and fire dynamics on paleo-islands	91
2.8	Conclusion	92
2.9	Acknowledgements	93
2.10	Conflict of interest	94
2.11	Authors contributions.....	94
2.12	Data availability statement	95
CHAPITRE 3 POSTGLACIAL VEGETATION MIGRATION FACILITATED BY OUTPOSTS ON PROGLACIAL LAKE ISLANDS IN EASTERN NORTH AMERICA		97
3.1	Résumé	98
3.2	Abstract	99
3.3	Introduction.....	101
3.4	Material and methods	103
3.4.1	Study area	103
3.4.2	Sites selection and lake sediment sampling	104
3.4.3	Taxa selection.....	110
3.4.4	Determination of arrival time	110
3.4.5	Identification of colonization patterns	111
3.4.6	Estimation of migration rate.....	112
3.5	Results.....	114

3.5.1	Regional postglacial colonization pattern	114
3.5.2	Migration rate	115
3.6	Discussion.....	119
3.6.1	Postglacial colonization rates depend on paleo-island outposts.....	119
3.6.2	Colonization pattern across Abitibi	120
3.6.3	Paleo-islands and the theory of island biogeography	121
3.7	Conflict of interest	122
3.8	Data availability.....	122
3.9	Biosketch	123
3.10	Author contributions.....	123
CONCLUSION		125
4.1	Établissement de la végétation sur les paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway .	125
4.1.1	Établissement précoce de la végétation sur les paléo-îles	125
4.1.2	Paramètres expliquant la colonisation précoce des paléo-îles.....	127
4.1.3	Colonisation post-glaciaire progressive des paléo-îles	129
4.2	Inscription des paléo-îles dans le paysage.....	130
4.2.1	Colonisation précoce des paléo-îles : une réponse au paradoxe de Reid .	130
4.2.2	Colonisation des paléo-îles et biogéographie insulaire	131
4.2.3	Place des paléo-îles dans le paysage actuel	132
4.3	Dynamique de la végétation sur les paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway	133
4.3.1	Interactions entre végétation et feux	134
4.3.2	Interactions entre végétation et climat	135
4.3.3	Liens entre feux, sol et climat.....	136
4.4	Perspectives	137
4.4.1	Amélioration de la reconstitution de l'histoire des paléo-îles.....	137
4.4.2	Rôle actuel et futur des paléo-îles.....	139

ANNEX A FOUR EXAMPLES OF LINEAR REGRESSIONS PERFORMED ON CHARCOAL DISTRIBUTIONS AND THEIR ASSOCIATED SLOPES. A) LOCAL FIRE, AS BOTH CRITERIA ARE RESPECTED (SLOPE LESS STEEP THAN THE -1.77 THRESHOLD AND PRESENCE OF CHARCOAL PARTICLES >-0.3 LOG MM), B) REGIONAL FIRE AS THE SLOPE IS STEEPER THAN THE THRESHOLD, C) REGIONAL FIRE AS NO CHARCOAL PARTICLE >-0.3 LOG MM WAS FOUND, AND D) REGIONAL FIRE AS NONE OF THE

CRITERIA IS RESPECTED.....	141
ANNEX B EIGENVALUES FOR PRINCIPAL COMPONENTS 1 AND 2 FOLLOWING PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS ON THE DATA FOR LAKE PERCHÉ AND LAKE DESPÉRIERS (FIG. 1.3). EIGENVALUES >1 MET THE KAISER CRITERION FOR SIGNIFICANCE AND ARE INDICATED IN BOLD.	143
ANNEX C NINE OF THE OLDEST MACRO-REMAINS FOUND IN THE BASAL SEDIMENTS OF LAKE PERCHÉ: (A-B) <i>LARIX LARICINA</i> NEEDLES, C) POSSIBLE <i>PICEA</i> SP. NEEDLE (CHARCOAL PARTICLES); AND LAKE DESPÉRIERS: D) <i>PINUS</i> SP. NEEDLE, (E-F) <i>PICEA</i> SP. NEEDLE, (G-H) <i>LARIX LARICINA</i> NEEDLES AND I) <i>BETULA</i> SP. SEED. MAGNIFICATION X40 UNDER A DISSECTING MICROSCOPE (SEE METHODS 1.4.5 OR 2.4.4).....	145
ANNEX D CHARCOAL INFLUX FOR LAKE PERCHÉ IN BLUE AND LAKE DESPÉRIERS IN ORANGE.....	147
ANNEX E PRIMER SEQUENCES USED AND THE ASSOCIATED PCR CONDITIONS.....	149
ANNEX F LIST OF POLLEN TAXA NOT SHOWN OR SOWN AS A GROUP IN FIG. 2.4 ..	151
ANNEX G REPARTITION OF IDENTIFIED TAXA AT THE GENUS LEVEL BETWEEN THE THREE USED PROXIES: POLLEN, MACRO-REMAINS AND SEDADNA FOR A) LAKE PERCHE AND B) LAKE DESPERIERS	153
ANNEX H COMPARISON OF MIGRATION RATES OF SELECTED TREES CONSIDERING DISPERSAL BETWEEN SOUTHERN SITES ONLY VERSUS DISPERSAL FROM SOUTHERN SITES TO NORTHERN LOWLAND SITES THROUGH PALEO-ISLANDS.....	155
ANNEX I AREA OF ALL PALEO-ISLANDS OF PROGLACIAL LAKE OJIBWAY ORDERED BY INCREASING SIZE AT 9,000 (YELLOW), 8,750 (GREEN) AND 8,500 (BLUE). THE SIZES OF THE FOUR STUDIED PALEO-ISLANDS ARE SHOWN AT EACH TIME	157
RÉFÉRENCES	159

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
0.1. Retrait de l'inlandsis laurentidien vers le nord de 21 400 à 7800 cal. BP.....	2
0.2. Évolution du lac proglaciaire Ojibway de 10 000 à 8000 cal. BP.	4
0.3. Évolution et caractéristiques d'une paléo-île (a) avant le drainage du lac proglaciaire Ojibway et (b) après le drainage.	8
0.4. Emplacement des deux sites étudiés.....	12
0.5. Théorie de la biogéographie insulaire selon laquelle la richesse spécifique d'une petite île isolée (A) est plus faible que celle d'une grande île isolée ou d'une petite île peu isolée (B), elle-même inférieure à la richesse spécifique d'une grande île peu isolée (C).....	14
0.6. Processus d'accumulation et analyses des sédiments lacustres permettant la reconstitution des environnements passés	16
0.7. Étapes de l'analyse métagénomique par metabarcoding.	20
1.1. Schematic representation of proglacial Lake Ojibway (LO) creation and hypotheses concerning the colonization of paleo-islands before the drainage of Lake Ojibway and implications on postglacial migration thereafter.	31
1.2. (a) Extent of proglacial Lake Ojibway in western Quebec around 9600 cal. yr BP (Brooks, 2020), showing the locations of the two studied paleo-islands.	33
1.3. Calibrated age-depth models based on the radiocarbon dates obtained from basal sediments at a) Lake Perché and b) Lake Despériers.....	41
1.4. Principal component analysis (PCA) of sediment samples, associated centroids for each cluster, and XRF results for a) Lake Perché and b) Lake Despériers.....	44
1.5. Fire events detected with CHARanalysis, local fire events detected with the Charcoal Size Distribution (CSD) method, and oldest tree macro-remains retrieved from the sediments at (a) Lake Perché and (b) Lake Despériers according to the age-depth models.	46

2.1. (a) Extent of proglacial Lake Ojibway in western Quebec around 9,600 cal. yr BP, showing the locations of the two studied paleo-islands and lowland sites from previous studies	61
2.2. Calibrated age-depth models based on the radiocarbon dates obtained from basal sediments at a) Lake Perché and b) Lake Despériers	72
2.3. Macro-remains presence at different sampling depths in the Lake Perché (a) and Lake Despériers (b) sediment sequences	75
2.4. SedaDNA record for Lake Perché and Lake Despériers for both vascular plants and fungi primers based on the age-depth models.....	77
2.5. Pollen percentages and influx for Lake Perché.	79
2.6. Biodiversity indices: Hill's N2 for Lake Perché and Lake Despériers for the macro-remains, pollen and sedaDNA, and their respective evenness.....	82
2.7. Summarized results of the vegetation and fire dynamics at a) Lake Perché and b) Lake Despériers, with pollen for Lake Perché and for both lakes: macro-remains and sedaDNA records of main taxa identified	84
2.8. Chronological representation of the main colonization phases on the studied paleo-islands.	86
3.1. Maximal extent of the Laurentide Ice Sheet and proglacial Lake Ojibway in western Québec and eastern Ontario from 10,000 to 8000 cal. yr BP, with 250-year time steps. Locations of the studied sites are shown	105
3.2. Scenarios used to estimate the migration rates required to colonize northern lowland sites: a) colonization front – seeds spreading from the southern margin of proglacial Lake Ojibway only; b) seeds spreading from the closest of the studied paleo-islands; and c) seeds spreading from the closest paleo-island possible.....	113
3.3. Estimated date of arrival and the identified migration route for the selected taxa a) herbs, b) <i>Juniperus</i> sp., c) <i>Alnus</i> spp. d) <i>Populus</i> spp. e) <i>Betula papyrifera</i> , f) <i>Picea</i> spp. g) <i>Pinus banksiana</i> or <i>Pinus</i> sp. h) <i>Larix laricina</i> and i) <i>Abies balsamea</i> . Locations of the studied sites are shown	117

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1. Main characteristics of Lake Perché and Lake Despériers.	35
1.2. Radiocarbon dates obtained from samples near the bottom of the sediment cores obtained from Lakes Perché and Despériers.	36
2.1. Main characteristics of Lake Perché and Lake Despériers.	62
2.2. Radiocarbon dates obtained from Lakes Perché and Despériers.	65
3.1. Main characteristics of the selected lakes	107
3.2. Recorded migration rates for the studied taxa in North America	118

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

Sigle	Signification anglaise	Signification française
ANP	Aiguebelle National Park	Parc national d'Aiguebelle
LIS	Laurentide Ice Sheet	Inlandsis laurentidien
NPP	Non Pollen Palynomorphs	Palynomorphes non polliniques

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

	Anglais	Français
cal. yr BP ou cal. BP	Calibrated years before present	Ans calibrés avant le présent
cm ³	cubic centimetre	centimètre cube
m	metre	mètres
m a.s.l.	metres above sea level	mètres au-dessus du niveau de la mer

RÉSUMÉ

Après le retrait du glacier dans l'est de l'Amérique du Nord il y a environ 11 700 ans, la colonisation végétale s'est effectuée plus rapidement que prévu comparativement aux taux de migration estimés à partir des capacités de dispersion actuelles moyennes des arbres boréaux. Ce décalage entre taux de migration réel et estimé se nomme paradoxe de Reid. À l'ouest du Québec, les hypothèses classiques pour le résoudre ne s'appliquent pas ou n'ont pas été démontrées. Aucun refuge glaciaire n'a été mis en évidence (hypothèse 1) et la possibilité d'événements de dispersion à longue distance (hypothèse 2) n'a pas été testée empiriquement. L'afforestation des basses-terres en Abitibi-Témiscamingue a non seulement été rapide, mais aussi sans phase toundrique. Dans ce doctorat, les anciennes îles (paléo-îles) du lac proglaciaire Ojibway (présent entre 10 570 et 8200 ans avant aujourd'hui (cal. BP)), devenues des sommets de collines aujourd'hui, ont été étudiées afin de déterminer si elles ont pu jouer le rôle d'avant-postes de colonisation et ainsi accélérer la colonisation végétale. L'analyse des sédiments lacustres de deux paléo-îles confirme l'établissement des premiers arbres sur les paléo-îles vers 9850-9500 ans cal. BP, soit avant le début du drainage du lac Ojibway. Une analyse multiparamétrique (grains de pollen, macro-restes végétaux et ADN ancien) des sédiments montre l'établissement progressif de la végétation sur les paléo-îles avec d'abord une phase toundrique, suivie par l'afforestation, puis l'établissement de la forêt boréale mixte vers 8200 cal. BP. La végétation initiale diffère entre les sites, sûrement en réponse à différentes conditions édaphiques, topographiques et de dynamiques de feux, puis converge après la vidange du lac proglaciaire Ojibway. Pour finir, la comparaison de différents scénarios de colonisation confirme que les paléo-îles ont joué un rôle d'avant-postes de colonisation. Elles ont facilité et accéléré la colonisation postglaciaire et permettent donc de résoudre le paradoxe de Reid dans l'ouest du Québec. Selon l'étude des distances et surfaces des paléo-îles, il semble que leur colonisation suive la théorie de la biogéographie insulaire.

Mots clés : Biogéographie insulaire; Paléoécologie; Afforestation; Taux de migration; Colonisation postglaciaire; Sédiments lacustres; Macro-charbons; Pollen; Macro-restes végétaux; ADNsediment; Analyses FRX.

INTRODUCTION

0.1 Contexte paysager postglaciaire

La fin du Wisconsinien (dernière ère glaciaire) a été marquée par un réchauffement climatique qui a entraîné de grands changements à l'échelle planétaire, comme la fonte des glaciers de l'hémisphère nord (Botta *et al.*, 2019). Ce retrait progressif des glaces vers le nord a permis la libération des terres et la végétation qui était présente aux marges des glaciers a pu migrer vers le nord afin de coloniser les nouveaux espaces accessibles. En Amérique du Nord, l'inlandsis laurentidien recouvrait une grande partie du continent (Fig. 0.1), jusqu'au Missouri aux États-Unis d'Amérique actuels (Syverson et Colgan, 2011).

Bien que le retrait du glacier ait été progressif, les terres n'ont pas été libérées de suite. En effet, la masse du glacier a été suffisamment importante pour que la croûte terrestre se soit affaissée et qu'une pente descendante vers le nord se soit créée devant le glacier. Cette pente a permis l'accumulation des eaux de fonte du glacier et a entraîné la formation de lacs proglaciaires au contact avec le glacier (Carrivick et Tweed, 2013). Plusieurs lacs se sont succédés au fur et à mesure du retrait de l'inlandsis laurentidien (Vincent et Hardy, 1977) entre la fin du Pléistocène et le début de l'Holocène, de 11 700 à 7000 ans calibrés avant le présent (ci-après cal. BP; par convention le présent est fixé à 1950).

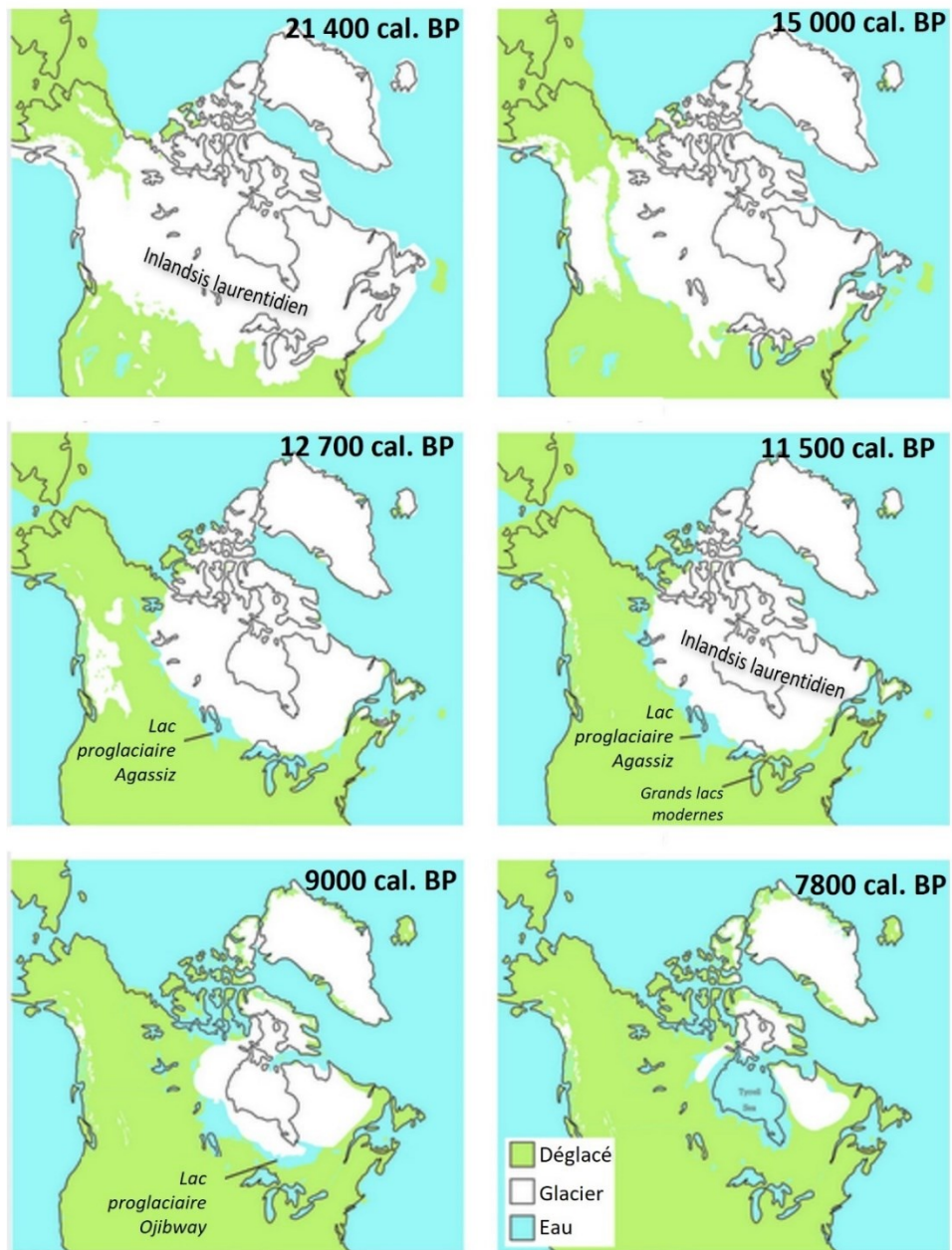


Figure 0.1. Retrait de l'inlandsis laurentidien vers le nord de 21 400 à 7800 cal. BP (modifié de science.gc.ca).

0.2 Évolution du lac proglaciaire Ojibway

Parmi les lacs proglaciaires nord-américains, le lac proglaciaire Ojibway a recouvert l'est de l'Ontario et l'ouest du Québec de 10 750 à 8200 cal. BP environ. Il a d'abord été relié au lac proglaciaire Barlow qui recouvrait la région du Témiscamingue plus au sud jusqu'à leur séparation vers 9400 cal. BP (Veillette, 1994). Le lac proglaciaire Barlow s'est alors drainé vers le sud tandis que le lac proglaciaire Ojibway se drainait vers le nord. Dans cette thèse, la zone d'étude se limite à la région de l'Abitibi qui a été couverte par le lac proglaciaire Ojibway (Fig. 0.2).

Le lac Ojibway a atteint son niveau maximal vers 9400 cal. BP et fait partie des plus grands lacs proglaciaires au Canada, au même titre que le lac proglaciaire Agassiz qui recouvrait les provinces de l'Ontario à la Saskatchewan. Après 9400, le niveau du lac proglaciaire Ojibway a diminué progressivement, libérant de plus en plus de terres jusqu'à son drainage final dans la Baie d'Hudson (Barber *et al.*, 1999; Daubois *et al.*, 2015; Godbout *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2015). Ce drainage final s'est produit rapidement, à raison d'environ $950 \text{ km}^3 \cdot \text{an}^{-1}$ (Veillette, 1994), libérant ainsi l'Abitibi et le sud de la Baie James vers 8200 cal. BP (Brouard *et al.*, 2021).

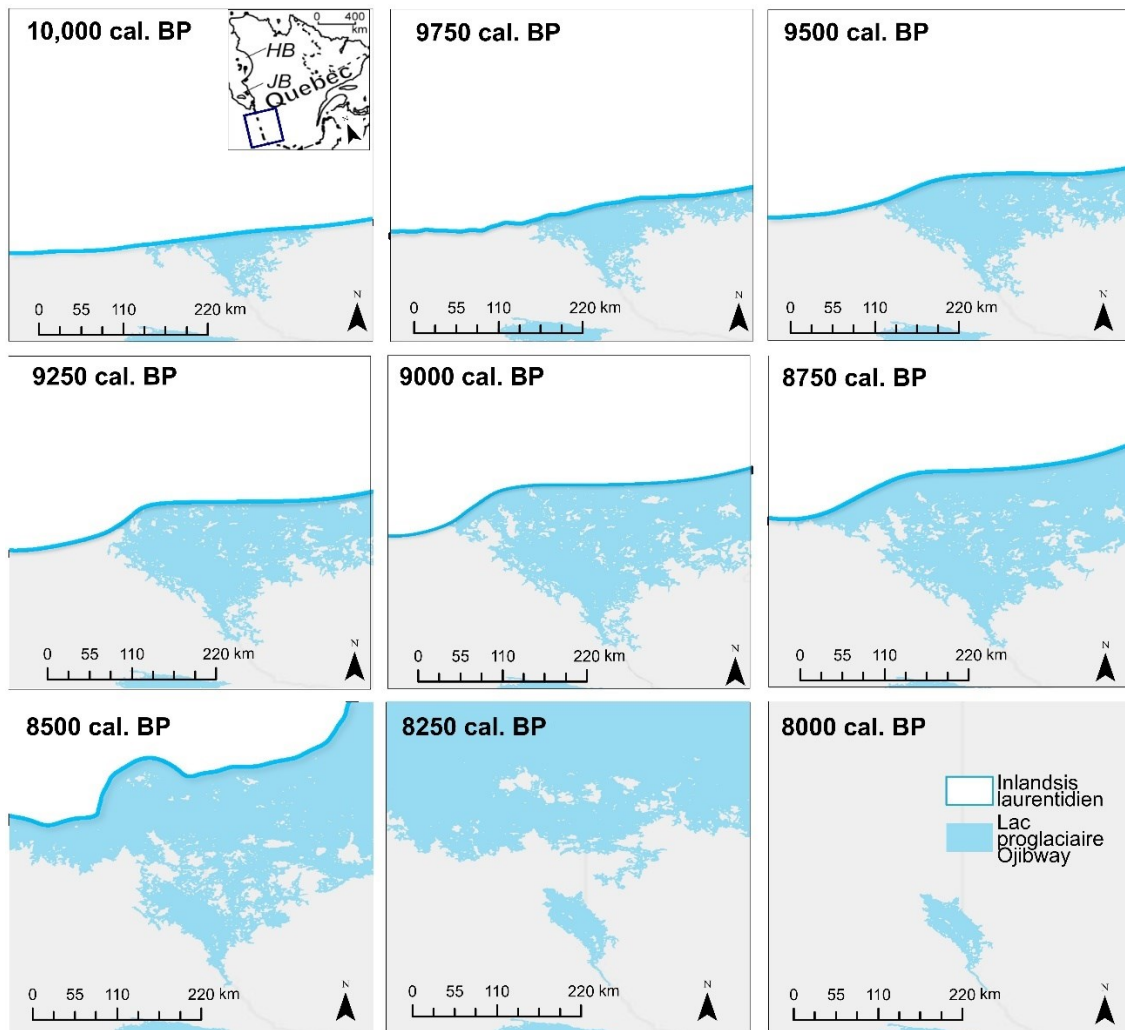


Figure 0.2 Évolution du lac proglaciaire Ojibway de 10 000 à 8000 cal. BP (adapté de Brouard *et al.*, 2021).

0.3 Colonisation post-glaciaire de la végétation au Québec

Suite à la libération des terres, soit par le glacier, soit par le lac proglaciaire Ojibway, la végétation a pu s'établir. Il s'agissait alors d'une succession primaire car le sol était dénudé. Le processus de succession primaire débute par un sol minéral nu sur lequel seules les invasculaires comme les lichens et les bryophytes parviennent à se développer (Cutler *et al.*, 2008). En résulte une accumulation progressive de matière organique qui permet aux herbacées de coloniser à leur tour le milieu, suivies par les arbustes et les arbres selon une évolution verticale des strates végétales (Finegan, 1984). Ces étapes ont été identifiées dans la plupart des successions végétales primaires reconstituées en Amérique du Nord et on s'attend à les retrouver lors de la colonisation post-glaciaire au Québec.

Le lac Ojibway, par sa superficie, a agi comme une barrière géographique limitant la colonisation végétale pendant près de 2100 ans. Or, des études de la végétation passée sur des sites anciennement submergés par le lac Ojibway montrent une arrivée rapide, quasi-immédiate, de la forêt, notamment de l'épinette noire, mais aussi des espèces typiques des forêts boréales mixtes actuelles comme le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Richard, 1980). Cette afforestation rapide est surprenante car les études paléoécologiques de sites au sud du Québec (hors de la région affectée par le lac Ojibway) montrent que la végétation a généralement connu un stade initial de « toundra herbacée » (Richard *et al.*, 2020; Richard et Larouche, 1989). De plus, la migration des arbres du sud au nord dans la zone exondée suite à la

vidange du lac Ojibway a été plus rapide que la migration estimée à partir de la capacité de dispersion moderne des arbres. C'est le paradoxe de Reid, du nom du paléobotaniste l'ayant décrit en premier (Clark *et al.*, 1998; Reid, 1899). Ce paradoxe a d'abord été décrit en Europe, mais a ensuite été identifié à plusieurs endroits dans le monde (Mack et Lonsdale, 2001; Myers *et al.*, 2004; Powell et Zimmermann, 2004). À ce jour, deux mécanismes ont été proposés pour résoudre ce paradoxe de migration rapide : (1) les événements de dispersion à longue distance (Fernandez *et al.*, 2021 ; Harris *et al.*, 2018) et (2) les refuges glaciaires cryptiques (Gavin *et al.*, 2014 ; Soltis *et al.*, 2006). Dans les deux cas, des sources de propagules auraient été présentes plus au nord, facilitant et accélérant la migration. Soit il s'agissait d'avant-postes migratoires (dispersion à longue distance), soit il s'agissait d'îlots préservés pendant le Pléistocène (refuges cryptiques).

Les événements de dispersion à longue distance sont des événements rares pendant lesquels une faible proportion des graines produites par un individu parcourent une distance de plus de 1 km (Nathan *et al.*, 2008). Ces événements sont rares car on considère que la dispersion moyenne d'une graine est d'une cinquantaine de mètres pour la majorité des espèces d'arbres en Amérique du Nord (Greene *et al.*, 1999). La distance de dispersion d'une graine dépend des vecteurs de dispersion, qui peuvent être abiotiques (comme le vent ou l'eau) ou biotiques (comme les animaux ou les humains). Dans cette thèse, le résultat de la dispersion importe plus que les mécanismes et les vecteurs de dispersion. Bien que les événements de dispersion à longue distance soient rares, ils peuvent être décisifs pour la migration des végétaux. De tels événements se sont probablement produits pendant que le lac Ojibway était présent. Or à ce moment, seules les îles qui parsemaient le lac ont pu être atteintes par les graines issues de ces rares dispersions à longue distance.

L'autre mécanisme proposé pour expliquer le paradoxe de Reid est l'existence de refuges glaciaires cryptiques, c'est-à-dire des zones où différentes espèces auraient survécu pendant la période glaciaire. Holderegger et Thiel-Egenter distinguent trois types de refuges : les nunataks, les refuges périphériques et les refuges de plaine ou de basse altitude (2009). Les nunataks sont des zones de hautes montagnes qui sont restées au-dessus du glacier, offrant ainsi un milieu de vie à certains individus, tandis que les refuges périphériques sont des zones refuges à la périphérie de l'aire de répartition moderne de l'espèce considérée. Les refuges de plaine sont aussi appelés refuges périglaciaires car ils sont situés hors de la zone recouverte par le glacier, le plus souvent au sud, et éloignés des montagnes. Ces refuges ont été mis en évidence par des études génétiques montrant que les plantes et les animaux au sein d'une même espèce présentaient des profils génétiques différents et donc étaient issus de refuges différents (Hao *et al.*, 2018 ; Napier *et al.*, 2019, 2020). Ces études génétiques ont même permis de retracer les routes migratoires de certaines espèces. D'après les connaissances actuelles, les refuges glaciaires ne peuvent expliquer la vitesse de migration rapide observée au Québec. En effet, les altitudes du paysage actuel, même en prenant en compte le mécanisme de rebond isostatique, sont inférieures à la hauteur de l'inlandsis laurentidien estimée à 2 kilomètres minimum (Marshall *et al.*, 2000; Simon *et al.*, 2014). Quant aux refuges périglaciaires, ils étaient situés au sud de la marge glaciaire, près des Grands Lacs. Leur présence explique potentiellement la migration rapide jusqu'à la marge méridionale du lac proglaciaire Ojibway mais ces refuges périglaciaires n'ont pu servir d'avant-postes de migration en Abitibi car le lac proglaciaire Ojibway a recouvert cette zone plus nordique après le retrait du glacier.

0.4 Étude des « paléo-îles »

Plusieurs îles parsemaient le lac proglaciaire Ojibway (Fig. 0.2). Elles étaient séparées en moyenne de 25 km, mais la distance pouvait varier entre 1 et 50 km d'après les reconstitutions des niveaux d'eau du lac proglaciaire Ojibway. Ces reconstitutions se basent sur les indices visibles dans le paysage actuel comme les recouvrements de till au sommet des collines et les plages de roches identifiées sur leurs flancs (Godbout *et al.*, 2017). Les plus hautes lignes de rivage du lac Ojibway sont estimées à 400 m au-dessus du niveau de la mer (a.s.l.) dans le paysage actuel. Tous les endroits situés sous cette limite ont été submergés lorsque le niveau du lac était maximal, alors que les endroits situés au-dessus de cette limite étaient émergés dès la formation du lac et étaient par conséquent des îles (Fig. 0.3). Ensuite, lorsque le niveau du lac Ojibway a diminué progressivement entre 9400 et 8200 cal. BP, les zones émergées (donc les îles) sont devenues de plus en plus nombreuses et plus grandes. Ces anciennes îles du lac proglaciaire Ojibway seront appelées « paléo-îles » dans cette thèse.

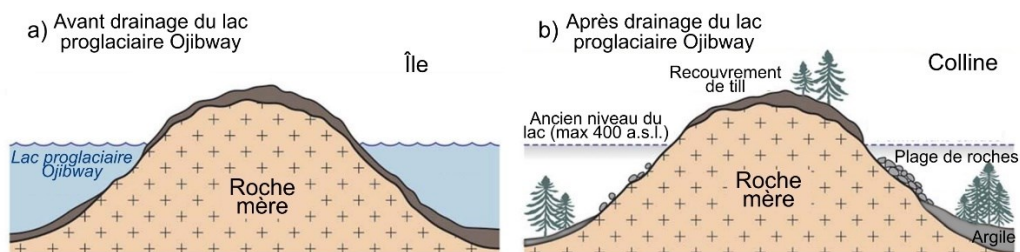


Figure 0.3. Évolution et caractéristiques d'une paléo-île (a) avant le drainage du lac proglaciaire Ojibway et (b) après le drainage (adapté de Godbout *et al.*, 2017).

Cette thèse avance l'idée que les îles du lac proglaciaire Ojibway (les paléo-îles) ont pu être colonisées avant le retrait du lac Ojibway grâce à des événements de dispersion à longue distance. Une fois arrivée sur la paléo-île il est probable qu'une graine ait pu atteindre un sol propice à sa germination. Une fois la graine germée, l'individu qui en aurait été issu aurait pu se développer et devenir mature, signifiant l'établissement d'une végétation sur la paléo-île. Les paléo-îles auraient pu être colonisées avant que le lac proglaciaire Ojibway ne se draine entièrement et libère le paysage. Une fois mature sexuellement, l'individu a pu être fertilisé par d'autres gamètes issus d'autres individus ayant réussi à coloniser la paléo-île ou des gamètes provenant de plus longues distances (du continent plus au sud ou de paléo-îles voisines). Ainsi, les paléo-îles auraient pu jouer le rôle d'avant-postes de colonisation, ce qui pourrait expliquer comment la vitesse de migration postglaciaire observée a pu être aussi rapide. La colonisation précoce des paléo-îles aurait permis la création de sources de graines à des centaines de kilomètres au nord de la marge sud du lac Ojibway. Puis, après le drainage du lac Ojibway, les paléo-îles sont devenues des collines dans le paysage nouvellement créé et la végétation s'y trouvant a pu disperser des propagules dans les basses terres. Cela pourrait expliquer pourquoi les basses-terres n'ont pas connu de phase initiale toundrique, puisqu'elles auraient bénéficié de la proximité de sources de graines diversifiées sur les paléo-îles.

0.5 Zone d'étude

Les paléo-îles situées dans l'actuelle région de l'Abitibi (Québec) ont été sélectionnées pour cette thèse car la chronologie du lac Ojibway (niveau maximal, diminution

progressive, vidange complète) y est bien documentée (Breckenridge *et al.*, 2012 ; Brouard *et al.*, 2021 ; Godbout *et al.*, 2019 ; Roy *et al.*, 2015 ; Veillette, 1994) et parce que les sites étaient accessibles (près de routes ou de chemins). Pour pouvoir jouer le rôle d'avant-poste de colonisation, une paléo-île doit avoir été située suffisamment loin de la marge sud du lac Ojibway pour que sa colonisation permette une avancée importante de la colonisation post-glaciaire. C'est pourquoi les sites sélectionnés pour cette thèse étaient à environ 200 km de la marge sud du lac Ojibway à son niveau maximal.

L'Abitibi fait partie de la ceinture d'argile qui est issue des dépôts du lac Ojibway riches en nutriments. Les sites d'étude se trouvent tous dans la forêt boréale mixte, plus précisément dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Fig. 0.4). La végétation est dominée par le sapin baumier, le bouleau blanc, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), l'épinette blanche et le peuplier faux-tremble. Les températures moyennes enregistrées par la station météorologique de Mont-Brun oscillent entre -11.64 °C en hiver et 10.09 °C en été avec une température annuelle moyenne de 1 °C. Les précipitations annuelles sont de 707.7 mm de pluie et 281.2 cm de neige (Environnement Canada, 2021). Le paysage est vallonné. Les sommets atteignent un maximum de 570 m a.s.l. Le reste du paysage est constitué de plaines situées entre 180 et 360 m a.s.l. en moyenne.

Plusieurs études paléoécologiques effectuées dans la région d'étude ont permis de reconstituer la dynamique de la végétation (pour la plupart à partir de grains de pollen) et/ou des feux au cours de l'Holocène. Richard (1980) et Paillard (2018) se sont intéressés à la reconstitution de la végétation passée d'un sommet de la région géographique qui avait été recouverte par le lac Ojibway un court temps. Une

succession végétale a été mise en évidence avec en premier une dominance du paysage par le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et des taxons héliophiles non arborés comme *Juniperus* sp., suivis par l'arrivée de *Picea mariana*, *Pinus banksiana* et *Betula papyrifera* notamment. Les autres études ont porté sur des sites de plaines qui ont été recouverts par le lac Ojibway pendant toute la durée de sa présence. Dans ces cas, l'afforestation a été plus rapide et aucun des sites n'a mis en évidence une première phase de végétation dominée par les herbacées comme il est théoriquement attendu dans la succession végétale primaire (Finegan, 1984). Toutefois, aucune étude paléoécologique n'a été réalisée sur des sites qui se sont toujours trouvés au-dessus du niveau maximal du lac proglaciaire Ojibway.

La sélection des sites étudiés dans cette thèse s'est basée sur plusieurs critères. Le plus important était l'altitude : en effet pour étudier les paléo-îles, les sites sélectionnés devaient se trouver au-dessus de 400 m a.s.l., altitude qui correspond à la limite maximale de rivage du lac proglaciaire Ojibway (Veillette, 1994). De plus, les sites choisis devaient inclure un lac duquel les sédiments seraient extraits pour analyse. Le lac devait être de petite taille (maximum 5 ha) afin de limiter les apports lointains et de focaliser sur l'histoire du bassin versant. Les lacs choisis devaient également être des lacs de tête afin de limiter la circulation d'eau et la perturbation de la sédimentation des particules au centre du lac. Pour finir, l'accessibilité des lacs a été un critère important. Au final, les deux lacs sélectionnés sont distants d'une cinquantaine de kilomètres environ. Ils sont localisés sur deux sommets différents et ont donc été des paléo-îles distinctes. La distance entre les deux sites permet d'explorer les liens de biogéographie insulaire en comparant deux séquences de colonisation de végétation locale.

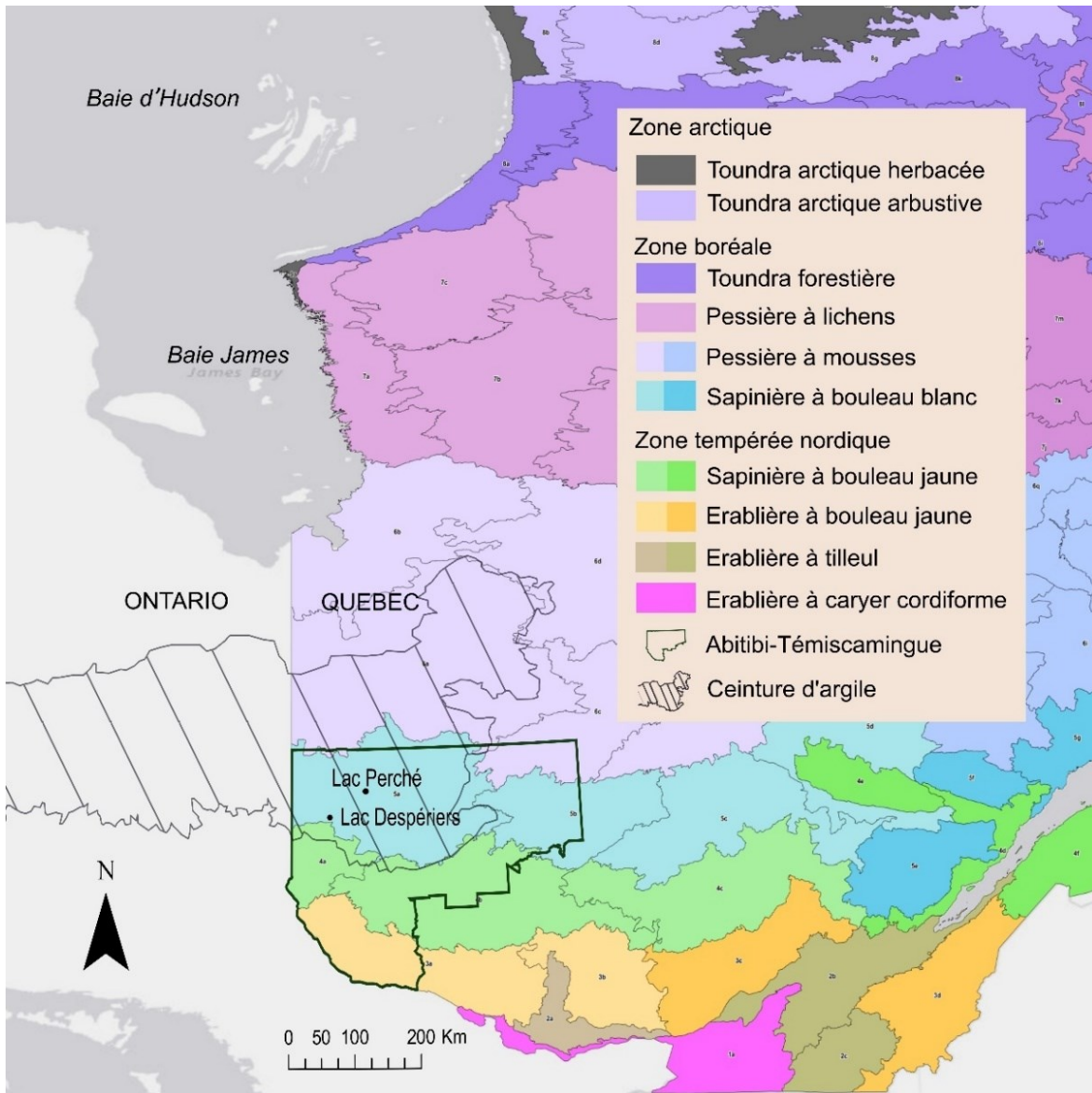


Figure 0.4. Emplacement des deux sites étudiés.

0.6 Théorie de la biogéographie insulaire

La biogéographie est l'étude de la répartition géographique des espèces, ce qui inclut les variations des traits biologiques (génétiques, écologiques, comportementaux et autres) selon des dimensions géographiques (distance, altitude et autres) (Lomolino 2000). La biogéographie insulaire s'intéresse surtout à comprendre comment les caractéristiques des îles influencent leur biodiversité (Borregaard *et al.* 2016). Les îles sont souvent utilisées comme modèle car elles sont des écosystèmes isolés, qui facilitent les observations et la compréhension des communautés biologiques (Warren *et al.* 2015; Patiño *et al.* 2017; Whittaker *et al.* 2017). En écologie, le concept d'île ne réfère pas uniquement aux îles dans les milieux aquatiques (lacs, océans), mais regroupe plus généralement des habitats spécifiques où les populations sont isolées physiquement ou génétiquement. Cette définition inclut divers milieux, comme les lacs, les boisements isolés par des cultures, les espaces verts urbains ou les grottes par exemple (Warren *et al.* 2015; Ali 2017). Cette diversité rend complexe le développement d'un modèle de biogéographie insulaire universel. Dans cette thèse, la biogéographie insulaire sera utilisée pour étudier le processus de colonisation des paléo-îles du lac Ojibway décrites précédemment.

Le premier modèle de biogéographie insulaire publié est la théorie de la biogéographie insulaire (TBI, ci-après) de MacArthur et Wilson (1963). La TBI avance que pour chaque île un équilibre dynamique s'établit entre la migration de nouvelles espèces et l'extinction d'espèces présentes (Lomolino 2000). À l'équilibre, il y a autant d'espèces qui arrivent sur l'île que d'espèces qui disparaissent, le nombre d'espèces est donc constant mais les espèces présentes changent (Fig. 0.5).

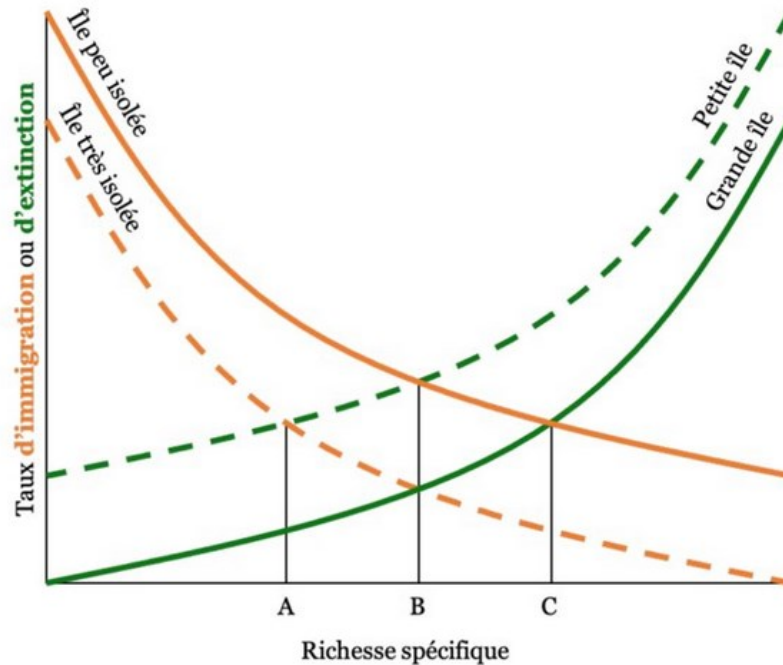


Figure 0.5. Théorie de la biogéographie insulaire selon laquelle la richesse spécifique d'une petite île isolée (A) est plus faible que celle d'une grande île isolée ou d'une petite île peu isolée (B), elle-même inférieure à la richesse spécifique d'une grande île peu isolée (C) (Perrin, 2021).

La TBI relie les taux de migration et d'extinction à seulement deux paramètres de l'île : sa superficie et son éloignement de la source de migration. Une île proche de la source de migration aura une richesse spécifique plus importante qu'une île éloignée et une grande île aura une richesse spécifique plus importante qu'une petite île. Ainsi, la taille d'une paléo-île et sa distance des sources de propagules influenceront la probabilité d'occurrence d'un ou de plusieurs événements de dispersion à longue distance. Plus une paléo-île aura été grande et proche du continent, plus il est probable que les graines l'aient atteinte et qu'elle ait été colonisée. L'étude de ces deux paramètres permettra une meilleure compréhension de l'inscription des paléo-

îles dans le paysage post-glaciaire et de leur rôle lors de la colonisation post-glaciaire. La TBI a évolué au cours des dernières décennies afin de répondre aux limites observées dans la théorie originelle, mais aussi pour inclure les nouvelles connaissances écologiques et techniques, notamment en statistique et modélisation (MacArthur et Wilson 1963; Lomolino 2000; Whittaker *et al.* 2007, 2017; Aguilée *et al.* 2013; Warren *et al.* 2015; Borregaard *et al.* 2016; Ali 2017; Graham *et al.* 2017). Le modèle reste encore à améliorer aujourd'hui, notamment en y intégrant les changements climatiques extrêmes (Borregaard *et al.*, 2016).

0.7 Étudier les environnements passés

Pour étudier les premières étapes de la dynamique végétale des paléo-îles sélectionnées, cette thèse portera sur les sédiments lacustres qui ont enregistré les variations environnementales. Chaque année de nombreux éléments se déposent au fond des lacs et s'accumulent avec le temps, pouvant ainsi servir de bioindicateurs pour reconstituer les environnements passés, comme les grains de pollen, les macro-restes végétaux ou animaux et les charbons de bois (Fig. 0.6).

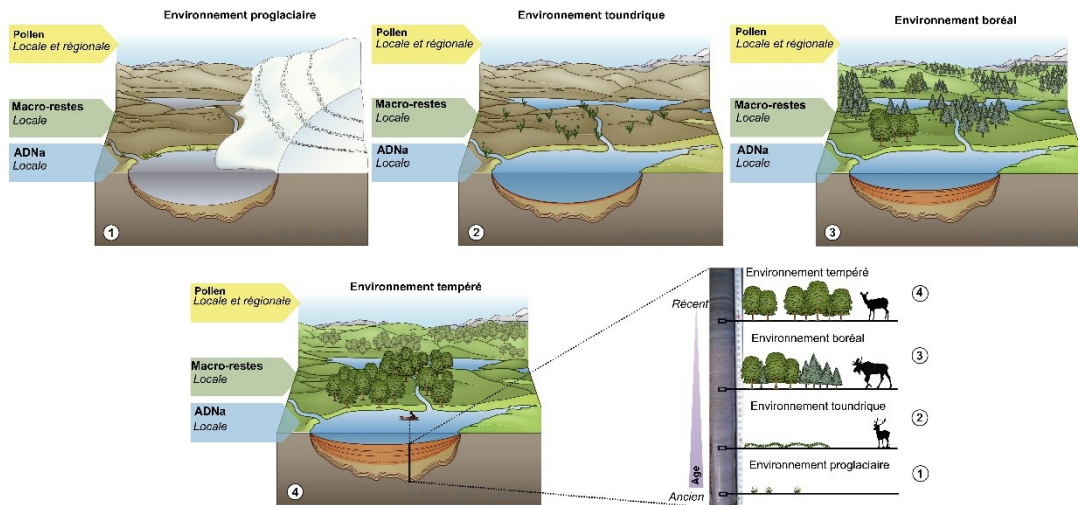


Figure 0.6. Processus d'accumulation et analyses des sédiments lacustres permettant la reconstitution des environnements passés (adapté de Parducci *et al.*, 2017).

Les lacs constituent des archives à ciel ouvert. Les bioindicateurs sont plus ou moins gros et fragiles et proviennent de plus ou moins grandes distances. Ils arrivent dans le lac via l'érosion/ruissellement ou par les airs et, une fois dans l'eau, ils ont tendance à s'accumuler vers le point le plus profond du lac, au centre le plus souvent. Au cours du temps les bioindicateurs s'accumulent et sont stockés dans les sédiments qui forment des couches qui se superposent créant ainsi une séquence temporelle continue. Plusieurs profondeurs peuvent être datées au ^{14}C puis calibrées pour créer un modèle âge-profondeur (Blaauw *et al.*, 2022) afin d'obtenir un âge pour chaque niveau de la séquence sédimentaire.

0.7.1 Reconstituer la dynamique passée des feux

Les incendies de forêt sont une composante majeure du fonctionnement de la forêt boréale structurant sa composition et sa dynamique dans le temps et l'espace. La dynamique passée des feux peut être caractérisée par leur fréquence (occurrence) et par la quantité de biomasse brûlée. Pour mesurer ces paramètres, les séquences sédimentaires lacustres sont découpées en tranches successives (ici, tous les 0,5 cm) et, dans chaque tranche, 1 cm³ est prélevé. Les charbons de bois macroscopiques (> 160 µm) sont extraits de ce 1 cm³ de sédiment puis leur superficie totale est mesurée (mm²·cm⁻³). Cette mesure est ensuite transformée en taux d'accumulation de charbons (ci-après CHAR (mm²·cm⁻³·an⁻¹)) à l'aide du taux d'accumulation sédimentaire (cm·an⁻¹) calculé à partir du modèle âge-profondeur. La fréquence de feux peut être calculée à l'aide du logiciel en libre accès CharAnalysis développé par Higuera *et al.* (2009) (<http://CharAnalysis.googlepages.com>). Pour chaque événement de feux détecté, la quantité de biomasse brûlée peut aussi être calculée par CharAnalysis. Cette méthode d'analyse permet de détecter les feux qui se sont produits à une échelle régionale, c'est-à-dire au-delà du bassin versant du lac étudié. En effet, les particules de charbon peuvent parcourir plusieurs kilomètres, jusqu'à 30 (Oris *et al.*, 2014a), avant d'atteindre le lac échantillonné. De plus, toutes les particules de charbons n'atteignent pas directement le lac échantillonné, ni le point précis d'échantillonnage, certaines vont connaître plusieurs étapes terrestres ou aquatiques qui pourront éventuellement les abîmer, les arrondir et les fragmenter. Il est cependant impossible de différencier les particules de charbon selon qu'elles soient d'origine locale ou régionale. Or, identifier les événements de feux locaux est

nécessaire pour reconstituer et interpréter l'histoire et la dynamique de feux et ses liens avec la végétation.

Pour déterminer si un événement de feu est d'origine locale ou régionale, plusieurs méthodes ont été développées, comme la méthode de la distribution de fréquence des classes de taille des particules de charbons (méthode CSD ci-après) (Asselin et Payette, 2005). Cette dernière a été sélectionnée car elle présente la meilleure détection des feux locaux par les charbons lacustres (Oris *et al.*, 2014; Remy *et al.*, 2018). Comme les plus gros charbons sont les plus lourds, on s'attend en moyenne à ce qu'ils se dispersent sur de plus courtes distances. Ainsi, selon la méthode CSD, plus il y a de gros charbons dans un échantillon (proportionnellement), plus cet échantillon a de chances d'indiquer un événement de feu local. Pour chaque échantillon où un événement de feux est détecté par CharAnalysis les particules de charbon sont classées selon leur taille. La proportion de charbons dans chaque classe de taille est calculée et une régression linéaire est appliquée à la distribution de tailles. La pente de cette régression est comparée à un seuil qui permet de déterminer si l'événement de feu détecté a été local ou régional. Ce seuil est estimé entre -1,88 et -1,77 dans la zone boréale (Oris *et al.*, 2014a).

0.7.2 Reconstituer la dynamique passée de la végétation

Certains bioindicateurs permettent d'identifier la végétation passée en différenciant son origine : locale (dans le bassin versant du lac) ou régionale (au-delà du bassin

versant). Les macro-restes et l'ADN sédimentaire ancien permettent de reconstituer la végétation locale, alors que le pollen enregistre à la fois le signal local et régional.

- Végétation locale

Les macro-restes végétaux sont utilisés depuis environ 150 ans pour identifier les taxons présents localement (Birks, 2014). Ils sont extraits de chaque sous-échantillon de la séquence sédimentaire, puis identifiés sous loupe binoculaire à l'aide d'atlas et de guides de référence. Le potentiel d'identification est variable, certains fossiles restent non-identifiables et d'autres indiquent avec précision l'espèce ou le genre.

Depuis les années 2000 environ, un nouveau bioindicateur a été développé pour identifier la végétation locale. Il s'agit de l'ADN sédimentaire ancien, une forme d'ADN environnemental (Haile, 2008). A partir de quelques grammes de sédiments lacustres et grâce aux analyses génétiques, certains taxons peuvent être identifiés, et ce, jusqu'à l'espèce parfois. En effet, il a été montré dès les années 1950 que les fragments d'ADN pouvaient former des complexes avec les minéraux argileux du sol et ainsi être protégés des dégradations microbiennes. Les fragments d'ADN ancien sont donc dégradés et fragiles, mais restent conservés dans les sédiments lacustres anoxiques et souvent froids. Pour les extraire des sédiments, les kits d'extraction pour l'ADN moderne des sols comme PowerSoil ou PowerMax de Qiagen peuvent être utilisés (Capo *et al.*, 2021). Ensuite, pour identifier les séquences isolées, trois méthodes d'analyse sont utilisées actuellement : le méta-codage à barres moléculaire (*metabarcoding*), le séquençage *shotgun* et l'analyse quantitative ciblée (*target sequencing*) (Capo *et al.*, 2021). Chacune présente des inconvénients et avantages selon les objectifs d'étude. Le séquençage *shotgun* consiste à séparer et découper

tous les brins d'ADN extraits et à les réarranger avant d'identifier les séquences réassemblées indifféremment des niveaux taxonomiques. Cependant, cette méthode est plus onéreuse que les approches par *metabarcoding* ou par analyse quantitative ciblée. Le *metabarcoding* consiste à choisir des amorces spécifiques qui permettront de détecter les fragments contenant les séquences recherchées, les amplifier et les identifier en les comparant à une base de données indépendante (Fig. 0.7). Cette méthode est plus restrictive mais moins onéreuse, alors que l'analyse quantitative ciblée permet d'identifier tous les fragments d'ADN ancien, qu'importe leur taille.

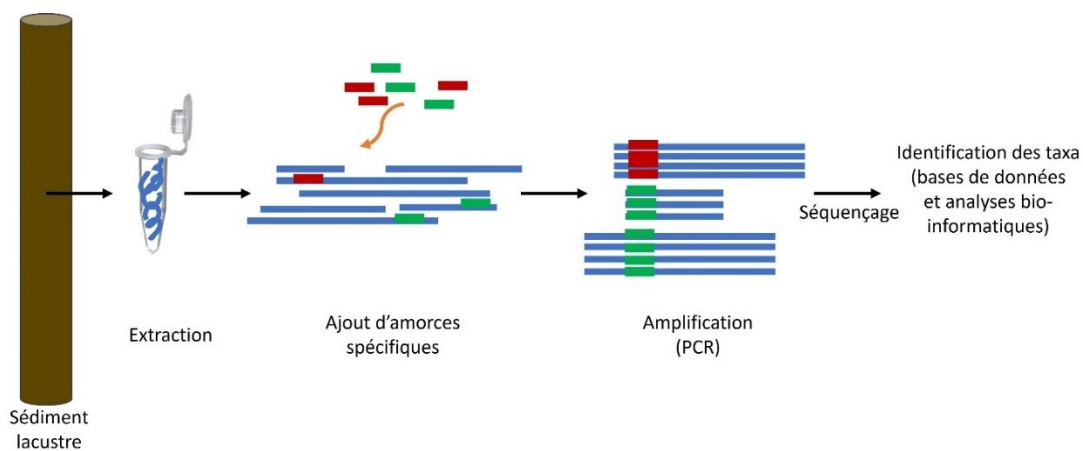


Figure 0.7. Étapes de l'analyse métagénomique par *metabarcoding*.

Plusieurs paires d'amorces peuvent être utilisées afin d'amplifier les fragments d'ADN de différents taxons. Dans cette thèse, des amorces visant les fragments de plantes vasculaires et de champignons ont été utilisées afin de déterminer les premières espèces de végétaux s'étant établies sur les paléo-îles et les champignons associés (p. ex. parasites) indicateurs indirects d'afforestation. Une fois les séquences sélectionnées amplifiées par réaction en chaîne par polymérase, elles sont envoyées dans un laboratoire de séquençage comme Génome Québec ou SeqOIA. Ensuite, un

traitement bio-informatique permet d'associer un taxon à chaque séquence reconstituée. Plusieurs analyses sont possibles et dans cette thèse le pipeline Dada2 disponible sur R a été utilisé (Callahan *et al.*, 2016). Les séquences peuvent être comparées à celles de bases de données disponibles en ligne et les différents taxons présents dans les sédiments peuvent être identifiés, parfois jusqu'à l'espèce.

- Végétation régionale

Les grains de pollen sont utilisés pour reconstituer la végétation depuis plus de 100 ans (Birks et Berglund, 2018). Comme ces grains sont facilement dispersés par le vent, ils proviennent à la fois des individus (arbres et plantes) ayant vécu près du lac étudié (dans son bassin versant) et plus éloignés (jusqu'à plus de 100 km parfois). La végétation reconstituée représente un assemblage composite des végétations locale et régionale qui peut s'exprimer en pourcentage ou en influx pollinique (Fréchette *et al.*, 2018; Richard *et al.*, 2020). Certains modèles permettent de déterminer la végétation locale et le rayon de provenance des grains de pollen (Hellman *et al.*, 2008; Sugita, 2007), mais nécessitent d'avoir plusieurs séquences couvrant les mêmes périodes temporelles à des résolutions similaires, ce qui est rarement possible vu les contraintes logistiques et temporelles inhérentes au travail d'échantillonnage sur le terrain. Dans cette thèse, les macro-restes et l'ADN sédimentaire ancien ont été utilisés pour départager les parties locale et régionale du signal pollinique.

0.7.3 Reconstituer la dynamique passée des sols

Les sédiments de lacs peuvent être analysés par spectrométrie de fluorescence des rayons X (Boyle, 2000). Cette méthode permet d'identifier les variations d'éléments chimiques via leur rayonnement. Ces variations semi-quantitatives peuvent être reliées à des phénomènes écologiques tels que l'érosion (Croudace et Rothwell, 2015). Plusieurs éléments sont détectés par cette méthode et plusieurs interprétations écologiques sont possibles. Une sélection doit être faite afin de répondre aux objectifs de l'étude. Dans le cas présent, la diminution de l'érosion est associée à un couvert végétal se densifiant et permet d'estimer indirectement l'établissement de la végétation dans le bassin versant des lacs étudiés. Une analyse multidimensionnelle (p. ex. analyse en composantes principales) permet d'identifier des ensembles de niveaux au sein de la séquence lacustre et de les associer à certains éléments chimiques (Kassambara, 2017). Ainsi, il est possible de dresser un profil géochimique au cours du temps.

0.8 Objectifs de la thèse

L'objectif général de cette thèse était de reconstituer l'histoire des paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway afin de déterminer leur rôle dans le processus de migration postglaciaire. Le premier objectif spécifique était de déterminer si les paléo-îles ont bien été colonisées par les arbres avant le drainage du lac proglaciaire Ojibway. Des

indicateurs directs et indirects d'afforestation ont été utilisés : l'analyse de spectrométrie par fluorescence des rayons X des sédiments, les datations au ^{14}C de sédiments et de végétaux fossiles, la présence d'événement de feux locaux (détectés par le signal des charbons) et la présence de macro-restes végétaux. Une fois l'afforestation précoce des paléo-îles confirmée, le deuxième objectif spécifique était de retracer les dynamiques/successions végétales qui ont eu lieu sur les paléo-îles. Elles ont été comparées à celles de sites voisins situés dans les basses terres, qui ont été submergés par le lac Ojibway jusqu'à son drainage final. Plusieurs bioindicateurs ont été utilisés conjointement : *metabarcoding* de l'ADN sédimentaire ancien, analyse pollinique et identification de macro-restes végétaux, charbons de bois, ainsi qu'estimations de la diversité. Enfin, le troisième objectif spécifique était de déterminer et quantifier le rôle qu'ont joué les paléo-îles lors de la migration postglaciaire en proposant un patron de colonisation de l'Abitibi et des vitesses de migration prenant en compte l'afforestation des paléo-îles.

CHAPITRE 1
EARLY AFFORESTATION ON ISLANDS OF PROGLACIAL LAKE OJIBWAY AS
EVIDENCE OF POST-GLACIAL MIGRATION OUTPOSTS

Marianne F.S. Vogel^{1,2*}, Hugo Asselin³, Sébastien Joannin², Yves Bergeron^{1,4}, Sabrina Leclercq⁵, Cécile Latapy⁶, Adam A. Ali²

¹ Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada, Canada.

² ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France;

³ École d'études autochtones, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada;

⁴ Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada;

⁵ Faculté des Sciences, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada;

⁶ Université de Montpellier, Montpellier, France.

Dans ce chapitre publié dans *The Holocene* nous avons utilisé plusieurs indicateurs (datations radiocarbone, analyses FRX, identification de macro-restes végétaux et macro-charbon) afin de déterminer si les anciennes îles du lac proglaciaire Ojibway ont été afforestées alors que le lac était encore présent, et si oui, par quelles espèces.

1.1 Résumé

À la fin de la dernière période glaciaire dans l'hémisphère nord, les eaux de fonte des glaciers en recul se sont accumulées et ont formé de grands lacs proglaciaires, limitant possiblement l'afforestation postglaciaire. Nous avons cherché à savoir si d'anciennes îles (des sommets de collines dans le paysage actuel) du lac proglaciaire Ojibway (Canada) ont pu servir d'avant-postes de migration et ainsi accélérer la migration postglaciaire. Nous avons extrait des sédiments de deux petits lacs situés sur des "paléo-îles" et utilisé un scanner FRX pour détecter les changements dans l'érosion du sol et la biomasse végétale. Nous avons également utilisé des macro-restes végétaux et des charbons de bois pour déterminer si des espèces d'arbres ont colonisé les sites et pour détecter les incendies locaux. L'accumulation de sédiments organiques a débuté vers 9657 et 9947 ans cal. BP aux lacs Perché et Despériers, respectivement, avant que le niveau du lac Ojibway ne commence à baisser et à libérer des parties du paysage étudié vers 9 400 ans BP. Les éléments lithogènes (Ti, K, Sr, Fe, Zr et Rb) ont diminué entre le début de l'accumulation des sédiments organiques et 8 800-8 700 cal. BP, indiquant une réduction de l'érosion, possiblement due à la stabilisation du sol par la végétation. Ensuite, le rapport S/Ti, un indicateur de la matière organique, a augmenté vers 8800 et 8400 cal. BP. Les premiers macro-restes d'arbres (*Larix laricina*, *Picea* spp., *Pinus* spp. et *Betula* spp.) datent de 9850 et 9300 ans cal. BP. Des incendies locaux ont été détectés vers 9820 et 8362 ans cal. BP. Un boisement précoce a eu lieu sur les îles du lac Ojibway, 200 et 450 ans avant que son niveau ne commence à baisser, ce qui confirme que certaines îles ont joué le rôle d'avant-postes migratoires accélérant la migration postglaciaire.

Mots clés : Afforestation; Analyses FRX; Biogéographie insulaire; Lac proglaciaire Ojibway; Macro-restes végétaux; Migration post-glaciaire

1.2 Abstract

At the end of the last glacial period in the northern hemisphere, meltwater from receding ice sheets accumulated into large proglacial lakes, potentially limiting postglacial afforestation. We explored whether former islands of proglacial Lake Ojibway (Canada) (hilltops in the current landscape) could have acted as migration outposts and thus accelerated the postglacial migration. We extracted sediments from two small lakes located on “paleo-islands” and used XRF to detect changes in soil erosion and vegetation biomass. We also used plant macro-remains and wood charcoal to determine if (and which) tree species colonized the sites and to detect local fire events. Organic sediment accumulation started around 9657 and 9947 cal. yr BP at Lakes Perché and Despériers, respectively, before the level of Lake Ojibway started to decrease and liberate parts of the studied landscape ca 9400 cal. yr BP. Lithogenic elements (Ti, K, Sr, Fe, Zr, and Rb) decreased between the beginning of organic sediment accumulation and 8800–8700 cal. yr BP, indicating reduced soil erosion, possibly due to soil stabilization by vegetation. Then, the S/Ti ratio, a proxy of organic matter increased around 8800 and 8400 cal. yr BP. The earliest tree macro-remains (*Larix laricina* and *Pinus* spp.) were found between 9850 and 9500 cal. yr BP. Local fires were detected around 9820 and 8362 cal. yr BP. Early afforestation occurred on the islands of Lake Ojibway, 200 and 450 years before its

level started to decrease, confirming that some islands acted as migratory outposts accelerating postglacial migration.

Keywords: Afforestation; Island biogeography; Plant macro-remains; Postglacial migration; Proglacial Lake Ojibway; XRF analysis

1.3 Introduction

At the end of the Pleistocene, large portions of the northern hemisphere were covered by ice sheets which were progressively retreating to the north. From the beginning of the Holocene (11,700 years ago) to the mid-Holocene (ca 6000 years ago), the Laurentide Ice Sheet slowly melted over north-eastern Canada (Dalton *et al.*, 2020). As landscapes became free of ice, they were available for colonization by vegetation from forests located at the southern margins of ice sheets.

Meltwater from receding ice sheets sometimes accumulated at their front and created so-called proglacial lakes (Carrivick and Tweed, 2013) that prevented vegetation colonization of deglaciated areas for centuries. Several Holocene proglacial lakes have been identified in Canada, including Lake Ojibway, one of the largest proglacial lakes (115,000 km³), covering what is currently western Quebec and eastern Ontario (Godbout *et al.*, 2020; Veillette, 1994; Vincent and Hardy, 1977). Lake Ojibway was formed because the crustal depression beneath the ice caused the adjacent terrain to slope down towards the north, which prevented meltwater from leaving the ice front (Fig. 1.1). The ice sheet produced meltwater, which was

prevented from flowing north by the ice itself acting as a wall. Water accumulated at the ice sheet front and created proglacial Lake Ojibway around 10,570 cal. yr BP (calibrated years before present). Then, as the ice sheet continued its northward retreat, the southern end of James Bay was eventually freed from ice and Lake Ojibway gradually drained into it. Different phases of lake level have been recorded before the final drainage of Lake Ojibway. The level of proglacial Lake Ojibway reached its maximum during the Angliers phase ca 9400 cal. yr BP (Brouard *et al.*, 2021a; Godbout *et al.*, 2020). Then, lake level gradually decreased and was ca 65 m lower around 9000 cal. yr BP when the Kinojévis phase started. As the level of Lake Ojibway decreased, more and more islands emerged. The level of Lake Ojibway had lowered ca 35 m more, at the beginning of the La Sarre phase ca 8300 cal. yr BP (Brouard *et al.*, 2021). Several dates were proposed for the final drainage of proglacial Lake Ojibway, with most studies placing it at ca 8200 cal. yr BP (Brouard *et al.*, 2021a; Daubois *et al.*, 2015; Godbout *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2015).

The observed postglacial migration of several tree species in western Quebec was faster than the estimated migration time based on the mean distance dispersal capacities observed nowadays, a phenomenon called Reid's paradox of rapid plant migration (Clark, 1998). Indeed, several vegetation reconstructions based on palynological and macro-remain studies in Western Quebec indicated that afforestation closely followed the drainage of Lake Ojibway (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Richard, 1980). Such rapid colonization can either be explained (1) by the presence of glacial refugia (Brochmann *et al.*, 2003; Varga, 2010); or (2) by long distance dispersal events (Bullock *et al.*, 2017; Cain *et al.*, 2000). As there is no evidence that glacial refugia were ever present in western Quebec, the second hypothesis can be retained but remains to be supported by empirical data.

During its >2300 years presence over western Quebec and north-eastern Ontario, Lake Ojibway should have acted as a barrier slowing down postglacial forest migration, unless its islands were colonized early and acted as outposts facilitating colonization of lowlands following the drainage of Lake Ojibway into James Bay. For the islands of Lake Ojibway to be colonized, long-distance dispersal events from the vegetation front south of the lake were necessary. According to Schurr *et al.* (2009), long-distance seed dispersal via abiotic or biotic action happens when $\leq 1\%$ of seeds travel $> 1\text{km}$. Although such events are rare, they can strongly affect plant biogeography and population dynamics (Cain *et al.*, 2000).

If the “paleo-islands” on Lake Ojibway had remained uncolonized, while Lake Ojibway was present, that is, if no long-distance dispersal events succeeded, colonization following the drainage of the proglacial lake would have followed a south-north trajectory limited by average seed dispersal distance, as most tree species in north-eastern Canada are wind-dispersed (Burns and Honkala, 1990) (Fig. 1.1 – first hypothesis). This scenario does not explain how sites located several hundreds of kilometers north of the migration front could have been afforested almost immediately after the drainage of Lake Ojibway (Ali *et al.*, 2009). An alternative hypothesis would be that some islands on Lake Ojibway were colonized through long-distance seed dispersal before the final drainage of the proglacial lake into James Bay, which would explain how sites far from the postglacial migration front could have been afforested quickly, then our study would enlighten an early colonization of paleo-islands, that is, while the Lake Ojibway still covered Quebec (Fig. 1.1 – second hypothesis, Fig. 1.2).

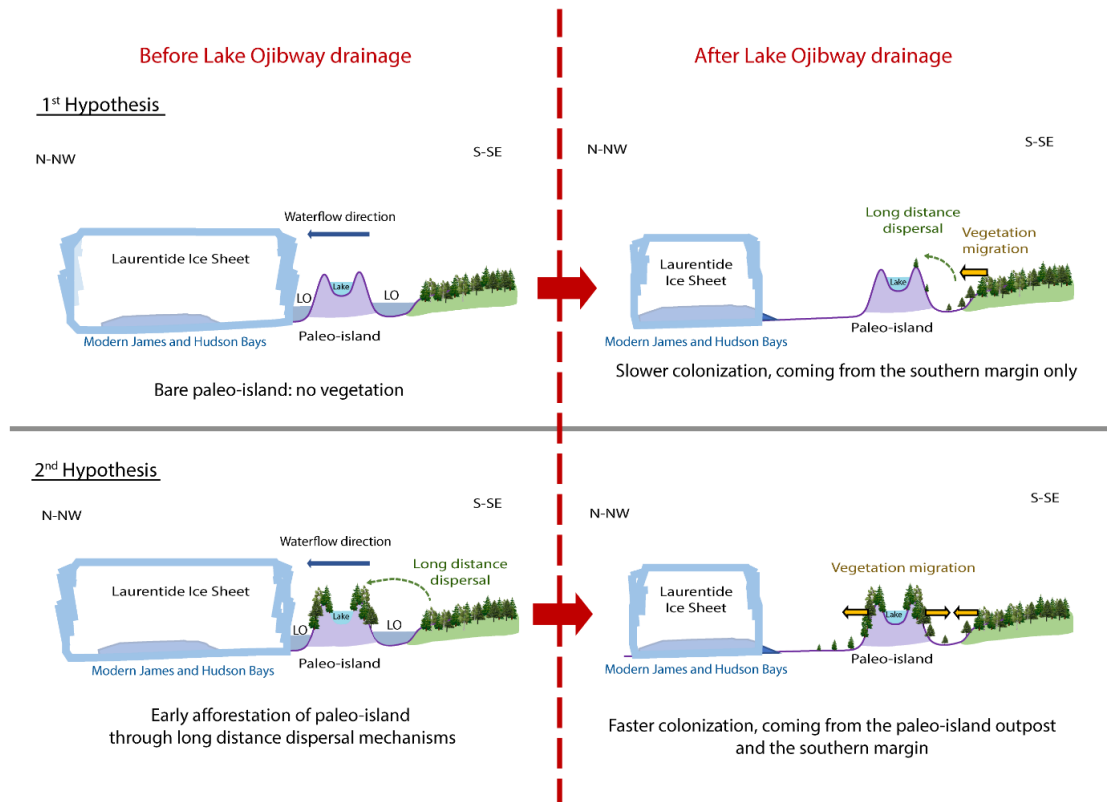


Figure 1.1. Schematic representation of proglacial Lake Ojibway (LO) creation and hypotheses concerning the colonization of paleo-islands before the drainage of Lake Ojibway and implications on postglacial migration thereafter.

To test the hypothesis of early afforestation of paleo-islands through long-distance dispersal events (second hypothesis), we sampled sediments from two small lakes located on paleo-islands (current hilltops above the maximum shoreline level of Lake Ojibway) (Godbout *et al.*, 2017), and we radiocarbon-dated bulk sediment and macro-remains to build age-depth models. We used multiple proxies to infer afforestation: X-ray fluorescence (XRF) geochemical analysis to detect variations in soil erosion as a proxy for plant cover; plant macro-remain analysis to attest local vegetation presence; and charcoal analysis to reconstruct local wildfire activity as an indicator of biomass

burning. Only a few studies have been conducted so far on the afforestation of sites located near the maximum shoreline levels of proglacial lakes in eastern Canada (Richard, 1980; Richard and Larouche, 1989) and they did not allow to clearly demonstrate the potential role of paleo-islands on postglacial forest migration. Our study documents environmental conditions above the maximum limit of Lake Ojibway, therefore allowing us to test the hypothesis of early colonization of paleo-islands on a proglacial lake.

1.4 Material and methods

1.4.1 Study area

The study area is located in the Abitibi-Témiscamingue region of western Quebec and is part of the clay belt of Quebec and Ontario created by deposits of proglacial Lake Ojibway (Fig. 1.2a). The Abijévis hills are located within the Aiguebelle National Park, whereas the Kekeko hills are 50 km southward of the park. Both hill formations originated from marine volcanism and are composed of mafic rocks, ie., mostly non-carbonate rocks such as gabbro and andesite. Surface deposits are glacial till (MERN - Système d'information géominière, 2022; Nutz *et al.*, 2020). The hills were aerially exposed following ice sheet retreat ca 10,650 cal. yr BP (Dyke, 2004; Veillette, 1994). Although they were rounded by ice sheet action, the hills remain among the highest elevations in Abitibi-Témiscamingue, with maximum elevations of 570 m and 488 m above sea level (a.s.l.) for Abijévis and Kekeko, respectively. They are surrounded by a generally flat topography (between 180 and 350 m a.s.l.).

Ancient shorelines of proglacial Lake Ojibway are still visible on hillsides in the current landscape and allowed reconstructions of lake level history (Godbout *et al.*, 2017, 2020) and the identification of several paleo-islands that became hills following the final drainage of Lake Ojibway ca 8200 cal. yr BP (Richard, 1980; Richard *et al.*, 2020; Veillette, 1994). Lake Ojibway's highest shorelines (ca 9400 cal. yr BP) are estimated to be slightly below 400 m a.s.l. and 380 m a.s.l. for the Abijévis and Kekeko hills, respectively (Godbout *et al.*, 2017). Areas above these elevations are therefore considered to have always been paleo-islands (Fig. 1.2b).

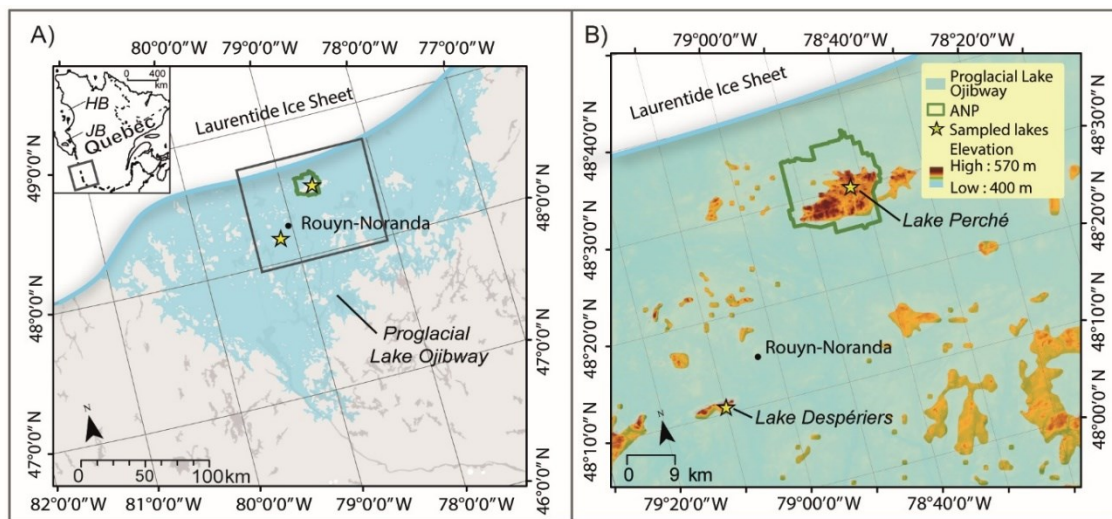


Figure 1.2. (a) Extent of proglacial Lake Ojibway in western Quebec around 9600 cal. yr BP (Brooks, 2020), showing the locations of the two studied paleo-islands (yellow stars). The location of Aiguebelle National Park (ANP) is also shown. The inset shows the location of ANP relative to Hudson Bay (HB) and James Bay (JB), where proglacial Lake Ojibway drained around 8200 cal. yr BP. (b) Close-up of the study area showing paleo-islands (in light to dark orange), including the Abijévis and Kekeko Hills, where Lakes Perché and Despériers were sampled, respectively.

1.4.2 Site selection and lake sediments sampling

We selected two small headwater lakes surrounded by steep shores to maximize sediment collection: Lake Perché (formerly known as Lake Edrien) in the Aiguebelle National Park (Abijévis hills) and Lake Despériers on the Kekeko hills (Table 1.1; Fig. 1.2). Lake Perché is located at 380 m a.s.l. While this is slightly below the highest shoreline of Lake Ojibway in the area (400 m a.s.l.), Lake Perché was formed before the complete drainage of proglacial Lake Ojibway and could have recorded part of the paleo-island's history. Lake Despériers is located at 407 m a.s.l., that is almost 30 m above the highest shoreline of Lake Ojibway in the area (Table 1.1). Current forest vegetation around the sampled lakes is dominated by black spruce (*Picea mariana* [Mill.] BSP), white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.). Both lakes are surrounded by rolling hills less than 100 m in height.

We extracted lake sediment cores from the center of each lake with a 60 mm diameter Livingstone corer. We selected headwater lakes to avoid sediment disturbance by incoming water flows. We collected complete gyttja sequences (organic sediments), from the water-sediment interface to the contact with the underlying mineral glacial sediments. We stored sediments in plastic tubes and kept them in cold conditions (4°C) until further analyses.

Table 0.1. Main characteristics of Lake Perché and Lake Despériers: latitude, longitude, elevation (m a.s.l.), area (ha), length of the organic sediment core (cm), water column depth at samling location (cm), and current local vegetation by order of dominance.

	Latitude	Longitude	Elev.	Area	Core length	Water depth	Local vegetation
Lake Perché	48°30'8.10"N	78°41'56.90"W	380	9.70	554	370	<i>Picea mariana</i> , <i>Pinus banksiana</i>
Lake Despériers	48°11'4.22"N	79° 9'38.80"W	407	8.89	292	750	<i>Picea mariana</i> , <i>Picea glauca</i> , <i>Abies balsamea</i>

1.4.3 Age-depth models

We built age-depth models with the Bayesian statistics-based ‘Bacon’ v2.2 package in R (Blaauw and Christen, 2011) for the bottom part of the sediment sequences at each lake, as we wanted to focus on the period corresponding to the beginning of organic sediment accumulation on the paleo-islands. Despite our efforts, we found few macro-remains and we only managed to obtain ^{14}C dates for two levels at lake Perché and one level at lake Despériers (Table 1.2). Hence, we also dated bulk sediment from three levels from each core to complete the age-depth models (Table 1.2). We calibrated the ^{14}C dates with the IntCal20 calibration curves (Reimer *et al.*, 2020).

Table 0.2. Radiocarbon dates obtained from samples near the bottom of the sediment cores obtained from Lakes Perché and Despériers.

Lake	Sample depth (cm)	^{14}C yr BP	Cal. yr BP	Material dated	Lab. Code
Perché	512.5-513	6670 ± 20	7537 ± 30	Bulk sediments	ULA-9479
Perché	537-538.5	7225 ± 20	8044 ± 25	Bulk sediments	ULA-9477
Perché	553-553.5	7510 ± 30	8341 ± 30	Macro-remains ^a	BETA-644328
Perché	555-555.5	7680 ± 40	8466 ± 30	Macro-remains ^b	BETA-644329
Perché	564-564.5	8695 ± 20	9626 ± 30	Bulk sediment	ULA-9478
Despériers	232.5-233.5	5975 ± 15	6813 ± 30	Bulk sediment	ULA-10171
Despériers	260-261	7055 ± 20	7891 ± 30	Bulk sediment	ULA-10172
Despériers	276-277.5	7510 ± 30	8341 ± 30	Macro-remains ^c	BETA-638098
Despériers	289-289.5	8775 ± 20	9774 ± 40	Bulk sediment	ULA-10173

^a bark fragment and other unidentified vegetal fragments.

^b bark fragment, *Cristatella mucedo* statoblast and other unidentified vegetal fragments

^c *Larix laricina* needle fragment and unidentified seed and vegetal fragments.

1.4.4 Geochemical analyses

We performed XRF analyses on the basal sediments corresponding to the first millennium of the paleo-islands' existence. To detect semi-quantitative variations of geochemical composition, we used the TestAllGeo analysis mode on the Niton XL3t 900SHE portable scanner and continuously scanned the sediments every 0.5 cm along the cores. Changes in the concentration of several major and minor elements can be used as proxies of ecological phenomena (Croudace and Rothwell, 2015). We used K, Ti, Rb, Sr, Zr and Fe (lithogenic elements) as indicators of erosion from the watershed to the lakes, which we expected to decrease following afforestation of the paleo-islands. In addition to being an erosion indicator, low levels of K indicate extensive vegetation presence (Foerster *et al.*, 2012). While S and Ca have various environmental interpretations (Croudace and Rothwell, 2015), we considered S to be indicative of organic matter presence and Ca to be indicative of biogenic carbonate (algae production). As plants fix sulfur (S), we used the S/Ti ratio as an indicator of organic matter presence (Moreno *et al.*, 2007). The fact that S, Ca and the S/Ti ratio are indicators of organic matter presence compensates for our inability to perform loss-on-ignition (LOI) analysis due to lack of material. For each lake, we applied principal component analysis (PCA) with the 'factoextra' package in R (Kassambara, 2017) to differentiate portions of the sediment sequences based on their chemical signature. We used the Kaiser criterion to select significant principal components (PCs), that is, those with eigenvalues >1 (Kaiser, 1960). As variations along the PCs were semi-quantitative because of the XRF scanning method and scanner calibration, we could only compare trends in element dynamics (increase or decrease), and not their absolute values.

1.4.5 Identification of plant macro-remains

We bathed half of each 0.5-cm slice of basal sediments in a hexametaphosphate ($\text{Na}_6\text{P}_6\text{O}_{18}$) solution for at least 12 hours under agitation, for deflocculation purposes. We then filtered each sample through a 250 μm sieve to keep plant macro-remains. We identified plant macro-remains under a dissecting microscope using a published key (Lévesque *et al.*, 1988) and recorded the presence and absence of taxa for each level studied.

1.4.6 Charcoal extraction and analysis

To perform charcoal extraction, we cut the basal sediments continuously into 0.5-cm-thick slices. We extracted a 1-cm³ subsample from the middle of each slice to avoid contamination risk (Mustaphi and Pisaric, 2014). We bathed the subsample in a solution of potassium hydroxide (KOH), sodium hexametaphosphate ($\text{Na}_6\text{P}_6\text{O}_{18}$), and sodium hypochlorite (NaClO) for at least 24 hours under agitation to perform deflocculation and to help differentiate charcoal particles from organic matter (Whitlock and Larsen, 2001). We sieved the solution through a 160- μm mesh to extract macro-charcoal particles and measured their surface area under a dissecting microscope using the WinSEEDLE™ image analysis software (Regents Instruments Inc., <https://regent.qc.ca/>, August 2021).

To reconstruct local fire history, that is, fire events that occurred within the lakes' watersheds and thus on the paleo-islands, we applied the Charcoal Size Distribution (CSD) method (Asselin and Payette, 2005; Oris *et al.*, 2014a; Remy *et al.*, 2018) to every fire event detected using the CharAnalysis software v1.1 (Higuera *et al.*, 2008; <http://CharAnalysis.googlepages.com>). We calculated geometric mean diameters of charcoal particles from the square root of the surface area (Clark and Hussey, 1996) and converted them to log mm. We sorted charcoal particles of each sample according to their size into six classes ranging from -0.9 log mm to 0.3 log mm (every 0.2 log mm). We applied a linear regression to the distribution of the proportion of charcoal particles in each size class (-0.8, -0.6, etc.) for each sample. As large charcoal particles travel less far, local fires are characterized by a greater proportion of large charcoal particles than regional fires, which is reflected by a gentler slope of the size distribution regression (Asselin and Payette, 2005). According to this principle, we classified as local fires (on the paleo-island) the samples with a slope more gentle than a threshold fixed at -1.77 based on a previous study (Oris *et al.*, 2014a). In addition, we considered as local fires only the samples having at least one charcoal particle > -0.3 log mm (ANNEX A). We considered that other fires (extra-local or regional) did not burn on the watersheds of the paleo-islands.

1.5 Results

1.5.1 Organic sediment accumulation during Lake Ojibway presence

Basal ^{14}C dates obtained from organic sediments at or close to the contact with the glacial mineral sediments were 9657 cal. yr BP and 9947 cal. yr BP for Lakes Perché and Despériers, respectively (Fig. 1.3). These basal ages are older than the estimated date of Lake Ojibway's final drainage (8200 cal. yr BP). Radiocarbon dates based on macro-remains that are coeval with the gradual lowering of the level of Lake Ojibway were recorded 10 cm above the basal dates obtained from bulk sediments. Despite being a little younger than expected, these radiocarbon dates based on macro-remains are the oldest dates obtained for the region. Moreover, they are from the Kinojévis phase (9000-8300 cal. yr BP), before the final drainage of Lake Ojibway. Radiocarbon dates based on bulk sediment and on plant macro-remains are consistent, suggesting that no or little reservoir effect altered the age-depth models and basal age estimations (Grimm *et al.*, 2009).

At Lake Perché, the sediment sequence we analyzed spanned from 9657 to 6503 cal. Yr BP, and at Lake Despériers from 9947 to 6850 cal. yr BP (Fig. 1.3). The mean sedimentation rates were relatively similar at both lakes at the beginning of the Holocene (44 yr.cm^{-1} for Lake Perché and 53 yr.cm^{-1} for Lake Despériers). The mineral sediments found below the gyttja were olive-grey colored silt for both lakes, which was markedly different from the clay characterizing sites located below the shorelines of proglacial Lake Ojibway. Silt is indicative of glacial till associated to the direct action

of the ice sheet on the bedrock without a proglacial lake intermediary (Boulton, 1978; Normandeau *et al.*, 2013).

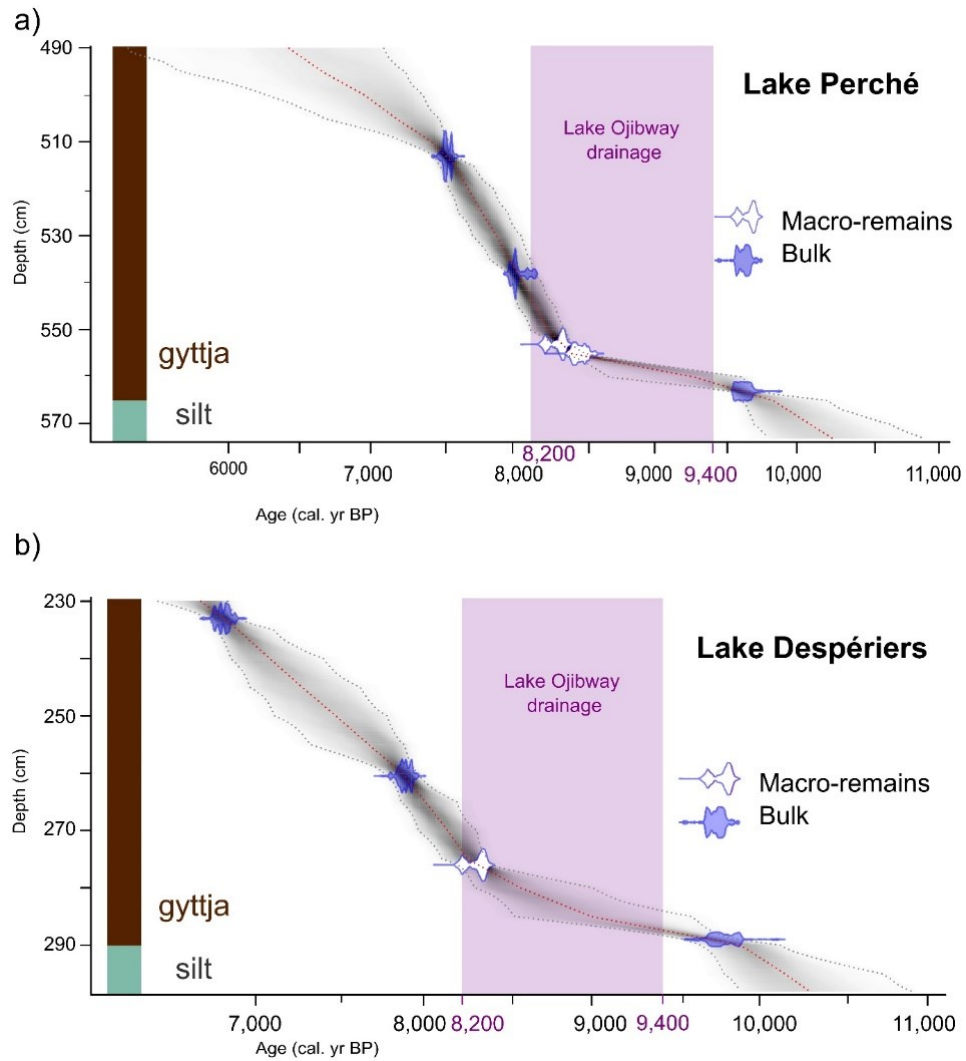


Figure 1.3. Calibrated age-depth models based on the radiocarbon dates (Table 1.2) obtained from basal sediments (brown = organic sediments and olive-grey = mineralogic sediments) at a) Lake Perché and b) Lake Despériers. The purple rectangle illustrates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8200 cal. yr BP.

1.5.2 Geochemical signature of the organic sediments

Two groups were detected by the PCA analysis in the gyttja of Lake Perché: (1) from the silt-gyttja transition at 9600 cal. yr BP to 9000 cal. yr BP and (2) between 9000 and 6500 cal. yr BP (Fig. 1.4a). The first two principal components explained 88.66% of the variability in the dataset (PC1 = 73.67% and PC2 = 14.99%). PC1 was positively associated to lithogenic elements (K, Ti, Fe, Rb, Zr, Sr) coming from the steep shores surrounding the lake, while PC2 was positively correlated to S. One element (Ca) was positively related to both PCs (Fig. 1.4a).

The PCA also differentiated two groups in the gyttja of Lake Despériers: (1) from the silt-gyttja transition at 10,000 cal. yr BP to 8800 cal. yr BP and (2) between 8800 and 6800 cal. yr BP (Fig. 1.4b). The first two principal components explained 94.56% of the variability (PC1 = 87.15% and PC2 = 7.41%). As it was the case for Lake Perché, the lithogenic sediments were positively correlated to PC1 at Lake Despériers, S was positively associated to PC2, and Ca was positively related to both PCs.

For Lake Perché, PC1 values (associated with lithogenic elements) quickly decreased until 8800 cal. yr BP, and then increased until 8300 cal. yr BP. After 8250 cal. yr BP, values slowly decreased and reached their minimum until the end of the record, ie. 6500 cal. yr BP. PC2 values (associated with S) increased between 9350 and 9000 cal. yr BP (Fig. 1.4a, c) and then remained relatively stable (despite short-term variations) between 9000 and 7900 cal. yr BP (Fig. 1.4c). The S/Ti ratio slowly increased with peaks around 8800 cal. yr BP, between 8000 and 7800 cal. yr BP, between 7700 and 7500 cal. yr BP, and ca 6900 cal. yr BP (Fig. 1.4c). The absence of a

distinguishable pattern at 8200 cal. yr BP indicates that the environment remained stable during the drainage of proglacial Lake Ojibway.

For Lake Despériers, PC1 values (associated with lithogenic elements) gradually decreased from the beginning of gyttja accumulation around 10,000 cal. yr BP until 8700 cal. yr BP, then they strongly decreased around 8700 cal. yr BP to reach minimum values after 8200 cal. yr BP. (Fig. 1.4b, d). PC2 did not respect the Kaiser criterion (eigenvalue = 0.59) and therefore could not be interpreted (ANNEX B). The S/Ti ratio remained stable during the early Holocene at Lake Despériers, with peaks at ca 9900, 9300 and 8800 cal. yr BP (Fig. 1.4d). Then, ca 8400 cal. yr BP, the S/Ti ratio started to increase until 7900 cal. yr BP. Around 7700 cal. yr BP, the S/Ti ratio decreased and remained stable until 7000 cal. yr BP, then it increased until 6500 cal. yr BP (Fig. 1.4d).

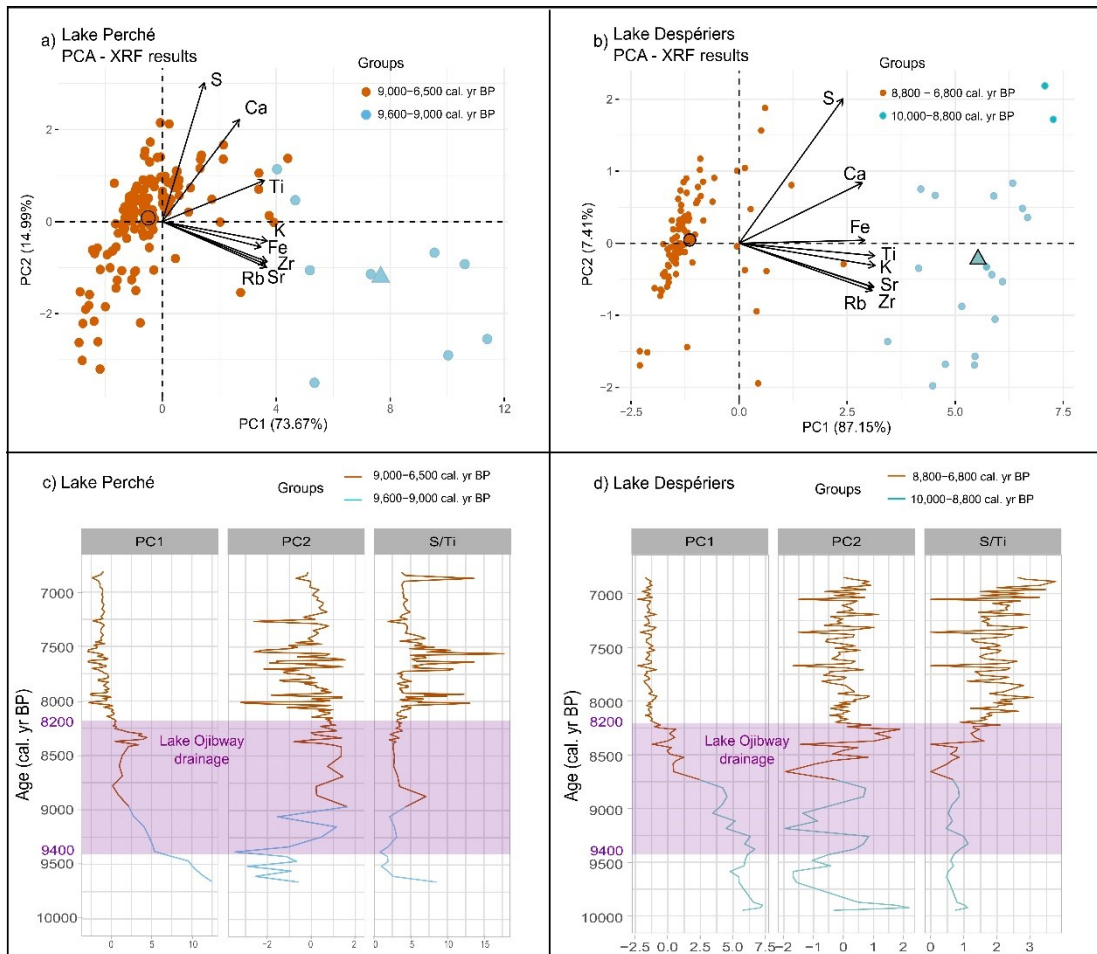


Figure 1.4. Principal component analysis (PCA) of sediment samples (dots), associated centroids for each cluster (larger dots and triangles), and XRF results (arrows) for a) Lake Perché and b) Lake Despériers. At both sites the sediment samples pre- and post-dating afforestation are clearly separated along PC1. Variations of PC1 and PC2 loadings, and of the S/Ti ratio across time at c) Lake Perché and d) Lake Despériers. The purple rectangle illustrates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8200 cal. yr BP. Note that the data for PC2 at Lake Despériers does not respect the Kaiser criterion of eigenvalue >1 and should be interpreted with caution.

1.5.3 Plant macro-remains: early presence of local trees

Despite the paucity of macro-remains in the sediments, we were able to extract and identify some of them. The earliest tree macro-remains that we found were larch (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch) needles dating from around 9513 cal. yr BP at Lake Perché (Fig. 1.5a; ANNEX Ca, b). Spruce (*Picea* spp.) needle fragments were also found ca 8385 cal. yr BP (Fig. 1.5a; ANNEX Cc). At Lake Despériers, the earliest tree macro-remains that we found were pine (*Pinus* spp.) needles, dating from around 9845 cal. yr BP (Fig. 1.5b; ANNEX Cd). Needles of spruce (*Picea* spp.) and larch (*Larix laricina*), as well as birch (*Betula* spp.) seeds were also found ca 9584-9300 cal. yr BP (Fig. 1.5b; ANNEX Ce-i). Trees were therefore present on the studied paleo-islands at least 1400 years before Lake Ojibway drainage.

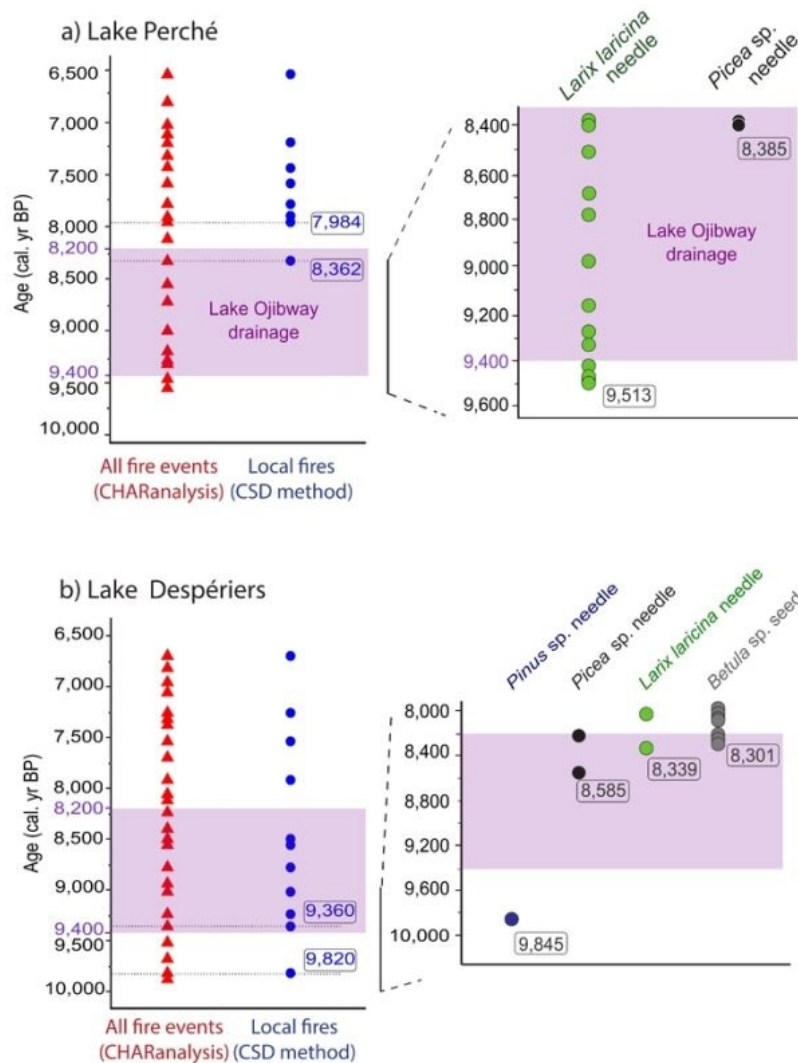


Figure 1.5. Fire events detected with CHARanalysis (red triangles), and local fire events detected with the Charcoal Size Distribution (CSD) method (blue circles) and oldest tree macro-remains retrieved from the sediments at (a) Lake Perché and (b) Lake Despériers according to the age-depth models. The purple rectangle illustrates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

1.5.4 Evidence of local forest fires on a paleo-island

CHARanalysis detected 21 and 25 fire events in the Lake Perché and Lake Despériers sediments, respectively (Fig. 1.5). At Lake Perché, eight events met the conditions to be considered local fires having burned within the watershed, the earliest local fires were dated at 8362 (Fig. 1.5a) when charcoal influx was maximal (ANNEX D), 7984 and 7942 cal. yr BP (Fig. 1.5a) when charcoal influx was lower (ANNEX D). The earliest local fire, evidenced by burned needle fragments (possibly *Picea* spp.) (ANNEX Cc), occurred around 160 years before the drainage of proglacial Lake Ojibway. At Lake Despériers, 11 events met the conditions to be considered local fires having burned within the watershed. The earliest local fires at Lake Despériers were dated at 9820 and 9360 cal. yr BP, while Lake Ojibway was still present (Fig. 1.5b).

1.6 Discussion

Our analyses of two sites located 50 km apart revealed that both paleo-islands were colonized by tree species several centuries before the level of Lake Ojibway lowered enough for paleo-islands to become connected with the mainland to the south ca 9000 cal. yr BP (Godbout *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2015). We used proxies suited to reveal local vegetation establishment, and we avoided proxies such as pollen, which can be influenced by extra-local vegetation inputs.

1.6.1 Early afforestation of islands on proglacial Lake Ojibway

Gyttja started to accumulate at the bottom of small lakes on paleo-islands while Lake Ojibway was still at its maximum level, that is, about 250-550 years before it started to gradually decrease. The presence of silt rather than clay beneath the gyttja at both sites is evidence that they were never flooded by proglacial Lake Ojibway. Radiocarbon dates obtained from plant macro-remains testify that shrubs and trees were present on the paleo-islands at least 140-260 years before the final drainage of proglacial Lake Ojibway (Table 1.2). According to the age-depth models, the oldest tree macro-remains we found were (indirectly) dated to ca 9600 cal. yr BP and 9850 cal. yr BP at Lakes Perché and Despériers, respectively, 200 and 450 years before the level of Lake Ojibway first started to decrease (Brouard *et al.*, 2021a; Godbout *et al.*, 2020). Hence, while deglaciation time has been estimated at 10,570 cal. yr BP in the study area (Daubois *et al.*, 2015; Godbout *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2015), our results indicate that the afforestation process needed about 1000 years to unfold after the glacier retreat. This is much longer than what has been documented at recently deglaciated sites in Alaska, where primary succession took less than 200 years to complete (Fastie, 1995). The difference would likely be due to the distance to seed sources having been much greater at our sites (80 km over mostly water) compared to those in Alaska (<30 km over ground). Furthermore, cold temperatures during the early Holocene (Viau *et al.*, 2006) likely implied lower vegetation productivity, as evidenced in our age-depth models by lower sediment accumulation rates compared to the middle Holocene.

Geochemical analyses showed that lithogenic elements – therefore erosion (Joannin *et al.*, 2022; Lefebvre *et al.*, 2021) – decreased rapidly at both sites from the beginning of gyttja accumulation until 8800 cal. yr BP (Lake Perché) and 8700 cal. yr BP (Lake Despériers). As soil cohesion and stabilization are supported by plant root systems (Easterbrook, 1999), it is reasonable to assume that decreasing erosion is an indirect indicator of vegetation colonization on paleo-islands. Indeed, more individual plants produce more roots which stabilize the ground, meaning that less soil erosion is recorded in the lake sediments. Therefore, PC1 variations suggest the presence of vegetation rapidly after the beginning of gyttja accumulation at both lakes. The plateau PC1 values reached for both lakes around the final drainage of proglacial Lake Ojibway ca 8200 cal. yr BP likely indicate densification of the vegetation. Increased PC2 values (mostly linked to S fixation by plants) and a peak of the S/Ti ratio around 8800 cal. yr BP indicate a strong organic matter input and suggest the arrival (or densification) of local vegetation, coherent with the decrease of the level of Lake Ojibway. Therefore, the variations in the concentrations of lithogenic elements and elements indicating organic matter input into the lake sediments provide indirect support of early vegetation establishment before the level of Lake Ojibway started to decrease and possible densification on the paleo-islands before Lake Ojibway's final drainage.

Macro-remains analysis confirmed local presence of trees at both sites, while Lake Ojibway was still present and before it gradually drained. According to the age-depth model, the earliest tree species identified at Lake Perché is *Larix laricina*, possibly indicative of wet conditions around the lake ca 9500 cal. yr BP (Johnston, 1990). It was followed by *Picea* spp. around 8400 cal. yr BP, at a time when geochemical analyses indicate that vegetation became denser. At Lake Despériers, *Pinus* spp. was the

earliest species found at the paleo-island around 9850 cal. yr BP and could be indicative of environmental conditions drier than at Lake Perché (Rudolph and Laidly, 1990). Then, between ca 8585 cal. yr BP and 8300 cal. yr BP, *Picea* spp., *Larix laricina* and *Betula* spp. were also present, possibly indicating that environmental conditions had become more mesic, as at Lake Perché.

The fact that a local fire was dated at 8362 cal. yr BP at lake Perché (burned unidentified needle) is yet another confirmation of early afforestation of the paleo-island, as fire ignition and propagation are fuel-dependent (ie. biomass-dependent) (Finney *et al.*, 2021). At Lake Despériers, the earliest local fire around 9820 cal. yr BP (burned unidentified needle fragment, ANNEX Cc) confirmed biomass presence and afforestation on the paleo-island (Finney *et al.*, 2021) before the drainage of proglacial Lake Ojibway started.

1.6.2 The paleo-island colonization process: an answer to Reid's Paradox

For primary succession to be successful on a bare island on a proglacial lake, several biotic and abiotic barriers must be overcome (Crofts and Brown, 2020). Climatic and meteorological factors are at play, substrate characteristics are also important, but distance to seed sources is the main hurdle.

At the time of full extension of proglacial lake Ojibway, the distance between the studied paleo-islands and the continental forest margin was about 80 km, with other islands located in between (Fig. 1.2b). Colonization of the studied paleo-islands could

have resulted from seeds coming directly from the colonization front and traveling almost 100 km above water. Such long distance dispersal events have been documented before (Davis *et al.*, 1986). Seeds could also have come from other paleo-islands that could have acted as 'stepping stones' (Harris *et al.*, 2018). In either case, our results support the hypothesis of tree population outposts on paleo-islands, far from the main source population of propagules at the southern margin of the proglacial lake, as previously theorized (Davis *et al.*, 1991). Even with the 'stepping stones' scenario that would have reduced seed traveling distance to steps of ca 15-20 km, such dispersal would be considered very long, as the vast majority of boreal tree seeds are dispersed less than 100 m from the parent tree (Asselin *et al.*, 2001; Burns and Honkala, 1990; Greene and Johnson, 1996). Estimating the seed rain at distances longer than a few 100 m is very difficult technically (Nathan, 2006). A modelling study estimated the proportion of seeds traveling 1-10 km (long distance dispersal events) at 0.1% (Higgins and Richardson, 1999). Knowing that yearly seed production of most boreal tree species reaches 1-5 million seeds/ha (Burns and Honkala, 1990), between 12,500 and 62,500 seeds could have reached the studied paleo-islands each year. Multiplied by 1000 years between deglaciation and vegetation establishment on paleo-islands and adding the probability of germination and survival, the possibility of colonization through long distance dispersal is, after all, not so unlikely. Moreover, as the level of Lake Ojibway gradually decreased from ca 9400 cal. yr BP, more and more land became available for colonization, which would have decreased the travel distance between mainland and islands, thus gradually increasing the probability of successful dispersal events and colonization of paleo-islands.

Catabatic winds blowing from the ice sheet to the south could have slowed down the migration process (Richard and Larouche, 1989). Reconstructions of paleo-wind directions indicate a dominant wind blowing towards the east or south-east (Veillette, 1996), but do not indicate a predominance of catabatic winds (Nutz *et al.*, 2020). Active (biotic) dispersal (e.g., by birds) could have contributed to long-distance dispersal, even if most boreal tree species are generally dispersed by wind (Higgins *et al.*, 2003; Nathan *et al.*, 2008; Wilkinson, 1997). Indeed, nonstandard dispersal of wind-dispersed seeds by omnivorous birds has been hypothesized and later confirmed by empirical data (Nogales *et al.*, 2012; Rumeu *et al.*, 2014). We do not have palaeoecological proxies confirming or denying bird presence or passage on the paleo-island, but they could have facilitated tree seed dispersal. In the winter, secondary seed dispersal over snow or ice, or on ice rafts in the spring, could have also favored long-distance dispersal (Alsos *et al.*, 2016; Greene and Johnson, 1997). Paleo-island plant colonization could also have occurred with seeds from the Lake Ojibway free water at Lake Perché, as it was located close to the proglacial lake's shoreline. In the spring, melting snow would have flushed plant material (including seeds) into Lake Ojibway, and windrows would have facilitated their buoyancy and transport by wind up to the paleo-island shores (Glaser, 1981).

Simulation studies have estimated the migration rate of *Picea* spp. at about 50 m.yr⁻¹ (Snell and Cowling, 2015; Sulphur *et al.*, 2016), which would mean that trees would have needed ca 4000 years to migrate the 200 km from south to north of the area covered by proglacial Lake Ojibway following its final drainage around 8200 cal. yr BP, if it were not for paleo-islands. However, basal dates of bulk sediments sampled in lakes located at the northern end of the area yielded ages very close to drainage time (Ali *et al.*, 2009; El-Guellab *et al.*, 2015; Oris *et al.*, 2014b). Our demonstration of early

afforestation of two paleo-islands implies that they could have acted as migration outpost following the drainage of proglacial Lake Ojibway, hence accelerating colonization of the lowlands. The total area covered by paleo-islands represented ca 3600 km², that is, about 10% of the area covered by proglacial Lake Ojibway at its maximal extent (Fig. 1.2a). This means that several possible outposts were available for early afforestation, from near the colonization front in the south, up to the ice sheet margin in the north (Fig. 1.2b). The contribution of paleo-islands as migration outposts is the most likely mechanism that could explain Reid's paradox of rapid plant migration in western Quebec (Clark *et al.*, 1998).

1.7 Acknowledgements

We thank Thibaut Petry and his team at Aiguebelle National Park for their help and support. We also thank Mary Robles, Raynald Julien and Danielle Charron for their help with fieldwork and data processing. We are grateful to the Institut de recherche en mines et en environnement (UQAT) for letting us use their XRF scanner, and to Yvan Poirier and Mathieu Villeneuve for their help with the scanner. We thank Nils Ambec and Alayn Larouche for their help to identify plant macro-remains. We also thank Jean J. Veillette for constructive discussions, and Raphaël Chavardès, Dorian Gaboriau and the proofreading committee "Corrige-moi" who provided helpful comments on a first draft. We thank the anonymous reviewers, whose comments improve our manuscript. This is a contribution of the Laboratoire International de Recherche sur les Forêts Froides and ISEM contribution No ISEM 2023-049.

1.8 Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

1.9 Funding

This work was supported by Mitacs Acceleration [grant number IT25924].

1.10 Data availability statement

Data used for this article will be available online after publication (<https://data.mendeley.com/datasets/xx2hkg9spp/draft?a=6bb16058-7dd8-47a2-8d26-90a8e53b6bfa>).

CHAPITRE 2

MULTI-PROXY ANALYSIS OF EARLY HOLOCENE VEGETATION DYNAMICS ON THE ISLANDS OF PROGLACIAL LAKE OJIBWAY (NORTHEASTERN AMERICA)

Marianne F.S. Vogel^{1,2*}, Sébastien Joannin², Mebarek Lamara¹, Hugo Asselin³, Adam A. Ali², Sabrina Leclercq⁴, Cécile Latapy⁵, Franck Richard⁶, Yves Bergeron^{1,7}

¹ Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada, Canada;

² ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France;

³ École d'études autochtones, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada;

⁴ Faculté des Sciences, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada;

⁵ Université de Montpellier, Montpellier, France;

⁶ CEFE UMR 5175, CNRS - Univ Montpellier - EPHE - IRD, Montpellier, France;

⁷ Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada.

Dans ce chapitre soumis à *Journal of Quaternary Science*, nous visons à reconstituer la dynamique du développement de la forêt sur une sélection de paléo-îles en utilisant plusieurs indicateurs (macro-restes végétaux, analyses FRX, identification des grains de pollen, ADN ancien sédimentaire et charbons).

2.1 Résumé

Après la déglaciation, les sites des basses terres de l'est du Canada qui ont été recouverts par le lac proglaciaire Ojibway ont enregistré une afforestation directe par la forêt boréale mixte, sans phase initiale de toundra, contrairement aux sites qui n'ont jamais été recouverts par ce lac. Comme les anciennes îles du lac proglaciaire Ojibway ont été colonisées par la végétation avant sa vidange vers 8200 ans cal. BP, nous avons émis l'hypothèse que ces paléo-îles ont connu une phase non arborée qui s'est finalement transformée en forêts mixtes boréales, fournissant ainsi une source de propagules pour la colonisation rapide des basses terres par la suite. Nous avons réalisé une analyse multi-paramétrique combinant le pollen, les macro-restes, l'ADNsed et le charbon de bois pour documenter la composition et la dynamique de la végétation sur deux paléo-îles. Les deux sites étudiés ont enregistré un établissement progressif de la végétation, en commençant par une phase de type toundra avec seulement des herbes et des arbustes, suivie par des forêts ouvertes dominées par le mélèze ou le pin, culminant avec l'établissement de la forêt mixte boréale environ 300 ans avant la vidange du lac proglaciaire Ojibway. Les régimes d'incendie semblent avoir partiellement déterminé la dynamique et la diversité de la végétation sur les paléo-îles. Les paléo-îles étaient des sources de propagules, ce qui explique comment les basses terres ont été directement colonisées par la forêt boréale mixte, sans phase initiale de toundra.

Mots-clés : ADNsedimentaire; Analyses FRX; Colonisation post-glaciaire; Biogéographie et macroécologie; Biogéographie insulaire; Dynamique de feux; Lac proglaciaire Ojibway; Macro-restes; Paléoécologie; Pollen; Succession végétale

2.2 Abstract

Following deglaciation, lowland sites in eastern Canada that were covered by proglacial Lake Ojibway recorded direct afforestation with boreal mixedwood taxa, without an initial tundra phase, contrary to sites that were never covered by this lake. As former islands of proglacial Lake Ojibway have been colonized by vegetation before its drainage around 8200 cal. yr BP, we hypothesized that these paleo-islands went through a non-arboreal phase which eventually transitioned to boreal mixedwoods, hence providing a source of propagules for rapid colonization of the lowlands later on. We carried out a multi-proxy analysis combining pollen, macro-remains, sedaDNA and charcoal to document vegetation composition and dynamics on two paleo-islands. Both study sites recorded progressive vegetation establishment starting with a tundra-like phase with only herbs and shrubs, followed by open forests dominated either by larch or pine, culminating with the establishment of the boreal mixedwoods about 300 years before the final drainage of proglacial Lake Ojibway. Fire regimes seem to have partially driven vegetation dynamics and diversity on the paleo-islands. Paleo-islands were sources of propagules, which explains how the lowlands were directly colonized by boreal mixedwoods, without an initial tundra phase.

Keywords: Biogeography and macroecology, island biogeography, fire dynamics, macro-remains, paleoecology, pollen, postglacial colonization, sedaDNA, vegetation succession

2.3 Introduction

At the transition between the Pleistocene and Holocene, North American ice sheets started retreating toward the north as climate was warming, progressively freeing landscapes for colonization by vegetation. Southeastern Canada was liberated from the Laurentide Ice Sheet ca 14,000 calibrated years before present (hereafter cal. yr BP), whereas northeastern Canada became open for colonization much later, around 6,000 cal. yr BP (Dalton *et al.*, 2020). During deglaciation, melt water accumulated in front of the glacier and created proglacial lakes (Carrivick and Tweed, 2013). In eastern Canada, several proglacial lakes successively covered the newly liberated landscapes, and one of the largest was Lake Ojibway (ca 115,000 km³). It covered parts of western Quebec and eastern Ontario between ca 10,750 and 8,200 cal. yr BP and progressively drained into Hudson Bay between 9,400 and 8,200 cal. yr BP through an opening in the glacier (Brouard *et al.*, 2021a; Godbout *et al.*, 2020; Roy *et al.*, 2015).

Proglacial lakes have acted as geographical barriers preventing rapid vegetation colonization of the newly liberated landscapes. Yet, the postglacial migration rate observed in North America was much faster than the estimated migration rate based on plant dispersal capacity if colonization had progressed as a united front from South to North (Clark *et al.*, 1998; Payette *et al.*, 2002). Usual explanations for the rapid postglacial migration rates are long-distance dispersal events and presence of cryptic glacial refugia (Gavin *et al.*, 2014 ; Soltis *et al.*, 2006). However, no glacial refugia could have existed in the area covered by proglacial Lake Ojibway. Maximum elevations in western Quebec and eastern Ontario, less than 600 and less 700 m a.s.l. (above sea

level) respectively, are not high enough to have acted as nunataks as the glacier was at least 2 km thick (Marshall *et al.*, 2000; Pfeffer *et al.*, 1997). Hence, long-distance dispersal events are the most likely mechanism explaining rapid afforestation of deglaciated landscapes in northeastern North America.

Vogel *et al.* (2023) have shown that islands of proglacial Lake Ojibway were colonized by tree species (*Larix laricina*, *Picea mariana*, *Pinus* spp., *Betula* spp.) at least 200-450 years before its level started to decrease (i.e., between 9,950 and 9,660 cal. yr BP). They suggested that these “paleo-islands” could have acted as migratory outposts providing northern sources of seeds. This would explain the rapid presence of vegetation typical of the boreal mixedwood forests in the Abitibi lowlands following the final drainage of Lake Ojibway ca 8,200 cal. yr BP, without an initial tundra phase preceding afforestation (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Richard, 1980). However, while Vogel *et al.* (2023) demonstrated early colonization of paleo-islands by some tree species, more complete biodiversity data are needed to describe plant communities and better understand successional patterns.

We used a multidisciplinary approach based on three complementary vegetation proxies – pollen, sedimentary ancient DNA (sedaDNA), and plant macro-remains – to provide a comprehensive overview of the early vegetation on paleo-islands of Lake Ojibway (Fracasso *et al.*, 2022; Garcés-Pastor *et al.*, 2019; Jørgensen *et al.*, 2012; Parducci *et al.*, 2019; Pedersen *et al.*, 2013). We also analysed charcoal particles to reconstruct fire activity on the paleo-islands. We hypothesized (1) that the paleo-islands recorded progressive vegetation establishment, including an initial tundra-like non-forested phase; and (2) that boreal mixedwoods developed on the paleo-islands earlier than in the nearby lowlands.

2.4 Material and methods

2.4.1 Study area

The study area is located in the Abitibi-Témiscamingue region of western Quebec and is part of the clay belt of Quebec and Ontario created by deposits of proglacial Lake Ojibway (Fig. 1a). Among the hills that punctuate the landscape, we selected the Abijévis Hills in the Aiguebelle National Park and the Kekeko Hills that are 50 km southward of the park. Both hills originated from marine volcanism and are composed of mafic rocks, i.e., mostly non-carbonate rocks such as gabbro and andesite. Surface deposits are glacial till (MERN - Système d'information géominière, 2022; Nutz *et al.*, 2020). The glacier retreated around 10,650 cal. yr BP (Dyke, 2004; Veillette, 1994) and its action rounded the summits of the hills. Today, with maximum elevations of 570 m and 488 m above sea level (a.s.l.), respectively, the Abijévis and Kekeko Hills are among the highest reliefs in Abitibi-Témiscamingue, surrounded by a generally plain area (between 180 and 350 m a.s.l.) (Fig. 2.1b).

The lake-level history of proglacial Lake Ojibway was reconstructed based on the locations of ancient shorelines (Godbout *et al.*, 2017, 2020). Paleo-islands are current hills with elevations higher than the maximum elevation reached by Lake Ojibway. The highest shorelines of Lake Ojibway (ca 9,400 cal. yr BP) differ for the Abijévis and Kekeko hills despite their relative proximity: they were estimated at slightly less than 400 m a.s.l. and 380 m a.s.l., respectively (more details in Godbout *et al.*, 2017).

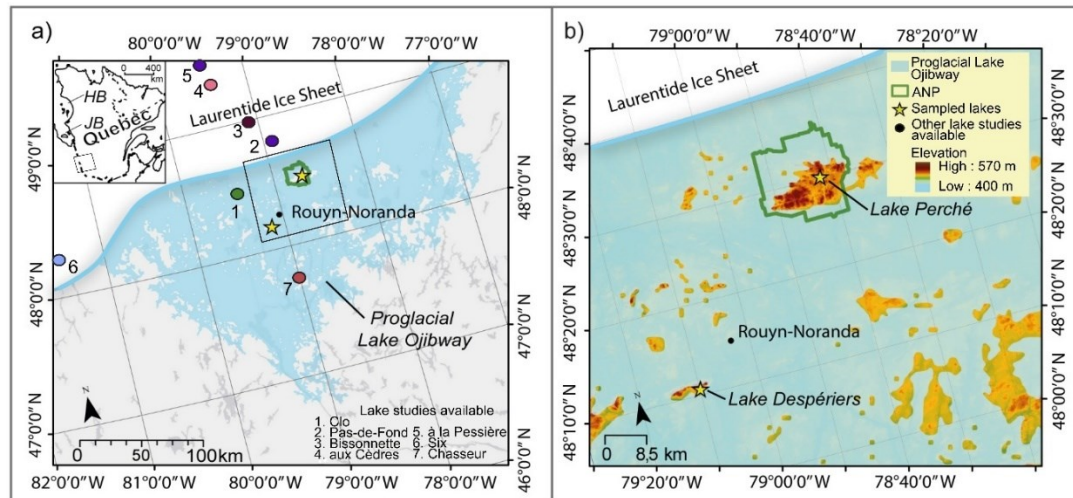


Figure 2.1. (a) Extent of proglacial Lake Ojibway in western Quebec around 9,600 cal. yr BP (Brooks, 2020), showing the locations of the two studied paleo-islands (yellow stars) and lowland sites from previous studies (colours indicate different studies): 1. Lake Clo (Richard, 1980); 2. Lake Pas-De-Fond (Carcaillet *et al.*, 2001) 3. Lake Bissonnette (Terasmae et Anderson, 1970); 4. Lake aux Cèdres (Ali *et al.*, 2008); 5. Lake à la Pessière (Carcaillet *et al.*, 2001); 6. Lake Six (Liu, 1990) and 7. Lake Chasseur (Paillard *et al.*, 2023). The inset shows the location of the study area relative to Hudson Bay (HB) and James Bay (JB), into which proglacial Lake Ojibway drained between 9,400 and 8,200 cal. yr BP. (b) Close-up of the study area showing paleo-islands (in light to dark orange), including the Abijévis and Kekeko Hills, where Lakes Perché and Despériers were sampled, respectively. Green lines indicate the limit of Aiguebelle National Park (ANP).

2.4.2 Site selection and lake sediment sampling

We selected two small lakes – Lake Perché in the Aiguebelle National Park (Abijévis Hills) and Lake Despériers on the Kekeko Hills – located at 380 and 407 m a.s.l., respectively, i.e., near or above the Lake Ojibway washing limits (Table 2.1; Fig. 2.1) and thus corresponding to paleo-island lakes.

We chose headwater lakes surrounded by steep shores to maximize sediment collection and avoid sediment disturbance. The current forest vegetation surrounding both lakes is dominated by black spruce (*Picea mariana*), white spruce (*Picea glauca*), jack pine (*Pinus banksiana*) and balsam fir (*Abies balsamea*) (Table 2.1). We used a 60-mm diameter Livingstone corer to extract complete organic sediment (gyttja) sequences and the transition with the underlying mineralogic sediment (silt) at the centre of each lake. We stored sediments in plastic tubes and kept them in cold conditions (4°C) until laboratory analyses.

Table 0.1. Main characteristics of Lake Perché and Lake Despériers: latitude, longitude, elevation (m a.s.l.), area (ha), length of the organic sediment core (cm), water column depth at sampling location (cm), and current local vegetation by order of dominance.

	Latitude	Longitude	Elev.	Area	Core length	Water depth	Local vegetation
Lake Perché	48°30'8.10"N	78°41'56.90"W	380	9.70	554	370	<i>Picea mariana</i> , <i>Pinus banksiana</i>
Lake Despériers	48°11'4.22"N	79° 9'38.80"W	407	8.89	292	750	<i>Picea mariana</i> , <i>Picea glauca</i> , <i>Abies balsamea</i>

2.4.3 Age-depth models

We used age-depth models from Vogel *et al.* (2023) which were built with the ‘rbacon’ package in R (Blaauw *et al.*, 2022; R Development Core Team, 2022) for the basal part of the sediment cores at each lake, corresponding to the beginning of organic sediment accumulation, and thus, the early Holocene vegetation history. We obtained three ¹⁴C dates from bulk sediment for each lake and two and one ¹⁴C dates from macro-remains for Lake Perché and Lake Despériers, respectively (Table 2.2). We calibrated the ¹⁴C dates with the IntCal20 calibration curves (Reimer *et al.*, 2020).

2.4.4 Plant macro-remains extraction

We took half of each 0.5-cm sediment slice and bathed it in a hexametaphosphate (NaPO_3)₆ solution for at least 12 hours on a stirrer to deflocculate the organic matter. We sieved each sample through a 250- μm mesh and hand-picked all plant macro-remains under a dissecting microscope. We used a guide book to identify plant macro-remains (Lévesque *et al.*, 1988). We recorded presence and absence at each level for all taxa, and macro-remains assemblage zones for Lake Perché (PMAZ), and Lake Despériers (DMAZ) were calculated based on the constrained incremental sum of squares (CONISS) method (Grimm, 1987).

Table 0.2. Radiocarbon dates.

Lake	Sample depth (cm)	¹⁴ C yr BP	Cal. yr BP	Material dated	Lab. Code
Perché	512.5 - 513	6670 ± 20	7537 ± 30	Bulk sediment	ULA-9479
Perché	537 - 538.5	7225 ± 20	8044 ± 25	Bulk sediment	ULA-9477
Perché	553 - 553.5	7510 ± 30	8341 ± 30	Macro-remains ^a	BETA-644328
Perché	555 – 555.5	7680 ± 40	8466 ± 30	Macro-remains ^b	BETA-644329
Perché	564 - 564.5	8695 ± 20	9626 ± 30	Bulk sediment	ULA-9478
Despériers	232.5 – 233.5	5975 ± 15	6813 ± 30	Bulk sediment	ULA-10171
Despériers	260 – 261	7055 ± 20	7891 ± 30	Bulk sediment	ULA-10172
Despériers	276 – 277.5	7510 ± 30	8341 ± 30	Macro-remains ^c	BETA-638098
Despériers	289 – 289.5	8775 ± 20	9774 ± 40	Bulk sediment	ULA-10173

^a bark fragment and other unidentified vegetal fragments; ^b bark fragment, *Cristatella mucedo* statoblast and other unidentified vegetal fragments; ^c *Larix laricina* needle fragment and unidentified seed and vegetal fragments

2.4.5 SedaDNA analyses process

2.4.5.1 DNA extraction and sequencing

We took samples at each 5 cm from the silt-gyttja transition up: three samples at Lake Perché and five at Lake Despériers, representing the period between the start of organic matter accumulation and the drainage of Lake Ojibway at both sites. We sampled the sediment in a draught-free room cleaned with bleach and ethanol. We equipped ourselves with full body suits, hair nets, facial masks, clean clothes and shoes with sterile plastic protections, double gloves, and we changed our gloves between each step and manipulation of the sampling process. We used sterile equipment or bathed it in bleach. We took sediments from the middle of the cores with a sterile syringe and stored them in sterile 15-ml falcon tubes. We worked from bottom to top sections and froze the samples until further analyses.

To perform DNA extraction, we decontaminated hood and equipment with UV lights and “DNA away” solution (Thermo Scientific) and autoclaved it when possible, to avoid DNA contamination. We used the DNeasy PowerSoil Pro DNA isolation kit (Qiagen, USA) and followed the manufacturer’s protocol. For each sample, we performed three replicates and then pooled them before amplification. We also performed a blank control. We amplified the eight pooled sequences with the three pairs of primers, for a total of 24 samples.

We performed polymerase chain reaction (PCR) using the *g* and *h* plant primers of the P6 loop region of the chloroplast *trnL* (Taberlet *et al.*, 2007) and the ITS5 and 5.8S_fungi (Epp *et al.*, 2012) for fungi (ANNEX E). We carried out DNA amplification for each sample in 20 μL final volumes containing 3 μL of the pooled DNA, 0.5X Gold buffer, 0.8 U of AmpliTaq Gold, 1.25 mM MgCl_2 , 0.1 mM dNTPs, 0.1 μM of the forward primer, 0.1 μM of the reverse primer, 80 $\text{ng } \mu\text{L}^{-1}$ of bovine serum albumin and nuclease-free water to complete 20 μL . We followed different steps (temperature and duration) (Table S2) for each pair of primers (Bellemain *et al.*, 2013; Epp *et al.*, 2012; Taberlet *et al.*, 2007; Voldstad *et al.*, 2020). We then conducted the sequencing on an Illumina MiSeq P300 platform at the Genome Quebec laboratories.

2.4.5.2 Bioinformatics analysis

Paired-end (PE) Illumina raw sequences were processed in R using the DADA2 package (Callahan *et al.*, 2016). We filtered, denoised, merged the sequences and removed chimeras to generate Amplicon Sequence Variants (ASVs; Pauvert *et al.*, 2019). Taxonomic assignment of ASVs was conducted using the “*assignTaxonomy*” and “*addSpecies*” functions, and taxa were identified using the arctic and boreal plants libraries (Willerslev *et al.*, 2014) for vascular plants and the UNITE 9.4 reference database (Kõljalg *et al.*, 2013) for fungi.

2.4.6 Pollen extraction and counting

A total of 54 samples were extracted from the Lake Perché sediment core at each centimeter from 564 to 511 cm depth for pollen analysis. We did not analyse Lake Despériers as pollen is a regional vegetation proxy. For each sample, 1 cm³ of sediment was collected, to which we added three *Lycopodium* tablets to allow for absolute abundance estimation. Samples were processed following standard procedures (Faegri *et al.*, 1989; Moore and Webb, 1978), including HCl, KOH, Acetolysis, and HF. We counted pollen and non-pollen palynomorphs (NPP) under a Leica BX50 LED microscope at a standard magnification of 500 ×. We used photo atlases to identify pollen and NPP (McAndrews, 1973; Moore and Webb, 1978; Richard, 1970). For each sample, we counted a minimum of 300 pollen grains of terrestrial taxa (excluding spores) to obtain the most representative count of pollen types based on rarefaction curves (Birks and Line, 1992; Djamali and Cilleros, 2020). We constructed pollen diagrams with the R package *Rioja* (Juggins and Juggins, 2020) and showed only the taxa with percentages higher than 0.1%. Pollen assemblage zones (PAZ) were calculated based on the constrained incremental sum of squares (CONISS) method (Grimm, 1987).

2.4.7 Biodiversity indices

To characterize vegetation evolution, we computed biodiversity indices at each cm on macro-remains and sedaDNA data from both lakes, and on pollen data from Lake Perché. We used the ‘*hillR*’ R package (Li, 2018) to calculate Hill’s N2 index (Hill, 1973) as follows:

$$N2 = \left(\sum_{i=1}^R p_i^2 \right)^{-1} \quad (\text{Eq. 1})$$

where R is the number of species and p_i is the relative abundance of the i th species. N2 is recommended to estimate the alpha biodiversity, which corresponds to the diversity within each sediment sequence (Birks *et al.*, 2016). N2 corresponds to the effective number of dominant or highly abundant species present in a community (here, a sample) (Chao *et al.*, 2021), while rare species contribute almost nothing to the sum (Birks *et al.*, 2016), so higher N2 values correspond to higher biodiversity. We also assessed species evenness for each sample with the ‘*vegan*’ package (Oksanen *et al.*, 2022). We used the Shannon diversity index divided by its maximum value as an evenness indicator as follows:

$$E = \frac{-\sum_{i=1}^q p_i \log p_i}{\log q} \quad (\text{Eq. 2})$$

where p_i is the proportion of taxon i , and q is the number of taxa in the sample (Mortensen *et al.*, 2011). Low evenness values usually indicate high interspecific competition or the dominance of a single taxon or a few taxa in a plant assemblage.

2.4.8 Fire history reconstruction

For each 0.5-cm sediment slice, we used 1 cm³ from the center of the sample to proceed to the chemical treatment. We added hexametaphosphate (NaPO₃)₆, potassium hydroxide (KOH) and sodium hypochlorite (NaClO) before agitating the sample for at least 24 hours to deflocculate the organic matter. We then sieved the solution through a 160-µm mesh and proceeded to charcoal sorting under a dissecting microscope.

We used the WinSEEDLE TM image analysis software (Regents Instruments Inc., <https://regent.qc.ca/>, August 2021) to measure particle area and number. Fire events were identified with the CharAnalysis software v1.1 (Higuera *et al.*, 2008; <http://CharAnalysis.googlepages.com>) that decomposes the charcoal accumulation rates (mm² cm⁻² year⁻¹) into peaks and a low-frequency signal (noise) using a robust Lowess with a 200-year window width. Peaks were then identified as either fire or non-fire events based on a Gaussian mixture model (99th percentile threshold). Fire frequency (FF – number of fires per 1000 years) and peak magnitude were computed. For each fire event identified with CharAnalysis, we used the charcoal size distribution method (CSD) (Asselin and Payette, 2005; Oris *et al.*, 2014a; Remy *et al.*, 2018) to determine whether the fire was local (within the paleo-island watershed) or regional. More details can be found in Vogel *et al.* (2023).

2.5 Results

2.5.1 Age-depth models

The age-depth models present a similar linear trend, with mean sedimentation rates of 44 and 53 yr cm⁻¹ for Lakes Perché and Despériers, respectively. Basal ages were at or close to the transition with silt for both lakes. The organic sequences spanned from 9,657 to 6,503 cal. yr BP for Lake Perché (Fig. 2.2a) and from 10,060 to 6,850 cal. yr BP for Lake Despériers (Fig. 2.2b).

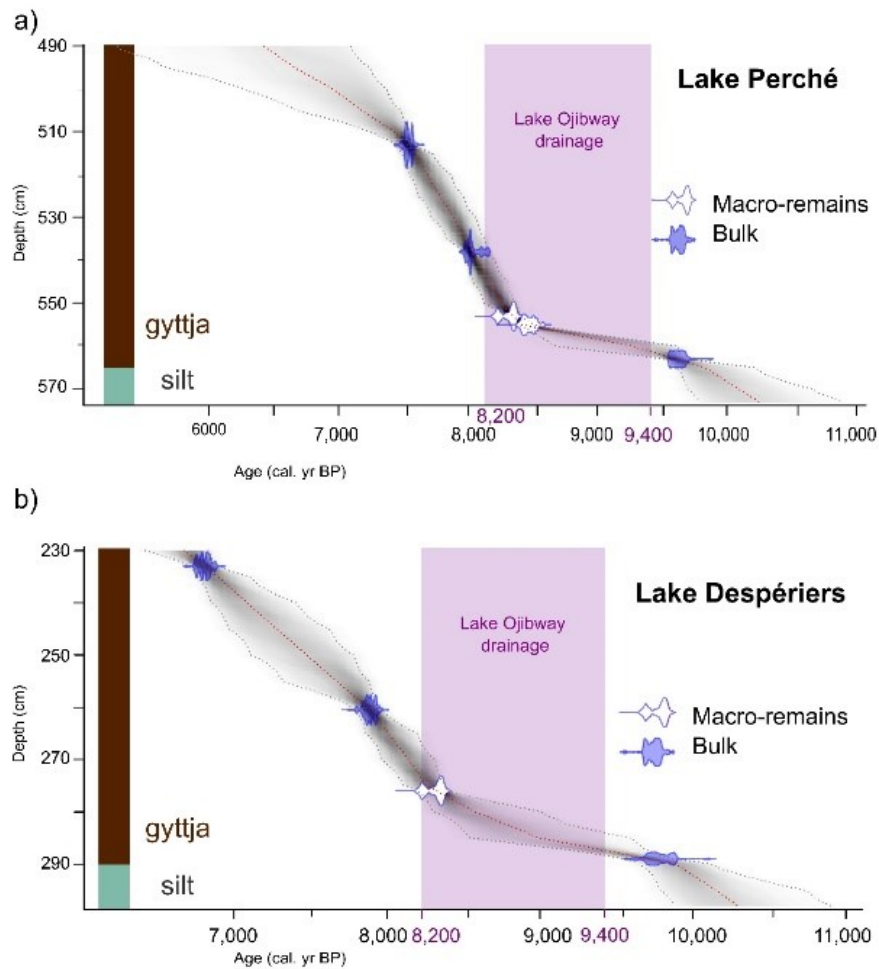


Figure 2.2. Calibrated age-depth models based on the radiocarbon dates (Table 2.2) obtained from basal sediments (brown = organic sediments and olive-grey = mineralogic sediments) at a) Lake Perché and b) Lake Despériers. The purple rectangle illustrates the period when proglacial Lake Ojibway level decreases and started to liberate landscape until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

2.5.2 Plant macro-remains: local vegetation establishment

The macro-remains diagram for Lake Perché ranged from 9,680 to 7,500 cal. yr BP and is divided into three macro-remains assemblage zones (PMAZ) with transitions around 8,380 and 7,880 cal. yr BP (Fig. 2.3a).

PMAZ 1 (ca 9,680 – ca 8,380 cal. yr BP): Low diversity was found in PMAZ 1 compared to PMAZ 2 and PMAZ 3. The earliest vegetation macro-remains identified were *Larix laricina* needles around 9,520 cal. yr BP, followed by *Sphagnum* sp. fragments around 9,420 cal. yr BP, and a Cyperaceae fragment ca 8,700 cal. yr BP. Other macro-remains found were two unidentified needles ca 9,480 and 9,240 cal. yr BP, bark fragments ca 9,380 cal. yr BP, bryophyte fragments ca 9,180 cal. yr BP, and bark and vascular elements after 9,000 cal. yr BP (Fig. 2.3a).

PMAZ 2 (ca 8,380 – 7,880 cal. yr BP): *Larix laricina*, *Sphagnum* sp. and bryophytes remained present in PMAZ 2. More taxa of conifer and deciduous trees were found, including *Picea mariana* ca 8,400 cal. yr BP, *Betula* spp. (three taxa possible) ca 8,380 cal. yr BP, *Abies balsamea* ca 8,280 cal. yr BP, *Pinus banksiana* ca 8,220 cal. yr BP, and *Picea glauca* ca 8,190 cal. yr BP. The first shrubs to be recorded were *Alnus* spp. (two taxa possible) ca 8,350 cal. yr BP, followed by *Empetrum nigrum* and *Salix* sp. ca 8,200 cal. yr BP, *Chamaedaphne* sp. or *Vaccinium* sp. ca 8,180 cal. yr BP, and *Rubus* sp. ca 8,050 cal. yr BP. Cyperaceae fragments were identified at the transition between PMAZ 1 and PMAZ 2, then Poaceae were found ca 8,290 cal. yr BP, followed by *Dryas integrifolia* ca 8,200 cal. yr BP, *Epilobium* sp. and *Selaginella selaginoides* ca 8,000 cal. yr BP, and *Rynchospora* sp. ca 7,940 cal. yr BP. *Bryum* sp., *Dicranum* sp. and

bryophytes (type bryale) appeared at the transition between PMAZ 1 and PMAZ 2 ca 8,380 cal. yr BP. Aquatic plant fragments were found around 8,220 cal. yr BP, i.e., *Naias* sp. seeds (Fig. 2.3a).

PMAZ 3 (ca 7,880 – 7,500 cal. yr BP): Needles of *Larix laricina*, *Picea* spp. (2 taxa possible), *Betula* sp. and *Pinus banksiana* (more frequent than in PMAZ 2) were still found in PMAZ 3, but no *Abies balsamea* macro-remain was recorded. *Alnus* sp., *Rubus* sp. and *Juniperus* sp. were also found, while for the herbs, only Poaceae remained in PMAZ 3. For the bryophytes, no *Bryum* sp. was recorded, and concerning the aquatic taxa, Cyperaceae and *Naias* sp. remained present, and *Chara* sp. was first recorded ca 7,720 cal. yr BP.

The macro-remains diagram for Lake Despériers ranged from 10,050 to 6,800 cal. yr BP and is also divided into three macro-remains assemblage zones (DMAZ) with transitions around 8,500 and 7,300 cal. yr BP (Fig. 2.3b).

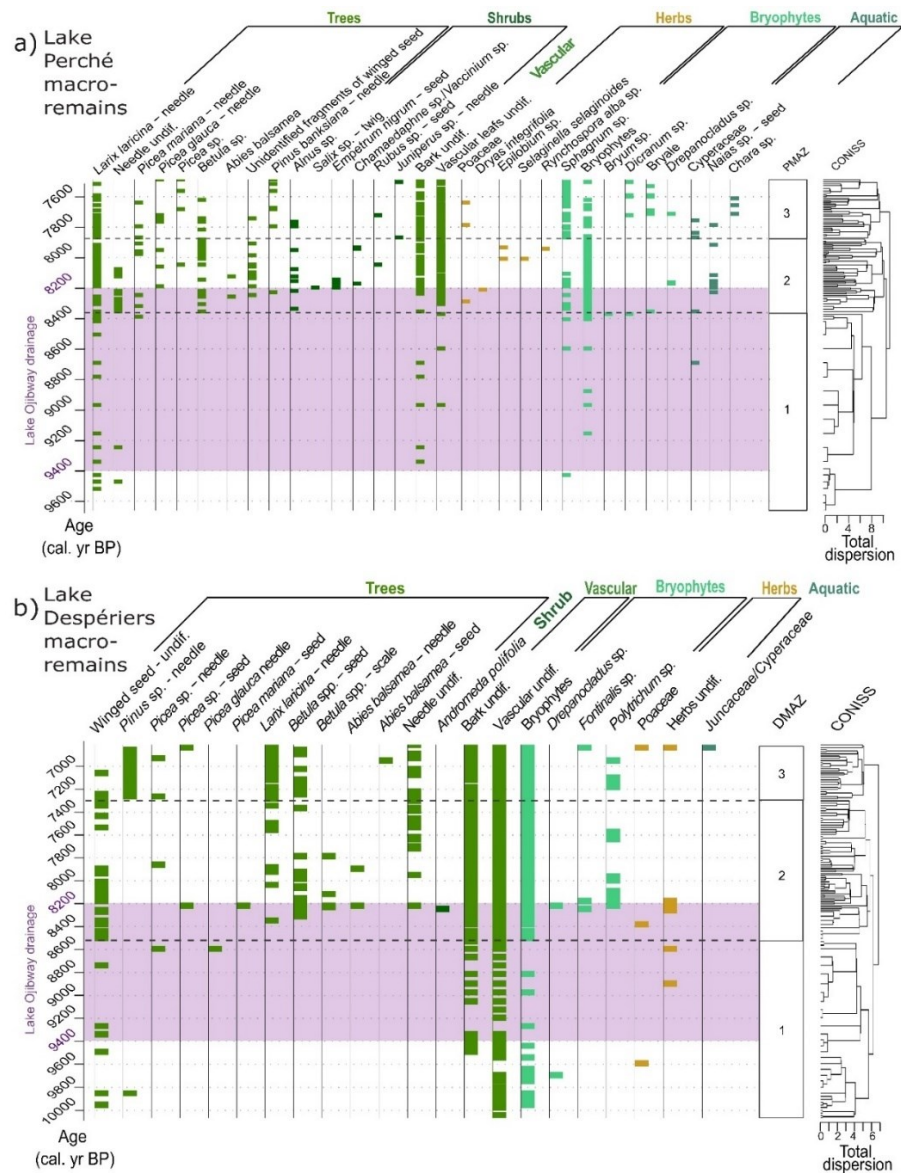


Figure 2.3. Macro-remains presence at different sampling depths in the Lake Perché (a) and Lake Despériers (b) sediment sequences. Taxa are organized by groups and by order of appearance. The macro-remains assemblage zones based on CONISS are shown on the right. The purple-shaded area indicates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

DMAZ 1 (10,050 – 8,500 cal. yr BP): As was the case for PMAZ 1, DMAZ 1 has lower diversity than DMAZ 2 and DMAZ 3. The earliest macro-remain identified was a *Pinus* sp. needle ca 9,850 cal. yr BP, followed by *Picea glauca* and *Picea* sp. needles ca 8,600 cal. yr BP. Bryophyte fragments were first recorded ca 9,900 cal. yr BP, and *Drepanocladus* sp. was identified ca 9,700 cal. yr BP. Poaceae fragments were found ca 9,650 cal. yr BP and herbs ca 8,900 cal. yr BP (Fig. 2.3b).

DMAZ 2 (8,500 – 7,300 cal. yr BP): *Larix laricina* was recorded ca 8,350 cal. yr BP, *Betula* spp. (three taxa possible) ca 8,320 cal. yr BP, *Abies balsamea* and *Picea* sp. needles ca 8,220 cal. yr BP, and the shrub *Andromeda polifolia* var. *latifolia* ca 8,230 cal. yr BP. Bryophytes *Drepanocladus* sp. and *Fontinalis* sp. and *Polytrichum* sp. were recorded around 8,200 cal. yr BP, but only *Polytrichum* sp. remained present thereafter. Poaceae fragments were found ca 8,390 cal. yr BP and herbs fragments ca 8,300 cal. yr BP (Fig. 2.3b).

DMAZ 3 (7,300 – 6,800 cal. yr BP): In addition to the tree species already recorded in DMAZ 2 (*Larix laricina*, *Betula* sp., *Abies balsamea* and *Picea* sp.), *Pinus* sp. needles were continuously recorded in DMAZ 3 and characterized the transition between DMAZ 2 and DMAZ 3. *Andromeda polifolia* and *Drepanocladus* sp. were not recorded, but a fragment of aquatic Juncaceae or Cyperaceae was first recorded ca 6,800 cal. yr BP (Fig. 2.3b).

2.5.3 SedaDNA: local vegetation and fungi dynamics

A total of six and 17 vascular plant taxa and three and six fungi taxa were identified with the sedaDNA metabarcoding at Lake Perché and Lake Despériers, respectively (Fig. 2.4). While we could not perform cluster analyses on the sedaDNA data as we only sampled three or five levels in each sediment core, we can still have a glimpse of the community dynamics of plants and fungi at each lake.

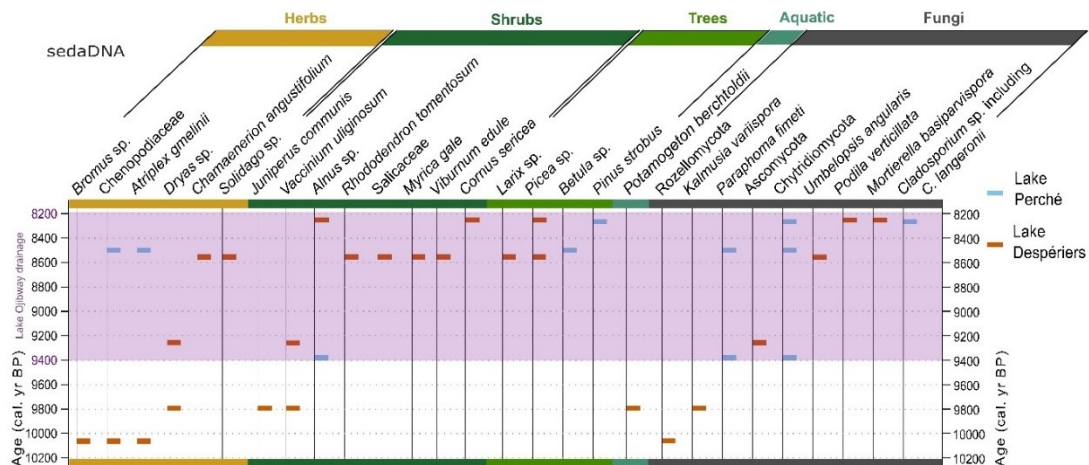


Figure 2.4. SedaDNA record for Lake Perché (blue) and Lake Despériers (orange) for both vascular plants and fungi primers based on the age-depth models. The purple-shaded area indicates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

At Lake Perché, the earliest taxa identified with sedaDNA ca 9,380 cal. yr BP are *Alnus* sp., a pioneer shrub species, and Chytridiomycota fungi including *Paraphoma fineti*. Then, ca 8,500 cal. yr BP, some herb taxa were identified: *Chenopodiaceae* and *Atriplex gmelinii*, with *Betula* sp. and the same fungi taxa as at the previous level. Then,

ca 8,270 cal. yr BP, *Pinus strobus* was identified along with Chytridiomycota and ascomycetes of the genus *Cladosporium*, including *Cladosporium langeronii*.

At Lake Despériers, the first taxa identified ca 10,060 cal. yr BP were herbs (*Bromus* sp., Chenopodiaceae and *Atriplex gmenilii*), along with a fungus taxon within the Rozellomycota. Then, ca 9,800 cal. yr BP, *Dryas* sp., *Juniperus communis* and *Vaccinium uliginosum* were identified along with the aquatic taxon *Potamogeton berchtoldii* and the fungus *Kalmusia variispora*. Then, ca 9,250 cal. yr BP, *Dryas* sp., *Vaccinium uliginosum* and sequences belonging to taxonomically unassigned ascomycetes were detected. Later, ca 8,550 cal. yr BP, herb taxa were identified (*Chamerion angustifolium* and *Solidago* sp.), along with shrubs (*Rhododendron tomentosum*, Salicaceae, *Myrica gale* and *Viburnum edule*). Tree taxa were also identified (*Larix* sp. and *Picea* sp.). The Zygomycete *Umbelopsis angularis* was identified, a taxon within the Mucorales, which include a high diversity of decayers from a wide range of forest ecosystems. In the most recent level, ca 8,250 cal. yr BP, *Alnus* sp. and *Cornus sericea* were found, along with *Picea* sp. and the fungus *Podila verticillata*, within the Mucorales (Zygomycete), as well as another saprotroph (Fig. 2.4).

2.5.4 Pollen analysis: local and regional vegetation dynamics

A total of 48 terrestrial taxa were identified in the Lake Perché sequence, with a single pollen grain remaining unidentified (ANNEX F). Arboreal pollen (AP), including trees and shrubs, dominated the pollen assemblages and represented on average 93% of

the taxa identified (from 89 to 97%). The pollen diagram was divided into five pollen assemblage zones (PAZ) (Fig. 2.5).

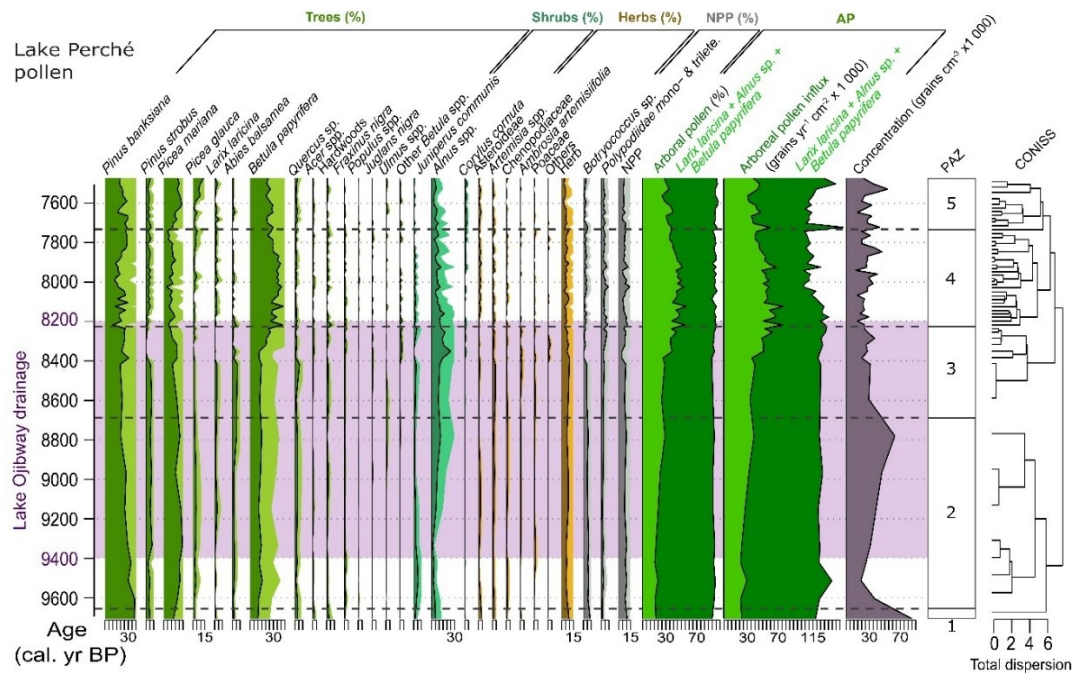


Figure 2.5. Pollen percentages and influx for Lake Perché. NPP = non-pollen palynomorphs; AP = arboreal pollen; PAZ = pollen assemblage zones based on CONISS clustering. See ANNEX F for more details on pollen group formation. The purple-shaded area indicates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

PAZ 1 (9,680- 9,650 cal. yr BP): The first pollen assemblage zone was quite short and was dominated by *Pinus banksiana*, whose concentration was maximal at the time. *Picea glauca*, *Betula papyrifera*, herbs and NPP also had high percentages, and pollen concentration was maximal in PAZ 1 (90,000 grains cm⁻³).

PAZ 2 (9,650-8,690 cal. yr BP): The second pollen assemblage zone was co-dominated by *Pinus banksiana* (decreasing) and *Picea mariana* (maximal). Arboreal pollen (AP) percentage and influx were high and steady. *Betula papyrifera*, herbs and NPP also had high percentages. Pollen grains identified as *Juniperus communis* reached their maximum in this zone, *Pinus strobus* and *Larix laricina* were also present. Pollen concentration decreased until 9,500 cal. yr BP and then increased, while *Alnus* spp. increased in the second part of PAZ 2.

PAZ 3 (8,690 – 8,220 cal. yr BP): *Pinus banksiana*, stable with a peak ca 8,390 cal. yr BP co-dominated PAZ 3 with *Alnus* spp., which peaked at the same time. *Picea mariana* (decreasing), *Betula papyrifera* (increasing) and herbs also had high percentages. Some tree taxa like *Larix laricina*, *Pinus strobus* and *Abies balsamea* were present at the beginning of PAZ 3 and decreased around 8,390 cal. yr BP. NPP and AP percentage and influx reached their minimum (ca 4 and 66%, respectively) at that time. Pollen concentration remained stable.

PAZ 4 (8,220 - 7,730 cal. yr BP): *Betula papyrifera* reached its maximum in PAZ 4 and then decreased after 7,850 cal. yr BP. It co-dominated the zone with *Pinus banksiana* increasing after 7,850 cal. yr BP. *Picea mariana* and *Alnus* spp. decreased in PAZ 4 compared to PAZ 3. *Larix laricina*, *Pinus strobus*, herbs and NPP remained stable.

PAZ 5 (7,730 – 7,440 cal. yr BP): PAZ 5 was co-dominated by *Picea mariana* (increasing), *Betula papyrifera* (decreasing) and *Pinus banksiana*. *Picea glauca* and *Corylus cornuta* increased, and *Alnus* spp., NPP and herbs had high percentages. AP, both percentage and influx, increased and reached maximum values. *Larix laricina*, *Abies balsamea* and *Pinus strobus* remained stable (Fig. 2.5).

2.5.5 Biodiversity indices: intra-core diversity (alpha diversity)

Lakes Perché and Despériers presented similar diversity trends for macro-remains, with an increase of Hill's N_2 from the basal part of the sequence until 8,250 and 8,100 cal. yr BP, before slightly decreasing until the end of the sequences (Fig. 2.6). At Lake Perché, the N_2 values for pollen showed a different trend with an increase until 8,900 cal. yr BP and a decrease until 8,100 cal. yr BP and a slight increase until the end of the record. At Lake Despériers, SedaDNA diversity first increased and then decreased at the beginning of the sequence. Then, both sedaDNA records increased until 8,500 and 8,600 cal. yr BP for Lakes Perché and Despériers, respectively, and then decreased until ca 8,200 cal. yr BP. The evenness trends for macro-remains and sedaDNA were similar to their diversity trends, while pollen evenness remained somewhat stable (Fig. 2.6).

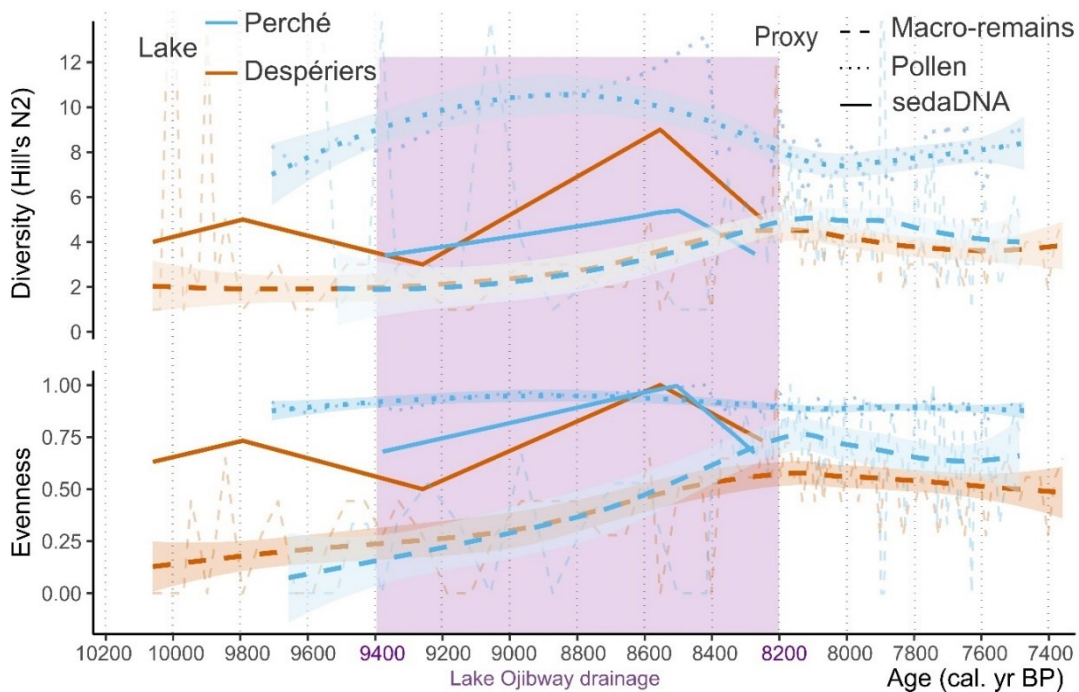


Figure 2.6. Biodiversity indices: Hill's N2 for Lake Perché (blue) and Lake Despériers (orange) for the macro-remains (dashed line), pollen (dotted line) and sedaDNA (solid line), and their respective evenness. The purple-shaded area indicates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

2.5.6 Fire history

Fire frequencies (FF) differed between lakes. At Lake Perché, FF first decreased until 8,600 cal. yr BP, from 10 to 5 fires 1000 years⁻¹, then increased back until 7,500 cal. yr BP up to 9 fires 1000 years⁻¹, before decreasing again until the end of the record ca 6,500 cal. yr BP when it reached its minimum (4 fires 1000 years⁻¹) (Fig. 2.7a). At Lake Despériers, FF remained relatively stable between 7 and 8 fires 1000 years⁻¹ (Fig. 2.7b). Charcoal concentrations were generally higher at Lake Despériers than at

Lake Perché. CharAnalysis detected 21 and 25 fire events at Lakes Perché and Despériers, respectively (Fig. 2.7).

Among these, 13 and 11 events were identified as local fires with the charcoal size distribution (CSD) method at Lake Perché and Lake Despériers, respectively (Fig. 2.7). The earliest local fire at Lake Perché was detected ca 8,360 cal. yr BP and corresponded to the maximal values of charcoal concentration and charcoal influx (ANNEX D). Other fire events occurred after the final drainage of Lake Ojibway (Fig. 2.7a; ANNEX D). The earliest local fire event recorded at Lake Despériers occurred ca 9,820 cal. yr BP, i.e., 400 years before the level of Lake Ojibway started to decrease. Six other local fire events occurred at the site while the level of Lake Ojibway was progressively decreasing, and three after final drainage (Fig. 2.7b).

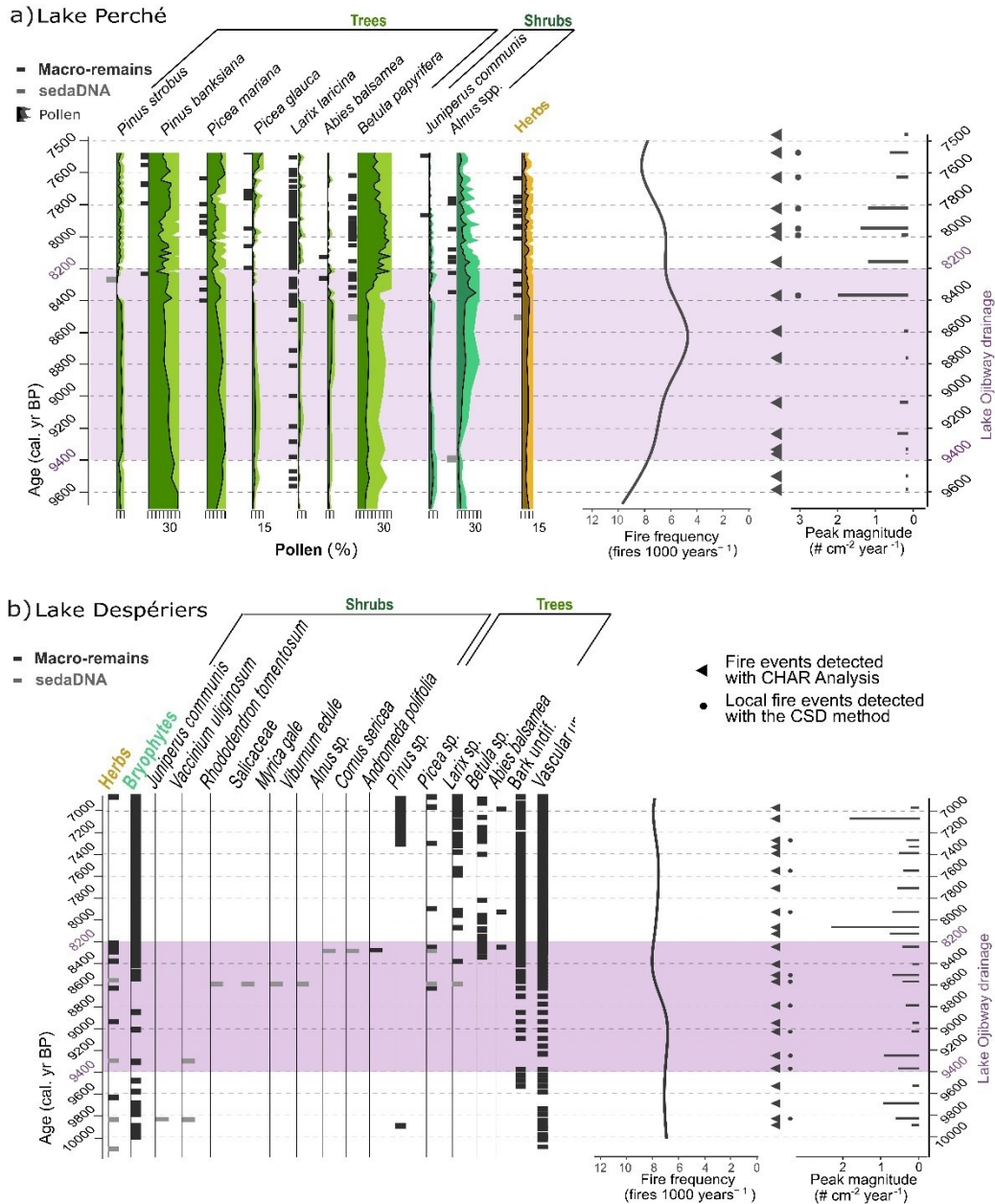


Figure 2.7. Summarized results of the vegetation and fire dynamics at a) Lake Perché and b) Lake Despériers, with pollen for Lake Perché and for both lakes: macro-remains (black) and sedaDNA (grey) records of main taxa identified. The purple-shaded area illustrates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

2.6 Synthesis

2.6.1 Pre-afforestation phase (10,000-9,500 cal. yr BP)

Both lakes present a first phase during which no trees and few plants were recorded, and during which biodiversity and species evenness were generally lower than in later periods. No fire was recorded at Lakes Perché and Despériers during the afforestation phase, likely because of its short duration, and because of the low biomass present.

At Lake Perché, the pre-afforestation phase lasted from ca 9,700 to ca 9,500 cal. yr BP and no plant macro-remain was recorded (Fig. 2.8). Pollen concentration was high, suggesting an open landscape on the paleo-island, further supported by high values for herbs, the presence of heliophilous shrubs like *Juniperus* sp. (Richard, 1980), and long-distance pollen dispersers like *Pinus* spp.

At Lake Despériers, the pre-afforestation phase began earlier and lasted from ca 10,060 to ca 9,850 cal. yr BP (Fig. 2.8). Only unidentified plant fragments and herb DNA were recorded. Rozellomycota DNA was identified, from a lineage encompassing poorly specific parasitic fungi sometimes found in anoxic waters and ice-covered lakes (Aitken *et al.*, 2008; Rojas-Jimenez *et al.*, 2017). *Kalmusia variispora* was also present, a parasite fungus of ligneous plants such as *Alnus* sp., *Larix* sp. and *Salicaceae* (von Hippel *et al.*, 2021).

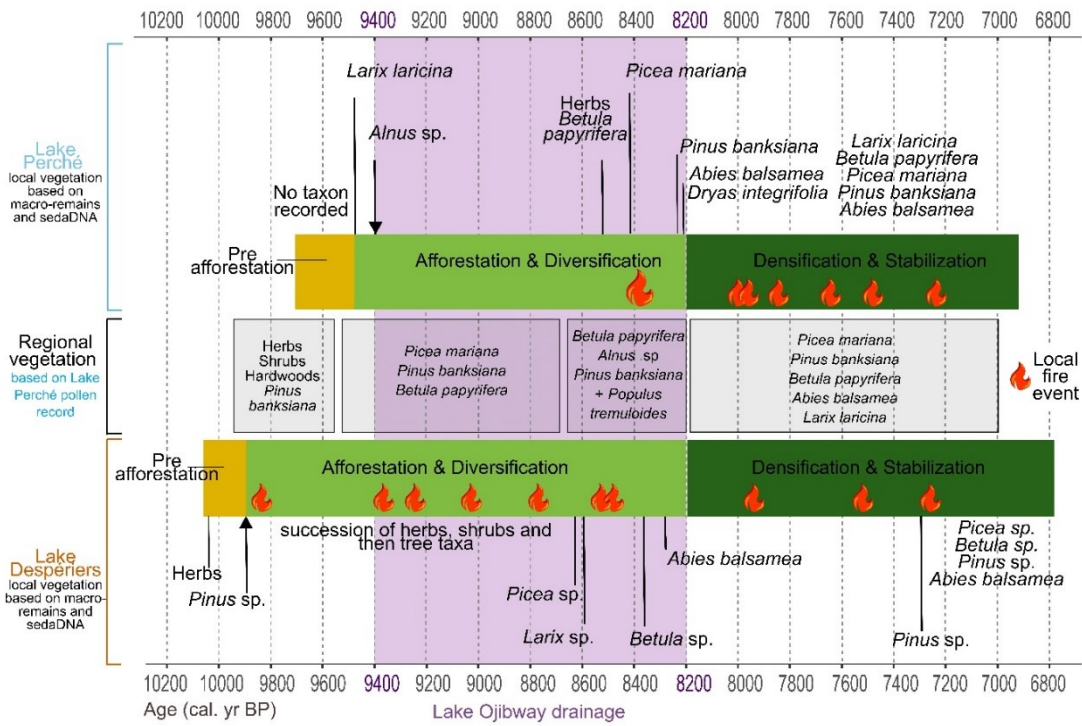


Figure 2.8. Chronological representation of the main colonization phases on the studied paleo-islands. The purple-shaded area indicates the period when the level of proglacial Lake Ojibway gradually decreased until its final drainage ca 8,200 cal. yr BP.

2.6.2 Afforestation and diversification phase (9,500 – 8,200 cal. yr BP)

The afforestation phase was characterized at both sites by an increase in plant diversity and species evenness relative to the previous phase. At Lake Perché, *Larix laricina* was first recorded (macro-remain) ca 9,500 cal. yr BP, accompanied by *Alnus* sp. (Fig. 2.8), suggesting humid conditions (Johnston, 1990). Some vascular and bryophyte taxa were sporadically recorded. The identified fungi DNA further points to

a disturbed and cold environment where organic matter started to accumulate. Chytridiomycota fungi are mostly aquatic and associated with plants or animals, either as parasites or decayers (Lepère *et al.*, 2019; Rojas-Jimenez *et al.*, 2017; Shearer *et al.*, 2007). The presence of herb pollen, the high *Pinus* spp. pollen percentages, and the presence of *Paraphoma fimeti*, a fungi endophyte of various gymnosperm species and a parasite of *Pinus* sp. pollen grains (Wurzbacher *et al.*, 2014), all suggest an open landscape dominated by herbs with scattered trees. No local fire was recorded at Lake Perché during the afforestation phase.

At Lake Despériers, the afforestation phase started with *Pinus* sp. locally recorded ca 9,900 cal. yr BP, along with several unidentified winged seeds (Fig. 2.8), suggesting a drier environment than at Lake Perché. The presence of *Dryas* sp. suggests the environment was still somewhat cold. The earliest local fire was recorded ca 9,820 cal. yr BP, followed by six other local fires until 8,500 cal. yr BP. They were probably low-severity surface fires (Schulze *et al.*, 2005) as the charcoal peak magnitude was low. Herbs, and then shrubs and associated fungi increased until ca 9,250 cal. yr BP, and other tree species (*Picea* sp. and *Larix* sp.) established ca 8,550 cal. yr BP with their associated saprophytes. The Zygomycete *Umbelopsis angularis* was also detected ca 8,550 cal. yr BP. This taxon is part of the Mucorales, which include a high diversity of decayers from a wide range of forest ecosystems with cold and disturbed soils (Sukdeo *et al.*, 2018), sometimes associated with *Picea* spp. and *Pinus* spp. roots (Lindahl *et al.*, 2007; Meyer and Gams, 2003).

2.6.3 Forest densification and stabilization (8,200 – 7,000 cal. yr BP)

Following the afforestation phase, the watersheds around Lakes Perché and Despériers experienced densification and stabilization. *Betula papyrifera* and *Abies balsamea*, two species emblematic of the boreal mixedwoods, established during this period at both sites, before the final drainage of Lake Ojibway (Fig. 2.8). *Pinus* sp., *Picea* sp. and *Larix laricina* were still abundant, and the vegetation was similar to what can be observed currently around both lakes (Table 2.1). Decayer fungi were still present at both sites (*Chytridiomycota*, *Cladosporium langeronii*, *Podila verticillata* and *Mortierella basiparvispora*). The pollen and macro-remain records show higher correspondence during this phase, suggesting that local and regional vegetations became similar. Forest fires continued to occur around Lake Despériers, and fires were recorded at Lake Perché as well. High peak magnitude could indicate that crown fires occurred in response to increased biomass and tree cover. Fire frequencies were similar, suggesting that conditions converged toward mesic conditions at both sites.

2.7 Discussion

2.7.1 Early vegetation establishment: differences between paleo-islands and nearby lowland sites

Both paleo-islands recorded a tundra-like pre-afforestation phase which has not been recorded at nearby lowland sites where vegetation colonization either started with the direct development of the boreal mixedwoods or first went through a quick open

forest phase (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Liu, 1990; Paillard *et al.*, 2023; Richard, 1980; Terasmae and Anderson, 1970). Open forests were recorded on paleo-islands starting from ca 9,500 cal. yr BP, followed by the establishment of the boreal mixedwoods ca 8,500 cal. yr BP. Hence, when proglacial Lake Ojibway completely drained ca 8,200 cal. yr BP, the paleo-islands already harbored full fledged boreal mixedwoods which could rapidly colonize the newly liberated lowlands. *Populus* spp. were recorded at most of the lowland sites during the afforestation phase (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Liu, 1990; Paillard *et al.*, 2023; Richard, 1980), but apparently not on the studied paleo-islands. This could be due to the fragility of *Populus* pollen grains and macro-remains (Dark, 2023) and does not necessarily entail absence.

2.7.2 Proxy complementarity

Our study confirmed the necessity of using a multi-proxy approach to vegetation reconstruction, as very few genera were recorded by all proxies (pollen, macro-remains, sedaDNA) in each core (ANNEX G). Proxy complementarity allowed us to detect more taxa from local and regional sources (Fracasso *et al.*, 2022; Garcés-Pastor *et al.*, 2019; Jørgensen *et al.*, 2012; Parducci *et al.*, 2019; Pedersen *et al.*, 2013). Even if pollen grains (indicators of both local and regional vegetation) contain DNA, they represent only a small proportion of the sedaDNA extracted from sediment cores (Capo *et al.*, 2021). In addition, while sedaDNA and macro-remains are both proxies of local vegetation, they do not necessarily allow to detect the same species assemblages (Capo *et al.*, 2021). Moreover, sedaDNA analysis allows to detect taxa

that do not produce pollen and whose macro-remains are too small to be found in sedimentary records, such as fungi (Talas *et al.*, 2021). Our analyses indeed revealed the presence of several fungal taxa within the lineages Chytridiomycota, Zygomycota and Ascomycota. Strikingly, the metabarcoding analysis did not detect the presence of mycorrhizal fungi, despite their ubiquitous presence in boreal plant communities and their potential to species-rich communities dominated by basidiomycetes (Nagati *et al.*, 2018). This may be due to fragile structures, like basidiomycetes spores, not being conserved in lake sediments (Crossay *et al.*, 2018), compared to highly resistant and water-adapted Oospores, Zygosporangia and pigmented ascospores (Wyatt *et al.*, 2013). Macro-remains and sedaDNA also allowed us to detect the local presence of *Larix laricina*, whose pollen is poorly conserved in sediments (Sjögren *et al.*, 2008). This proved to be important, as *Larix laricina* was the first tree species to colonize one of the studied paleo-islands and appeared to play a key role in the early stages of afforestation.

Another advantage of the multi-proxy approach is that it allows for a more precise interpretation of vegetation signals at different scales. For example, an increase of *Betula papyrifera* pollen percentages matched the first records of this species' macro-remains, indicating that earlier lower pollen percentages represented long-distance dispersal. A similar finding was reported from nearby sites (Ali *et al.*, 2008; Liu, 1990; Paillard *et al.*, 2023). Although it is known that a sharp increase in pollen records can indicate local establishment of a species (Davis, 1981), validation with macro-remains allows to pinpoint a more precise threshold to infer local presence. For some taxa (*Picea* spp. and *Pinus* spp.), macro-remains were found at a time when their pollen percentages actually decreased (8,900 cal. yr BP). This apparent contradiction can be explained by forest densification at the time which blocked some of the pollen input

of long-distance dispersers such as *Picea* and *Pinus*. This suggests that the regional pollen signal became proportionally less important than the local pollen signal. Local vegetation increase is further supported by the increased diversity of sedaDNA and macro-remains.

2.7.3 Soil and fire dynamics on paleo-islands

Macro-remains, pollen, sedaDNA, and biodiversity indices reveal progressive vegetation establishment on the paleo-islands, first with a treeless tundra-like phase when organic matter started to accumulate, followed by an open forest which later transitioned to a denser forest akin to the current boreal mixedwoods found in the area. Progressive vegetation densification likely led to soil stabilization, as suggested by a decrease in geochemical proxies of soil erosion on the paleo-islands (Vogel et al., 2023). Soil stabilization following postglacial afforestation was also recorded in other boreal and subalpine environments (Baig and Gavin, 2023; Bradshaw *et al.*, 2000; Magyari *et al.*, 2014; Myrstener *et al.*, 2021; Schwörer *et al.*, 2014).

Fire dynamics differed on the two studied paleo-islands, resulting in different vegetation development trajectories, which both ultimately culminated as the boreal mixedwoods that are typical in the region today. At Lake Perché, no local fire was recorded during the first ca 1,300 years of vegetation history, which explains the long-term persistence of an open forest dominated by *Larix laricina* and *Alnus* sp., which are known to be ill-adapted to fire and rather associated with wet environments (Schirmermeister *et al.*, 2016). Then, after the first local fire occurred ca 8,400 cal. yr BP,

fire-adapted taxa also appeared (*Pinus banksiana.*, *Picea mariana*, *Betula papyrifera*). This introduced diversity to the system, as reflected by the increase in Hill's N2 at the time. Fires have previously been shown to trigger changes in plant communities (Remy *et al.*, 2017; Yeboah *et al.*, 2016). The relatively high proportion of *Betula papyrifera* kept fire frequencies relatively low, allowing the establishment of late-successional species such as *Abies balsamea*.

At Lake Despériers, fires occurred at the beginning and throughout the afforestation phase, which explains why open *Pinus banksiana* forests dominated the landscape for ca 1,400 years. *Pinus banksiana* is a well-known fire-adapted species, whose postglacial migration was shown to depend on fire occurrence (Asselin *et al.*, 2003). This is why it occurred early at Lake Despériers, but much later at Lake Perché. Then, after ca 8,500 cal. yr BP, the environment around Lake Despériers became wetter, as indicated by increased bryophytes. Higher humidity resulted in a slight decrease in fire frequency and concomitant increase in diversity (higher values of Hill's N2), including tree species less adapted to fire such as *Abies balsamea*.

2.8 Conclusion

Using a multi-proxy approach, we recorded for the first time a pre-afforestation phase at the beginning of the vegetation colonization process in the Abitibi region, which appears to be exclusive to paleo-islands. This confirmed our hypothesis that paleo-islands recorded progressive vegetation establishment, including an initial tundra-like non-arboreal phase. We also showed that while the two paleo-islands we studied

followed different vegetation development trajectories (notably influenced by different fire histories), both ended with the development of boreal mixedwoods earlier than in the adjacent lowlands, in line with our second hypothesis. The complementarity of the proxies we used (pollen, macro-remains, sedaDNA, charcoal) allowed us to decipher how the paleo-islands were instrumental to the rapid colonization of the lowlands by boreal mixedwoods after the final drainage of proglacial Lake Ojibway.

2.9 Acknowledgements

This research received funding from Mitacs Acceleration and the Aiguebelle National Park (ANP) [grant number IT25924]. We thank Thibaut Petry and his team from ANP for their help and support. We also thank Mary Roblès, Boris Flotterer, Raphael Chavardès, Dorian Gaboriau, Raynald Julien and Danielle Charron for their help with fieldwork and data processing. We are grateful to Nils Ambec and Alayn Larouche for their help to identify plant macro-remains and Pierre J.H. Richard and his former collaborators for their help with the pollen grains identification. We also thank Alexandra Rouillard for her expertise in sedaDNA analysis and Jean J. Veillette for his constructive discussions and observations. This is an IRN Cold Forests collaborative work and an ISEM contribution.

2.10 Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest associated with this work.

2.11 Authors contributions

Marianne Vogel, Adam Ali, Hugo Asselin and Yves Bergeron performed the fieldwork. Marianne Vogel, Cécile Latapy and Sabrina Leclercq collected the charcoal data. Marianne Vogel and Hugo Asselin performed the CSD method analysis. Marianne Vogel, Cécile Latapy, Sabrina Leclercq and Adam Ali collected the macro-remains and charcoal data. Marianne Vogel collected the pollen and sedaDNA. Marianne Vogel and Sébastien Joannin performed the pollen analysis and identified pollen grains. Marianne Vogel, Mebarek Lamara and Franck Richard performed the sedaDNA analyses. All authors contributed to the drafting of the manuscript and gave final approval for publication.

2.12 Data availability statement

All data sources are freely available at <https://data.mendeley.com/datasets/scfi66rg46/draft?a=3ff3a68d-0207-4379-ad93-7270113ccb54>

CHAPITRE 3
POSTGLACIAL VEGETATION MIGRATION FACILITATED BY OUTPOSTS ON
PROGLACIAL LAKE ISLANDS IN EASTERN NORTH AMERICA

Marianne F.S. Vogel^{1,2}, Adam A. Ali², Sébastien Joannin², Yves Bergeron^{1,3} Hugo Asselin⁴

¹ Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada, Canada;

² ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France;

³ Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada;

⁴ École d'études autochtones, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada.

Dans ce chapitre soumis à *Quaternary Sciences Advances*, nous avons comparé différents scénarios de colonisation et les taux de migration associés pour déterminer si les paléo-îles ont bien joué le rôle d'avant-postes de colonisation proposé dans le chapitre 1.

3.1 Résumé

Objectif : Déterminer si la colonisation postglaciaire s'est produite comme un front sud-nord à partir de la marge méridionale d'un grand lac proglaciaire (Ojibway) ou si les îles du lac proglaciaire ont été colonisées en premier et ont servi d'avant-postes de migration pouvant expliquer le boisement rapide des plaines après le drainage final du lac proglaciaire.

Localisation : Québec, nord-est de l'Amérique du Nord.

Méthodes : Nous avons estimé la date d'arrivée des principaux taxons de la forêt boréale mixte actuelle dans (a) des sites méridionaux qui n'ont jamais été recouverts par le lac proglaciaire Ojibway, (b) des sites qui étaient des îles à l'intérieur du lac Ojibway et (c) des sites de plaines septentrionales qui ont été libérés après le drainage final du lac proglaciaire Ojibway. L'arrivée des taxons a été estimée par une forte augmentation du pourcentage de pollen ou par l'apparition de macro-restes dans les sédiments de petits lacs datés au radiocarbone. Nous avons ensuite comparé des scénarios de migration dans lesquels la colonisation s'est faite progressivement du sud vers le nord à partir de la marge méridionale du lac proglaciaire Ojibway et dans lesquels les paléo-îles du lac Ojibway ont d'abord été colonisées par dispersion à longue distance, devenant ainsi des sources de graines disponibles pour coloniser les sites des basses terres après le drainage final du lac Ojibway. Enfin, nous avons comparé les taux de migration des scénarios avec les capacités de dispersion moyennes actuelles des taxons étudiés.

Résultats : Les taux de migration estimés sans tenir compte des paléo-îles sont trop lents pour expliquer le boisement rapide observé à la suite du drainage final du lac proglaciaire Ojibway. Seuls les taux de migration estimés à partir des scénarios avec paléo-îles sont comparables à la capacité de dispersion moyenne actuelle des taxons de la forêt boréale mixte.

Principales conclusions : Les paléo-îles ont servi de relais lors de la migration postglaciaire, ce qui explique pourquoi les plaines ont été rapidement colonisées. Les plus grandes paléo-îles et les plus proches de la marge sud du lac proglaciaire ont été colonisées en premier, conformément à la théorie de la biogéographie insulaire.

Mots clés : Afforestation; Avant-postes de migration; Colonisation postglaciaire; Dispersion sur de longues distances; Lac proglaciaire; Théorie de la biogéographie insulaire.

3.2 Abstract

Aim: Determine if postglacial colonization occurred as a south-north front from the southern margin of a large proglacial lake (Ojibway) or if islands on the proglacial lake were colonized first and acted as migration outposts that could explain the rapid afforestation of the lowlands following the final drainage of the proglacial lake.

Location: Quebec, North-eastern North America.

Methods: We estimated the date of first arrival of the main taxa of the current boreal mixedwood forest (a) at southern sites never covered by proglacial Lake Ojibway, (b)

at sites that were islands within Lake Ojibway, and (c) at northern lowland sites that were liberated after the final drainage of proglacial Lake Ojibway. Taxa arrival was estimated as a sharp rise of the pollen percentage or as the occurrence of macroremains within the sediments of small lakes dated with radiocarbon. Then we compared migration scenarios where colonization occurred gradually from south to north from the southern margin of proglacial Lake Ojibway and where paleo-islands of Lake Ojibway were first colonized through long-distance dispersal, thus becoming sources of seeds readily available to colonize lowland sites after the final drainage of Lake Ojibway. Finally, we compared the migration rates from the scenarios with the current mean dispersal capacities of the studied taxa.

Results: The migration rates estimated without taking the paleo-islands into account are too slow to explain the rapid afforestation observed following the final drainage of proglacial Lake Ojibway. Only the migration rates estimated from the scenarios with paleo-islands were comparable to the current mean dispersal capacity of the boreal mixedwood taxa.

Main conclusions: Paleo-islands acted as stepping stones during postglacial migration, which explains why the lowlands were rapidly colonized. Larger paleo-islands and those located closer to the southern margin of the proglacial Lake were colonized first, in line with the theory of island biogeography.

Key words: Afforestation; Long-distance dispersal; Migration outposts; Postglacial colonization; Proglacial lake; Theory of island biogeography

3.3 Introduction

North American landscapes were shaped by the retreat of the ice sheets toward the north at the beginning of the Holocene (11,700 calibrated years before present, hereafter cal. yr BP). Eastern Canadian landscapes became free of ice, starting with the south ca 14,000 cal. yr BP until the last ice lenses melted in the north ca 6,000 cal. yr BP (Dalton *et al.*, 2020). Meltwater from receding ice sheets sometimes accumulated at their front and created so-called proglacial lakes (Carrivick and Tweed, 2013).

Proglacial lakes should have limited plant colonization of deglaciated areas. Yet, plant migration was actually faster than expected based on tree capacity to disperse, as revealed by ¹⁴C dates of vegetation arrival in deglaciated areas (Mack and Lonsdale, 2001; Myers *et al.*, 2004; Powell and Zimmermann, 2004). This phenomenon has been called Reid's paradox of rapid plant migration, after Clement Reid, a paleobotanist who first observed the phenomenon in Europe at the end of the 19th century (Clark *et al.*, 1998; Reid, 1899). Common hypotheses to explain rapid rates of postglacial migration are the existence of cryptic glacial refugia and long-distance dispersal events (Gavin *et al.*, 2014 ; Hao *et al.*, 2018 ; Napier *et al.*, 2020 ; Soltis *et al.*, 2006).

One of the largest proglacial lakes was Lake Ojibway, which covered western Quebec and eastern Ontario (two provinces of eastern Canada) between 10,570 and 8,200 cal. yr BP. It reached its maximal level ca 9,400 cal. yr BP (Veillette, 1994), before its level progressively lowered, which liberated more and more landscape before complete drainage into James Bay. A study conducted in western Quebec

showed that some of the islands within proglacial Lake Ojibway were colonized by vegetation, even forests, a few centuries before complete drainage of the proglacial lake (Vogel *et al.*, 2023). The islands were first colonized by herbaceous plants, then by open forests dominated by larch and/or pine, and then by forests typical of the current boreal mixedwoods, with balsam fir (*Abies balsamea*) and paper birch (*Betula papyrifera*), among others (Vogel *et al.*, submitted). Therefore, these “paleo-islands” could hold the key to explain Reid’s paradox in parts of Canada.

Colonization of paleo-islands by vegetation included an initial tundra-like phase without trees, as was the case for sites located to the south of the extent covered by Lake Ojibway (Richard *et al.*, 2020). However, most lowland sites located within areas covered by proglacial lakes across Canada recorded direct afforestation once exposed to vegetation colonization, without an initial treeless stage (Boyd, 2007; Boyd *et al.*, 2003; Fisher *et al.*, 2008; Fulton *et al.*, 1989; Lewis and Anderson, 2012, 2017; Rabett *et al.*, 2019; Saarnisto, 1974; White and Mathewes, 1982). The difference between the colonization patterns of paleo-islands and lowland sites suggests that the islands acted as migration outposts from which the lowlands were colonized (Vogel *et al.*, submitted). Such “stepping stones” would more readily explain the early colonization dates recorded at northern sites than a migratory front progressing regularly – and very fast – from south to north.

In this study, we explored the potential role played by paleo-islands of proglacial Lake Ojibway in the postglacial migration process. Specifically, we linked the postglacial vegetation histories reconstructed on paleo-islands (Vogel *et al.*, submitted) with previously published vegetation histories of lowland sites. We hypothesized that tree dispersal from paleo-islands (migration outposts) was necessary to explain the fast

postglacial migration rates recorded in western Quebec. We will first re-examine the paleo-vegetation studies conducted within the area covered by proglacial Lake Ojibway, including paleo-islands and lowland sites. We will estimate the arrival time of six tree species common to current boreal mixedwoods on the paleo-islands and at lowlands sites to determine their postglacial migration pattern. Then, we will compare taxa arrival times with different dispersal scenarios: (1) with no paleo-island outposts, (2) from the studied paleo-islands, and (3) from the closest paleo-island, to determine the role of paleo-islands in postglacial migration. Finally, paleo-islands characteristics (size and distance from continental margin) will allow us to better understand paleo-islands colonization process through the Theory of Island Biogeography (MacArthur and Wilson, 2001).

3.4 Material and methods

3.4.1 Study area

We focused on the region of Abitibi-Témiscamingue, in western Québec, which is part of the clay belt created by the deposits of proglacial Lake Ojibway. It also belongs to the balsam fir – paper birch bioclimatic domain, where white spruce (*Picea glauca*), black spruce (*Picea mariana*), jack pine (*Pinus banksiana*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*) are also found. It is a cold region with a mean annual temperature of ca 1°C and summer average temperature of ca 10°C. It is also a relatively dry region compared to southern and eastern Québec (Wotherspoon *et al.*, 2020). The bedrock, originating from marine volcanism, is mainly composed of mafic rocks like gabbro and andesite. A layer of glacial and fluvio-glacial sediments covers

the bedrock, more or less thick depending on location and altitude. The region is mainly composed of plains between 180 and 350 m a.s.l., punctuated by rounded hills reaching up to 600 m a.s.l. (Dyke, 2004; Veillette, 1994).

Geomorphological studies have reconstructed the level of Lake Ojibway based on field evidence (Godbout *et al.*, 2017). In Abitibi, the paleo-shores of Lake Ojibway when it reached its maximum level were between 350 and 400 m a.s.l. following a southwest to northeast axis (Godbout *et al.*, 2017). Sites located above the maximum level were paleo-islands right from the formation of Lake Ojibway. Some sites located slightly below the maximum level were first submerged by Lake Ojibway, before becoming paleo-islands when the level of Lake Ojibway started to progressively decrease. Lowland sites have been submerged for the entire duration of the Lake Ojibway stage, until its final drainage in James Bay ca 8,200 cal. yr BP.

3.4.2 Sites selection and lake sediment sampling

Several palaeoecological studies used pollen and macro-remains within lake sediment records to reconstruct the Holocene vegetation dynamics of the Abitibi region. Among these studies, we selected sites for which the time resolution was accurate enough, i.e., with at least three ^{14}C dates performed to build the age-depth model, or we only considered data from accurately dated sections of the records (Fig. 3.1; Table 3.1) and recalibrated dates with Intcal20 (Reimer *et al.*, 2020). We did not select kettle lakes as they often record later basal dates that do not match the deglaciation chronology.

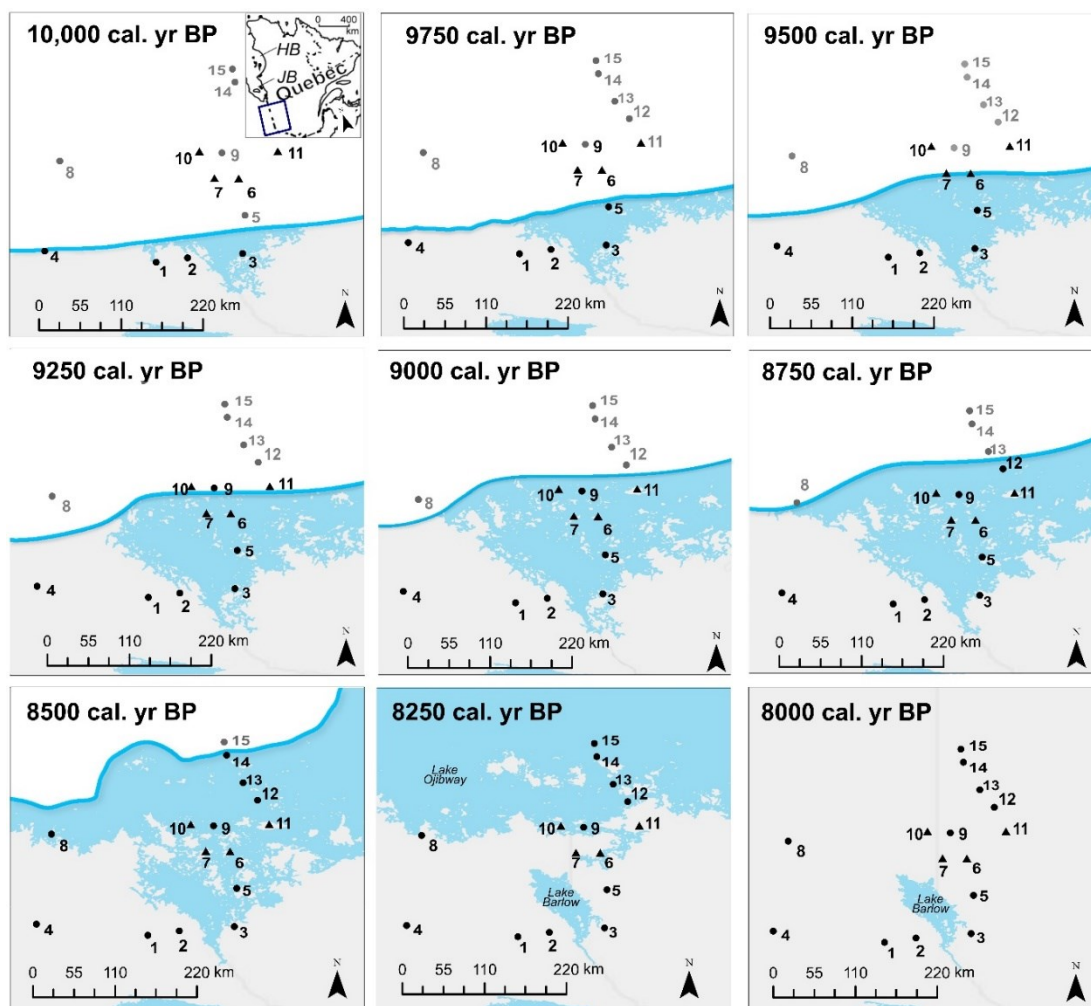


Figure 3.1. Maximal extent of the Laurentide Ice Sheet and proglacial Lake Ojibway in western Québec and eastern Ontario from 10,000 to 8000 cal. yr BP, with 250-year time steps (Brouard *et al.*, 2021). Locations of the studied sites are shown with the same numbers as in table 3.1 (triangles = paleo-islands; circles = lowland and southern sites) Based on this reconstruction, proglacial Lake Ojibway was merged with proglacial Lake Barlow (to the south) until 8,250 cal. yr BP which is later than previous estimation (Veillette, 1994). Lake Barlow drained towards the south leaving a smaller lake behind (panels 8,250 and 8,000 cal. yr BP).

Three sites are paleo-island that have never been submerged by Lake Ojibway (Lake Despériers, Lake Perché and Lake Labelle) according to lake level reconstructions (Table 3.1) (Godbout *et al.*, 2017). Even if Lakes Perché and Labelle are 20 and 5 m below the maximum estimated elevation of paleoshores of proglacial Lake Ojibway, their watersheds are around 450 and 440 m a.s.l., respectively. Another site (Lake Yelle) has been submerged by Lake Ojibway for some time before becoming a paleo-island during the period of gradual drainage of the proglacial lake between 9,400 and 8,200 cal. yr BP. The rest of the sites have never been paleo-islands. Some are lowland sites which were submerged for the entire duration of the Lake Ojibway stage (Lakes Chasseur, Clo, Six, Pas-De-Fond, Bissonnette, aux Cèdres, and à la Pessière), while others are located south of the area covered by Lake Ojibway and represent the postglacial colonization front (Lakes Jack and Louis, and Bear and Baseball bogs).

All the lakes selected have been cored at their deepest part to maximise sediment collection, and all lakes are headwater lakes to minimize water flow and sediment disturbance. All studies have managed to core the transition between organic matter (gyttja) and mineralogic sediments. Sediment cores were all stored in cold conditions (ca 4°C) before being analysed.

Table 0.1. Main characteristics of the selected lakes: Site number, site name, latitude, longitude, basal date of organic sediments, dominant tree species in the watershed, mineralogic sediments, elevation (m a.s.l.), and elevation difference with maximum level of proglacial Lake Ojibway (m).

#	Name	Latitude	Longitude	Basal date	Dominant tree species	Min. sedim.	Elev.	Elev. diff.	Reference
Paleo-islands									
6	Despériers	48°11'4" N	79° 9'38" W	9947*	<i>Picea mariana</i> , <i>Picea glauca</i> , <i>Abies balsamea</i>	Silt	407	+37	(Vogel <i>et al.</i> , 2023)
7	Labelle	48°10'48" N	79°27'25" W	9700*	<i>Thuja occidentalis</i> , <i>A. balsamea</i> , <i>Betula papyrifera</i> , <i>P. glauca</i> , <i>Acer saccharum</i>	Silt	375	-5	(Paillard <i>et al.</i> , 2023)
11	Perché	48°30'8" N	78°41'56" W	9657*	<i>P. mariana</i> , <i>Pinus banksiana</i>	Silt	380	-20	(Vogel <i>et al.</i> , 2023)
10	Yelle	48°30'15" N	79°38'15" W	8900*	<i>P. banksiana</i> , <i>P. mariana</i> , <i>B. papyrifera</i>	Clay-silt	355	-45	(Richard, 1980)
Lowland sites									
5	Chasseur	47°44'44" N	79°5'14" W	7500	<i>T. occidentalis</i> , <i>A. balsamea</i> , <i>Betula alleghaniensis</i> , <i>B. papyrifera</i> , <i>P. mariana</i> , <i>A. saccharum</i>	Silt-Clay	275	-100	(Paillard <i>et al.</i> , 2023)

8	Six	48°24'00" N	81°19'00" W	7500	<i>P. banksiana</i> , <i>A. balsamea</i> , <i>P. mariana</i> , <i>Populus</i> spp.	Clay, silt & sand	305	-200	(Liu, 1990)
9	Clo	48°29'50" N	79°21'50" W	8310	<i>P. banksiana</i> , <i>P. mariana</i> , <i>B. papyrifera</i>	Clay-silt	280	-120	(Richard, 1980)
12	Pas-de-Fond	48°48'30" N	78°50'00" W	7450	<i>P. tremuloides</i> , <i>Alnus viridis</i>	Clay	290	-125	(Carcaillet <i>et al.</i> , 2001)
13	Bissonnette	49°01'00" N	79°05'00" W	7373	<i>P. banksiana</i>	Silty sand	290	-120	(Terasmae and Anderson, 1970)
14	Aux Cèdres	49°20'45" N	79°12'30" W	7150	<i>P. mariana</i> , <i>P. banksiana</i>	Silt	305	-115	(Ali <i>et al.</i> , 2008)
15	À la Pessière	49°30'30" N	79°14'25" W	7650	<i>P. mariana</i>	Clay	280	-145	(Carcaillet <i>et al.</i> , 2001)

Southern sites

1	Bear	47°10'48" N	80°09'36" W	10000	Heath vegetation	Clay	304	N/A	(Gordon and McAndrews, 1992)
2	Baseball	47°13'48" N	79°46'48" W	10467	<i>T. occidentalis</i> , <i>Cornus</i> sp., herbs	Clay	292	N/A	McAndrews (unpublished)
3	Louis	47° 17' 15" N	79° 7' 00" W	10400	<i>Betula</i> sp., <i>Picea</i> sp., <i>Pinus</i> sp.		300	N/A	(Vincent, 1973)
4	Jack	47°19'00" N	81°00'00" W	11728	<i>B. papyrifera</i> , <i>A. balsamea</i> , <i>P. glauca</i> , <i>Populus</i> sp., <i>P. banksiana</i>	Sand, silt & clay	430	N/A	(Liu, 1990)

* The basal dates of organic sediments for Lakes Despériers, Labelle and Perché do not seem to match the ice retreat pattern shown on Figure 1 where these three lakes appear to still have been covered by the glacier at the time when organic matter accumulation started in their watersheds. This might be due to the margin of error on the delimitation of the ice front as we used the maximal extent of the Laurentide Ice Sheet and/or to the fact that the ice must have been thinner at the front as it was melting and as proglacial lake accelerate melting through frictions (Scherrenberg *et al.*, 2023), and thus the highest landforms could have been freed earlier.

3.4.3 Taxa selection

The southern sites and the southernmost lowland site (Chasseur) are located in the current temperate mixedwood forest characterized by *Abies balsamea* and *Betula alleghaniensis*. The paleo-island sites, as well as Lakes Yelle and Pas-de-Fond are part of the current boreal mixedwood forest dominated by *Abies balsamea* and *Betula papyrifera*. The other lowland sites are located in the current boreal coniferous forest dominated by *Picea mariana*. We focused our analyses on the main taxa found in the current boreal mixedwoods, which include species also found in northern temperate mixedwoods and in boreal coniferous forests. For each of the selected taxa, ie., herbs, *Juniperus* sp., *Alnus* spp., *Populus* spp., *Betula papyrifera*, *Picea* spp., *Pinus banksiana*, *Larix laricina*, and *Abies balsamea*, we indicated the date of arrival at each site, and whether it was determined from macro-remain or pollen analysis.

3.4.4 Determination of arrival time

For studies based on plant macro-remains, the first record of a taxa was considered as a confirmation of the taxa presence in the lake watershed, as macro-remains are known to be deposited locally and not transported over long distances (Birks and Birks, 2000). For studies based on pollen grains, a drastic increase in pollen percentages has been interpreted as the local establishment of the taxon near the study site (Bennett, 1985; Davis *et al.*, 1991; Jacobson, 1979). We did not consider temporary increases,

but rather sustained increases (over more than 100 years). The magnitude of increase indicating local establishment varied with species (Webb *et al.*, 1983). Pollen percentages > 0.2 or 0.5 % could be interpreted as the first arrival for *Populus* spp., *Larix* spp. and *Abies balsamea*, while pollen percentages > 10 % could indicate the arrival of *Betula* sp. and *Pinus banksiana*, and values > 20 % could indicate the first arrival of *Picea* sp. and *Pinus strobus* (Davis and Jacobson, 1985; Paillard *et al.*, 2023). Studies coupling macro-remain and pollen analysis were the most comprehensive and allowed us to estimate arrival time more accurately.

3.4.5 Identification of colonization patterns

To determine the role of the paleo-islands in the regional colonization pattern during the Holocene, we studied the dates of arrival across a latitudinal gradient: (1) southern sites (south of the area covered by Lake Ojibway); (2) lowland site south of the studied paleo-islands (Chasseur); (3) paleo-islands; and (4) lowland sites north of the studied paleo-islands.

3.4.6 Estimation of migration rate

We estimated migration rate based on three different scenarios:

- A) Colonization front – progressive migration from the southern margin of proglacial Lake Ojibway towards the north. For each taxon, we estimated the migration rate necessary to reach a northern lowland site by (1) calculating the distance (in m) between the northern lowland site and the southern margin of Lake Ojibway; (2) calculating the difference (in yr) between the taxon's date of arrival at the northern lowland site and the time when Lake Ojibway drained into James Bay (thus making the lowlands available for colonization); and (3) dividing the distance covered by the time it took to cover it. The average rate was then calculated for each taxon (Fig. 3.2a).

- B) Studied migration outposts – early long-distance dispersal to the studied paleo-islands followed by terrestrial migration to northern lowland sites. For each taxon, we estimated the migration rate necessary to reach a northern lowland site by (1) calculating the distance (in m) between the northern lowland site and the closest studied paleo-islands (Table 3.1, Fig. 3.1); (2) calculating the difference (in yr) between the taxon's date of arrival at the northern lowland site and the time when Lake Ojibway drained into James Bay; and (3) dividing the distance covered by the time it took to cover it. The average rate was then calculated for each taxon (Fig. 3.2b).

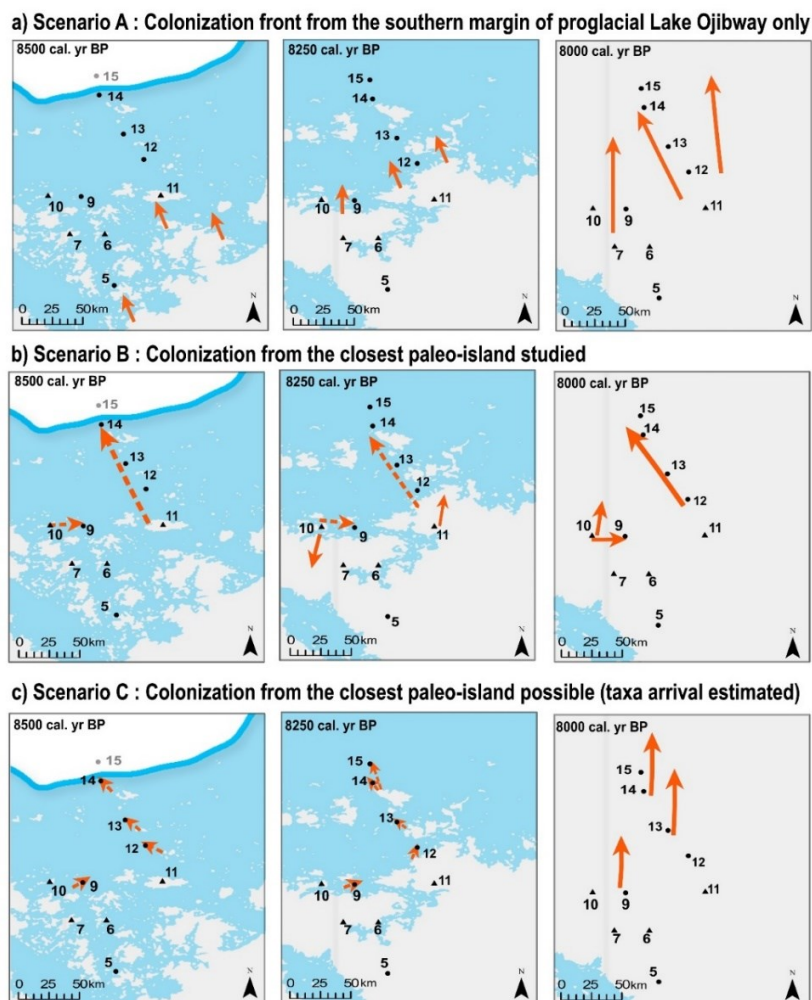


Figure 3.2. Scenarios used to estimate the migration rates required to colonize the northern lowland sites: a) colonization front – seeds spreading from the southern margin of proglacial Lake Ojibway only; b) seeds spreading from the closest studied paleo-island; and c) seeds spreading from the closest paleo-island possible. Arrows indicate direction of seed dispersal (solid = over land; dashed = over the proglacial lake). Locations of the studied sites are shown with the same numbers as in table 3.1.

C) Closest migration outpost – early long-distance dispersal to the closest paleo-island possible followed by terrestrial migration to northern lowland sites. For each taxon, we estimated the migration rate necessary to reach a northern lowland site by (1) calculating the distance (in m) between the northern lowland site and the closest paleo-island recorded (Table 3.1, Fig. 3.1); (2) calculating the difference (in yr) between the taxon's date of arrival at the northern lowland site and the time when Lake Ojibway drained into James Bay; and (3) dividing the distance covered by the time it took to cover it. The average rate was then calculated for each taxon (Fig. 3.2c).

3.5 Results

3.5.1 Regional postglacial colonization pattern

3.5.1.1 Colonization of the southern sites

The southern sites recorded a fast afforestation with early records of *Populus* spp., *Picea* spp., *Larix laricina* or *Abies balsamea* before 10,000 cal. yr BP. Two sites recorded a short non-arboreal phase: Baseball Bog (from 11,670 to 11,460 cal. yr BP) and Lake Louis (from 10,250 to 10,200 cal. yr BP), whereas Bear Bog and Lake Jack recorded a rapid afforestation. The vegetation characteristic of the boreal mixedwoods established at the southern sites between ca 10,000 and 9,600 cal. yr BP (Fig. 3.3).

3.5.1.2 Colonization of the paleo-islands.

Vegetation colonization of the paleo-islands started with a non-arboreal phase with herbs, *Juniperus* sp. and *Alnus* sp. dominating between ca 10,150 and 9,500 cal. yr BP (Fig. 3.3a-c). Then, the additional presence of *Larix laricina*, *Pinus banksiana* and *Populus* spp. indicate the establishment of an open forest between ca 9,500 and 8,500 cal. yr BP. After 8,500 cal. yr BP, *Betula papyrifera* and *Abies balsamea* indicate that vegetation on the paleo-islands was characteristic of the modern boreal mixedwoods

3.5.1.3 Colonization of the lowland sites

The northern lowlands sites all recorded rapid afforestation with the development of the boreal mixedwood vegetation as soon as the sites became available (between ca 8,090 and 7,300 cal. yr BP). On the other hand, the southern lowland site (Chasseur) recorded a short non-arboreal phase (from 9,000 to 8,700 cal. yr BP), akin to that recorded at the southern sites.

3.5.2 Migration rate

The average estimated migration rate for all taxa with scenario A – dispersal from the southern margin of Lake Ojibway – was 180 m year⁻¹ (ranging from 73 to 420 m year⁻¹)

and was higher than that estimated with scenarios B and C. The average estimated migration rate with scenario B – spread from the closest paleo-island studied – was 92 m year^{-1} (ranging from 54 to 162 m year^{-1}), half of that with scenario A. The average estimated migration rate with scenario C – dispersal from the closest paleo-island possible – was 18 m year^{-1} (ranging from 10 to 31 m year^{-1}) and was the lowest (Table 3.2). *Abies balsamea* had the highest migration rate for each scenario (Table 3.2), while migration rates were the lowest for *Larix laricina* and pioneer species like *Populus* spp. and *Betula papyrifera*.

Considering dispersal between southern sites only without taking paleo-islands nor northern lowland sites into account, the resulting migration rate is too slow to explain the recorded afforestation dates of northern lowland sites (ANNEX H). However, stepwise migration from southern sites to paleo-islands, to northern lowland sites, would have yielded the expected rate.

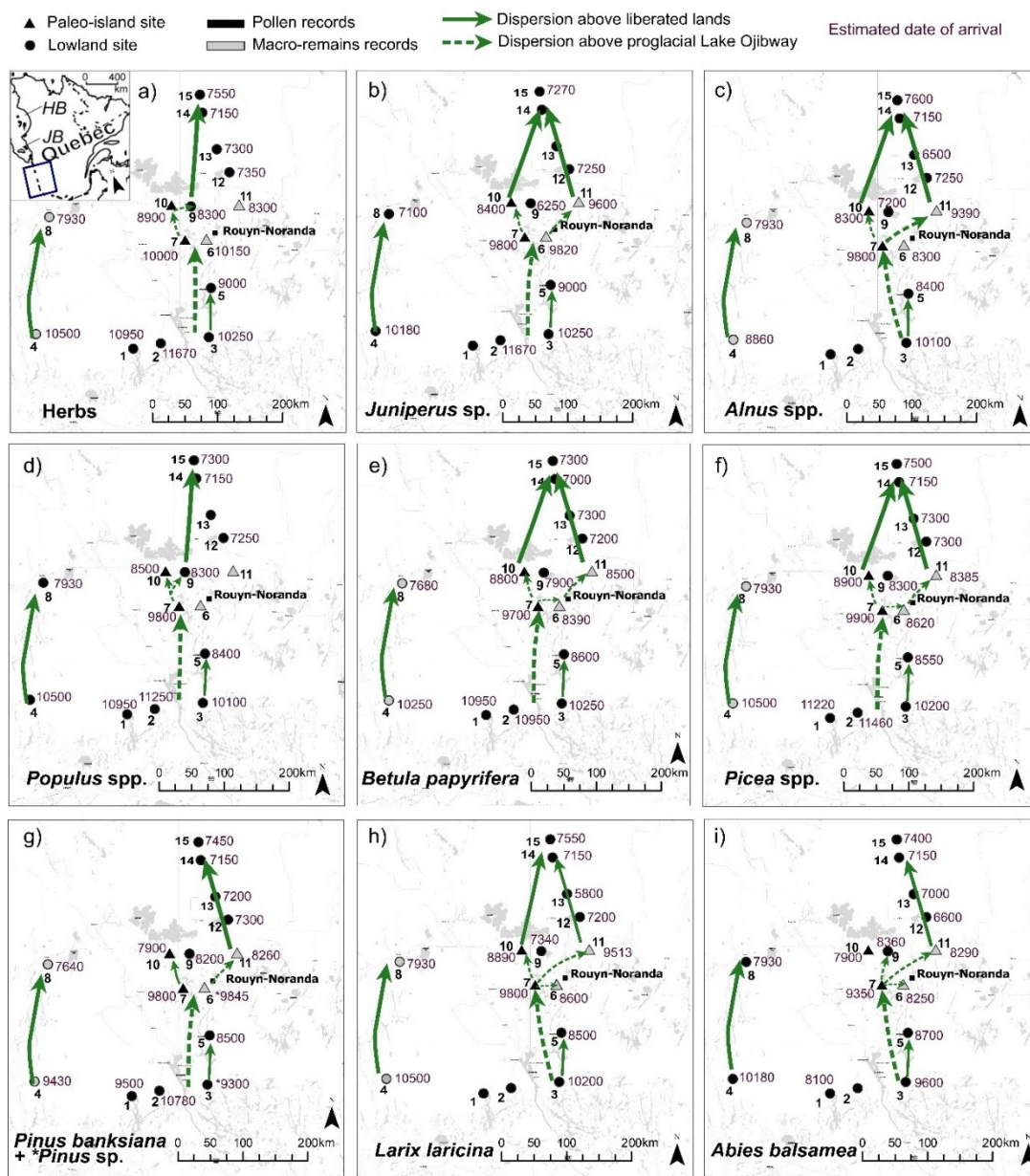


Figure 3.3. Estimated date of arrival and the identified migration route (over land: solid arrows and over the proglacial lake: dashed arrows) for the selected taxa a) herbs, b) *Juniperus* sp., c) *Alnus* spp. d) *Populus* spp. e) *Betula papyrifera*, f) *Picea* spp. g) *Pinus banksiana* or *Pinus* sp. h) *Larix laricina* and i) *Abies balsamea*. Locations of the studied sites are shown with the same numbers as in table 3.1.

Table 0.2. Migration rates for the studied taxa in North America, according to three scenarios. Scenario A – Average migration rate to reach northern lowland sites from southern margin of Lake Ojibway. Scenario B – Average migration rate to reach northern lowland sites from the closest studied paleo-island. Scenario C – Average migration rate to reach northern lowland sites from the closest paleo-island possible. Mean modern dispersal capacity is also provided for each taxon according to figures found in literature or based on models linking seed dispersal and mature tree size and height (Greene *et al.*, 2004).

	Scenario A (m year ⁻¹)	Scenario B (m year ⁻¹)	Scenario C (m year ⁻¹)	Mean modern dispersal capacity (m year ⁻¹)	Reference for mean modern dispersal capacity
<i>Populus</i> spp.	188	77	17	500	(Pinno and Errington, 2015)
<i>Betula papyrifera</i>	111	71	13	30-100	(Safford <i>et al.</i> , 1990)
<i>Picea</i> spp.	233	113	22		
<i>Picea mariana</i>				79	(Viereck and Dyrness, 1980)
<i>Picea glauca</i>				50	(Greene <i>et al.</i> , 2004 ; Nienstaedt and Zasada, 1990)
<i>Pinus banksiana</i>	160	90	17	20-60	(Greene <i>et al.</i> , 2004 ; Lavoie and Sirois, 1998)
<i>Pinus strobus</i>				60/210*	(Wendel and Smith, 1990)
<i>Larix laricina</i>	98	70	14	60	(Johnston, 1990)
<i>Abies balsamea</i>	420	162	31	25-60	(Franck, 1990)

*For *Pinus strobus*, mean modern dispersal capacity is provided for close/open environments.

3.6 Discussion

3.6.1 Postglacial colonization rates depend on paleo-island outposts

For all the studied taxa except *Populus* spp., the mean migration rates estimated with scenario A (seeds spreading from the southern margin of Lake Ojibway) are higher than the current mean dispersal capacities of the studied species (Table 3.2), suggesting that scenario A is not probable. The migration rates estimated with scenarios B and C support the two-step migration pattern, first through long-distance dispersal events (over the water) from Lake Ojibway's southern margin to the paleo-islands, and then through "standard" dispersal (over the ground) from the paleo-islands to nearby sites. However, for all the studied taxa except *Populus* spp. and *Betula papyrifera*, the mean migration rates estimated with scenario B (seeds spreading from the studied paleo-islands to the northern lowland sites) were still higher than the current mean dispersal capacities of the studied species (Table 3.2). Only with scenario C (seeds spreading from the closest possible paleo-island) were all the estimated migration rates within the range or lower than the current mean dispersal capacity of the studied species (Table 3.2). This suggests that several paleo-islands were colonized, some closer to the northern lowland sites than those studied by Vogel et al. (2023, submitted). Hence, paleo-islands across proglacial Lake Ojibway acted as "stepping stones" (Harris *et al.*, 2018), either colonized by long-distance dispersal events from the southern margin of proglacial Lake Ojibway, or by shorter dispersal from other paleo-islands that had been colonized previously.

Other regions covered by proglacial lakes in boreal and subarctic Canada recorded fast afforestation after the drainage of the proglacial lake, without an initial non-arboreal phase, just like the lowland sites in Abitibi (Boyd, 2007; Boyd *et al.*, 2003; Heinselman, 1970; Last and Schweyen, 1985; Pedersen *et al.*, 2016; Ritchie, 1976). In some of these regions, paleo-islands were identified but their vegetation history has not been reconstructed (Schaetzl and Loope, 2008). Nevertheless, sites with higher elevations were colonized earlier than lowland sites (Saarnisto, 1974), suggesting that postglacial migration followed the same mechanism we described in Abitibi, involving early colonization of paleo-islands by long-distance dispersal events.

3.6.2 Colonization pattern across Abitibi

For all of the studied taxa, the earliest date of establishment observed was at the southern sites, then the paleo-islands (Lakes Despériers and Labelle first, then either Lake Perché or Lake Yelle). The northern lowland sites were all colonized after the final drainage of proglacial Lake Ojibway ca 8,200 cal. yr BP (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Terasmae and Anderson, 1970). The chronology of establishment suggests that seeds first reached the highest paleo-islands, i.e., the first ground to be accessible for colonization. From these paleo-islands, seeds were able to disperse and colonize new islands becoming available as the level of proglacial Lake Ojibway decreased progressively until 8,200 cal. yr BP. The paleo-islands that emerged between 9,400 cal. yr BP and 8,200 cal. yr BP (i.e., during the progressive lowering of the level of proglacial Lake Ojibway) could have thus been colonized either from previously colonized paleo-islands, or from long-distance dispersal from the southern

margin of Lake Ojibway. However, the probability of colonization by nearby paleo-islands would be much higher than for long-distance events, and even more so as the number of colonized paleo-islands increased.

The migration pattern observed suggests a south to north dispersal of seeds from the southern margin of proglacial Lake Ojibway to the paleo-islands. This south to north dispersal followed the same south to north route as postglacial migration over the ground in North America (Payette *et al.*, 2022) and in our study from Lake Jack to Lake Six, as well as from the southern margin of proglacial Lake Ojibway and Lake Chasseur (in the latter case, it also explains why Lake Chasseur went through an initial phase of open forest rather than being directly colonized by boreal mixedwoods, as the other lowland sites; Vogel *et al.*, submitted). While our dataset suggests a mostly south-to-north secondary migration pattern from the paleo-islands to the lowland sites, it is also possible that seeds dispersed in other directions.

3.6.3 Paleo-islands and the theory of island biogeography

According to the theory of island biogeography (MacArthur and Wilson, 2001), larger paleo-islands and those that were located closer to the southern margin of proglacial Lake Ojibway should have had a higher probability of colonization by long-distance dispersal events. Regarding size, while half of the paleo-islands were $< 1 \text{ km}^2$ and more than 80% were $< 5 \text{ km}^2$ (ANNEX I), the four studied paleo-islands with confirmed early afforestation are among the largest paleo-islands (ca 5-197 km^2). Although this result is in line with the theory of island biogeography, smaller paleo-islands would need to

be studied in order to more accurately determine the importance of paleo-island size in explaining postglacial migration. Regarding distance, although the four studied paleo-islands were close from each other, all taxa arrived earlier at either one or both of the two sites located more to the south (Labelle and Despériers) (Fig. 3.3). Again, this result is in line with the theory of island biogeography, but additional studies would also be needed with sites along a wider range of distances from the southern margin of proglacial Lake Ojibway.

3.7 Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

3.8 Data availability

The data will be rendered accessible online after acceptance in the journal. Most of pollen data are already accessible on the Neotoma Database.

3.9 Biosketch

Marianne F.S. Vogel is a PhD student from the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (Canada) and the Université de Montpellier (France). Her research interests are in paleoecology, island biogeography and Holocene vegetation dynamics. All authors are members of the Cold Forests International Research Network (<https://forets-froides.org/>) which focuses on global changes across time in cold (mountainous and boreal) forests around the world.

3.10 Author contributions

AA, HA and YB conceived the project. MV performed the analyses. MV wrote the manuscript with improvement from AA, SJ, HA and YB. All authors contributed to the study and approved the final version of the manuscript.

CONCLUSION

Cette thèse avait pour objectif général de déterminer le rôle qu'ont pu jouer les paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway dans la migration et la structuration post-glaciaire de la végétation à l'ouest du Québec. Elle s'articule autour de trois objectifs spécifiques visant à (1) vérifier que l'afforestation des paléo-îles a eu lieu avant la vidange finale du lac Ojibway; (2) documenter la dynamique de la végétation locale et régionale des premiers siècles sur des paléo-îles, notamment en réponse au climat et aux incendies; et (3) déterminer si les paléo-îles ont pu faciliter le processus de migration postglaciaire en agissant comme avant-postes de colonisation en étudiant différents scénarios de colonisation et les taux de migration associés.

4.1 Établissement de la végétation sur les paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway

4.1.1 Établissement précoce de la végétation sur les paléo-îles

Les paléo-îles des lacs Perché et Despériers ont toutes deux été afforestées avant le drainage final du lac proglaciaire Ojibway. Cet établissement précoce est soutenu par la transition de sédiments minéralogiques (limon) associés au contact direct du glacier vers des sédiments organiques (gyttja) vers 9600 et 10 000 cal. BP pour les lacs Perché

et Despériers, respectivement. Les analyses par fluorescence des rayons X (FRX) des sédiments basaux suggèrent également un établissement précoce de la végétation dans le bassin versant des lacs étudiés. En effet, l'abondance des éléments lithogènes indique une diminution du taux d'érosion des sols des bassins versants dès le début de l'accumulation de la gyttja, ce qui suggère une colonisation végétale. Ensuite, les valeurs minimales d'éléments lithogènes vers 8200 cal. BP peuvent être interprétées comme une densification végétale ayant pour effet de stabiliser les sols des paléo-îles. L'hypothèse de la densification après 8200 cal. BP est également soutenue par l'augmentation du soufre dans les sédiments lacustres, indicateur d'apports de matière organique locale puisqu'il est fixé par les plantes. De plus, l'afforestation locale est confirmée par les premiers macro-restes d'arbres identifiés vers 9500 et 9850 cal. BP aux lacs Perché et Despériers, respectivement, soit 100-450 ans avant que le niveau du lac proglaciaire ne commence à diminuer et plus d'un millénaire avant le drainage final. La présence de *Larix laricina* autour du lac Perché suggère un environnement plutôt humide (Johnston, 1990; Schirrmeister *et al.*, 2016), alors que la présence de *Pinus* spp. autour du lac Despériers indiquerait un environnement plus sec (Rudolph et Laidly, 1990). Cette différence de premières espèces identifiées pourrait aussi être liée à la topographie des deux paléo-îles, avec un peuplement de mélèzes sur les rives peu pentues du lac Perché et des pins sur les contours plus escarpés du lac Despériers. De même, les premiers feux locaux détectés vers 8360 et 9820 cal. BP dans les bassins versants des lacs Perché et Despériers, respectivement, confirment que les paléo-îles ont non seulement été afforestées, mais qu'elles ont accumulé suffisamment de combustible pour brûler.

4.1.2 Paramètres expliquant la colonisation précoce des paléo-îles

Pour que la végétation puisse s'établir sur les paléo-îles, il a fallu : que des graines puissent se disperser aussi loin à partir de la marge sud du lac proglaciaire Ojibway, que les paléo-îles soient libérées des glaces, avec des conditions d'établissement viables (sol adéquat) et des conditions de développement favorables (température, humidité, drainage, etc.). La distance entre la source de graines et la paléo-île est déterminante. En appliquant la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 2001), plus une paléo-île était près de la marge sud du lac proglaciaire Ojibway, plus il était probable que les graines l'atteignent. De même, plus une paléo-île était grande, plus il était probable que les graines l'atteignent.

Les graines ont pu atteindre les paléo-îles en étant transportées par le vent, l'eau ou des animaux. Bien que les reconstitutions de courants de vent montrent une dominance de vents provenant de l'ouest et du nord-ouest (Veillette et Paradis, 1996), les vents catabatiques n'ont pas forcément été omniprésents (Nutz *et al.*, 2020). Ainsi, des graines ont pu profiter d'épisodes de vents provenant du sud pour voyager vers les paléo-îles, parfois sur des distances relativement grandes (> 5km). Des événements météorologiques particuliers ou des feux de forêt à la marge sud du lac proglaciaire Ojibway pourraient aussi avoir causé la création de colonnes de convection qui auraient entraîné des graines à de très hautes altitudes, favorisant leur dispersion à longue distance vers les paléo-îles (Anderson, 1968; Pisaric, 2002; Tinner et Theurillat, 2003). En plus des paramètres abiotiques, la sélection naturelle des végétaux peut aussi augmenter leur capacité de dispersion. Certains des individus en première ligne du front de colonisation postglaciaire pourraient avoir été issus

d'individus aux capacités de dispersion élevées (p. ex. : graines petites, légères ou ailées) (Phillips et Perkins, 2019; Shine *et al.*, 2011). Une concentration d'individus aux capacités de dispersion supérieures à la moyenne aurait pu augmenter la probabilité que des graines atteignent les paléo-îles éloignées.

Le sommet d'une paléo-île n'était pas nécessairement colonisé en premier. Puisque la dispersion à longue distance par le vent a une composante stochastique importante, la colonisation pouvait se faire d'abord par les flancs. De plus, des graines ont pu atteindre certaines paléo-îles par flottaison avec les débris végétaux formant des radeaux sur le lac proglaciaire Ojibway (Glaser, 1981) ou par transport sur la glace ou la neige en hiver (Alsos *et al.*, 2016; Greene et Johnson, 1997). Les graines auraient alors atteint les paléo-îles par les plages et non par les sommets. Le sommet aurait ainsi été colonisé subséquemment, à partir des flancs. Enfin, les animaux, notamment les oiseaux, auraient pu participer au transport à longue distance de certaines graines (Nogales *et al.*, 2012; Rumeu *et al.*, 2014), soit sur les sommets, soit sur les flancs des paléo-îles.

Les paléo-îles ont été libérées de la glace il y a environ 10 500 cal. BP, mais les premières traces de matière organique et de végétaux suggèrent que la végétalisation a eu lieu vers 10 000 cal. BP seulement, voire plus tard. Ce décalage de quelques siècles entre la déglaciation et l'accumulation de matière organique ne peut s'expliquer uniquement par le temps nécessaire à la succession primaire, qui est de l'ordre de 10-30 ans (Castle *et al.*, 2016; Chapin *et al.*, 1994; Engstrom, 1995; Jones et Henry, 2003; Makoto et Wilson, 2019). Le délai entre la libération des glaces et le début de la succession primaire sur les paléo-îles refléterait donc aussi le temps

nécessaire pour que surviennent les événements de dispersion à longue distance des propagules.

4.1.3 Colonisation post-glaciaire progressive des paléo-îles

L'étude multiparamétrique de la dynamique de la végétation des paléo-îles montre que l'afforestation n'a pas été directe et que les paléo-îles ont enregistré une colonisation végétale progressive en trois étapes. Dans un premier temps, les analyses des grains de pollen, des macro-restes végétaux et de l'ADNseda montrent une première phase non-arborée similaire à une toundra. Au lac Perché, aucun macro-reste de plante ou séquence ADN n'a été identifié, alors qu'au lac Despériers plusieurs herbacées et champignons parasites ont été identifiés avant 9,850 cal. BP. Cette phase toundrique a été suivie par l'établissement d'une forêt ouverte vers 9500 et 9900 cal. BP aux lacs Perché et Despériers, respectivement. Au lac Perché, *Larix laricina* était accompagné par *Alnus* sp., des bryophytes et des herbacées, ce qui corrobore un environnement humide jusqu'à 8500 cal. BP. Au lac Despériers, *Pinus* sp. dominait, accompagné par des herbacées (incluant *Dryas* sp.), suggérant un environnement plus sec et favorable aux feux. Après 8200 cal. BP, les végétations des deux paléo-îles ont convergé vers l'établissement de la forêt boréale mixte fermée typique des paysages actuels, caractérisée notamment par *Abies balsamea* et *Betula papyrifera* (Bergeron *et al.*, 2014; Bergeron et Charron, 1994).

4.2 Inscription des paléo-îles dans le paysage

4.2.1 Colonisation précoce des paléo-îles : une réponse au paradoxe de Reid

Les paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway ont été des avant-postes de colonisation et ont permis aux plantes et aux arbres de migrer vers le nord plus rapidement que ce qui aurait été prédit selon leurs capacités de dispersion (paradoxe de Reid; Clark, 1998). Les paléo-îles ont aussi permis l'établissement rapide des espèces typiques de la forêt boréale mixte dans les basses terres dès le drainage final du lac proglaciaire Ojibway, contrairement aux successions végétales progressives enregistrées sur les paléo-îles (Ali *et al.*, 2008; Carcaillet *et al.*, 2001; Richard, 1980). Ces sites ont été recouverts par le lac proglaciaire Ojibway jusqu'à son drainage final et n'ont pu être colonisés avant son retrait à 8200 cal. BP. Or, considérant une migration à partir de la marge sud du lac proglaciaire Ojibway uniquement, le taux de migration requis serait nettement supérieur aux distances moyennes de dispersion actuelles pour tous les arbres sélectionnés sauf *Populus* spp. et un cas particulier pour *Pinus strobus*. Toutefois, en tenant compte de l'effet des paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway comme sources additionnelles de graines au nord de la marge sud du lac proglaciaire, les taux de migration sont compris dans la gamme de variabilité des distances de dispersion modernes. Les paléo-îles ont donc sûrement joué un rôle d'avant-postes de colonisation. Elles ont agi comme des relais ayant permis d'accélérer le processus de migration de la végétation au nord-ouest du Québec à la suite du drainage du lac proglaciaire Ojibway et fournissant une explication plausible au paradoxe de Reid.

4.2.2 Colonisation des paléo-îles et biogéographie insulaire

D'après la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 2001), plus une île est grande et proche du continent qui est source de propagules, plus elle a de chance d'être colonisée. Près de la moitié des paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway faisaient moins de 1 km² et plus de 80% moins de 5 km². Les paléo-îles des lacs Perché, Labelle, Despériers et Yelle font partie des plus grandes (197, 171, 28 et 9 km² maximum, respectivement) et elles ont toutes été colonisées avant le retrait complet du lac proglaciaire Ojibway. Bien que ce résultat soit en ligne avec la théorie de la biogéographie insulaire, il faudrait étudier d'autres paléo-îles, notamment des petites, pour pouvoir faire des comparaisons. Les lacs Yelle et Perché, qui sont situés plus au nord et donc plus loin de la marge sud du lac proglaciaire Ojibway que les lacs Despériers et Labelle, ont généralement été colonisés plus tardivement. Ici également, des études supplémentaires de paléo-îles sur une plus large gamme de distances de la marge du lac proglaciaire permettraient de vérifier plus précisément la validité de la théorie de la biogéographie insulaire dans ce contexte. Dans l'étude de la colonisation des paléo-îles, le moment de leur apparition au sein du lac proglaciaire Ojibway est un paramètre capital. En effet, dans un contexte de colonisation précoce, la date de libération du site par la glace (et, dans certains cas, par l'eau) devrait être prise en compte. Certaines paléo-îles ont été situées au-dessus du niveau maximal atteint par les paléo-rivages du lac Ojibway pendant toute la durée de la présence du lac proglaciaire, alors que d'autres, d'altitudes inférieures, ont d'abord été recouvertes par le lac Ojibway, avant de devenir des îles pour un certain temps à la faveur de la baisse graduelle du niveau d'eau du lac proglaciaire. De plus, les paléo-îles situées plus au nord ont été recouvertes de glace plus longtemps que celles plus

au sud. Par ailleurs, puisque le niveau d'eau du lac Ojibway a diminué progressivement pendant 1200 ans (entre 9400 et 8200 cal. BP), la superficie des paléo-îles a augmenté durant cette période, au fur et à mesure que des terres plus basses émergeaient. Ce phénomène est spécifique au contexte de création des paléo-îles puisque, en général, les îles sont fixes dans l'espace et le temps et donc leur superficie et leur distance entre elles ou la marge continentale ne varient pas.

4.2.3 Place des paléo-îles dans le paysage actuel

Alors que cette thèse a montré l'importance des paléo-îles dans le processus de colonisation postglaciaire, leur rôle actuel peut aussi être questionné puisqu'elles se démarquent encore dans le paysage moderne. En effet, après le drainage final du lac proglaciaire Ojibway, les paléo-îles sont devenues les sommets des collines qui dominent les autres sommets intermédiaires qui ont été recouverts par le lac proglaciaire et qui ponctuent les plaines abitibiennes. Ces anciennes paléo-îles sont des milieux naturels rares par les conditions exceptionnelles d'humidité plus élevée, de sol limoneux rares, d'exposition et de températures plus élevées qu'elles offrent. Ces conditions font que les sommets des collines abritent une végétation particulière, différente de celle des plaines en termes de richesse de taxons vasculaires et invasculaires (Ambec *et al.*, 2023). Cette différence de végétation n'est pas liée à la végétation initiale des paléo-îles, mais plutôt à leurs caractéristiques topographiques qui ont créé des conditions climatiques, édaphiques et de dynamique de feux spécifiques. Les paléo-îles, sommets les plus élevés dans le paysage, sont plus humides que les collines intermédiaires (Ambec *et al.*, 2023). Plusieurs espèces

d'hépatiques rares en Abitibi, ainsi que l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) qui atteint sa limite de répartition nordique actuelle dans la région, font partie des espèces caractéristiques modernes des sommets des plus hautes collines (anciennes paléo-îles) et certaines espèces de bryophytes y sont exclusives (Ambec *et al.*, 2023). Par ailleurs, les fréquences de feux pourraient être moins élevées sur les paléo-îles, dont la topographie accidentée créerait des refuges (Cyr *et al.*, 2007; Rogeau *et al.*, 2018). Sur les collines intermédiaires, les conditions plus sèches et les sols minces favoriseraient plutôt des feux plus fréquents ou plus sévères (Asselin *et al.*, 2006). Enfin, les perturbations anthropiques, comme la coupe forestière, sont moindres sur les sommets de collines que dans les plaines de l'Abitibi, ce qui pourrait participer au maintien de communautés végétales singulières, qu'il serait important de conserver comme c'est déjà le cas des collines Abijévis (Parc national d'Aiguebelle).

4.3 Dynamique de la végétation sur les paléo-îles du lac proglaciaire Ojibway

Pour mieux comprendre le processus de colonisation des paléo-îles, les sections qui suivent présentent des synthèses des dynamiques de la végétation, des feux, des sols et du climat sur les paléo-îles et leurs environs.

4.3.1 Interactions entre végétation et feux

Le lac Despériers a enregistré plus d'événements de feux que le lac Perché, les premiers feux considérés comme locaux enregistrés datent de 9800 cal. BP alors qu'ils sont absents jusqu'à 8400 cal. BP environ au lac Perché (Fig. 1.5). Cette absence de feux autour du lac Perché pendant les premiers siècles de son histoire a permis l'établissement et le maintien d'une forêt ouverte dominée par *Larix laricina* et *Alnus* sp., des espèces peu adaptées aux feux (Schirrmeyer *et al.*, 2016). L'absence prolongée de feux locaux a aussi pu favoriser la densification végétale observée entre 8,900 et 8,400 cal. BP. Vers 8,500 cal. BP, les premières traces d'ADNseda de *Betula papyrifera* ont été détectées au lac Perché et précèdent un événement de feu local de grande sévérité. Après ce feu sévère, *Betula papyrifera* est retrouvé régulièrement dans les macro-restes du lac Perché. Après des feux locaux, on observe l'arrivée de taxons adaptés au feu comme *Pinus banksiana* et *Picea mariana*, ainsi qu'une augmentation de la biodiversité pour les deux lacs. Les feux locaux peuvent donc induire des changements dans les communautés végétales (Remy *et al.*, 2017; Yeboah *et al.*, 2016). Dans le cas du lac Perché, le feu local a pu déclencher la diversification enregistrée, par exemple en ouvrant le paysage, ce qui aurait facilité la prolifération de *Betula papyrifera* et l'arrivée de *Pinus banksiana* qui est dépendant des feux pour sa reproduction (Asselin *et al.*, 2003; Payette *et al.*, 2022). Pour les deux lacs, après un événement de feux locaux, on trouve plus d'espèces à la stratégie de reproduction adaptée comme les herbacées ou *Betula papyrifera*, voire dépendante des feux sur les paléo-îles étudiées. Inversement, quand les fréquences de feux sont faibles, des espèces de fin de succession peuvent s'établir sur les paléo-îles, comme *Abies balsamea* au lac Perché vers 8270 cal. BP.

Les feux sont dépendants de la biomasse, or dans le cas des paléo-îles qui sont des milieux isolés, l'accumulation de biomasse peut être limitée par l'insularité. Même si la plupart des paléo-îles étaient de petites superficies, la biomasse pouvait y être présente en qualité et en quantité suffisantes pour permettre le déclenchement et la propagation de feux. C'est le cas de la paléo-île du lac Despériers qui, bien que 8 fois plus petite que la paléo-île du lac Perché (19 et 152 km²), a été la première à enregistrer des feux et la présence de *Pinus* sp. De même, l'insularité ne limite pas l'occurrence des feux, car au début de l'Holocène, les événements de feux étaient certainement d'origine naturelle pour la plupart. Or, les îles sont plus sujettes à être touchées par la foudre et donc plus sujettes aux événements de feux (Bergeron, 1991; Drobyshev *et al.*, 2010).

4.3.2 Interactions entre végétation et climat

Le climat a pu jouer un rôle important dans le processus d'établissement de la végétation sur les paléo-îles. En effet, au début de l'Holocène, alors que le glacier commençait à se retirer vers le nord, le climat était plus froid et humide qu'aujourd'hui (Viau et Gajewski, 2009). Les taxons identifiés correspondent à un climat froid, par exemple *Dryas* sp. en début de colonisation autour du lac Despériers vers 9900 cal. BP. Les dryades sont des herbacées associées aux milieux ouverts et froids de type toundriques. Une période plus chaude a été identifiée entre 9200 et 9000 cal. BP dans des sédiments marins (Wiersma et Jongma, 2010). Elle correspond à la densification progressive des pourcentages pollinique d'*Alnus* sp. au lac Perché et au début de la diversification végétale enregistrée aux deux paléo-îles. On retrouve

ensuite *Dryas* sp. vers 8300-8200 cal. BP autour du lac Perché ainsi que les arbustes *Salix* sp. et *Empetrum nigrum* adaptés au froid (Hein *et al.*, 2021). Ces taxons suggèrent un bref épisode climatique froid causé par la perturbation de la boucle de circulation thermohaline dans l'océan atlantique due à l'apport massif d'eau douce lors du drainage final du lac proglaciaire Ojibway (Clark *et al.*, 2009).

4.3.3 Liens entre feux, sol et climat

Les lacs Perché et Despériers sont espacés d'environ 50 km et sont donc sous l'influence du même climat régional. Il faut donc chercher ailleurs l'explication de leurs historiques de feux différents. Les végétations locales des lacs Perché et Despériers étaient différentes au début de leurs histoires respectives, suggérant un environnement plus humide au lac Perché (mélèze) et plus sec au lac Despériers (pin). Le lac Perché se situe sur des roches basaltiques ou des gabbros qui permettent la rétention de l'eau, alors que le lac Despériers se trouve dans un complexe de wacke et de conglomérat permettant un drainage plus important des sols (MERN - Système d'information géominière, 2022). Les formations géologiques des sites pourraient donc expliquer les successions végétales initiales différentes, qui ont à leur tour affecté les dynamiques de feux (Genries *et al.*, 2012).

Les événements de feux sont favorisés par des climats secs, comme au début de la séquence au lac Despériers. Au lac Perché, il a fallu attendre 8360 cal. BP pour qu'un premier feu survienne, et une période de réchauffement après 8000 cal. BP qui a favorisé le maintien d'un régime de feux relativement fréquents (Viau et Gajewski,

2009). Au lac Despériers, les événements de feux locaux sont devenus moins fréquents après 8200 cal. BP. Cette diminution pourrait être due à l'établissement de *Betula papyrifera* qui, en modifiant la composition de la forêt ouverte dominée par *Pinus* sp., aurait également entraîné un allongement de l'intervalle de retour des feux.

Les feux influent également sur la dynamique du sol. En forêt boréale, les événements de feux locaux les plus sévères coïncident avec des augmentations du taux d'érosion (Carcaillet *et al.*, 2006; Lacand *et al.*, soumis). Les feux de haute sévérité détruisent la couche de matière organique du sol et exposent la couche minérale qui est alors plus facilement lessivée, ce qui se traduit par un apport plus important d'éléments lithogènes dans les sédiments lacustres et donc un taux d'érosion plus élevé (Certini, 2005).

4.4 Perspectives

4.4.1 Amélioration de la reconstitution de l'histoire des paléo-îles

Bien que l'analyse multiparamétrique des sédiments lacustres des paléo-îles ait permis de démontrer la complémentarité des indicateurs de végétation, la reconstitution de la végétation pourrait encore être améliorée. Par exemple, un échantillonnage de plus haute résolution pour les analyses de *metabarcoding* permettrait une comparaison plus directe avec les autres indicateurs de végétation.

L'histoire des paléo-îles pourrait aussi être complétée. Par exemple, la dynamique des feux pourrait être affinée en caractérisant la fréquence, la biomasse brûlée et l'indice de taille/sévérité des feux (Ali et al., 2012). D'autres indicateurs pourraient aussi être utilisés, comme la susceptibilité magnétique (Dunnette *et al.*, 2014; Leys *et al.*, 2016) permettant plus de précision dans la détermination des événements d'érosion de sols, les fossiles de chironomes (Bajolle *et al.*, 2018; Upiter *et al.*, 2014) ou de diatomées (Adams et Finkelstein, 2010; Egan *et al.*, 2022) permettant une reconstitution plus précise du climat régional ou encore la perte au feu pour estimer les taux de matière organique des sédiments (Périé et Ouimet, 2008). Pour les analyses d'ADNseda, d'autres amorces pourraient être utilisées afin de reconstituer la faune (mammifères et insectes notamment) et les communautés bactériennes caractérisant les paléo-îles (Capo *et al.*, 2021). Des études archéologiques des rivages des paléo-îles pourraient révéler des indices de présence humaine plus précoce que les données des basses terres disponibles actuellement (Côté, 2006; Sanford, 2021). Les preuves d'arrivée des populations humaines sont rares en Abitibi et les paléo-îles pourraient avoir été des lieux attractifs fournissant ressources et abris.

D'autres paléo-îles pourraient être étudiées afin d'augmenter la diversité de taille et de distance à la marge du lac Ojibway, pour fournir un jeu de données plus complet pour tester la théorie de la biogéographie insulaire. D'ailleurs, au-delà de l'effet de la taille et de la distance des paléo-îles sur leur probabilité de colonisation, il serait intéressant d'évaluer les effets sur la biodiversité. L'ajout de sites permettrait aussi d'appliquer les algorithmes REVEALS et LOVE pour mettre en évidence la part de végétation locale et régionale, mais aussi pour déterminer le rayon d'origine des grains de pollen identifiés (Hellman *et al.*, 2008; Sugita, 2007). Ces informations sont

précieuses pour mieux caractériser le paysage postglaciaire à différentes échelles spatiales.

4.4.2 Rôle actuel et futur des paléo-îles

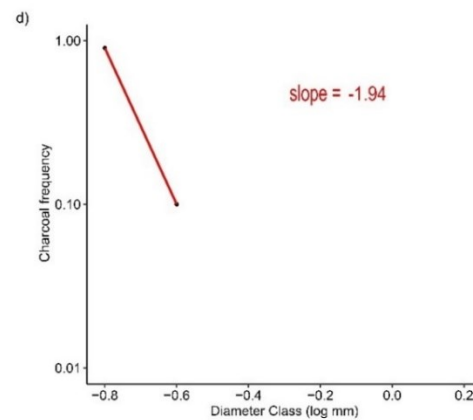
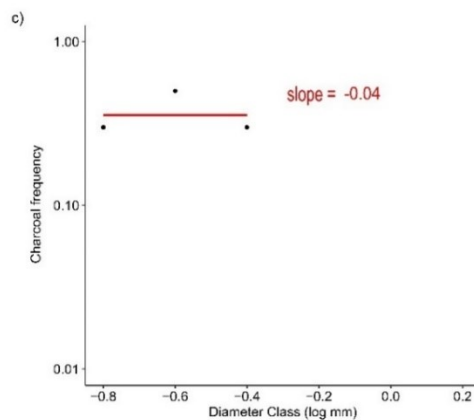
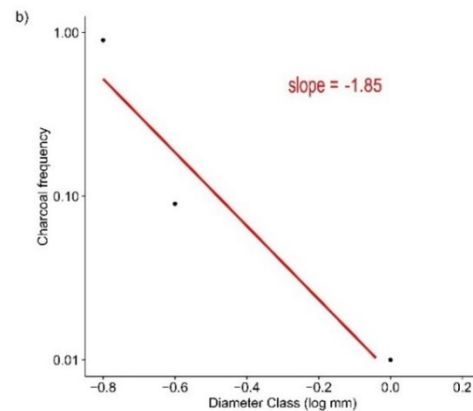
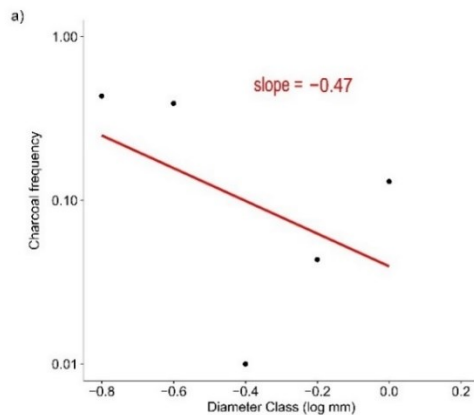
La différence de composition végétale des paléo-îles comparativement aux collines intermédiaires et aux plaines s'explique principalement par des facteurs topographiques. Cependant, les premiers végétaux s'étant développés sur les paléo-îles ont pu y être isolés pendant plusieurs siècles. Cette isolation pourrait avoir mené à une différenciation génétique des populations sur les paléo-îles, tel que mis en évidence pour le thuya occidental (Xu, 2013). Ainsi, afin d'explorer si on trouve un héritage des paléo-îles sur les populations locales, *Larix laricina* et *Pinus (strobus et banksiana)* seraient de bonnes espèces cibles puisqu'elles sont les premières à être arrivées sur les paléo-îles et qu'elles sont encore présentes dans le paysage sans pour autant dominer les communautés (Frankham, 1996).

Parmi les vasculaires spécifiques des paléo-îles, *Acer rubrum* est proche de sa limite de répartition nordique sous forme de populations marginales (Soubeyrand *et al.*, 2023; Tremblay *et al.*, 2002), indiquant des conditions adéquates à son développement contrairement aux plaines voisines. Le réchauffement climatique pourrait favoriser l'établissement de feuillus tempérés en Abitibi (Soubeyrand *et al.*, 2023). Les paléo-îles étant déjà des milieux adéquats à leur développement, il est possible que ces sommets puissent à nouveau jouer un rôle d'avant-postes de

colonisation et accélérer le processus de migration en réponse aux changements climatiques.

ANNEX A

FOUR EXAMPLES OF LINEAR REGRESSIONS PERFORMED ON CHARCOAL DISTRIBUTIONS AND THEIR ASSOCIATED SLOPES. A) LOCAL FIRE, AS BOTH CRITERIA ARE RESPECTED (SLOPE LESS STEEP THAN THE -1.77 THRESHOLD AND PRESENCE OF CHARCOAL PARTICLES >-0.3 LOG MM), B) REGIONAL FIRE AS THE SLOPE IS STEEPER THAN THE THRESHOLD, C) REGIONAL FIRE AS NO CHARCOAL PARTICLE >-0.3 LOG MM WAS FOUND, AND D) REGIONAL FIRE AS NONE OF THE CRITERIA IS RESPECTED.



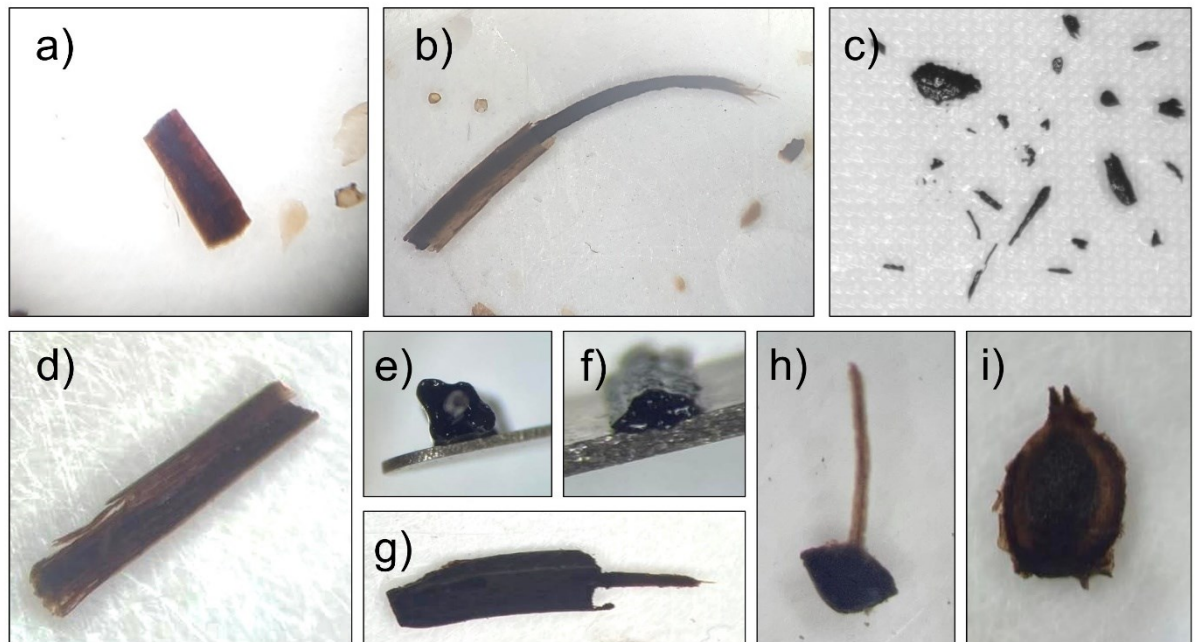
ANNEX B

EIGENVALUES FOR PRINCIPAL COMPONENTS 1 AND 2 FOLLOWING PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS ON THE DATA FOR LAKE PERCHÉ AND LAKE DESPÉRIERS (FIG. 1.3). EIGENVALUES >1 MET THE KAISER CRITERION FOR SIGNIFICANCE AND ARE INDICATED IN BOLD.

	PC1 eigenvalue	PC2 eigenvalue
Lake Perché	5.65	1.38
Lake Despériers	6.97	0.59

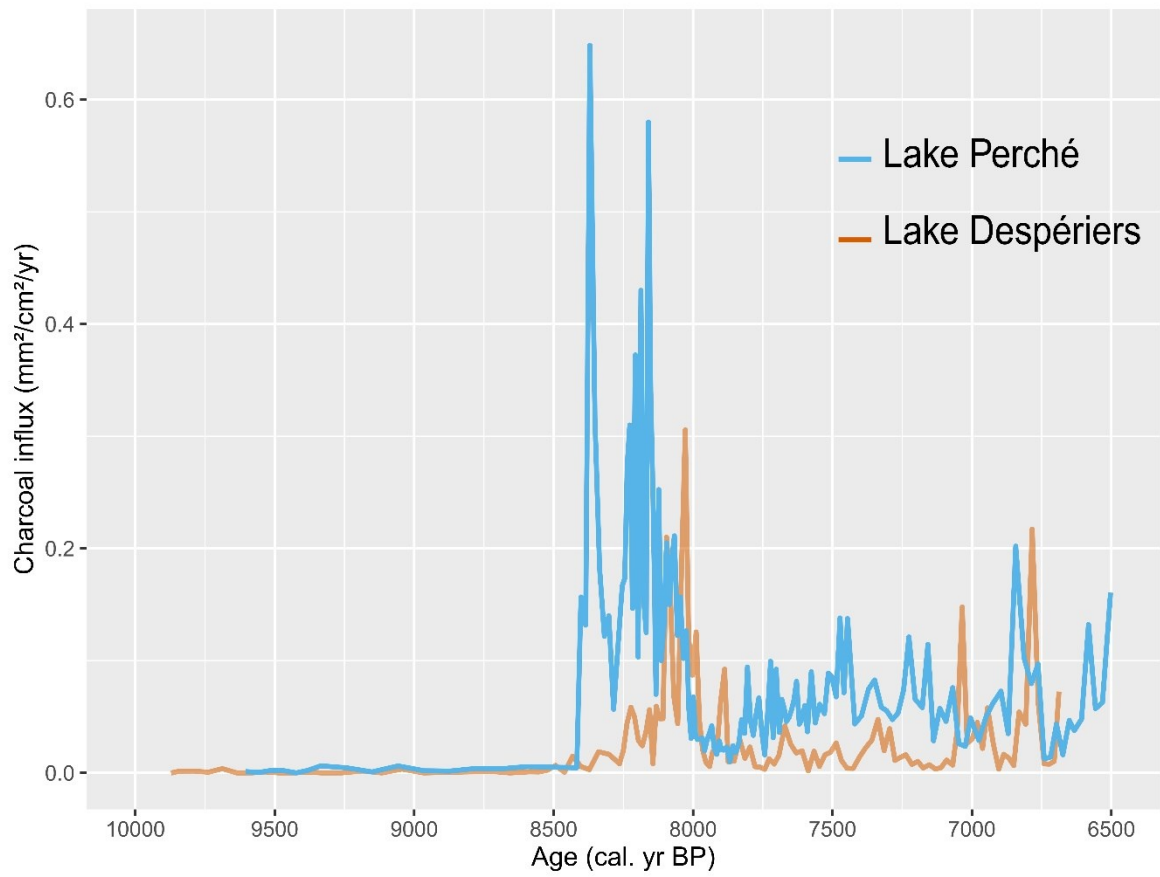
ANNEX C

NINE OF THE OLDEST MACRO-REMAINS FOUND IN THE BASAL SEDIMENTS OF LAKE PERCHÉ: (A-B) *LARIX LARICINA* NEEDLES, C) POSSIBLE *PICEA* SP. NEEDLE (CHARCOAL PARTICLES); AND LAKE DESPÉRIERS: D) *PINUS* SP. NEEDLE, (E-F) *PICEA* SP. NEEDLE, (G-H) *LARIX LARICINA* NEEDLES AND I) *BETULA* SP. SEED. MAGNIFICATION X40 UNDER A DISSECTING MICROSCOPE (SEE METHODS 1.4.5 OR 2.4.4)



ANNEX D

CHARCOAL INFLUX FOR LAKE PERCHÉ IN BLUE AND LAKE DESPÉRIERS IN ORANGE.



ANNEX E

PRIMER SEQUENCES USED AND THE ASSOCIATED PCR CONDITIONS

Forward sequence name and 5'-3' direction	Reverse sequence name and 5'-3' direction	Initial step	Number of cycles	Times and temperatures (for each cycle)	Elongation step
<i>trnL g</i> GGGCAATCCTGAGCCAA	<i>trnL h</i> CCATTGAGTCTCTGCACCTATC	10 min – 95°C	45	30 s – 95°C / 30 s – 50°C / 1 min – 72°C	7 min – 72°C
ITS5 GGAAGTAAAAGTCGTA ACAAGG	5.8S_fungi CAAGAGATCCGTTGTTGAAAG TT	2 min – 94°C	55	30 s – 94°C / 30 s – 60°C / 40 s – 68°C	10 min – 72°C
SSU515Fngs GCCAGCAGCCGCGGTA A	Euk742R AAATCCAAGAATTTACCTCT	30 s – 98°C	30	10 s – 98°C / 30 s – 52°C / 15 s – 72°C	10 min – 72°C

ANNEX F

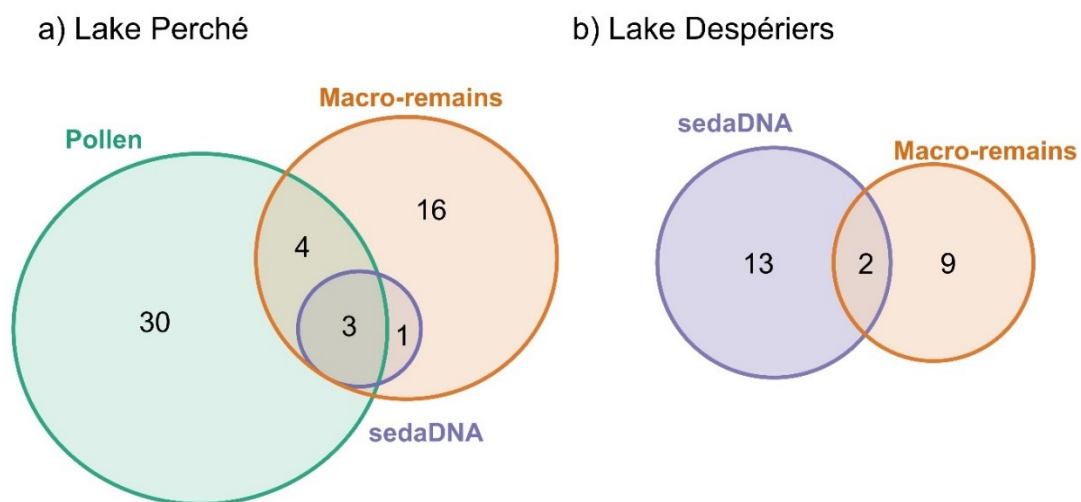
LIST OF POLLEN TAXA NOT SHOWN OR SOWN AS A GROUP IN FIG. 2.4

Pollen taxa	Status
Ericaceae	<0.1%: not shown
Cyperaceae	Grouped under 'Others' section in <i>Herbs</i>
Chicorideae	
<i>Convolvulus</i> sp.	
<i>Heliantheae</i>	
<i>Crocantemum</i> sp.	
<i>Plantago</i> sp.	
<i>Scutellaria</i> sp.	
<i>Rumex/Oxyria</i> sp.	
<i>Ranunculus</i> sp.	
Campanulaceae	
<i>Polygonum</i> sp.	
<i>Sparganium</i> sp.	
<i>Tsuga canadensis</i>	<0.1%: not shown
<i>Fagus grandifolia</i>	<0.1%: not shown
<i>Betula alleghaniensis</i>	Grouped under 'Other Betula spp.'
<i>Betula populifolia</i>	
<i>Populus grandidentata</i>	Grouped under 'Populus spp.'
<i>Populus tremuloides</i>	
<i>Populus balsamifera</i>	
<i>Acer</i> sp.	Grouped under 'Acer spp.'
<i>Acer spicatum</i>	
<i>Acer saccharum</i>	
<i>Acer rubrum</i>	
<i>Carya</i> spp.	Grouped under 'Hardwoods.'
<i>Ostrya</i> spp.	
<i>Tilia</i> spp.	
<i>Carpinus</i> spp.	

<i>Alnus incana</i> subsp. <i>rugosa</i>	Grouped under 'Alnus
<i>Alnus alnobetula</i> <u>subsp.</u>	spp.'
<i>crispa</i>	
Indeterminate (1 grain)	<0.1%: not shown
<i>Myriophyllum</i> spp.	Grouped under 'Aquatic'
<i>Nymphaea</i> spp.	
<i>Typha</i> spp.	
<i>Nuphar</i> spp.	
Aquatic	<0.1%: not shown
<i>Pteropsida</i> trilete undiff	Grouped under
<i>Pteropsida</i> monolete undiff	'Polopodiidae mono- &
	trilete'

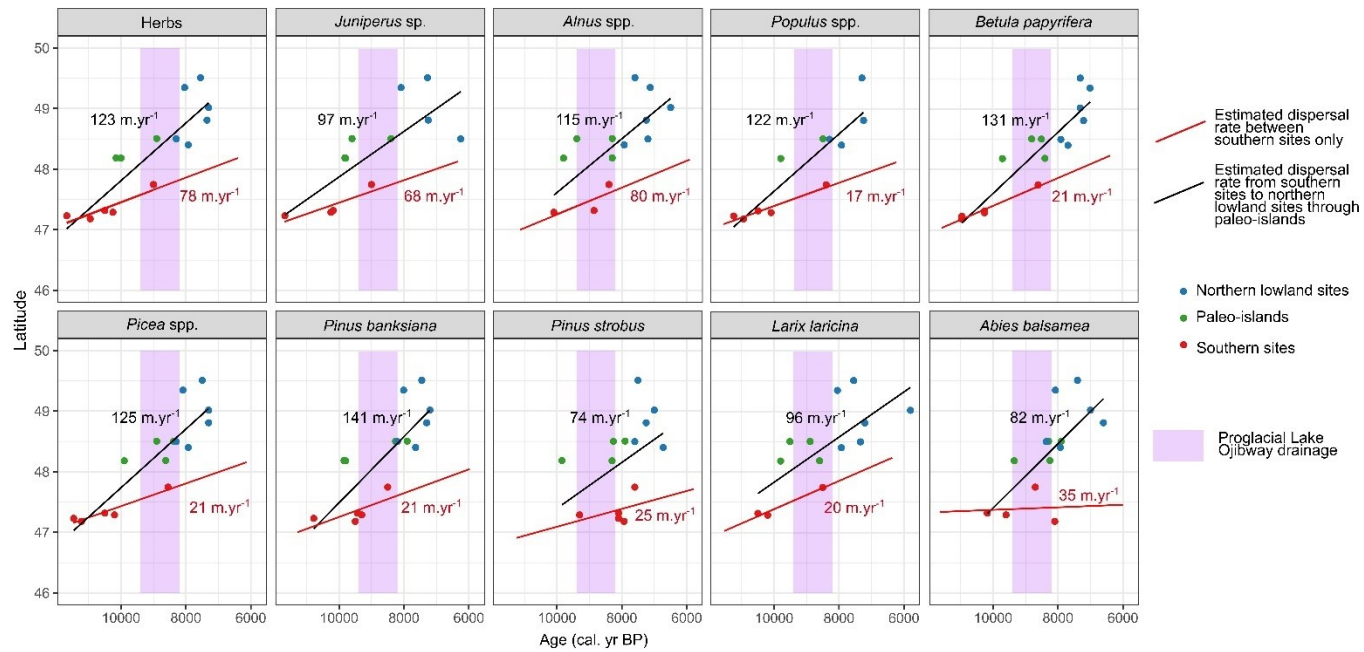
ANNEX G

REPARTITION OF IDENTIFIED TAXA AT THE GENUS LEVEL BETWEEN THE THREE USED PROXIES: POLLEN, MACRO-REMAINS AND SEDADNA FOR A) LAKE PERCHE AND B) LAKE DESPERIERS



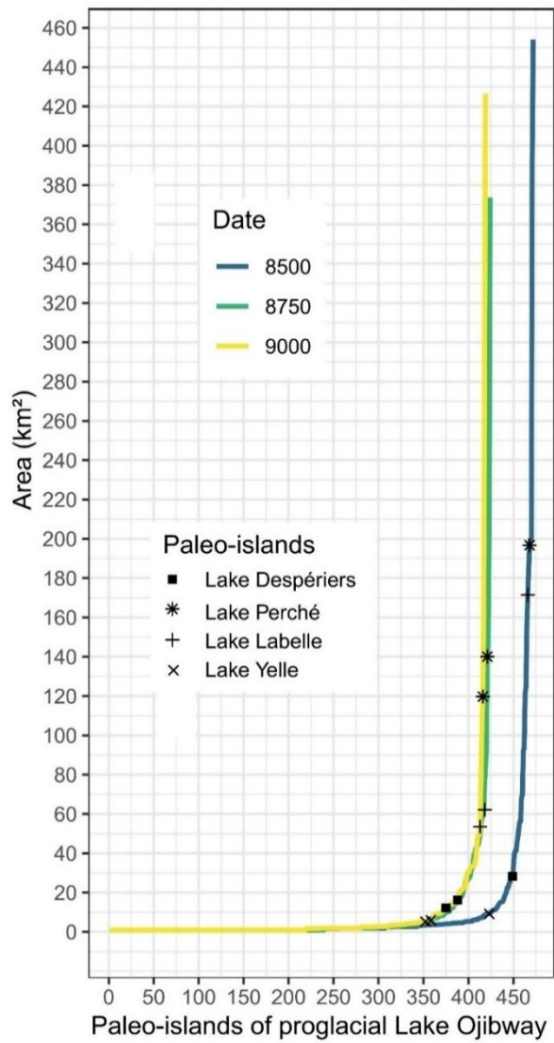
ANNEX H

COMPARISON OF MIGRATION RATES OF SELECTED TREES CONSIDERING DISPERSAL BETWEEN SOUTHERN SITES ONLY VERSUS DISPERSAL FROM SOUTHERN SITES TO NORTHERN LOWLAND SITES THROUGH PALEO-ISLANDS



ANNEX I

AREA OF ALL PALEO-ISLANDS OF PROGLACIAL LAKE OJIBWAY ORDERED BY INCREASING SIZE AT 9,000 (YELLOW), 8,750 (GREEN) AND 8,500 (BLUE). THE SIZES OF THE FOUR STUDIED PALEO-ISLANDS ARE SHOWN AT EACH TIME



RÉFÉRENCES

- Adams, J. K. et Finkelstein, S. A. (2010). Watershed-scale reconstruction of middle and late Holocene paleoenvironmental changes on Melville Peninsula, Nunavut, Canada. *Quaternary Science Reviews*, 29(17), 2302-2314. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.05.033>
- Aguilée, R., Claessen, D. et Lambert, A. (2013). Adaptative radiation driven by the interplay of eco-evolutionary and landscape dynamics: adaptative radiation in dynamic landscapes. *Evolution*, 67(5), 1291-1306. <https://doi.org/10.1111/evo.12008>
- Ali, A. A., Asselin, H., Larouche, A. C., Bergeron, Y., Carcaillet, C. et Richard, P. J. H. (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>
- Ali, A. A., Carcaillet, C. et Bergeron, Y. (2009). Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, 15(5), 1230-1241. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01842.x>
- Ali, J. R. (2017). Islands as biological substrates: classification of the biological assemblage components and the physical island types. *Journal of Biogeography*, 44(5), 984-994. <https://doi.org/10.1111/jbi.12872>
- Alsos, I. G., Ehrich, D., Seidenkrantz, M.-S., Bennike, O., Kirchhefer, A. J. et Geirsdottir, A. (2016). The role of sea ice for vascular plant dispersal in the Arctic. *Biology Letters*, 12(9), 4. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2016.0264>
- Ambec, N., Bergeron, Y. et Fenton, N. J. (2023). Plant community and climate differ between former islands and submerged hills by proglacial lake Ojibway in eastern boreal Canada. *Biodiversity and Conservation*, 32(5), 1709-1732. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02572-4>
- Anderson, H. E. (1968). *Sundance fire: An analysis of fire phenomena* (vol. 56). Intermountain Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.

- Asselin, H., Belleau, A. et Bergeron, Y. (2006). Factors responsible for the co-occurrence of forested and unforested rock outcrops in the boreal forest. *Landscape Ecology*, 21(2), 271-280. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-1393-1>
- Asselin, H., Fortin, M.-J. et Bergeron, Y. (2001). Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Québec boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 9.
- Asselin, H. et Payette, S. (2005). Detecting local-scale fire episodes on pollen slides. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 137(1-2), 31-40. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2005.08.002>
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M.-J. et Vallée, S. (2003). The northern limit of *Pinus banksiana* Lamb. in Canada: explaining the difference between the eastern and western distributions. *Journal of Biogeography*, 30(11), 1709-1718. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00935.x>
- Baig, J. et Gavin, D. G. (2023). Postglacial vegetation and fire history with a high-resolution analysis of tephra impacts, High Cascade Range, Oregon, USA. *Quaternary Science Reviews*, 303, 107970. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.107970>
- Bajolle, L., Larocque-Tobler, I., Gandouin, E., Lavoie, M., Bergeron, Y. et Ali, A. A. (2018). Major postglacial summer temperature changes in the central coniferous boreal forest of Quebec (Canada) inferred using chironomid assemblages. *Journal of Quaternary Science*, 33(4), 409-420. <https://doi.org/10.1002/jqs.3022>
- Barber, D. C., Dyke, A., Hillaire-Marcel, C., Jennings, A. E., Andrews, J. T., Kerwin, M. W., Bilodeau, G., McNeely, R., Southon, J., Morehead, M. D. et Gagnon, J.-M. (1999). Forcing of the cold event of 8,200 years ago by catastrophic drainage of Laurentide lakes. *Nature*, 400(6742), 344-348. <https://doi.org/10.1038/22504>
- Bellemain, E., Davey, M. L., Kauserud, H., Epp, L. S., Boessenkool, S., Coissac, E., Geml, J., Edwards, M., Willerslev, E., Gussarova, G., Taberlet, P. et Brochmann, C. (2013). Fungal palaeodiversity revealed using high-throughput metabarcoding of ancient DNA from arctic permafrost: Metabarcoding of ancient arctic permafrost fungi. *Environmental Microbiology*, 15(4), 1176-1189. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12020>
- Bennett, K. D. (1985). The spread of *Fagus grandifolia* across eastern North America during the last 18 000 years. *Journal of Biogeography*, 12(2), 147. <https://doi.org/10.2307/2844838>
- Bergeron, Y. (1991). The Influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992. <https://doi.org/10.2307/1941553>

- Bergeron, Y. et Charron, D. (1994). Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach. *Écoscience*, 1(2), 173-184. <https://doi.org/10.1080/11956860.1994.11682241>
- Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Kenkel, N. C., Leduc, A. L. et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(02), 202-213. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-039>
- Birks, H. H. et Birks, J. B. (2000). Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27, 31-35.
- Birks, H. J. B. (2014). Challenges in the presentation and analysis of plant-macrofossil stratigraphical data. *Vegetation History and Archaeobotany*, 23(3), 309-330. <https://doi.org/10.1007/s00334-013-0430-2>
- Birks, H. J. B. et Berglund, B. E. (2018). One hundred years of Quaternary pollen analysis 1916–2016. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27(2), 271-309. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0630-2>
- Birks, H. J. B., Felde, V. A., Bjune, A. E., Grytnes, J.-A., Seppä, H. et Giesecke, T. (2016). Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 228, 1-25. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.12.011>
- Birks, H. J. B. et Line, J. M. (1992). The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from quaternary pollen-analytical data. *The Holocene*, 2(1), 1-10. <https://doi.org/10.1177/095968369200200101>
- Blaauw, M. et Christen, J. (2011). Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*, 6. <https://doi.org/10.1214/ba/1339616472>
- Blaauw, M., Christen, J., Aquino Lopez, M. A., Vazquez, J. E., Gonzalez, O. M., Belding, T., Theiler, J., Gough, B. et Karney, C. (2022, 29 mars). *rbacon package* (version 2.5.8) [UTF-8]. <https://cran.irsn.fr/web/packages/rbacon/rbacon.pdf>
- Borregaard, M. K., Matthews, T. J. et Whittaker, R. J. (2016). The general dynamic model: towards a unified theory of island biogeography?: Towards a unified theory of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 25(7), 805-816. <https://doi.org/10.1111/geb.12348>
- Botta, F., Svensson, A., Nogués-Bravo, D., Dahl-Jensen, D. et Rahbek, C. (2019). *The ecology of abrupt climate changes during the last glacial period* [Université de Copenhague].

https://www.nbi.ku.dk/english/theses/phd-theses/phd_theses_2019/filippo_botta/Filippo_Botta.pdf

Boulton, G. S. (1978). Boulder shapes and grain-size distributions of debris as indicators of transport paths through a glacier and till genesis. *Sedimentology*, 25(6), 773-779. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1978.tb00329.x>

Boyd, M. (2007). Early postglacial history of the southeastern Assiniboine Delta, glacial Lake Agassiz basin. *Journal of Paleolimnology*, 37(3), 313-329. <https://doi.org/10.1007/s10933-006-9044-3>

Boyd, M., Running IV, G. L. et Havholm, K. (2003). Paleoecology and geochronology of glacial Lake Hind during the Pleistocene–Holocene transition: A context for Folsom surface finds on the Canadian Prairies. *Geoarchaeology*, 18(6), 583-607. <https://doi.org/10.1002/gea.10081>

Boyle, J. F. (2000). Rapid elemental analysis of sediment samples by isotope source XRF. *Journal of Paleolimnology*, 23(2), 213-221. <https://doi.org/10.1023/A:1008053503694>

Bradshaw, E. G., Jones, V. J., Birks, H. J. B. et Birks, H. H. (2000). Diatom responses to late-glacial and early-Holocene environmental changes at Kråkenes, western Norway. *Journal of Paleolimnology*, 23, 21-34.

Breckenridge, A., Lowell, T. V., Stroup, J. S. et Evans, G. (2012). A review and analysis of varve thickness records from glacial Lake Ojibway (Ontario and Quebec, Canada). *Quaternary International*, 260, 43-54. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.09.031>

Brochmann, C., Gabrielsen, T. M., Nordal, I., Landvik, J. Y. et Elven, R. (2003). Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited. *TAXON*, 52(3), 417-450. <https://doi.org/10.2307/3647381>

Brooks, G. R. (2020). Evidence of a strong paleoearthquake in ~9.1 ka cal BP interpreted from mass transport deposits, western Quebec – northeastern Ontario, Canada. *Quaternary Science Reviews*, 234, 106250. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106250>

Brouard, E., Roy, M., Godbout, P.-M. et Veillette, J. J. (2021). A framework for the timing of the final meltwater outbursts from glacial Lake Agassiz-Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 274, 107269. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107269>

Bullock, J. M., Mallada González, L., Tamme, R., Götzenberger, L., White, S. M., Pärtel, M. et Hooftman, D. A. P. (2017). A synthesis of empirical plant dispersal kernels. *Journal of Ecology*, 105(1), 6-19. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12666>

- Burns, R. M. et Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America* (vol. 1). US Department of Agriculture. 2 vol. https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654/volume_1/silvics_vol1.pdf
- Cain, M. L., Milligan, B. G. et Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9), 1217-1227. <https://doi.org/10.2307/2656714>
- Callahan, B. J., McMurdie, P. J., Rosen, M. J., Han, A. W., Johnson, A. J. A. et Holmes, S. P. (2016). DADA2: High resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature methods*, 13(7), 581-583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>
- Capo, E., Giguët-Covex, C., Rouillard, A., Nota, K., Heintzman, P. D., Vuillemin, A., Ariztegui, D., Arnaud, F., Belle, S., Bertilsson, S., Bigler, C., Bindler, R., Brown, A. G., Clarke, C. L., Crump, S. E., Debroas, D., Englund, G., Ficetola, G. F., Garner, R. E., ... Parducci, L. (2021). Lake Sedimentary DNA Research on Past Terrestrial and Aquatic Biodiversity: Overview and Recommendations. *Quaternary*, 4(1), 6. <https://doi.org/10.3390/quat4010006>
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. H., Fréchette, B., Gauthier, S. et Prairie, Y. T. (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. J. H., Asnong, H., Capece, L. et Bergeron, Y. (2006). Fire and soil erosion history in East Canadian boreal and temperate forests. *Quaternary Science Reviews*, 25(13-14), 1489-1500. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.01.004>
- Carrivick, J. L. et Tweed, F. S. (2013). Proglacial lakes: character, behaviour and geological importance. *Quaternary Science Reviews*, 78, 34-52. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.07.028>
- Castle, S. C., Lekberg, Y., Affleck, D. et Cleveland, C. C. (2016). Soil abiotic and biotic controls on plant performance during primary succession in a glacial landscape. *Journal of Ecology*, 104(6), 1555-1565. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12615>
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143(1), 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8>
- Chao, A., Henderson, P. A., Chiu, C., Moyes, F., Hu, K., Dornelas, M. et Magurran, A. E. (2021). Measuring temporal change in alpha diversity: A framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT.3D standardization. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1926-1940. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13682>

- Chapin, F. S., Walker, L. R., Fastie, C. L. et Sharman, L. C. (1994). Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, 64(2), 149-175. <https://doi.org/10.2307/2937039>
- Clark, J. S. (1998). Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *The American Naturalist*, 152(2), 204-224. <https://doi.org/10.1086/286162>
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb, T. et Wyckoff, P. (1998). Reid's Paradox of rapid plant migration. *BioScience*, 48(1), 13-24. <https://doi.org/10.2307/1313224>
- Clark, J. S. et Hussey, T. C. (1996). Estimating the mass flux of charcoal from sedimentary records: effects of particle size, morphology, and orientation. *The Holocene*, 6(2), 129-144. <https://doi.org/10.1177/095968369600600201>
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W. et McCabe, A. M. (2009). The Last Glacial Maximum. *Science*, 325(5941), 710-714. <https://doi.org/10.1126/science.1172873>
- Côté, M. (2006). L'occupation amérindienne au Témiscamingue : l'exemple du Lieu historique national du Canada du Fort-Témiscamingue (Obadjiwan), une présence multi-millénaire. *Recherches amérindiennes au Québec*, 36(1), 7-22. <https://doi.org/10.7202/1081758ar>
- Crofts, A. L. et Brown, C. D. (2020). The importance of biotic filtering on boreal conifer recruitment at alpine treeline. *Ecography*, 43(6), 914-929. <https://doi.org/10.1111/ecog.04899>
- Crossay, T., Cilia, A., Cavaloc, Y., Amir, H. et Redecker, D. (2018). Four new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) associated with endemic plants from ultramafic soils of New Caledonia. *Mycological Progress*, 17(6), 729-744. <https://doi.org/10.1007/s11557-018-1386-5>
- Croudace, I. W. et Rothwell, R. G. (dir.). (2015). *Micro-XRF studies of sediment cores: applications of a non-destructive tool for the environmental sciences*. Springer.
- Cutler, N. A., Belyea, L. R. et Dugmore, A. J. (2008). The spatiotemporal dynamics of a primary succession. *Journal of Ecology*, 96(2), 231-246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01344.x>
- Cyr, D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2007). Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape Ecology*, 22(9), 1325-1339. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9109-3>

- Dalton, A. S., Margold, M., Stokes, C. R., Tarasov, L., Dyke, A. S., Adams, R. S., Allard, S., Arends, H. E., Atkinson, N., Attig, J. W., Barnett, P. J., Barnett, R. L., Batterson, M., Bernatchez, P., Borns, H. W., Breckenridge, A., Briner, J. P., Brouard, E., Campbell, J. E., ... Wright, H. E. (2020). An updated radiocarbon-based ice margin chronology for the last deglaciation of the North American Ice Sheet Complex. *Quaternary Science Reviews*, 234, 106223. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106223>
- Dark, P. (2023). Pollen and macroscopic plant remains as indicators of local and regional environments. Dans *Handbook of archaeological sciences* (vol. 1, p. 271-288). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119592112.ch14>
- Daubois, V., Roy, M., Veillette, J. J. et Ménard, M. (2015). The drainage of Lake Ojibway in glaciolacustrine sediments of northern Ontario and Quebec, Canada: The drainage of Lake Ojibway, Canada. *Boreas*, 44(2), 305-318. <https://doi.org/10.1111/bor.12101>
- Davis, M. B., Schwartz, M. W. et Woods, K. (1991). Detecting a species limit from pollen in sediments. *Journal of Biogeography*, 18(6), 653. <https://doi.org/10.2307/2845547>
- Davis, M. B., Woods, K. D., Webb, S. L. et Futyma, R. P. (1986). Dispersal versus climate: Expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region. *Vegetatio*, 67(2), 93-103.
- Davis, R. B. et Jacobson, G. L. (1985). Late Glacial and Early Holocene landscapes in northern New England and adjacent areas of Canada. *Quaternary Research*, 23(3), 341-368. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(85\)90040-7](https://doi.org/10.1016/0033-5894(85)90040-7)
- Djamali, M. et Cilleros, K. (2020). Statistically significant minimum pollen count in Quaternary pollen analysis; the case of pollen-rich lake sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 275, 104156. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.104156>
- Drobyshev, I., Flannigan, M. D., Bergeron, Y., Girardin, M. P. et Suran, B. (2010). Variation in local weather explains differences in fire regimes within a Québec south-eastern boreal forest landscape. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1073. <https://doi.org/10.1071/WF09101>
- Dunnette, P. V., Higuera, P. E., McLauchlan, K. K., Derr, K. M., Briles, C. E. et Keefe, M. H. (2014). Biogeochemical impacts of wildfires over four millennia in a Rocky Mountain subalpine watershed. *New Phytologist*, 203(3), 900-912. <https://doi.org/10.1111/nph.12828>
- Dyke, A. S. (2004). An outline of North American deglaciation with emphasis on central and northern Canada. Dans *Developments in Quaternary Sciences* (vol. 2, p. 373-424). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1571-0866\(04\)80209-4](https://doi.org/10.1016/S1571-0866(04)80209-4)

- Easterbrook, D. J. (1999). *Surface processes and landforms* (2nd éd.). Pearson College Div.
- Egan, J., Fletcher, W. J. et Allott, T. E. H. (2022). Diatom-inferred centennial-millennial postglacial climate change in the Pacific Northwest of North America. *Journal of Paleolimnology*, 68(2), 231-248. <https://doi.org/10.1007/s10933-022-00244-x>
- El-Guellab, A., Asselin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y. et Ali, A. A. (2015). Holocene variations of wildfire occurrence as a guide for sustainable management of the northeastern Canadian boreal forest. *Forest Ecosystems*, 2(1), 15. <https://doi.org/10.1186/s40663-015-0039-2>
- Engstrom, D. R. (1995). *Proceedings of the Third Glacier Bay Science Symposium, 1993: September 15-18, 1993, Glacier Bay Lodge, Glacier Bay National Park and Preserve, Gustavus, Alaska*. U.S. Department of the Interior, National Park Service.
- Environnement Canada. (2021). *Normales climatiques du Québec*. <https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp>
- Epp, L. S., Boessenkool, S., Bellemain, E. P., Haile, J., Esposito, A., Riaz, T., Erséus, C., Gusarov, V. I., Edwards, M. E., Johnsen, A., Stenøien, H. K., Hassel, K., Kauserud, H., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Willerslev, E., Taberlet, P., Coissac, E. et Brochmann, C. (2012). New environmental metabarcodes for analysing soil DNA: potential for studying past and present ecosystems: metabarcodes to analyse soil DNA. *Molecular Ecology*, 21(8), 1821-1833. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05537.x>
- Faegri, K., Kaland, P. E. et Krzywinski, K. (1989). *Textbook of pollen analysis*. (vol. IV). Wiley. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19930670810>
- Fastie, C. L. (1995). Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, 76(6), 1899-1916. <https://doi.org/10.2307/1940722>
- Fernandez, M. C., Hu, F. S., Gavin, D. G., de Lafontaine, G. et Heath, K. D. (2021). A tale of two conifers: Migration across a dispersal barrier outpaced regional expansion from refugia. *Journal of Biogeography*, 48(9), 2133-2143. <https://doi.org/10.1111/jbi.14209>
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312(5990), 109-114.
- Finney, M. A., McAllister, S. S., Forthofer, J. M. et Grumstrup, T. P. (2021). *Wildland fire behaviour: dynamics, principles and processes*. Csiro Publishing.
- Fisher, T. G., Yansa, C. H., Lowell, T. V., Lepper, K., Hajdas, I. et Ashworth, A. (2008). The chronology, climate, and confusion of the Moorhead Phase of glacial Lake Agassiz:

new results from the Ojata Beach, North Dakota, USA. *Quaternary Science Reviews*, 27(11), 1124-1135. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.02.010>

- Foerster, V., Junginger, A., Langkamp, O., Gebru, T., Asrat, A., Umer, M., Lamb, H. F., Wennrich, V., Rethemeyer, J., Nowaczyk, N., Trauth, M. H. et Schaebitz, F. (2012). Climatic change recorded in the sediments of the Chew Bahir basin, southern Ethiopia, during the last 45,000 years - ScienceDirect. *Quaternary International*, 274, 25-37.
- Fracasso, I., Dinella, A., Giammarchi, F., Marinchel, N., Kołaczek, P., Lamentowicz, M., Marcisz, K., Łokas, E., Miecznik, M., Bragazza, L., Girardi, M., Ventura, M., Borruso, L., Tonon, G. et Vernesi, C. (2022). Climate and human impacts inferred from a 1500-year multi-proxy record of an alpine peatland in the South-Eastern Alps. *Ecological Indicators*, 145, 109737. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109737>
- Franck, R. M. (1990). *Abies balsamea* (L.) Mill - Balsam fir. Dans *Sylvics of North America* (vol. 1, p. 26-47).
- Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10(6), 1500-1508. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x>
- Fréchette, B., Richard, P. J. H., Grondin, P., Lavoie, M. et Larouche, A. C. (2018). *Histoire postglaciaire de la végétation et du climat des pessières et des sapinières de l'ouest du Québec*.
- Fulton, R. J., Warner, B. G., Kubiw, H. J. et Achard, R. A. (1989). Geology and paleoecology of early Holocene lacustrine deposits in the Columbia River valley near Fauquier, southern British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 26(2), 257-265. <https://doi.org/10.1139/e89-021>
- Garcés-Pastor, S., Wangenstein, O. S., Pérez-Haase, A., Pèlachs, A., Pérez-Obiol, R., Cañellas-Boltà, N., Mariani, S. et Vegas-Vilarrúbia, T. (2019). DNA metabarcoding reveals modern and past eukaryotic communities in a high-mountain peat bog system. *Journal of Paleolimnology*, 62(4), 425-441. <https://doi.org/10.1007/s10933-019-00097-x>
- Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Gugger, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., Hampe, A., Hu, F. S., Ashcroft, M. B., Bartlein, P. J., Blois, J. L., Carstens, B. C., Davis, E. B., de Lafontaine, G., Edwards, M. E., Fernandez, M., Henne, P. D., Herring, E. M., Holden, Z. A., ... Williams, J. W. (2014). Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1), 37-54. <https://doi.org/10.1111/nph.12929>

- Genries, A., Finsinger, W., Asnong, H., Bergeron, Y., Carcaillet, C., Garneau, M., Hély, C. et Ali, A. A. (2012). Local *versus* regional processes: can soil characteristics overcome climate and fire regimes by modifying vegetation trajectories? *Journal of Quaternary Science*, 27(7), 745-756. <https://doi.org/10.1002/jqs.2560>
- Glaser, P. H. (1981). Transport and deposition of leaves and seeds on tundra: A late-glacial analog. *Arctic and Alpine Research*, 13(2), 173-182. <https://doi.org/10.2307/1551193>
- Godbout, P.-M., Roy, M. et Veillette, J. J. (2019). High-resolution varve sequences record one major late-glacial ice readvance and two drainage events in the eastern Lake Agassiz-Ojibway basin. *Quaternary Science Reviews*, 223, 105942. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105942>
- Godbout, P.-M., Roy, M. et Veillette, J. J. (2020). A detailed lake-level reconstruction shows evidence for two abrupt lake drawdowns in the late-stage history of the eastern Lake Agassiz-Ojibway basin. *Quaternary Science Reviews*, 238, 106327. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106327>
- Godbout, P.-M., Roy, M., Veillette, J. J. et Schaefer, J. M. (2017). Cosmogenic ¹⁰Be dating of raised shorelines constrains the timing of lake levels in the eastern Lake Agassiz-Ojibway basin. *Quaternary Research*, 88(2), 265-276. <https://doi.org/10.1017/qua.2017.40>
- Gordon, D. et McAndrews, J. H. (1992). Field testing a model of paleohydrology for prehistoric site prediction at Lake Temagami, northeastern Ontario. *Annual Archaeological Report, Ontario*, 3, 80-86.
- Graham, N. R., Gruner, D. S., Lim, J. Y. et Gillespie, R. G. (2017). Island ecology and evolution: challenges in the Anthropocene. *Environmental Conservation*, 44(4), 323-335. <https://doi.org/10.1017/S0376892917000315>
- Greene, D. F., Canham, C. D., Coates, K. D. et Lepage, P. T. (2004). An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology*, 92(5), 758-766. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00921.x>
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. (1996). Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology*, 77(2), 595-609. <https://doi.org/10.2307/2265633>
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. (1997). Secondary dispersal of tree seeds on snow. *The Journal of Ecology*, 85(3), 329-340. <https://doi.org/10.2307/2960505>
- Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H. et Charron, I. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824-839.

- Grimm, E. C. (1987). CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences*, 13(1), 13-35. [https://doi.org/10.1016/0098-3004\(87\)90022-7](https://doi.org/10.1016/0098-3004(87)90022-7)
- Haile, J. S. (2008). *Ancient DNA from sediments and associated remains* [<http://purl.org/dc/dcmitype/Text>, Oxford University, UK]. <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:8012c839-6a9c-47f9-83a6-b4a0f1d23b93>
- Hao, Q., de Lafontaine, G., Guo, D., Gu, H., Hu, F. S., Song, Z. et Liu, H. (2018). The critical role of local refugia in postglacial colonization of Chinese pine: joint inferences from DNA analyses, pollen records, and species distribution modeling. *Ecography*, 41(4). <https://doi.org/10.1111/ecog.03096>
- Harris, A., Ickert-Bond, S. et Rodríguez, A. (2018). Long distance dispersal in the assembly of floras: A review of progress and prospects in North America. *Journal of Systematics and Evolution*, 56(5), 430-448. <https://doi.org/10.1111/jse.12422>
- Hein, N., Merkelbach, J., Zech, K. et Weijers, S. (2021). Drought sensitivity of *Empetrum nigrum* shrub growth at the species' southern lowland distribution range margin. *Plant Ecology*, 222(3), 305-321. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01107-z>
- Heinselman, M. L. (1970). Landscape Evolution, peatland types, and the environment in the Lake Agassiz peatlands natural area, Minnesota. *Ecological Monographs*, 40(2), 235-261. <https://doi.org/10.2307/1942297>
- Hellman, S., Gaillard, M.-J., Broström, A. et Sugita, S. (2008). The REVEALS model, a new tool to estimate past regional plant abundance from pollen data in large lakes: validation in southern Sweden. *Journal of Quaternary Science*, 23(1), 21-42. <https://doi.org/10.1002/jqs.1126>
- Higgins, S. I., Nathan, R. et Cain, M. L. (2003). Are long-distance events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84(8), 1945-1956. <https://doi.org/10.1890/01-0616>
- Higgins, S. I. et Richardson, D. M. (1999). Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist*, 153(5), 464-475. <https://doi.org/10.1086/303193>
- Higuera, P. E., Brubaker, L. B., Anderson, P. M., Brown, T. A., Kennedy, A. T. et Hu, F. S. (2008). Frequent fires in ancient shrub tundra: implications of paleorecords for Arctic environmental change. *PLoS ONE*, 3(3), e0001744. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001744>

- Higuera, P. E., Brubaker, L. B., Anderson, P. M., Hu, F. S. et Brown, T. A. (2009). Vegetation mediated the impacts of postglacial climate change on fire regimes in the south-central Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs*, 79(2), 201-219. <https://doi.org/10.1890/07-2019.1>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Holderegger, R. et Thiel-Egenter, C. (2009). A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography*, 36(3), 476-480. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02027.x>
- Jacobson, G. L. (1979). The palaeoecology of white pine (*Pinus strobus*) in Minnesota. *The Journal of Ecology*, 67(2), 697. <https://doi.org/10.2307/2259121>
- Joannin, S., Capit, A., Ollivier, V., Bellier, O., Brossier, B., Mourier, B., Tozalakian, P., Colombié, C., Yevadian, M., Karakhanyan, A., Gasparyan, B., Malinsky-Buller, A., Chataigner, C. et Perello, B. (2022). First pollen record from the Late Holocene forest environment in the Lesser Caucasus. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 304, 104713. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2022.104713>
- Johnston, W. F. (1990). *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch – Tamarack. Dans *Silvics of North America* (vol. 1, p. 141-151).
- Jones, G. A. et Henry, G. H. R. (2003). Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *Journal of Biogeography*, 30(2), 277-296. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00818.x>
- Jørgensen, T., Haile, J., Möller, P., Andreev, A., Boessenkool, S., Rasmussen, M., Kienast, F., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, C., Bigelow, N. H., Andersen, K., Orlando, L., Gilbert, M. T. P. et Willerslev, E. (2012). A comparative study of ancient sedimentary DNA, pollen and macrofossils from permafrost sediments of northern Siberia reveals long-term vegetational stability. *Molecular Ecology*, 21(8), 1989-2003. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05287.x>
- Juggins, S. et Juggins, M. S. (2020). Package « rioja ». *An R Package for the Analysis of Quaternary Science Data*, 26.
- Kaiser, H. F. (1960). The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1), 141-151. <https://doi.org/10.1177/001316446002000116>
- Kassambara, A. (2017). *Practical guide to Principal Component Methods in R: PCA, M(CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra*. STHDA.

- Kõljalg, U., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor, A. F. S., Bahram, M., Bates, S. T., Bruns, T. D., Bengtsson-Palme, J., Callaghan, T. M., Douglas, B., Drenkhan, T., Eberhardt, U., Dueñas, M., Grebenc, T., Griffith, G. W., Hartmann, M., Kirk, P. M., Kohout, P., ... Larsson, K.-H. (2013). Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22(21), 5271-5277. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>
- Last, W. M. et Schweyen, T. H. (1985). Late Holocene history of Waldsea Lake, Saskatchewan, Canada. *Quaternary Research*, 24(2), 219-234. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(85\)90008-0](https://doi.org/10.1016/0033-5894(85)90008-0)
- Lavoie, L. et Sirois, L. (1998). Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 483-492. <https://doi.org/10.2307/3237263>
- Lefebvre, P., Sabatier, P., Mangeret, A., Gourgiotis, A., Le Pape, P., Develle, A.-L., Louvat, P., Diez, O., Reyss, J.-L., Gaillardet, J., Cazala, C. et Morin, G. (2021). Climate-driven fluxes of organic-bound uranium to an alpine lake over the Holocene. *Science of The Total Environment*, 783, 146878. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146878>
- Lepère, C., Domaizon, I., Humbert, J.-F., Jardillier, L., Hugoni, M. et Debroas, D. (2019). Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems. *PeerJ*, 7, e6247. <https://doi.org/10.7717/peerj.6247>
- Lévesque, P. E. M., Dinel, H. et Larouche, A. (1988). *Guide to the identification of plant macrofossils in Canadian peatlands*. Land Resource Research Centre, Research Branch, Agriculture Canada.
- Lewis, C. F. M. et Anderson, T. W. (2012). The sedimentary and palynological records of Serpent River Bog, and revised early Holocene lake-level changes in the Lake Huron and Georgian Bay region. *Journal of Paleolimnology*, 47(3), 391-410. <https://doi.org/10.1007/s10933-012-9595-4>
- Lewis, C. F. M. et Anderson, T. W. (2017). Sediment sequences and palynology of outer South Bay, Manitoulin Island, Ontario: Connections to Lake Huron paleohydrologic phases and upstream Lake Agassiz events. *Quaternary Science Reviews*, 173, 248-261. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.04.030>
- Leys, B., Higuera, P. E., McLauchlan, K. K. et Dunnette, P. V. (2016). Wildfires and geochemical change in a subalpine forest over the past six millennia. *Environmental Research Letters*, 11(12), 125003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/12/125003>
- Li, D. (2018). *Package « hillR »*, 14.

- Liu, K.-B. (1990). Holocene paleoecology of the boreal forest and Great Lakes-St. Lawrence forest in Northern Ontario. *Ecological Monographs*, 60(2), 179-212. <https://doi.org/10.2307/1943044>
- Lomolino, Mark V. (2000). A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9(1), 1-6. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00185.x>
- MacArthur, R. H. et Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373-387. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1963.tb03295.x>
- MacArthur, R. H. et Wilson, E. O. (2001). *The theory of island biogeography* (vol. 1). Princeton University Press.
- Mack, R. N. et Lonsdale, W. M. (2001). Humans as global plant dispersers: Getting more than we bargained for: Current introductions of species for aesthetic purposes present the largest single challenge for predicting which plant immigrants will become future pests. *BioScience*, 51(2), 95-102. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0095:HAGPDG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0095:HAGPDG]2.0.CO;2)
- Magyari, E. K., Veres, D., Wennrich, V., Wagner, B., Braun, M., Jakab, G., Karátson, D., Pál, Z., Ferenczy, G., St-Onge, G., Rethemeyer, J., Francois, J.-P., von Reumont, F. et Schäbitz, F. (2014). Vegetation and environmental responses to climate forcing during the Last Glacial Maximum and deglaciation in the East Carpathians: attenuated response to maximum cooling and increased biomass burning. *Quaternary Science Reviews*, 106, 278-298. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.09.015>
- Makoto, K. et Wilson, S. D. (2019). When and where does dispersal limitation matter in primary succession? *Journal of Ecology*, 107(2), 559-565. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12988>
- Marshall, S. J., Tarasov, L., Clarke, G. K. C. et Peltier, W. R. (2000). *Glaciological reconstruction of the Laurentide Ice Sheet: physical processes and modelling challenges*, 37, 26.
- McAndrews, J. H. (1973). *Key to the Quaternary pollen and spores of the Great Lakes region*. [Ottawa] : Royal Ontario Museum. <http://archive.org/details/keytoquaternaryp0000mcan>
- MERN - Système d'information géominière. (2022). *Zones morphosédimentologiques indicatives de la géologie du Quaternaire en Abitibi (Québec)* [Carte interactive]. Récupéré le 1 février 2022 de https://sigeom.mines.gouv.qc.ca/signet/classes/l1108_afchCarteIntr?l=F&m=B&ll=48.48231,-78.77259&z=16&c=z_morph_qc%7C36&op=mspQc%7Call%7C

- Moore, P. D. et Webb, J. A. (1978). *An illustrated guide to pollen analysis*. Hodder and Stoughton.
- Moreno, A., Giralt, S., Valero-Garcés, B., Sáez, A., Bao, R., Prego, R., Pueyo, J. J., González-Sampériz, P. et Taberner, C. (2007). A 14kyr record of the tropical Andes: The Lago Chungará sequence (18°S, northern Chilean Altiplano). *Quaternary International*, *161*(1), 4-21. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.10.020>
- Mortensen, M. F., Birks, H. H., Christensen, C., Holm, J., Noe-Nygaard, N., Odgaard, B. V., Olsen, J. et Rasmussen, K. L. (2011). Lateglacial vegetation development in Denmark – New evidence based on macrofossils and pollen from Slotseng, a small-scale site in southern Jutland. *Quaternary Science Reviews*, *30*(19-20), 2534-2550. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.04.018>
- Mustaphi, C. J. C. et Pisaric, M. F. J. (2014). A classification for macroscopic charcoal morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, *38*(6), 734-754. <https://doi.org/10.1177/0309133314548886>
- Myers, J. A., Vellend, M., Gardescu, S. et Marks, P. L. (2004). Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*, *139*(1), 35-44. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1474-2>
- Myrstener, E., Ninnés, S., Meyer-Jacob, C., Mighall, T. et Bindler, R. (2021). Long-term development and trajectories of inferred lake-water organic carbon and pH in naturally acidic boreal lakes. *Limnology and Oceanography*, *66*(6), 2408-2422.
- Nagati, M., Roy, M., Manzi, S., Richard, F., Desrochers, A., Gardes, M. et Bergeron, Y. (2018). Impact of local forest composition on soil fungal communities in a mixed boreal forest. *Plant and Soil*, *432*(1-2), 345-357. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3806-3>
- Napier, J. D., de Lafontaine, G., Heath, K. D. et Hu, F. S. (2019). Rethinking long-term vegetation dynamics: multiple glacial refugia and local expansion of a species complex. *Ecography*, *42*(5), 1056-1067. <https://doi.org/10.1111/ecog.04243>
- Napier, J. D., Fernandez, M. C., de Lafontaine, G. et Hu, F. S. (2020). Ice-age persistence and genetic isolation of the disjunct distribution of larch in Alaska. *Ecology and Evolution*, *10*(3), 1692-1702. <https://doi.org/10.1002/ece3.6031>
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, *313*(5788), 786-788. <https://doi.org/10.1126/science.1124975>

- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. et Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 638-647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Nienstaedt, H. et Zasada, J. C. (1990). *Picea glauca* (Moench) Voss white spruce. Dans *Silvics of North America* (vol. 1, p. 204-226).
- Nogales, M., Heleno, R., Traveset, A. et Vargas, P. (2012). Evidence for overlooked mechanisms of long-distance seed dispersal to and between oceanic islands. *New Phytologist*, 194(2), 313-317. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04051.x>
- Normandeau, A., Lajeunesse, P. et Philibert, G. (2013). Late-Quaternary morphostratigraphy of Lake St-Joseph (southeastern Canadian Shield): Evolution from a semi-enclosed glacial marine basin to a postglacial lake. *Sedimentary Geology*, 295, 38-52. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2013.07.005>
- Nutz, A., Lajeunesse, P., Ghienne, J.-F., Schuster, M., Brouard, E., Dietrich, P., Bouchette, F., Roquin, C. et Cousineau, P. A. (2020). Deglacial to paraglacial history of the Lake Saint-Jean lowlands: A geomorphological perspective. Dans O. Slaymaker et N. Catto (dir.), *Landscapes and Landforms of Eastern Canada* (p. 145-158). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-35137-3_5
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solyomos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., ... Weedon, J. Package « vegan ». 2022.
- Oris, F., Ali, A. A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y. et Finsinger, W. (2014a). Charcoal dispersion and deposition in boreal lakes from 3 years of monitoring: Differences between local and regional fires: Monitoring charcoal deposition in lakes. *Geophysical Research Letters*, 41(19), 6743-6752. <https://doi.org/10.1002/2014GL060984>
- Oris, F., Asselin, H., Finsinger, W., Hély, C., Blarquez, O., Ferland, M.-E., Bergeron, Y. et Ali, A. A. (2014b). Long-term fire history in northern Quebec: implications for the northern limit of commercial forests. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 675-683. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12240>
- Paillard, J., Richard, P. J., Blarquez, O., Grondin, P. et Bergeron, Y. (2023). Postglacial establishment and expansion of marginal populations of sugar maple in western Québec, Canada: Palynological detection and interactions with fire, climate and successional processes. *The Holocene*, 09596836231183065. <https://doi.org/10.1177/09596836231183065>

- Parducci, L., Alsos, I. G., Unneberg, P., Pedersen, M. W., Han, L., Lammers, Y., Salonen, J. S., Väiliranta, M. M., Slotte, T. et Wohlfarth, B. (2019). Shotgun environmental DNA, pollen, and macrofossil analysis of Lateglacial lake sediments from Southern Sweden. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 189. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00189>
- Patiño, J., Whittaker, R. J., Borges, P. A. V., Fernández-Palacios, J. M., Ah-Peng, C., Araújo, M. B., Ávila, S. P., Cardoso, P., Cornuault, J., de Boer, E. J., de Nascimento, L., Gil, A., González-Castro, A., Gruner, D. S., Heleno, R., Hortal, J., Illera, J. C., Kaiser-Bunbury, C. N., Matthews, T. J., ... Emerson, B. C. (2017). A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of *The Theory of Island Biogeography*. *Journal of Biogeography*, 44(5), 963-983. <https://doi.org/10.1111/jbi.12986>
- Pauvert, C., Buée, M., Laval, V., Edel-Hermann, V., Fauchery, L., Gautier, A., Lesur, I., Vallance, J. et Vacher, C. (2019). Bioinformatics matters: The accuracy of plant and soil fungal community data is highly dependent on the metabarcoding pipeline. *Fungal Ecology*, 41, 23-33. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.03.005>
- Payette, S., Couillard, P.-L., Frégeau, M., Laflamme, J. et Lavoie, M. (2022). The velocity of postglacial migration of fire-adapted boreal tree species in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(43), e2210496119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2210496119>
- Payette, S., Eronen, M. et Jasinski, J. J. P. (2002). The circumboreal tundra-taiga interface: Late Pleistocene and Holocene changes. *Ambio*, 15-22.
- Pedersen, M. W., Ginolhac, A., Orlando, L., Olsen, J., Andersen, K., Holm, J., Funder, S., Willerslev, E. et Kjær, K. H. (2013). A comparative study of ancient environmental DNA to pollen and macrofossils from lake sediments reveals taxonomic overlap and additional plant taxa. *Quaternary Science Reviews*, 75, 161-168. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.06.006>
- Pedersen, M. W., Ruter, A., Schweger, C., Friebe, H., Staff, R. A., Kjeldsen, K. K., Mendoza, M. L. Z., Beaudoin, A. B., Zutter, C., Larsen, N. K., Potter, B. A., Nielsen, R., Rainville, R. A., Orlando, L., Meltzer, D. J., Kjær, K. H. et Willerslev, E. (2016). Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor. *Nature*, 537(7618), 45-49. <https://doi.org/10.1038/nature19085>
- Périé, C. et Ouimet, R. (2008). Organic carbon, organic matter and bulk density relationships in boreal forest soils. *Canadian Journal of Soil Science*, 88(3), 315-325. <https://doi.org/10.4141/CJSS06008>
- Perrin, A. (2021). *Fragmentation des habitats et interactions hôtes-parasites* [PhD Thesis, Université Bourgogne Franche-Comté].

- Pfeffer, W. T., Dyurgerov, M., Kaplan, M., Dwyer, J., Sassolas, C., Jennings, A., Raup, B. et Manley, W. (1997). Numerical modeling of Late Glacial Laurentide advance of ice across Hudson Strait: Insights into terrestrial and marine geology, mass balance, and calving flux. *Paleoceanography*, *12*(1), 97-110. <https://doi.org/10.1029/96PA03065>
- Phillips, B. L. et Perkins, T. A. (2019). Spatial sorting as the spatial analogue of natural selection. *Theoretical Ecology*, *12*(2), 155-163. <https://doi.org/10.1007/s12080-019-0412-9>
- Pinno, B. D. et Errington, R. C. (2015). Maximizing natural trembling aspen seedling establishment on a reclaimed boreal oil sands site. *Ecological Restoration*, *33*(1), 43-50. <https://doi.org/10.3368/er.33.1.43>
- Pisarcic, M. F. J. (2002). Long-distance transport of terrestrial plant material by convection resulting from forest fires. *Journal of Paleolimnology*, *28*(3), 349-354. <https://doi.org/10.1023/A:1021630017078>
- Powell, J. A. et Zimmermann, N. E. (2004). Multiscale analysis of active seed dispersal contributes to resolving Reid's paradox. *Ecology*, *85*(2), 490-506. <https://doi.org/10.1890/02-0535>
- Rabett, R. J., Pryor, A. J. E., Simpson, D. J., Farr, L. R., Pyne-O'Donnell, S., Blaauw, M., Crowhurst, S., Mulligan, R. P. M., Hunt, C. O., Stevens, R., Fiacconi, M., Beresford-Jones, D. et Karrow, P. F. (2019). A Multi-Proxy Reconstruction of Environmental Change in the Vicinity of the North Bay Outlet of Pro-Glacial Lake Algonquin. *Open Quaternary*, *5*(1), 12. <https://doi.org/10.5334/oq.54>
- Reid, C. (1899). *The Origin of the British Flora*. Dulau.
- Reimer, P. J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Hajdas, I., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer, B., Manning, S. W., Muscheler, R., ... Talamo, S. (2020). The IntCal20 Northern hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, *62*(4), 725-757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Remy, C. C., Fouquemberg, C., Asselin, H., Andrieux, B., Magnan, G., Brossier, B., Grondin, P., Bergeron, Y., Talon, B., Girardin, M. P., Blarquez, O., Bajolle, L. et Ali, A. A. (2018). Guidelines for the use and interpretation of palaeofire reconstructions based on various archives and proxies. *Quaternary Science Reviews*, *193*, 312-322. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.06.010>
- Remy, C. C., Lavoie, M., Girardin, M. P., Hély, C., Bergeron, Y., Grondin, P., Oris, F., Asselin, H. et Ali, A. A. (2017). Wildfire size alters long-term vegetation trajectories in boreal

- forests of eastern North America. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1268-1279. <https://doi.org/10.1111/jbi.12921>
- Richard, P. (1970). Pollinic atlas of the trees and of some indigenous shrubs of Quebec. IV. Angiosperms (Rosaceae, Anacardiaceae, Aceraceae, Rhamnaceae, Tiliaceae, Cornaceae, Oleaceae, Caprifoliaceae). *Natur Can.* <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302353877>
- Richard, P. (1980). Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 34(1), 77-94. <https://doi.org/10.7202/1000385ar>
- Richard, P. J. H., Fréchette, B., Grondin, P. et Lavoie, M. (2020). Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste canadien*, 144(1), 63. <https://doi.org/10.7202/1070086ar>
- Richard, P. J. H. et Larouche, A. C. (1989). La végétation postglaciaire du Témiscamingue, Québec, durant l'épisode glaciolacustre Barlow. *Canadian Journal of Botany*, 67(2), 544-558. <https://doi.org/10.1139/b89-076>
- Ritchie, J. C. (1976). The late-Quaternary vegetational history of the Western Interior of Canada. *Canadian Journal of Botany*, 54(15), 1793-1818. <https://doi.org/10.1139/b76-194>
- Rogeu, M.-P., Barber, Q. et Parisien, M.-A. (2018). Effect of topography on persistent fire refugia of the Canadian Rocky Mountains. *Forests*, 9(6), 285. <https://doi.org/10.3390/f9060285>
- Rojas-Jimenez, K., Wurzbacher, C., Bourne, E. C., Chiuchiolo, A., Priscu, J. C. et Grossart, H.-P. (2017). Early diverging lineages within Cryptomycota and Chytridiomycota dominate the fungal communities in ice-covered lakes of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Scientific Reports*, 7(1), 15348. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15598-w>
- Roy, M., Veillette, J. J., Daubois, V. et Ménard, M. (2015). Late-stage phases of glacial Lake Ojibway in the central Abitibi region, eastern Canada. *Geomorphology*, 248, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.07.026>
- Rudolph, T. D. et Laidly, P. R. (1990). *Pinus banksiana* Lamb. jack pine. Dans *Silvics of North America* (vol. 1, p. 280-290). U.S. Government Printing Office.
- Rumeu, B., Afonso, V., Fernández-Palacios, J. M. et Nogales, M. (2014). Diversity, distribution and conservation status of island conifers: a global review. *Diversity and Distributions*, 20(3), 272-283. <https://doi.org/10.1111/ddi.12163>

- Saarnisto, M. (1974). The deglaciation history of the Lake Superior region and its climatic implications. *Quaternary Research*, 4, 316-339.
- Safford, L. O., Bjorkbom, J. C. et Zasada, J. C. (1990). *Betula papyrifera* Marsh. - Paper birch. Dans *Sylvics of North America* (vol. 2, p. 341-359).
- Sanford, N. B. (2021). *Ecological succession of the Laurentide Ice Sheet: A study of human colonization lag in the Late Pleistocene and Early Holocene radiocarbon record*. [University of Wyoming].
- Schaetzl, R. J. et Loope, W. L. (2008). Evidence for an eolian origin for the silt-enriched soil mantles on the glaciated uplands of eastern Upper Michigan, USA. *Geomorphology*, 100(3), 285-295. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2008.01.002>
- Scherrenberg, M., Berends, C. et van de Wal, R. (2023). Late Pleistocene glacial terminations accelerated by proglacial lakes. *Climate of the Past Discussions*, 1-30. <https://doi.org/10.5194/cp-2023-42>
- Schirrmeister, L., Meyer, H., Andreev, A., Wetterich, S., Kienast, F., Bobrov, A., Fuchs, M., Sierralta, M. et Herzsuh, U. (2016). Late Quaternary paleoenvironmental records from the Chatanika River valley near Fairbanks (Alaska). *Quaternary Science Reviews*, 147, 259-278. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.02.009>
- Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A. et Nathan, R. (2009). Long-distance seed dispersal. Dans *Fruit Development and Seed Dispersal* (Lars Østergaard, vol. 38, p. 204-237).
- Schwörer, C., Kaltenrieder, P., Glur, L., Berlinger, M., Elbert, J., Frei, S., Gilli, A., Hafner, A., Anselmetti, F. S., Grosjean, M. et Tinner, W. (2014). Holocene climate, fire and vegetation dynamics at the treeline in the Northwestern Swiss Alps. *Vegetation History and Archaeobotany*, 23(5), 479-496. <https://doi.org/10.1007/s00334-013-0411-5>
- Shearer, C. A., Descals, E., Kohlmeyer, B., Kohlmeyer, J., Marvanová, L., Padgett, D., Porter, D., Raja, H. A., Schmit, J. P., Thornton, H. A. et Voglymayr, H. (2007). Fungal biodiversity in aquatic habitats. *Biodiversity and Conservation*, 16(1), 49-67. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9120-z>
- Shine, R., Brown, G. P. et Phillips, B. L. (2011). An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14), 5708-5711. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018989108>

- Simon, K. M., James, T. S., Forbes, D. L., Telka, A. M., Dyke, A. S. et Henton, J. A. (2014). A relative sea-level history for Arviat, Nunavut, and implications for Laurentide Ice Sheet thickness west of Hudson Bay. *Quaternary Research*, 82(1), 185-197. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2014.04.002>
- Sjögren, P., van der Knaap, W. O., Huusko, A. et van Leeuwen, J. F. N. (2008). Pollen productivity, dispersal, and correction factors for major tree taxa in the Swiss Alps based on pollen-trap results. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 152(3-4), 200-210. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.05.003>
- Snell, R. S. et Cowling, S. A. (2015). Consideration of dispersal processes and northern refugia can improve our understanding of past plant migration rates in North America. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1677-1688. <https://doi.org/10.1111/jbi.12544>
- Soltis, D. E., Morris, A. B., McLACHLAN, J. S., Manos, P. S. et Soltis, P. S. (2006). Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America: PHYLOGEOGRAPHY OF UNGLACIATED EASTERN NORTH AMERICA. *Molecular Ecology*, 15(14), 4261-4293. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03061.x>
- Soubeyrand, M., Gennaretti, F., Blarquez, O., Bergeron, Y., Taylor, A. R., D'Orangeville, L. et Marchand, P. (2023). Competitive interactions under current climate allow temperate tree species to grow and survive in boreal mixedwood forest. *Ecography*, 2023(5), e06525. <https://doi.org/10.1111/ecog.06525>
- Sugita, S. (2007). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *Holocene*, 17(2), 243-257. <https://doi.org/10.1177/0959683607075838>
- Sulphur, K. C., Goldsmith, S. A., Galloway, J. M., Macumber, A., Griffith, F., Swindles, G. T., Patterson, R. T., Falck, H. et Clark, I. D. (2016). Holocene fire regimes and treeline migration rates in sub-arctic Canada. *Global and Planetary Change*, 145, 42-56. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.08.003>
- Syverson, K. M. et Colgan, P. M. (2011). The Quaternary of Wisconsin. Dans *Developments in Quaternary Sciences* (vol. 15, p. 537-552). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53447-7.00042-8>
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Gielly, L., Miquel, C., Valentini, A., Vermet, T., Corthier, G., Brochmann, C. et Willerslev, E. (2007). Power and limitations of the chloroplast trnL (UAA) intron for plant DNA barcoding. *Nucleic Acids Research*, 35(3), e14. <https://doi.org/10.1093/nar/gkl938>
- Talas, L., Stivrins, N., Veski, S., Tedersoo, L. et Kisand, V. (2021). Sedimentary Ancient DNA (sedaDNA) Reveals Fungal Diversity and Environmental Drivers of Community

- Changes throughout the Holocene in the Present Boreal Lake Lielais Svētiņu (Eastern Latvia). *Microorganisms*, 9(4), 719. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040719>
- Terasmae, J. et Anderson, T. W. (1970). Hypsithermal range extension of white pine (*Pinus strobus* L.) in Quebec, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 7(2), 406-413. <https://doi.org/10.1139/e70-035>
- Tinner, W. et Theurillat, J.-P. (2003). Uppermost Limit, Extent, and Fluctuations of the Timberline and Treeline Ecocline in the Swiss Central Alps during the Past 11,500 Years. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(2), 158-169. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0158:ULEAFO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0158:ULEAFO]2.0.CO;2)
- Tremblay, M. F., Bergeron, Y., Lalonde, D. et Mauffette, Y. (2002). The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *Journal of Biogeography*, 29(3), 365-373. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00665.x>
- Upton, L. M., Vermaire, J. C., Patterson, R. T., Crann, C. A., Galloway, J. M., Macumber, A. L., Neville, L. A., Swindles, G. T., Falck, H., Roe, H. M. et Pisaric, M. F. J. (2014). Middle to late Holocene chironomid-inferred July temperatures for the central Northwest Territories, Canada. *Journal of Paleolimnology*, 52(1), 11-26. <https://doi.org/10.1007/s10933-014-9775-5>
- Varga, Z. (2010). Extra-Mediterranean refugia, post-glacial vegetation history and area dynamics in Eastern Central Europe. Dans J. C. Habel et T. Assmann (dir.), *Relict Species* (p. 57-87). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-92160-8_3
- Veillette, J. J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial lakes Barlow and Ojibway. *Quaternary Science Reviews*, 13, 945-971.
- Veillette, J. J. et Paradis, S. Les sillons d'icebergs du lac Ojibway, un registre des paléo-vents, Aitibi, Québec. *Geol Surv of Can.* http://ftp.geogratis.gc.ca/pub/nrcan_rncan/publications/ess_sst/205/205755/gscof%5f3031%5ff%5f1996%5fmn01.pdf 1996.
- Viau, A. E. et Gajewski, K. (2009). Reconstructing Millennial-Scale, Regional Paleoclimates of Boreal Canada during the Holocene. *Journal of Climate*, 22(2), 316-330. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2342.1>
- Viereck, L. A. et Dyrness, C. T. (1980). *A preliminary classification system for vegetation of Alaska*. (PNW-GTR-106). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station. <https://doi.org/10.2737/PNW-GTR-106>

- Vincent, J. S. (1973). palynological study for the Little Clay Belt, northwestern Quebec. *Natur Can.*
https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=palynological+study+for+the+Little+Clay+Belt%2C+northwestern+Quebec&author=Vincent%2C+J.S.&publication_year=1973
- Vincent, J.-S. et Hardy, L. (1977). L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire*, 31(3-4), 357.
<https://doi.org/10.7202/1000283ar>
- Vogel, M. F., Asselin, H., Joannin, S., Bergeron, Y., Leclercq, S., Latapy, C. et Ali, A. A. (2023). Early afforestation on islands of proglacial Lake Ojibway as evidence of post-glacial migration outposts. *The Holocene*, 33(8), 975-985.
<https://doi.org/10.1177/09596836231169988>
- Voldstad, L. H., Alsos, I. G., Farnsworth, W. R., Heintzman, P. D., Håkansson, L., Kjellman, S. E., Rouillard, A., Schomacker, A. et Eidesen, P. B. (2020). A complete Holocene lake sediment ancient DNA record reveals long-standing high Arctic plant diversity hotspot in northern Svalbard. *Quaternary Science Reviews*, 234, 106207.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106207>
- Warren, B. H., Simberloff, D., Ricklefs, R. E., Aguilée, R., Condamine, F. L., Gravel, D., Morlon, H., Mouquet, N., Rosindell, J., Casquet, J., Conti, E., Cornuault, J., Fernández-Palacios, J. M., Hengl, T., Norder, S. J., Rijdsdijk, K. F., Sanmartín, I., Strasberg, D., Triantis, K. A., ... Thébaud, C. (2015). Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters*, 18(2), 200-217.
<https://doi.org/10.1111/ele.12398>
- Webb, T. I., Richard, P. J. H. et Mott, R. J. (1983). A mapped history of Holocene vegetation in southern Quebec. *Syllogeus*, 49, 273-336.
- Wendel, G. W. et Smith, C. H. (1990). *Pinus strobus* L. - Eastern white pine. Dans *Sylvics of North America* (vol. 1, p. 972-999).
- White, J. M. et Mathewes, R. W. (1982). Holocene vegetation and climatic change in the Peace River district, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19(3), 555-570.
<https://doi.org/10.1139/e82-045>
- Whitlock, C. et Larsen, C. (2001). Charcoal as a fire proxy. Dans J. P. Smol, H. J. B. Birks, W. M. Last, R. S. Bradley et K. Alverson (dir.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments* (vol. 3, p. 75-97). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/0-306-47668-1_5

- Whittaker, R. J., Fernández-Palacios, J. M., Matthews, T. J., Borregaard, M. K. et Triantis, K. A. (2017). Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. *Science*, 357(6354), eaam8326. <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>
- Whittaker, R. J., Whittaker, S. of G. R. J., Fernandez-Palacios, J. M. et Fernandez-Palacios, D. de E. F. de B. J. M. (2007). *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. OUP Oxford.
- Wiersma, A. P. et Jongma, J. I. (2010). A role for icebergs in the 8.2 ka climate event. *Climate Dynamics*, 35(2), 535-549. <https://doi.org/10.1007/s00382-009-0645-1>
- Wilkinson, D. M. (1997). Plant colonization: are wind dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *Journal of Biogeography*, 24(1), 61-65. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1997.tb00050.x>
- Willerslev, E., Davison, J., Moora, M., Zobel, M., Coissac, E., Edwards, M. E., Lorenzen, E. D., Vestergård, M., Gussarova, G., Haile, J., Craine, J., Gielly, L., Boessenkool, S., Epp, L. S., Pearman, P. B., Cheddadi, R., Murray, D., Bråthen, K. A., Yoccoz, N., ... Taberlet, P. (2014). Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet. *Nature*, 506(7486), 47-51. <https://doi.org/10.1038/nature12921>
- Wotherspoon, A., Thiffault, N. et Bradley, R. L. (2020). Resource availability and physiological response of black spruce to scarification in two climatic regions of Québec (Canada). *Silva Fennica*, 54(4). <https://www.silvafennica.fi/article/10375/author/19828>
- Wurzbacher, C., Rösel, S., Rychła, A. et Grossart, H.-P. (2014). Importance of saprotrophic freshwater fungi for pollen degradation. *PLOS ONE*, 9(4), e94643. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094643>
- Wyatt, T. T., Wösten, H. A. B. et Dijksterhuis, J. (2013). Chapter two - Fungal spores for dispersion in space and time. Dans S. Sariaslani et G. M. Gadd (dir.), *Advances in Applied Microbiology* (vol. 85, p. 43-91). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407672-3.00002-2>
- Xu, H. (2013). *Génétique des populations de cèdre blanc de l'est (Thuja occidentalis L.) dans la forêt boréale du nord-ouest québécois* [PhD Thesis, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue].
- Yeboah, D., Chen, H. Y. H. et Kingston, S. (2016). Tree species richness decreases while species evenness increases with disturbance frequency in a natural boreal forest landscape. *Ecology and Evolution*, 6(3), 842-850. <https://doi.org/10.1002/ece3.1944>