



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 la personne autrice 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'autrice ou l'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

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

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

DYNAMIQUE DES PINÈDES À PIN ROUGE (*PINUS RESINOSA* AIT.) ET À PIN
BLANC (*PINUS STROBUS* L.) DURANT L'HOLOCÈNE EN FORÊT TEMPÉRÉE
NORDIQUE AU QUÉBEC

Thèse par articles présentée
comme exigence partielle
du doctorat sur mesure en paléoécologie des forêts mixtes

Par
Marion Blache

Mars 2026

© Marion Blache, 2026

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

En EERGP — Écologie, Évolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie

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

Unité de recherche — Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier — UMR 5554

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

DYNAMIQUE DES PINÈDES À PIN ROUGE (*PINUS RESINOSA* AIT.) ET À PIN BLANC (*PINUS STROBUS* L.) DURANT L'HOLOCÈNE EN FORÊT TEMPÉRÉE NORDIQUE AU QUÉBEC

Présentée par Marion BLACHE

Le 16 décembre 2025

Sous la direction de Adam ALI, Hugo ASSELIN
Et Yves BERGERON

Devant le jury composé de

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

Dr. Anne-Laure DANIAU, Chargée de recherche, Université de Bordeaux

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

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

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

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

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

Président du jury

Rapporteuse

Rapporteuse

Membre du jury

Membre du jury

Membre du jury

Membre du jury



UNIVERSITÉ DE
MONTPELLIER

PRÉSENTATION DU JURY

- Prof. Guillaume de Lafontaine, président du jury
Université du Québec à Rimouski — Département de biologie, chimie et géographie
- Prof. Anne-Laure Daniau, évaluatrice externe
Université de Bordeaux — Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux
- Prof. Émilie Gauthier, évaluatrice externe
Université de Franche-Comté — Chrono-Environnement
- Prof. Adam Ali, directeur de recherche
Université de Montpellier — Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier
- Prof. Hugo Asselin, directeur de recherche
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue — École d'études autochtones
- Prof. Yves Bergeron, codirecteur de recherche
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue — Institut de recherche sur les forêts

et a fait l'objet d'une soutenance le 16 décembre 2025 à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.

REMERCIEMENTS

Je souhaite tout d'abord exprimer ma gratitude à mes directeurs de thèse, Adam Ali et Hugo Asselin, ainsi qu'à mon co-directeur, Yves Bergeron, pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse. Tout au long de ce parcours, vous m'avez transmis vos savoirs, votre rigueur scientifique et vos réflexions éclairantes, qui ont grandement enrichi ma démarche de recherche et ma formation personnelle. Enfin, j'adresse un remerciement tout particulier à Sébastien Joannin, mon co-encadrant, pour le temps considérable qu'il m'a consacré, tant pour ma formation à l'identification pollinique et aux analyses qui en découlent, que pour son soutien constant et sa disponibilité.

Merci au programme Alliance du CRSNG en collaboration avec le Parc National de La Mauricie (Parcs Canada), le Parc National d'Opémican (SEPAQ), le ministère des Ressources naturelles et des forêts du Québec (MRNF) et la compagnie chantiers Chibougamau pour avoir financé mes quatre ans de recherche. Merci également Forêts Froides de m'avoir offert une bourse d'excellence.

Merci également aux membres de mon jury, Guillaume de Lafontaine, Anne-Laure Daniau et Émilie Gauthier d'avoir accepté d'évaluer cette thèse

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance à Pierre-Olivier Antoine, Franck Richard et Damien Rius pour leur implication au sein de mes comités d'encadrement et de suivi individuel. Votre bienveillance, votre énergie et votre efficacité ont joué un rôle essentiel dans l'aboutissement de cette thèse.

Je remercie également Jonathan Boucher pour sa participation à mon comité d'encadrement et pour ses conseils toujours pertinents et constructifs.

Merci à Martin Girardin pour ta participation aux différents terrains et pour tes conseils toujours pertinents, qui ont grandement contribué à l'avancement de mes travaux.

Je tiens tout particulièrement à remercier Dorian Gaboriau. Si cette thèse a pu voir le jour, c'est en grande partie grâce à toi. Tes conseils, tant professionnels que

personnels, m'ont été d'un soutien inestimable et m'ont permis de tenir dans les moments les plus difficiles. Tu es devenu, au fil du temps, comme un grand frère pour moi ici au Québec. Ton intelligence émotionnelle, ta bienveillance et ta positivité contagieuse ont profondément marqué mon parcours. T'avoir côtoyé tout au long de cette thèse m'a permis de grandir, d'évoluer sur le plan personnel, mais aussi de gagner en rigueur scientifique et en maturité.

Mes remerciements vont également à tout le personnel technique de la FERLD. Un grand merci à Yvan Poirier, pour nos longues discussions et ta compagnie précieuse lorsque nous étions les deux seules âmes présentes durant les mois d'hiver. À Marie-Robin Myler, pour tous nos éclats de rire, ta bonne humeur contagieuse et tes délicieux petits plats qui ont égayé bien des journées. À Raynald Julien, pour ton aide précieuse sur le terrain comme à la FERLD.

Et enfin à Danielle Charron, pour ton soutien constant, ta patience, d'avoir supporté mes râleries quotidiennes, mais aussi pour m'avoir amenée sur tes terrains et partagé ton expérience avec générosité.

Je souhaite également exprimer ma gratitude à Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré, Guillaume Tremblay-Bergeron, Mélissa Lacroix et Frédérique Bédard pour votre soutien indéfectible dans les méandres administratifs de la cotutelle, mais aussi pour votre bonne humeur, votre énergie et votre bienveillance. Un grand merci à Mélodie Rhéault, pour ton écoute, ta disponibilité et tes encouragements constants. Merci à Marie-Claude Paiement-Lamothe, pour ton aide précieuse dans l'organisation de ma thèse et de ses échéanciers, ainsi que pour nos discussions toujours enrichissantes et ta joie communicative lors de nos rencontres. Enfin, merci à Cendrine Jay-Allemand et Patrice David, sans qui mes réinscriptions chaotiques n'auraient jamais été possibles.

Ma gratitude va également à David Gervais et Mathieu Gauvin pour votre aide précieuse sur le terrain, mais aussi pour votre humour et votre bonne humeur à toute épreuve, ou plutôt, à toute météo !

Enfin, je remercie Sarah Lavoie (Parc national d'Opémican), Marc-André Lamothe (Parc national de la Mauricie) et Judith Jacques pour nous avoir donné accès aux parcs et accompagnés sur le terrain. Votre aide et votre disponibilité ont été inestimables.

Je remercie également Melissande Nagati, Julie Arseneault et Valentina Buttò pour m'avoir écoutée lorsque je perdais pied, pour votre bienveillance et nos rires. Merci également à Maxence Martin pour nos discussions lors des pauses dîner à l'UQAT.

Je tiens également à remercier Matthew Hurteau pour ton aide, ta patience face à ma désorganisation de fin de thèse, mais surtout pour ton accueil généreux au Nouveau-Mexique. J'ai beaucoup apprécié travailler avec toi et découvrir la richesse des recherches menées au sein de ton équipe. Merci à toute l'équipe du Earth Systems Ecology Lab pour leur accueil au Nouveau-Mexique. Merci tout particulièrement à Loraina Rojas de m'avoir fait découvrir une partie du Nouveau-Mexique et pour ta bonne humeur au laboratoire. Merci Marion Lacand pour nos discussions sur la thèse, tes précieux conseils qui m'ont été très utiles et de m'avoir promenée au Nouveau-Mexique. Merci Hagar Hecht de m'avoir guidée dans l'utilisation de LANDIS-II. Merci, Christopher Marsh pour ta bonne humeur continue et pour nos discussions même si je n'arrivais pas toujours à suivre tes idées.

Je tenais également à remercier Marianne Vogel pour ton aide, tes conseils précieux et ta gentillesse à toute épreuve, ma mentore du premier jour. Merci Manon Carboni, pour ta bienveillance, ton aide, nos sorties et nos soirées. Merci Alex, pour tes précieux conseils pour la fin de cette thèse, nos soirées et sorties. Merci, Maxence, Marine, Laura, Baptiste, pour nos soirées et discussions.

Merci, Cassandra et Sam, pour nos rires, nos sorties de pêche, nos repas et toutes nos sorties qui m'ont permis de garder le moral.

Merci Noé, Roméo, Cassandre et tous ceux que j'oublie pour nos discussions et fous rires. Je tenais à remercier Jonathan Lesven pour ton aide, tes conseils et nos discussions. Je tiens à remercier Mathis Jean-Sepet, mon stagiaire, pour son aide

inestimable au cours de cette thèse. Tu as été bien plus qu'un stagiaire : un véritable allié de recherche. Merci pour ton travail, ton enthousiasme et ta bonne humeur. Continue sur cette lancée, ta thèse sera, j'en suis certaine, un succès.

Je tiens aussi à remercier du fond du cœur Milva Druguet-Dayras. Merci pour ton soutien sans faille, même dans les moments où tu avais toi-même tes propres défis à affronter. Depuis le master, tu es une amie sur qui j'ai toujours pu compter, en toute circonstance et à toute distance. Si j'ai pu mener cette thèse à son terme, c'est en partie grâce à toi, à ton écoute et à ta capacité à me faire prendre du recul quand tout semblait trop lourd. Et, entre nous, je l'avais prédit bien avant que tu ne rencontres ton chum : vous étiez faits pour être ensemble !

Mes plus profonds remerciements vont également à Jonathan Cazabonne, pour ton aide, ton soutien indéfectible et nos repas et discussions qui ont rythmé ces années de thèse. Les quelques mois passés ensemble lors des colloques ont été particulièrement précieux. Et, entre nous, ta capacité de concentration et ton emploi du temps de ministre m'impressionnent... et me font un peu peur à la fois !

Mathilde, tu es sans conteste l'une des plus belles rencontres que j'ai faites au Québec. Merci de m'avoir adopté ce soir d'Halloween, il y a déjà quatre ans. Nos aventures, et particulièrement cette dernière année, m'ont montré à quel point tu es une personne exceptionnelle. Merci d'avoir pris soin de moi durant le dernier mois de cette thèse : la dernière ligne droite a été bien plus douce grâce à toi. Tu es devenue comme une sœur pour moi, après tout, tout le monde nous confond déjà !

Arnaud, merci pour ton flegme et ta patience légendaires. Nos discussions et tes conseils m'ont beaucoup aidée à mieux vivre la fin de cette thèse. Tu ne sais pas encore dans quoi tu t'embarques avec la tienne, mais je sais qu'à l'image de ta maîtrise, tu seras incroyable. Et bien sûr, merci à vos deux bébés, Loki et Aiko, pour les câlins du soir indispensables et leur présence réconfortante lors des longues sessions d'écriture.

Merci à Faustine de m'avoir supportée quand je n'étais plus supportable, d'avoir géré plus que ce que tu devais pour m'aider à m'en sortir quand je ne le pouvais plus seule. Nos discussions, nos fous rires m'ont permis de tenir plus d'une fois. J'ai réussi à finir cette thèse grâce à toi et ta gentillesse.

Pat, merci de m'avoir embarquée dans l'aventure *BonBain*, mais surtout pour ta présence et ton écoute. Tu as toujours été là, dans les bons comme dans les mauvais moments. Ton aide, ta bienveillance et nos longues discussions m'ont permis de garder l'esprit clair et de continuer à avancer. Tu es devenue une véritable seconde maman pour moi. Guillaume, merci de m'avoir toujours épaulée et d'avoir suivi mes idées parfois un peu folles. Merci pour ton écoute, ton recul, et surtout pour nos discussions autour du vélo, tu as réussi à me convaincre de m'y remettre ! Et entre nous, tu peux toujours essayer de me caser, mais avec mon fichu caractère, je te souhaite bien du courage !

Didier et Hugo, mes petits crapauds, merci de m'avoir accueillie dans votre univers de jeux et d'avoir supporté mes blagues douteuses. Et un petit bisou à Pétra, pour tous les câlins offerts quand je la gardais. Une grosse pensée à tous mes collègues de l'aventure *Bonbain*, notamment Alexis, pour nos rires et discussions passionnées.

Merci à mes copains de France (et du Japon) : Élina, JC, Aless, Anaëlle, Mathilde, Maëva, pour toutes nos discussions, nos fous rires et nos folies partagées ! Nos soirées du jour de l'An me manquent beaucoup. Ma belle Eva, merci pour ton écoute, ta gentillesse et ton soutien. J'espère que tu me pardonneras mon silence durant ce dernier mois de thèse.

Merci à Fiona, que je pourrai bientôt appeler docteure, d'avoir été mon pilier à l'ISEM, ma « secrétaire » pour l'école doctorale, mais surtout une amie fidèle depuis le début de mon aventure universitaire. Nos discussions et ta gentillesse constante m'ont beaucoup soutenue. Ta persévérance, que ce soit dans le sport ou dans les études, est la preuve qu'avec du travail et de la détermination, tout peut se réaliser.

Merci à mes parents, pour leur soutien inconditionnel tout au long de mes longues études et pour m'avoir donné l'élan nécessaire pour partir à l'autre bout du monde. Merci à ma sœur Camille, pour son écoute et son soutien constant. Merci à ma grande sœur Marjorie, pour sa présence, ses conseils et sa bienveillance. Merci à Vincent, toujours enthousiaste, pour son soutien et sa positivité. Je sais que vous n'avez toujours pas totalement compris sur quoi porte cette thèse ni ce que je fais exactement, mais merci d'avoir toujours été là.

Merci à Catalya et Nino, j'espère que vous ne m'en voudrez pas d'être partie si loin. Merci à ma petite princesse Catalya, pour toutes nos discussions sur tes copines et tes petites balades dans la maison. Merci à mon petit fripon Nino, pour ton sourire coquin inébranlable, tes petites malices et tes explications passionnées sur les animaux de la ferme.

Merci à tout le reste de ma famille, pour leur soutien et nos nombreuses discussions. Merci à tonton David et tata Karine, pour avoir su me soutenir même à des milliers de kilomètres. Merci à Nico, j'ai commencé ma thèse alors que tu étais au lycée et maintenant que tu es en études supérieures, tu restes un soutien inébranlable et l'un des rares à vraiment comprendre ce que je fais. Merci à petit Thibault, pour toutes tes farces et ton sourire permanent lors de nos appels. Merci à tonton Marc, pour nos discussions tard le soir et pour être devenu un soutien inattendu, mais précieux tout au long de cette thèse.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est présentée sous un format « par articles ». Elle se décline en trois différents chapitres autour des effets des régimes de feux et des conditions climatiques sur l'abondance des pins blancs et des pins rouges. Les chapitres feront l'objet de publications distinctes dans des revues scientifiques internationales avec comités de lecture. Le **chapitre 1** a fait l'objet d'une publication dans *The Holocene*. Les deux autres chapitres sont en cours de préparation pour soumission (**chapitres 2 et 3**). La thèse comporte, en plus des différents chapitres, une introduction générale, présentant le contexte de la recherche, et une conclusion générale qui reprend les résultats principaux, leurs implications, leurs limites et les perspectives de recherche. Les **chapitres 1 et 2**, ainsi que leurs annexes sont en anglais tandis que le reste de la thèse a été rédigé en français. La structure de la thèse est la suivante

- Introduction
- Chapitre 1 — Blache, M., Ali, A. A., Gaboriau, D. M., Joannin, S., Jean-Sepet, M., Girardin, M. P., Bergeron, Y., & Asselin, H. (2025). Fire-controlled variations in abundance of white pine and red pine in Quebec's northern temperate forest during the Holocene: Implications for fire management. *The Holocene*, 0(0). <https://doi.org/10.1177/09596836251378033>
- Chapitre 2 — Blache, M., Gaboriau D. M., Joannin S., Suranyi T., Millet L., Feussom Tcheumeleu A., Girardin M. P., Ali A. A., Bergeron Y. & Asselin H. (*en préparation*). Climate and fire regimes as complementary drivers of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) abundance during the Holocene in southern Quebec. *Journal of Quaternary Science*
- Chapitre 3 — Blache M., Hurteau M. D., Boulanger Y., Gaboriau D. M., Girardin M. P., Ali A. A., Bergeron Y. & Asselin H. (*en préparation*). La gestion des incendies et les changements climatiques déterminent l'avenir des forêts de pins dans le parc national de la Mauricie.
- Conclusion générale.

La structure « par articles » entraîne des redondances dans les informations entre l'introduction, les chapitres, les annexes, et la conclusion générale.

Je suis la première autrice des chapitres présentés ci-après. Chaque étape a été réalisée en collaboration et avec le soutien de mes directeurs Adam ALI, Hugo ASSELIN, de mon co-directeur Yves BERGERON et de mon co-encadrant Sébastien JOANNIN, mais aussi de tous les collaborateurs et collaboratrices ayant participé à la collecte et le traitement des données, et la conceptualisation des différents chapitres axés autour de la problématique de recherche. Différents co-auteurs extérieurs à mes encadrants ont participé à la création et à l'écriture de mes chapitres de thèse, Dorian GABORIAU pour la réflexion scientifique, l'extraction et l'analyse des données, la conceptualisation et la rédaction des trois chapitres de cette thèse et Mathis JEAN-SEPET pour l'extraction et l'analyse des données pour le **chapitre 1**. Laurent MILLET, Thomas SURANYI, Augustin FEUSSOM TCHEUMELEU ont participé à l'extraction et au traitement des données du **chapitre 2**. Martin GIRARDIN a participé à la réflexion scientifique et à l'écriture des **chapitres 1 et 2**. Matthew HURTEAU et Yan BOULANGER m'ont guidée tout au long des simulations et de l'écriture du **chapitre 3**.

RÉSUMÉ

La forêt tempérée du Québec représente la limite septentrionale de nombreuses espèces tempérées, dont le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.). La dynamique de ces deux espèces est fortement influencée par l'interaction de facteurs environnementaux, climatiques, de processus biotiques et de perturbations naturelles telles que les feux de forêt. Depuis plusieurs siècles, l'exploitation forestière et la suppression des feux ont profondément modifié la structure et la régénération des peuplements de pin blanc et de pin rouge. Dans ce contexte, des mesures de gestion, comme les brûlages dirigés dans le Parc National de la Mauricie, ont été mises en place, mais n'ont pas toujours produit les effets escomptés. En effet, la régénération du pin blanc et du pin rouge dépend des régimes de feu, notamment d'une combinaison de feux de surface et de feux de cime. Comprendre l'effet de ces perturbations sur la régénération du pin blanc et du pin rouge à des échelles séculaire et millénaire (Holocène) est crucial pour anticiper leurs trajectoires futures face aux changements climatiques et aux pressions anthropiques. L'objectif général de cette thèse était d'examiner la réponse du pin blanc et du pin rouge aux variations climatiques et aux changements des régimes de feu depuis l'Holocène, en combinant une approche paléoécologique et de modélisation. Plus spécifiquement, elle visait à : (1) reconstituer les régimes de feu dans la forêt tempérée nordique afin d'évaluer les effets des feux de surface et des feux de cime sur l'établissement et la persistance du pin blanc et du pin rouge ; (2) distinguer les rôles respectifs du climat et des régimes de feux dans l'abondance du pin blanc au cours de l'Holocène dans la partie nord de son aire de répartition actuelle ; et (3) évaluer la dynamique future des peuplements de pin blanc et de pin rouge, à l'horizon 2150, sous différents scénarios climatiques et de perturbations (feux).

Dans une première étape, les régimes de feux passés et la dynamique des pins ont été reconstitués par l'analyse de charbons de bois et de grains de pollen. Un seuil de différenciation des feux de surface et de cime a permis de montrer que, pendant l'Optimum Climatique Holocène (8400 –4500 ans cal. BP), l'abondance maximale des pins blancs et des pins rouges était associée à un régime de feux mixtes : feux de surface fréquents, mais peu sévères et feux de cime ponctuels et sévères. À l'inverse, durant le Néoglaciale (4500 –1500 ans cal. BP), un régime de feux dominé uniquement par des feux de surface a entraîné une diminution des populations de pins blancs et de pins rouges.

La deuxième étape, utilisant une approche multi-indicateurs (charbon, pollen, chironomes), a montré que l'abondance du pin blanc, durant l'Holocène, est contrôlée à la fois par le climat et les régimes de feux dans la partie nord de son aire de répartition actuelle. La température estivale a été le principal facteur déterminant la présence du pin blanc. Le régime de feux, quant à lui, a influencé sur son abondance et sa persistance à long terme.

Enfin, l'utilisation du modèle spatialement explicite LANDIS-II a permis de projeter les trajectoires futures des peuplements de pin blanc et de pin rouge. Les changements

de la sévérité des feux, associés à une augmentation des espèces feuillues, devraient affecter l'abondance du pin rouge. L'absence d'un régime de feux mixtes — feux de surface fréquents et peu sévères et feux de cime peu fréquents et sévères — pour préparer les lits de germination et limiter la compétition, a compromis la régénération du pin rouge et a entraîné une diminution de son abondance dans le PNLM. À l'inverse, l'augmentation des températures permettrait un allongement de la saison de croissance favorisant l'établissement et la croissance du pin blanc, favorisant, ainsi, une augmentation de son abondance.

Cette approche intégrative, combinant archives sédimentaires et projections modélisées, fournit une vision des trajectoires possibles de la forêt tempérée nordique et plus spécifiquement des peuplements de pins blancs et de pins rouges, offrant des bases pour la conservation et la gestion durable de ces essences.

Mots-clés : Forêt tempérée ; Holocène ; Sédiments lacustres ; Feux de surface ; Feux de cime ; Végétation ; Climat, Charbon ; Pollen ; Chironomes ; *Pinus strobus* ; *Pinus resinosa*.

Keywords: Temperate forest; Holocene; Lacustrine sediments; Fires; Vegetation; Climate; Charcoal; Pollen; Chironomids; *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*.

ABSTRACT

Quebec's temperate forest represents the northern limit of many temperate species, including white pine (*Pinus strobus* L.) and red pine (*Pinus resinosa* Ait.). The dynamics of these two species are strongly influenced by the interaction of environmental and climatic factors, biotic processes, and natural disturbances such as forest fires. Over several centuries, logging and fire suppression have profoundly altered the structure and regeneration of white pine and red pine stands. In this context, management measures such as controlled burns in La Mauricie National Park have been implemented but have not always produced the desired results. Indeed, white pine and red pine regeneration depend on fire regimes, particularly a combination of surface fires and crown fires. Understanding the effects of these disturbances on white pine and red pine regeneration, on a secular and millennial (Holocene) scale, is crucial for anticipating their future trajectories in the face of climate change and anthropogenic pressures. The overall objective of this thesis was to examine the response of white pine and red pine to climatic variations and changes in fire regimes since the Holocene, combining a paleoecological and modelling approach.

More specifically, it aims to: (1) reconstruct fire regimes in the northern temperate forest in order to assess the effects of surface fires and crown fires on the establishment and persistence of white pine and red pine; (2) distinguish the respective roles of climate and fire regimes on white pine abundance during the Holocene in the northern part of its current range; (3) assess the future dynamics of white pine and red pine stands by 2150 under different climates and disturbance (fire) scenarios.

In a first step, past fire regimes and pine dynamics were reconstructed by analyzing charcoal and pollen. A differentiation threshold between surface and crown fires showed that during the Holocene Climatic Optimum (8,400–4,500 cal BP), the maximum abundance of white pine and red pine was associated with a mixed fire regime: frequent but mild surface fires and occasional crown fires. Conversely, during the Neoglacial period (4,500–1,500 cal BP), a fire regime dominated solely by surface fires led to a decline in white pine and red pine populations.

The second step, using a multi-indicator approach (charcoal, pollen, chironomids), showed that white pine abundance, during the Holocene, was controlled by both climate and fire regimes in the northern part of its current range. Summer temperatures were the main factor determining the presence of white pine. The fire regime, meanwhile, influenced its abundance and long-term persistence.

Finally, the use of the spatially explicit LANDIS-II model made it possible to project future trajectories for white pine and red pine stands. Changes in fire severity, combined with an increase in hardwood species, are expected to affect red pine abundance. The absence of a mixed fire regime—frequent, low-severity surface fires and infrequent, severe crown fires—to prepare seedbeds and limit competition has

compromised red pine regeneration and led to a decline in its abundance in the LMNP. Conversely, rising temperatures would lengthen the growing season, promoting the establishment and growth of white pine and thus increasing its abundance.

This integrative approach, combining sedimentary archives and modelled projections, provides insight into the possible trajectories of the northern temperate forest and, more specifically, white pine and red pine stands, laying the groundwork for the conservation and sustainable management of these species.

Keywords: Temperate forest; Holocene; Lacustrine sediments; Fires; Vegetation; Climate; Charcoal; Pollen; Chironomids; *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉSENTATION DU JURY	III
REMERCIEMENTS.....	IV
AVANT-PROPOS.....	X
RÉSUMÉ	XII
ABSTRACT.....	XIV
TABLE DES MATIÈRES	XVI
LISTE DES FIGURES.....	XXII
LISTE DES TABLEAUX	XXVI
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS.....	XXVIII
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	XXXI
INTRODUCTION.....	1
1. FIRE-CONTROLLED VARIATIONS IN ABUNDANCE OF WHITE PINE AND RED PINE IN QUEBEC'S NORTHERN TEMPERATE FOREST DURING THE HOLOCENE: IMPLICATIONS FOR FIRE MANAGEMENT.....	23
1.1 Introduction.....	26
1.2 Material and methods	27
1.2.1 Study area and local vegetation	27
1.2.2 Sampling design	29
1.2.3 Radiocarbon dating and age-depth models	29
1.2.4 Charcoal quantification.....	29
1.2.5 Fire history reconstruction	32
1.2.6 Pollen analysis.....	33
1.3 Results	34
1.3.1 Age-depth models.....	34
1.3.2 Determination of the surface fire signal	34
1.3.3 Biomass burned during the Holocene.....	34
1.3.4 Fire return interval.....	38
1.3.5 Pine dynamics during the Holocene	38
1.4 Discussion	41
1.4.1 Fire regimes and pine dynamics.....	41

1.4.2	Detection of surface fires in lake sediments: insight and limitations ...	43
1.5	Conclusion.....	44
1.6	Acknowledgements.....	44
1.7	Declaration of conflicting interest	44
1.8	Author contribution(s).....	45
1.9	Funding statement.....	45
1.10	Ethical approval and informed consent statements	45
2.	CLIMATE AND FIRE REGIMES AS COMPLEMENTARY DRIVERS OF EASTERN WHITE PINE (<i>PINUS STROBUS</i> L.) ABUNDANCE DURING THE HOLOCENE IN SOUTHERN QUEBEC.....	47
2.1	Introduction.....	50
2.2	Material and methods	51
2.2.1	Study area and local vegetation	51
2.2.2	Sampling design	52
2.2.3	Radiocarbon dating and age-depth models	55
2.2.4	Pollen analysis.....	55
2.2.5	Charcoal quantification.....	56
2.2.6	Fire history reconstruction	56
2.2.7	Chironomid assemblages.....	57
2.2.8	Statistical analyses	58
2.3	Results	58
2.3.1	Age-depth models.....	58
2.3.2	Fire regimes.....	59
2.3.3	Summer temperatures	62
2.3.4	Variation in eastern white pine over the Holocene	62
2.3.5	Interactions between white pine, climate, and fire.....	66
2.4	Discussion	69
2.4.1	Early Holocene (11,000 – 8,000 cal a BP).....	70
2.4.2	Holocene Thermal Maximum (8,000 – 4,000 cal a BP).....	70
2.4.3	Late Holocene (4,000 cal a BP—present)	72
2.5	Conclusion.....	72

2.6	Acknowledgements.....	75
3.	LA GESTION DES FEUX ET LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES DÉTERMINENT L'AVENIR DES FORÊTS DE PINS DANS LE PARC NATIONAL DE LA MAURICIE.....	76
3.1	Introduction.....	79
3.2	Matériel et méthodes	81
3.2.1	Site d'étude.....	81
3.2.2	LANDIS-II.....	83
3.2.3	Perturbations naturelles	83
3.2.4	Données climatiques.....	84
3.2.5	Scénarios climatiques et de perturbation.....	85
3.2.6	Traitement et analyse des données simulés.....	85
3.3	Résultats	86
3.3.1	Évolution de la biomasse aérienne moyenne des espèces forestières tempérées.....	86
3.3.2	Évolution de la biomasse aérienne moyenne de <i>Pinus strobus</i> et <i>Pinus resinosa</i>	88
3.3.3	Sévérité moyenne des feux.....	89
3.4	Discussion	89
3.4.1	Évolution de la composition et de la biomasse forestière.....	89
3.4.2	Changements climatiques et régimes de feux	93
3.4.3	Effets des changements climatiques sur les pins blancs et les pins rouges	93
3.4.4	Limites	94
3.5	Conclusion.....	96
	CONCLUSION	97
	ANNEXE A – SITES HAVING RECORDED PEAK ABUNDANCE OF WHITE PINE AND/OR RED PINE POLLEN IN LAKE SEDIMENTS DURING THE HOLOCENE	104
	ANNEXE B – RADIOCARBON DATES OF SEDIMENT SAMPLES FROM LAKE POOL, LAKE COURONNE AND LAKE A SAM. ALL DATES ARE FROM PLANT MACROREMAINS	106

ANNEXE C – CHARANALYSIS OUTPUTS FOR A) LAKE POOL, B) LAKE COURONNE, AND C) LAKE À SAM. PEAK MAGNITUDE CORRESPONDS TO THE PEAK OF CHARCOAL ACCUMULATION. THE RED CROSSES IDENTIFY SIGNIFICANT FIRE EVENTS IN THE CHARCOAL SERIES. A 200-YR SMOOTHING WINDOW WAS USED FOR LAKE POOL AND LAKE COURONNE RECONSTRUCTIONS, WHILE A 500-YR WINDOW WAS USED FOR LAKE À SAM TO OBTAIN A SIGNAL-TO-NOISE INDEX > 3 (BROSSIER ET AL., 2014). FRI IS THE AVERAGE FIRE RETURN INTERVAL OVER 1000-YR PERIODS. FIRE FREQUENCY CORRESPONDS TO THE NUMBER OF FIRES PER 1000 YEARS

.....109

ANNEXE D – POLLEN PERCENTAGES OF THE TAXA IDENTIFIED IN THE SEDIMENTS OF LAKE À SAM (P.J.H. RICHARD, UNPUBLISHED DATA). POLLEN TAXA FROM TREES ARE REPRESENTED IN GREEN, SHRUBS ARE IN BROWN, AND HERBACEOUS PLANTS ARE IN ORANGE.....110

ANNEXE E – RADIOCARBON DATES OF SEDIMENT SAMPLES FROM LAKE DUBOUT AND LAKE GAUVIN (OPÉMICAN NATIONAL PARK), AND FROM LAKE POOL AND LAKE COURONNE (LA MAURICIE NATIONAL PARK). DATES MARKED WITH ASTERISKS ARE INCONSISTENT AND WERE EXCLUDED BY THE BAYESIAN AGE-DEPTH MODEL.....112

ANNEXE F – CHARANALYSIS OUTPUTS FOR LAKE DUBOUT AND LAKE GAUVIN. PEAK MAGNITUDE CORRESPONDS TO THE PEAK OF CHARCOAL ACCUMULATION. THE RED CROSSES ARE FIRE EVENTS IDENTIFIED IN THE CHARCOAL SERIES. A 100-YR SMOOTHING WINDOW WAS USED FOR LAKE DUBOUT RECONSTRUCTIONS, WHILE A 200-YR WINDOW WAS USED FOR LAKE GAUVIN TO OBTAIN A SIGNAL-TO-NOISE INDEX > 3 (BROSSIER ET AL., 2014). FRI IS THE AVERAGE FIRE RETURN INTERVAL OVER 1000-YR PERIODS. FIRE FREQUENCY CORRESPONDS TO THE NUMBER OF FIRES PER MILLENNIUM.....117

ANNEXE G – CHARANALYSIS OUTPUTS FOR LAKE POOL AND LAKE COURONNE. PEAK MAGNITUDE CORRESPONDS TO THE PEAK OF CHARCOAL ACCUMULATION. THE RED CROSSES ARE FIRE EVENTS IDENTIFIED IN THE

CHARCOAL SERIES. A 200-YR SMOOTHING WINDOW WAS USED FOR LAKE POOL AND FOR LAKE COURONNE TO OBTAIN A SIGNAL-TO-NOISE INDEX > 3 (BROSSIER ET AL., 2014). FRI IS THE AVERAGE FIRE RETURN INTERVAL OVER 1000-YR PERIODS. FIRE FREQUENCY CORRESPONDS TO THE NUMBER OF FIRES PER MILLENNIUM	118
ANNEXE H – HOLOCENE VARIATIONS OF (A) CHARCOAL AREA (BARS) AND CHARCOAL ACCUMULATION RATE (LINE), (B) FIRE FREQUENCY, AND (C) FIRE RETURN INTERVAL FOR LAKE DUBOUT AND LAKE GAUVIN IN OPÉMICAN NATIONAL PARK	119
ANNEXE I – HOLOCENE VARIATIONS OF (A) CHARCOAL AREA (BARS) AND CHARCOAL ACCUMULATION RATE (LINE), (B) FIRE FREQUENCY, AND (C) FIRE RETURN INTERVAL FOR LAKE COURONNE AND LAKE POOL IN LA MAURICIE NATIONAL PARK	120
ANNEXE J – CHIRONOMID ASSEMBLAGES FOR LAKE COURONNE, LA MAURICIE NATIONAL PARK. ARCTIC/BOREAL/DEEP TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN DARK BLUE, ARCTIC/DEEP TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN LIGHT BLUE. BOREAL/TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN LIGHT GREEN, AND TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN DARK GREEN. DEEP TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN RED, SHALLOW TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN DARK RED AND OTHER UNCLASSIFIED SPECIES ARE SHOWN IN DARK GRAY. THE HORIZONTAL RED LINES SEPARATE DIFFERENT ZONES AS PER THE CONISS ANALYSIS. THE BLUE DOTS REPRESENT SUMMER AIR TEMPERATURE RECONSTRUCTIONS INFERRED FROM THE CHIRONOMID ASSEMBLAGES, AND THE BLUE LINE REPRESENTS THE TEMPERATURE SMOOTHED USING THE SPLINE METHOD. THE VERTICAL RED LINE REPRESENTS THE CURRENT AVERAGE SUMMER TEMPERATURE FOR THE MONTHS OF JUNE, JULY, AND AUGUST AS MEASURED AT METEOROLOGICAL STATIONS.....	121
ANNEXE K – LINEAR REGRESSIONS OF REGIONAL FIRE FREQUENCY (REGFF), REGIONAL BIOMASS BURNED (REGBB), AND REGIONAL FIRE SIZE/SEVERITY INDEX (FSINDEX) AGAINST SUMMER AIR TEMPERATURE	

(JUNE-JULY-AUGUST) AT LA MAURICIE NATIONAL PARK FOR THE PERIOD 9,600-0 CAL A BP	122
ANNEXE L – DONNÉES D'ENTRÉE LANDIS-II POUR LES ESPÈCES FORESTIÈRES SIMULÉES DANS LA ZONE D'ÉTUDE	123
ANNEXE M – ÉVOLUTION DE LA SÉVÉRITÉ DES FEUX DURANT LA PÉRIODE DE SIMULATION ENTRE 2025 ET 2150 POUR LES SCÉNARIOS 2 ET 4 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES POUR RCP4.5) ET LES SCÉNARIOS 5 ET 7 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES POUR RCP8.5)	124
ANNEXE N – VARIATION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE MOYENNE DANS LE PARC NATIONAL DE LA MAURICIE POUR LA PÉRIODE DE 2025 À 2150 SELON LES SCÉNARIOS : 2 ET 4 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES POUR RCP4.5 ET RÉGIME DE FEU DE L'HOLOCÈNE) ET 5, ET 7 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES SOUS RCP8.5 ET RÉGIME DE FEU DE L'HOLOCÈNE)	125
ANNEXE O – COEFFICIENT DE VARIATION ENTRE LES 10 RÉPÉTITIONS POUR LA BIOMASSE DE CHAQUE ESPÈCE SIMULÉE POUR LA PÉRIODE 2025-2150 DES HUIT SCÉNARIOS	126
ANNEXE P – VARIATION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE MOYENNE DE <i>PINUS STROBUS</i> ET <i>PINUS RESINOSA</i> DANS LE PARC NATIONAL DE LA MAURICIE POUR LA PÉRIODE DE 2025 À 2150 SELON LES SCÉNARIOS 2, 4, 5 ET 7. LES BOITES GRISES EN HAUT REPRÉSENTENT LA PROJECTION CLIMATIQUE. LES BOITES GRISES À GAUCHE REPRÉSENTENT LE PERCENTILE DE LA SIMULATION CLIMATIQUE. LA LIGNE NOIRE CORRESPOND À LA LIMITE DU PNLM.....	127
LEXIQUE	128
LISTE DE RÉFÉRENCES	129

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Zones de végétation du Québec représentant la zone boréale et la zone tempérée nordique, d'après Morneau et al., (2021)	2
Figure 2 Aires de répartition du pin blanc (<i>Pinus strobus</i> L.) et du pin rouge (<i>Pinus resinosa</i> Ait.) en Amérique du Nord (Adapté de www.fs.usda.gov/ , d'après Little, 1971)	9
Figure 3 Localisation du Parc National de La Mauricie et du Parc National d'Opémican, avec les limites nordiques de répartition du pin blanc et du pin rouge. Adapté de www.fs.usda.gov/ , d'après Little (1971)	14
Figure 4 Illustration des processus de dépôt de divers indicateurs (grains de pollen, chironomes et charbons) dans les sédiments lacustres. D'après Lesven (2024)	16
Figure 5 a) Locations of the three sampled lakes in La Mauricie National Park (LMNP) as well as areas where prescribed burns were conducted since 1991, and where natural fires occurred between 1836 and 1970 (one natural fire occurred in 2003 and took longer than usual to extinguish, but only burned 385 ha, 8 km southeast of lake Pool). b) Locations of some of the previous studies having recorded high abundance of white pine and red pine during the Holocene Thermal Maximum in Quebec and Ontario (see annexe A).	30
Figure 6 Age-depth models for a) Lake Pool, b) Lake Couronne, and c) Lake à Sam, obtained from rbacon v.3.2.0 using the ^{14}C dates listed in Table S2	35
Figure 7 Charcoal accumulation rates recorded in the uppermost 10 cm of sediments from lake Pool (green) and lake Couronne (blue; lake à Sam did not have charcoal within the top 10 cm). The horizontal dashed line corresponds to the surface fire signal, i.e., the maximum charcoal accumulation rate ($0.058 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) of the period when only surface fires (prescribed burns) occurred in the study area. Only the uppermost 7.5 cm were considered to identify the threshold, as from 8 cm and below, very high charcoal concentrations at lake Couronne are clearly indicative of crown fires having occurred before the fire suppression policy was introduced in the 1970s	36
Figure 8 Holocene biomass burned based on charcoal accumulation rates at a) lake Pool, b) lake Couronne and c) lake à Sam. The horizontal red dashed line corresponds to the threshold value ($0.058 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) differentiating surface from crown fires.	

The red crosses represent high-severity crown fires, and the green crosses represent low-severity surface fires	37
Figure 9 Holocene variations of the fire return interval (FRI) at the regional scale (a) and at lakes Pool (green), Couronne (blue) and à Sam (orange; b). The shaded area represents the 95% confidence intervals. The horizontal red dashed line represents the average regional FRI for the Holocene.	39
Figure 10 Regional biomass burned ($\text{mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) and regional fire return interval (years) from 9,600 cal. yr BP to the present, plotted alongside the abundance (percentage) of pollen grains of <i>Pinus banksiana</i> , <i>Pinus resinosa</i> , and <i>Pinus strobus</i> . Total pollen influx is also shown ($\text{grains} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$), as well as the ratio of key temperate to boreal taxa. Three pine pollen zones (PPZ) were identified from the CONISS analysis.....	40
Figure 11 a) Locations of the Opémican National Park (ONP) and La Mauricie National Park (LMNP) within the sugar maple – yellow birch bioclimatic domain in Quebec (Source: Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021). b) Location of the two lakes sampled within ONP. c) Location of the two lakes sampled within LMNP. The fire data for La Mauricie National Park comes from personal communications with La Mauricie National Park and from Canadian Forest Service (2021) The fire data for Opémican National Park comes from Ministère de l'Énergie et des Ressources naturelles (2018) and from Canadian Forest Service (2021).....	53
Figure 12 Age-depth models for Opémican National Park (Lakes Dubout and Gauvin) and La Mauricie National Park (Lakes Pool and Couronne) obtained using the ^{14}C dates listed in Table S1. The dates represented on these age-depth models correspond to calibrated dates	60
Figure 13 Regional fire regime in a) La Mauricie National Park and b) Opémican National Park: regional biomass burning (RegBB; green); regional fire frequency (RegFF; red); and fire size/severity index (RegFSindex; orange). The shaded area in each panel represents the 90% bootstrap confidence intervals	61
Figure 14 Summer temperature (June-July-August) reconstruction from chironomids (dark blue dots and line) with 95% confidence interval (black brackets) at Lake Couronne (La Mauricie National Park) from 10,000 cal a BP to 0 cal a BP. Summer air	

temperature trend based on spline smoothing (light blue line). The horizontal red dashed lines represent the current mean summer temperature (June-July-August) measured at the Fortierville (18.5 °C) and La Tuque (17.5 °C) meteorological stations.

.....	63
Figure 15 Pollen percentages of the taxa identified in the sediments of lake Couronne, La Mauricie National Park. Total pollen influx is also shown (far right). The horizontal red lines separate different zones as per the CONISS analysis. Pale colors correspond to the x5 exaggeration curves	64
Figure 16 Pollen percentages of the taxa identified in the sediments of lake Gauvin, Opémican National Park. Total pollen influx is also shown (far right). The horizontal red lines separate different zones as per the CONISS analysis. Pale colors correspond to the x5 exaggeration curves	65
Figure 18 Quadratic regressions and linear regressions between white pine abundance, regional biomass burned (RegBB), regional fire frequency (RegFF) and regional fire size/severity index (RegFSindex) at Opémican National Park for the period 9,600-0 cal a BP.....	68
Figure 19 Pollen abundance (%) of <i>Pinus strobus</i> in lake Couronne sediments (green line; La Mauricie National Park) during the Holocene, alongside regional biomass burned (green line), regional fire frequency (red line), regional FSindex (orange line) and summer air temperature (dark blue line).....	73
Figure 20 Pollen abundance (%) of <i>Pinus strobus</i> in lake Gauvin sediments (green line; Opémican National Park) during the Holocene, alongside regional biomass burned (green line), regional fire frequency (red line), and regional FSindex (orange line).....	74
Figure 21 a) Localisation du Parc national de la Mauricie (PNLM) dans le domaine bioclimatique de l'érable à sucre et à bouleau jaune au Québec (Saucier et al., 2010). b) Zone de simulation LANDIS-II représentant les cellules occupées par des pins blancs et/ou des pins rouges dans le PNLM.....	82
Figure 22 Variation de la biomasse aérienne moyenne dans le Parc national de la Mauricie pour la période de 2025 à 2150 selon les scénarios 1 (conditions climatiques actuelles et régime de feu de l'Holocène), 3 (conditions climatiques simulées pour	

RCP4.5, percentile 50 % et régime de feu de l'Holocène) et 6 (conditions climatiques simulées sous RCP8.5, percentile 50 % et régime de feu de l'Holocène)	87
Figure 23 Variation de la biomasse aérienne moyenne de <i>Pinus strobus</i> et <i>Pinus resinosa</i> dans le Parc national de la Mauricie pour la période de 2025 à 2150 selon les scénarios 1 (conditions climatiques actuelles et régime de feu de l'Holocène), 3 (conditions climatiques simulées pour RCP4.5 et régime de feu de l'Holocène) et 6 (conditions climatiques simulées sous RCP8.5 et régime de feu de l'Holocène)	90
Figure 24 Évolution de la sévérité des feux durant la période de simulation entre 2025 et 2150 pour le scénario 1 (climat actuel), le scénario 3 (conditions climatiques simulées pour RCP4.5) et le scénario 6 (conditions climatiques simulées pour RCP8.5).....	91

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Characteristics of the three sampled lakes.....	31
Tableau 2 Characteristics of the study lakes and sediment records.....	54

LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

	Signification en anglais	Signification en français
AB — AGB	Above-ground biomass	Biomasse aérienne
BB	Biomass burned	Biomasse brûlée
RegBB	Regional biomass burned	Biomasse brûlée régionale
cal yr BP—cal a BP	Calibrated years before present	Années calibrées avant l'actuel
CHAR	Charcoal accumulation rate	Taux d'accumulation de charbon
CONISS	Constrained incremental sum of squares	Somme des carrés incrémentielle contrainte
FF	Fire frequency	Fréquence de feu
RegFF	Regional fire frequency	Fréquence de feu régionale
FIP — PIF	Forest inventory plot	Placette d'inventaire forestier
FRI	Fire return interval	Intervalle de retour de feu
fxtWA-PLS	Weighted average-partial least squares with frequency correction of the training set climate variables	Modèle de moyenne pondérée des moindres carrés partiels avec correction des fréquences des variables climatiques
HTM	Holocene Thermal Maximum	Optimum Climatique Holocène
LIA — PAG	Little Ice Age	Petit Âge Glaciaire
LMNP	La Mauricie National Park	Parc National de La Mauricie
LOESS	Locally weighted scatterplot smothing	Lissage LOWESS
MWP—OCM	Medieval Warm Period	Optimum Climatique Médiéval
OPN	Opémican National Park	Parc National d'Opémican

RegFS	Regional Fire size (or severity) index	Indice régional de taille ou de sévérité des feux
SNI	Signal-to-noise index	Indice signal-bruit

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

	Signification en anglais	Signification en français
%	percent	pourcentage
°C	degrees Celsius	degrés Celsius
cm	centimeter	centimètre
cm ³	cubic centimeter	centimètre cube
cm·yr ⁻¹	centimeter per year	centimètre par an
fire per millenium— ¹	number of fires per millennium	nombre de feux par millénaire
grains·cm ⁻³	number of pollen grains per cubic centimeter	nombre de grains de pollen par centimètre cube
ha	hectare	hectare
km	kilometer	kilomètre
mm	millimeter	millimètre
mm ² ·cm ⁻² ·yr ⁻¹	squared millimeter per squared centimeter per year	millimètre carré par centimètre carré par an
t·ha ⁻¹	ton per hectare	tonne par hectare
yr	year	année

INTRODUCTION

La zone tempérée nordique correspond, au Québec, aux domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau jaune (au nord) et de l'érablière à bouleau jaune (au sud ; Figure 1). Certaines espèces arborescentes atteignent leur limite septentrionale de répartition dans la forêt tempérée nordique. C'est notamment le cas du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et du pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.), qui sont l'objet de cette thèse.

La forêt tempérée nordique est structurée par l'influence conjointe de facteurs physiques (climat, topographie, propriétés des sols, disponibilité de l'eau), des interactions biotiques et des perturbations naturelles (p. ex., feux, chablis, épidémies d'insectes), et ce, depuis des millénaires (Brandt et al., 2013 ; Frelich, 2002c ; Lafleur et al., 2010 ; Payette et al., 2021). Au cours des derniers siècles, les perturbations anthropiques (p. ex. coupe forestière, pollution) ont complexifié la dynamique de la forêt tempérée nordique (Blarquez et al., 2018 ; Danneyrolles et al., 2016).

La forêt tempérée nordique : histoire postglaciaire. Il y a 12 000 ans, le Québec était couvert par la calotte glaciaire des Laurentides. Le réchauffement climatique subséquent a entraîné la déglaciation progressive du territoire. Le retrait de la calotte glaciaire a débuté il y a environ 11 000 ans au sud du Québec (Dyke, 2007). La toundra herbacée a d'abord colonisé le paysage (Dyke, 2007 ; Labelle & Richard, 1981), puis la toundra arbustive. Vers 8 000 ans cal. BP (années calibrées avant l'actuel, fixées par convention à 1950), la forêt boréale a colonisé le sud du Québec. À cette époque, l'augmentation des combustibles favorise l'ignition et la propagation de feux de forêt relativement fréquents, contribuant à la prédominance des conifères dans le paysage (Carcaillet & Richard, 2000 ; Larochelle et al., 2018 ; Paillard et al., 2023 ; Talon et al., 2005). La forêt boréale a graduellement laissé place à la forêt tempérée au fur et à mesure que le climat a continué à se réchauffer.

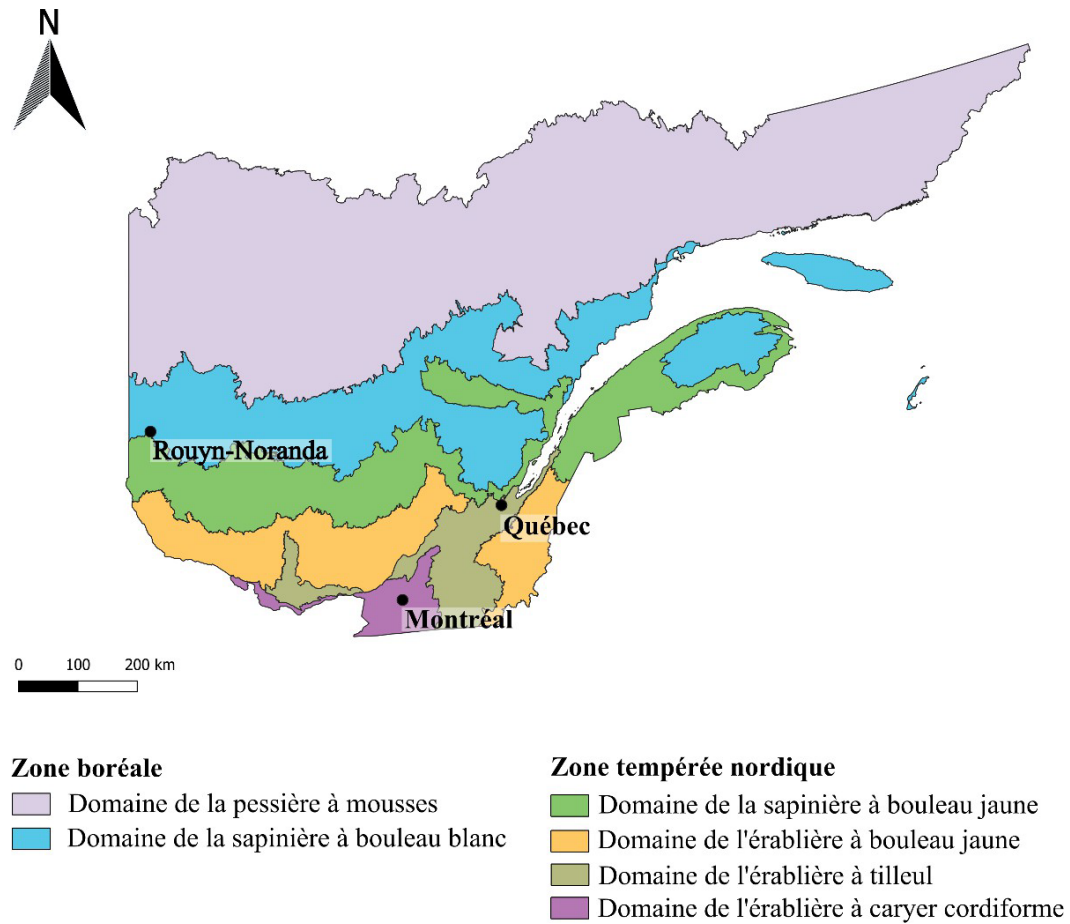


Figure 1
Zones de végétation du Québec représentant la zone boréale et la zone tempérée nordique, d'après Morneau et al., (2021)

C'est entre 8 000 et 4 000 ans cal. BP, que les principales essences caractérisant la forêt tempérée se sont établies, telles que le pin blanc (*Pinus strobus* L.), le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.), les érables (*Acer* spp.), le chêne rouge (*Quercus rubra* L.), le tilleul (*Tilia americana* L.), le noyer cendré (*Juglans cinerea* L.), et les caryers (*Carya* spp.; Larochelle et al., 2018). Certaines espèces présentaient alors une abondance et une répartition différentes de celles observées aujourd'hui. Par exemple, le pin blanc était plus abondant et son aire de répartition s'étendait près de 100 km plus au nord qu'actuellement (Anderson, 1995 ; Carcaillet, Bergeron, et al., 2001 ; Liu, 1990 ; Terasmae & Anderson, 1970). À la suite de la transition entre l'Holocène inférieur et l'Holocène moyen (vers 8 000 ans cal. BP) le changement de la végétation dominante des conifères vers les feuillus moins inflammables a entraîné une diminution de la fréquence et de la sévérité des feux dans le sud du Québec (Blarquez et al., 2018 ; Dyke, 2007 ; Hély et al., 2001 ; Paillard et al., 2023 ; Talon et al., 2005). Ce changement de type de forêt a été facilité par le réchauffement des températures, associé à des précipitations moins fréquentes (Larochelle et al., 2018 ; Payette et al., 2021). L'augmentation des températures a également permis un dégel plus hâtif et une saison de croissance plus longue (Tardif et al., 2001).

Après 4 000 ans cal. BP, une régression vers le sud des aires de répartition des essences forestières thermophiles s'est opérée en réaction au refroidissement et à l'humidification du climat à l'amorce de la période Néoglaciale (Payette et al., 2021; Richard et al., 2020a). Les limites des biomes ont alors atteint leurs positions actuelles (Dyke, 2007 ; Strong & Hills, 2005).

Durant les 2 000 derniers ans, des intervalles de périodes chaudes et fraîches se sont succédé. Deux périodes bien documentées durant le Néoglaciale sont l'Optimum Climatique Médiéval (OCM, 1200-800 ans cal. BP), et le Petit Âge Glaciaire (PAG, ~ 400-100 ans cal. BP ; Viau et al., 2002, 2012). Durant l'OCM, les espèces typiques de la forêt tempérée (p. ex., *Acer saccharum* Marsh., *Betula alleghaniensis* Britton, *Fagus grandifolia* Ehrh., *Fraxinus americana* L. et *Tsuga canadensis*) dominaient le paysage au Québec méridional.

Lors du PAG, les essences boréales (*Pinus banksiana* Lamb., *Picea* spp., *Abies balsamea* [L.] Mill.) ainsi que les arbustes (*Alnus* spp., *Salix* spp., *Juniperus* spp.) ont augmenté en abondance dans le paysage.

Les feux dans la forêt tempérée nordique. Au sein de la forêt tempérée nordique, le cycle de feu varie entre 200 ans dans la partie nord à près de 800 ans dans la partie sud (Bouchard et al., 2015 ; Couillard et al., 2022). La présence d'essences conifériennes telles que le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] Britton, Sterns & Poggenb.) génère des feux plus sévères que les feuillus ou les conifères des régions tempérées (pin blanc, pin rouge et pruche du Canada ; Couillard et al., 2022 ; Rowe & Scotter, 1973).

Le climat, plus particulièrement les précipitations, joue un rôle dans le cycle du feu. À l'ouest du Québec (p. ex., Abitibi-Témiscamingue), le climat continental caractérisé par des précipitations annuelles plus faibles (environ 930 mm) est caractérisé par des allumages de causes naturelles (éclairs) plus fréquentes et par un cycle de feu compris entre 100 et 300 ans (Couillard et al., 2022). Dans l'est du Québec (p. ex., Côte-Nord), le cycle de feu oscille entre 250 et 345 ans (Couillard et al., 2021). Cette différence peut s'expliquer par des précipitations légèrement plus élevées et par des allumages naturels moins fréquents (Couillard et al., 2022).

Les conditions climatiques expliquent également la diminution des feux du nord (forêt boréale) vers le sud (forêt tempérée ; Chabot et al., 2009). Les conditions climatiques au sud sont plus favorables à l'installation et au développement de peuplements feuillus, moins favorables à la propagation des feux (Pelletier, 2009). La topographie affecte également les cycles de feux (Cyr et al., 2007). La présence de hautes collines est un frein naturel à la propagation des feux (Couillard et al., 2022).

Au cours des derniers siècles, les perturbations anthropiques ont modifié la dynamique de la forêt tempérée en affectant les régimes de feu, notamment par la mise en place de la politique de gestion et de suppression des feux au début du XX^e siècle (Frelich, 2002c ; Martell & Sun, 2008).

Les changements dans les régimes de feu depuis la colonisation européenne, caractérisés par une augmentation en raison de son utilisation par les colons européens, puis par une suppression associée à l'exploitation des forêts, ont eu un effet important sur la forêt tempérée du sud du Québec en réduisant les conifères à longue durée de vie adaptés au feu, comme le pin rouge, et en favorisant l'essor des feuillus de début de succession comme le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx. ; Robles et al., 2025)

La forêt tempérée nordique : effet du changement climatique. À l'échelle mondiale, une augmentation de la température de surface globale de 1,1 °C au-dessus des températures de l'ère préindustrielle (1850-1900) a été enregistrée et cette tendance globale devrait s'accroître au cours du siècle (Calvin et al., 2023).

Plusieurs hypothèses sur les effets des changements climatiques sur la forêt tempérée nordique sont proposées. La première suggère une migration vers le nord des espèces tempérées, depuis les régions méridionales vers le domaine boréal au nord (Goldblum & Rigg, 2005 ; Leithead et al., 2010). Or, les conditions environnementales telles que les propriétés des sols (Lafleur et al., 2010 ; Minchev et al., 2025), les régimes de perturbation (dont principalement le feu ; Boulanger et al., 2022), la compétition des espèces pour la lumière et l'espace (Brice et al., 2019; Leithead et al., 2010) limiteront ce processus de migration. De plus, la migration vers le nord des espèces tempérées sera limitée par le décalage entre la capacité de déplacement et d'établissement des espèces et la vitesse rapide du changement climatique (Boulanger et al., 2022 ; Brice et al., 2019; de Lafontaine et al., 2018). Une autre réponse, plus probable, au réchauffement climatique, serait un changement dans l'abondance des espèces tempérées (Brice et al., 2019).

En effet, un effet dit de thermophilisation c'est-à-dire un changement de composition des communautés d'espèces vers des essences thermophiles, et un changement de dominance en faveur des feuillus, adaptés à la chaleur, dans les zones de transition que représente l'écotone tempéré-boréal (Brice et al., 2019; Chaste et al., 2019; Solomon, 1986; Taylor et al., 2017) est prévu.

Le pin blanc et le pin rouge seront également affectés par les changements climatiques. L'augmentation des températures seules pourrait favoriser la croissance du pin blanc (Prasad & Leites, 2022) et du pin rouge (Flannigan & Woodward, 1994), cependant, la diminution de la fréquence des feux, notamment des feux de sévérité intermédiaire (Drever et al., 2006) pourrait causer une réduction de la capacité de régénération du pin rouge et du pin blanc (Drever et al., 2009 ; Leithead et al., 2010). Le pin rouge dépend principalement d'un régime de feux mixtes, alternant feux de surface fréquents et feux de cime ponctuels pour limiter les compétiteurs et se régénérer (Bergeron & Brisson, 1990). Bien que le pin blanc bénéficie également d'un régime de feux mixtes pour se régénérer, l'espèce a la capacité de se régénérer sans feu en profitant d'ouvertures dans le couvert forestier (Carleton et al., 1996 ; Quinby, 1991). Avec une diminution de la fréquence des feux, le pin rouge et le pin blanc perdront leur avantage compétitif face aux essences feuillues (Drever et al., 2009 ; Radeloff et al., 1999 ; Thompson et al., 2006).

Pin blanc et pin rouge : importance écologique, économique et culturelle. Le pin blanc et le pin rouge ont une importance écologique, économique et culturelle dans l'est de l'Amérique du Nord. Les écosystèmes dans lesquels évoluent les pins abritent de nombreuses espèces animales et végétales (Anand et al., 2013; Latremouille et al., 2008 ; Rudolf, 1990; Wendel & Smith, 1990). Les pins blancs matures sont des habitats pour la faune, comme le pygargue à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus* L.), le pékan (*Pekania pennanti* Erxl.) et le carcajou (*Gulo gulo* L. ; Benzie et al., 1977 ; Uprety et al., 2013).

Les vieilles pinèdes rouges sont des habitats privilégiés de la tortue des bois (*Glyptemys insculpta* Le Conte), du grand pic (*Dryocopus pileatus* L.) et de la martre d'Amérique (*Martes americana* Turton ; Anand et al., 2013). Les graines et l'écorce des pins sont des sources de nourriture pour de nombreux mammifères tels que l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxl.) et le porc-épic (*Erethizon dorsatus* L. ; Klugh, 1927 ; Roze, 2009 ; Uprety et al., 2013).

Le pin rouge et le pin blanc produisent du bois de qualité recherché par l'industrie forestière (Abrams, 2001 ; Royer et al., 2013 ; Zhang & Koubaa, 2008). Les pins, en particulier les pins blancs, sont aussi importants spirituellement et culturellement pour les communautés autochtones, car ils sont employés dans des rites, l'art ou encore pour la création de remèdes (Upreti et al., 2012, 2013).

Pin rouge et pin blanc : exigences écologiques. Niches climatiques et édaphiques du pin blanc et du pin rouge. Le pin blanc et le pin rouge ont des aires de répartition similaires (Figure 2) et s'établissent sous des conditions de températures annuelles et de précipitations annuelles comparables. Le pin blanc peut s'établir sous un large éventail de conditions climatiques, où les températures moyennes de juillet oscillent entre 18 °C et 23 °C (Wendel & Smith, 1990). Les températures annuelles dans son aire de répartition actuelle au Québec varient entre 1,9 °C et 5,7 °C (Gouvernement du Québec, 2025a). Quant aux précipitations annuelles, elles varient entre 510 mm au Minnesota et près de 2030 mm en Géorgie (Wendel & Smith, 1990), tandis qu'au Québec, les précipitations dans la zone de répartition du pin blanc varient entre 948 mm et 1136 mm (Gouvernement du Québec, 2025a).

Le pin rouge croît sous des températures moyennes de juillet comprises entre 16 °C et 21 °C (Rudolf, 1990). Au Québec, les températures annuelles moyennes oscillent entre 2,2 °C et 4,4 °C dans l'aire de répartition du pin rouge (Gouvernement du Québec, 2025b). Les précipitations annuelles varient entre 510 et 1010 mm, dans la majeure partie de son aire de répartition, atteignant jusqu'à 1520 mm dans certaines localités de l'est (Rudolf, 1990). Au Québec, elles oscillent entre 949 mm et 1168 mm (Gouvernement du Québec, 2025b).

Le pin blanc et le pin rouge s'installent dans des environnements similaires. Le pin blanc peut croître sur une grande diversité de sols et de régimes hydriques. Il peut s'établir sur des affleurements rocheux et des sols sableux et secs (Farrar, 1996 ; Horton & Bedell, 1960; Mader, 1985 ; Wendel & Smith, 1990), autant que sur des sites mésiques (Abrams, 2001 ; Landers, 1991).

L'espèce colonise les brûlis où la lumière est abondante et la compétition avec les essences feuillues est faible (Wendel & Smith, 1990). Le pin rouge occupe souvent des sites xériques et bien drainés tels que les sols sableux (Alban et al., 1987) et les affleurements rocheux (Cook et al., 1952b ; Rudolf, 1990). L'espèce croît rarement sur les sols fertiles en raison de son incapacité à concurrencer d'autres essences (Alban et al., 1987 ; Stone, 1976).

Pin rouge et pin blanc : exigences écologiques. *Tolérance à la lumière.* Le pin blanc est une espèce semi-tolérante à l'ombre. Ses besoins en lumière varient en fonction de son stade de croissance (Wetzel & Burgess, 1994). Les plantules doivent généralement recevoir entre 20 et 25 % de lumière pour survivre, bien que seulement 7 % de luminosité puisse suffire à leur régénération et leur croissance (Atkins, 1957; Logan, 1959; Smith, 1940). Les besoins en lumière du pin rouge varient également en fonction du stade de l'espèce, la mortalité des graines augmente quand l'intensité de lumière est inférieure à 15 %. De plus, un minimum de 35 % de lumière est nécessaire pour la croissance des arbres juvéniles jusqu'à l'âge de 5 ans. Par la suite, 68 à 100 % de luminosité sont nécessaires pour obtenir des conditions de croissances optimales pour les jeunes individus (Boulet & Jean, 2013).

La régénération du pin blanc et du pin rouge nécessite un lit de germination minéral (Flannigan, 1993 ; Wendel & Smith, 1990), la présence d'arbres semenciers à proximité (Frelich, 1992) et l'occurrence d'années semencières (tous les 3 à 5 ans pour le pin blanc et 3 à 7 ans pour le pin rouge) puisqu'entre ces années les arbres matures ne produisent que peu de graines (Rudolf, 1990 ; Wendel & Smith, 1990).

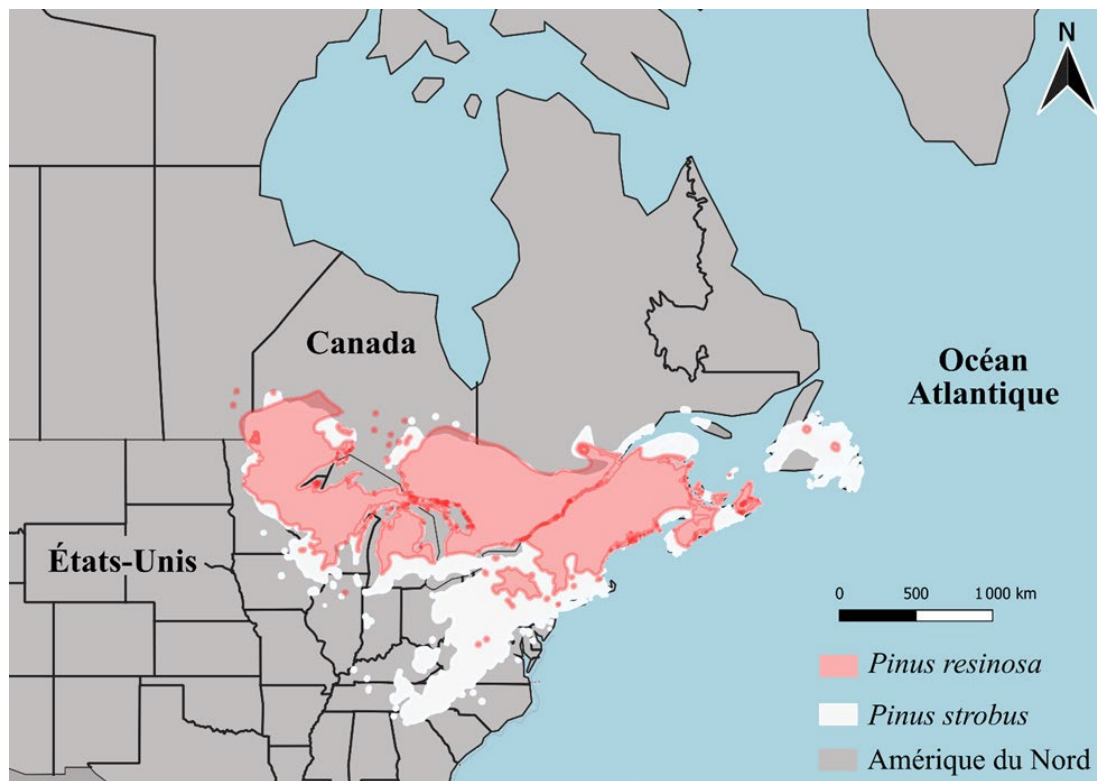


Figure 2
Aires de répartition du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et du pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) en Amérique du Nord (Adapté de www.fs.usda.gov/, d'après Little, 1971)

Pin rouge et pin blanc : exigences écologiques. Régénération et feux. Deux types de feux caractérisent le régime de perturbation du pin blanc et du pin rouge : les feux de surface et les feux de cime. Les feux de surface, avec un intervalle de 20 à 40 ans, sont essentiels à la régénération des pins blancs et des pins rouges (Bergeron & Brisson, 1990 ; Frelich, 2002a ; Heinselman, 1973 ; Weyenberg et al., 2004) puisqu'ils permettent de limiter la compétition temporairement (Methven & Murray, 1974 b), contrôlent les insectes nuisibles, et mettent en place un lit de germination en exposant le sol minéral (McRae et al., 1994 ; Frelich, 1992). Les feux de cime, avec un cycle de 150 à 300 ans (Frelich, 1992) pour les pins blancs et de 150 à 200 ans pour les pins rouges (Heinselman, 1973), sont aussi nécessaires à la régénération de ces deux essences puisqu'ils permettent d'ouvrir les milieux et ainsi favorisent la germination. Les jeunes peuplements de pins sont plus enclins à subir des feux de cime tandis que les individus matures subissent majoritairement des feux de surface (Rouse, 1988; Rudolf, 1990; Wendel & Smith, 1990). Les pins blancs et les pins rouges matures résistent aux feux de surface grâce à des adaptations physiologiques, mais demeurent sensibles aux feux de cime (Landers, 1991; Rouse, 1988; Rudolf, 1990).

Ils limitent la propagation des feux de surface vers la cime grâce à des adaptations physiologiques qui sont, par exemple, un épaississement de l'écorce à la base du tronc (Ahlgren, 1976; Alexander et al., 1979; Flannigan, 1993; Hauser, 2008; Van Wagner, 1970; Wendel & Smith, 1990), et un élagage naturel des branches basses (J. K. Brown & Smith, 2000; Gustafson et al., 2004; Hauser, 2008; Keeley, 2012; Wendel & Smith, 1990). Les individus non matures, quant à eux, ne sont résistants à aucun type de feu (Landers, 1991; Rouse, 1988; Rudolf, 1990). En effet, les jeunes pins rouges et pins blancs possèdent une écorce plus fine (Abrams, 2001 ; Ahlgren, 1974 ; Rouse, 1988; Varner et al., 2022), et une cime plus proche du sol (Gustafson et al., 2004 ; Hauser, 2008 ; Landers, 1991), ce qui les rend plus sensibles au feu.

Variation des populations de pin blanc et de pin rouge durant l'Holocène : Apport de la paléoécologie. Malgré les connaissances actuelles sur la répartition et l'écologie du pin blanc et du pin rouge, de nombreuses questions subsistent concernant leur dynamique passée et future dans le contexte des changements climatiques. Au cours des derniers millénaires, la forêt tempérée nordique du Québec a été soumise à des variations importantes de température et de régime de feux qui ont vraisemblablement influencé l'abondance et la répartition des pins. On sait, par exemple, que durant l'Optimum Climatique Holocène, les pins blancs et les pins rouges étaient particulièrement abondants (Minchev et al., 2025 ; Terasmae & Anderson, 1970). Cependant, les rôles respectifs du climat et des feux pour expliquer cette période d'abondance sont encore mal compris. Comprendre les facteurs à l'origine de cette dynamique historique pourrait fournir des indications précieuses sur la résilience et la capacité des populations des pins.

Une approche rétrospective, utilisant les outils et méthodes de la paléoécologie, permet d'étudier cette dynamique passée. L'analyse des grains de pollen renseigne sur la composition des communautés végétales et l'abondance relative des pins (Fréchette et al., 2018 ; Richard et al., 2020b), tandis que les charbons de bois fournissent des informations sur la fréquence et la sévérité des feux passés (Ali et al., 2012 ; Higuera et al., 2007 ; Whitlock & Larsen, 2002). Les chironomes fournissent des informations sur les variations climatiques locales (Birks, 2011). La combinaison de ces données permet de lier les fluctuations historiques des populations de pin blanc et de pin rouge aux variations du climat et des régimes de feu, et ainsi d'anticiper leur réponse potentielle aux changements futurs.

Objectifs et hypothèses de la thèse. L'objectif général de cette thèse était d'évaluer l'influence des régimes de feux (de surface et de cime), ainsi que des conditions climatiques sur la dynamique du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et du pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) au cours de l'Holocène, à leur limite nordique de répartition continue au Québec.

Le premier objectif spécifique (chapitre 1) était à déterminer l'influence relative des feux de surface et des feux de cime sur l'abondance du pin blanc et du pin rouge au cours de l'Holocène. Nous avons posé l'hypothèse selon laquelle un régime de feux mixte, caractérisé par une combinaison de feux de surface de faible sévérité, fréquents et de feux de cime de forte sévérité, ponctuels, serait associé à une plus forte abondance des pins en comparaison avec des régimes dominés par un seul type de feux.

Le deuxième objectif spécifique (chapitre 2) visait à distinguer les rôles relatifs des régimes de feux et du climat dans la dynamique du pin blanc à l'échelle régionale. Nous avons testé l'hypothèse que l'abondance du pin blanc au cours de l'Holocène serait influencée par l'interaction entre les conditions climatiques et les régimes de feux.

Enfin, le troisième objectif spécifique (chapitre 3) visait à projeter la dynamique future du pin blanc et du pin rouge à l'horizon 2150, en simulant leurs abondances et leurs répartitions sous différents scénarios climatiques et de perturbations naturelles (feux). Nous avons évalué l'hypothèse selon laquelle les changements climatiques futurs et les modifications des régimes de feux pourraient modifier l'abondance et la distribution des pins blancs.

Matériel et méthodes. Sites d'étude : Sélection des deux parcs. Plusieurs critères ont guidé le choix de ces deux parcs pour étudier l'effet du feu sur le pin blanc et le pin rouge. Tout d'abord, ils se situent dans le domaine bioclimatique de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.), qui correspond à la limite nordique de l'aire de répartition continue de nombreuses espèces tempérées, dont le pin blanc et le pin rouge (Grondin et al., 2007). Ces deux parcs sont situés également dans la zone où une suppression systématique des feux a été instaurée dans les années 1970.

Le Parc national de la Mauricie (PNLM) a été retenu notamment en raison des brûlages dirigés qui y sont pratiqués depuis 1991, principalement sous forme de feux de surface, afin de favoriser la régénération des populations de pin blanc et de pin

rouge. Aujourd'hui, ces deux essences ne représentent plus qu'environ 1 % du couvert forestier (Montour et al., 2020). Depuis la mise en place de la politique de suppression des feux, un seul feu naturel a échappé aux mesures de suppression : il a brûlé près de 385 ha en 2003.

Le choix du Parc national d'Opémican (PNO) repose sur la présence d'un feu de surface naturel survenu à l'été 2018 dans sa partie nord du parc. Toutefois, les lacs autour de ce feu n'étaient pas accessibles et la collecte de sédiments lacustres n'a pas été possible. Les proportions de pin blanc et de pin rouge sont plus élevées au PNO (16-36 %) qu'au PNLM (1-4 %).

Matériel et méthodes. Sites d'étude : Le Parc national de la Mauricie. Le Parc national de la Mauricie se situe à 20 km au nord de la ville de Shawinigan, à 65 km de Trois-Rivières et à 72 km de La Tuque (Figure 3). Le PNLM se situe dans l'érablière à bouleau jaune de l'Est. Ce parc fédéral, créé en 1977, couvre une superficie totale de 536 km² (N. Marchand & Fillion, 2014). Entre 1991 et 2020, sa température annuelle moyenne variait entre 3,3 °C and 5,1 °C d'après les données des stations météorologiques de La Tuque (72 km au nord) et de Fortierville (~80 km au sud-est). Pour la même période, les précipitations annuelles totales se situaient entre 935,3 mm et 1138,0 mm, dont environ 22 % sous forme de neige (Environment Canada, 2024).

Le paysage du PNLM se caractérise par des collines aux sommets arrondis dont l'altitude ne dépasse pas 500 m, ponctuées d'escarpements rocheux (Gosselin, 2014). Les forêts sont composées de peuplements purs de feuillus et de peuplements mixtes de feuillus et conifères (Gosselin, 2014 ; Grondin et al., 2007). En raison de sa localisation entre la forêt décidue au sud et la forêt boréale au nord, le PNLM abrite des espèces caractéristiques de ces deux domaines forestiers. On y recense près de 29 espèces d'arbres, parmi lesquelles le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.), 3 espèces d'épinettes (*Picea* spp.), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.), le pin rouge, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et le pin blanc, en plus de 5 espèces d'érable (*Acer* spp.), 2 espèces de bouleau (*Betula* spp.), le frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.) et les peupliers (*Populus* spp.) (Lalumière, 1979).

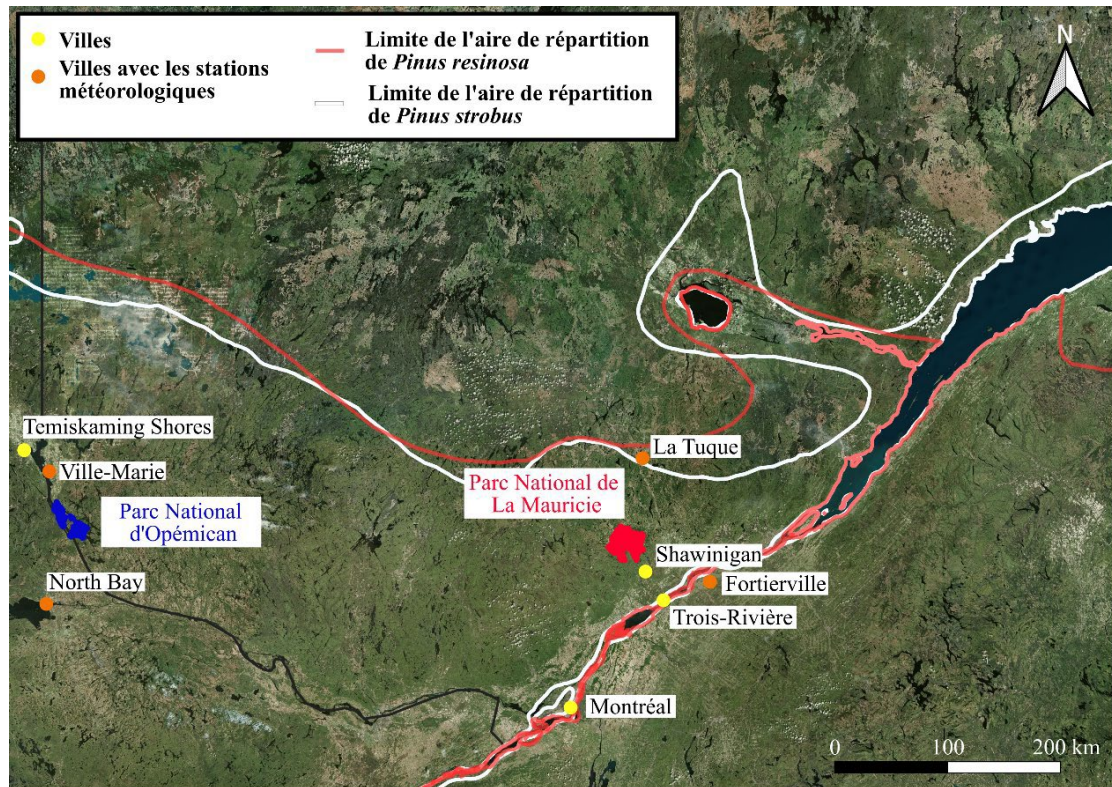


Figure 3
 Localisation du Parc National de La Mauricie et du Parc National d'Opémican, avec les limites nordiques de répartition du pin blanc et du pin rouge. Adapté de www.fs.usda.gov/, d'après Little (1971)

Matériel et méthodes. Sites d'étude : Le Parc national d'Opémican. Le Parc national d'Opémican est situé à environ à 60 km au sud de Ville-Marie et 100 km au nord de Temiskaming Shores (Figure 3). Il fait partie du domaine bioclimatique de l'érable à sucre et à bouleau jaune de l'Ouest (Saucier et al., 1998). Ce parc provincial, fondé en 2018, couvre une superficie de 252,5 km². Les données climatiques les plus récentes, issues des stations météorologiques de Ville-Marie (~ 60 km au nord) et de North Bay (~70 km au sud-ouest) pour la période de 1981-2010, indiquent une température moyenne annuelle comprise entre 3,1 °C et 4,2 °C. Les précipitations totales annuelles varient entre 836,5 mm 1044,6 mm dont 25 % sont sous forme de neige (Gouvernement du Canada, 2025a).

Le paysage du parc se caractérise par un relief accidenté composé de collines modestes (altitude moyenne d'environ 280 m) avec des sommets aplatis, de vallées peu profondes et d'escarpements rocheux (Cloutier et al., 2011). La végétation est dominée par des peuplements mixtes, tandis que les peuplements purs de feuillus ou de conifères sont plus rares. Les forêts se composent notamment de pin blanc et de pin rouge, auxquels s'ajoutent le pin gris, la pruche du Canada, le sapin baumier et 3 espèces d'épinettes. Les feuillus sont représentés, en partie, par 2 espèces de bouleau, l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le frêne noir et des peupliers (Cloutier et al., 2011 ; Robles et al., 2025).

Matériel et méthodes. Études des écosystèmes passés. Les lacs comme archives environnementales. Afin d'étudier les dynamiques passées du PNO et PNLM, cette thèse s'appuie sur l'analyse de sédiments provenant d'archives lacustres. Les sédiments lacustres déposés au fond des lacs accumulent chaque année divers bio-indicateurs, tels que des charbons de bois, des grains de pollen et des capsules céphaliques de chironomes (Figure 4). Ces indicateurs permettent de reconstituer respectivement les régimes de feux, la composition végétale et les variations des températures estivales.

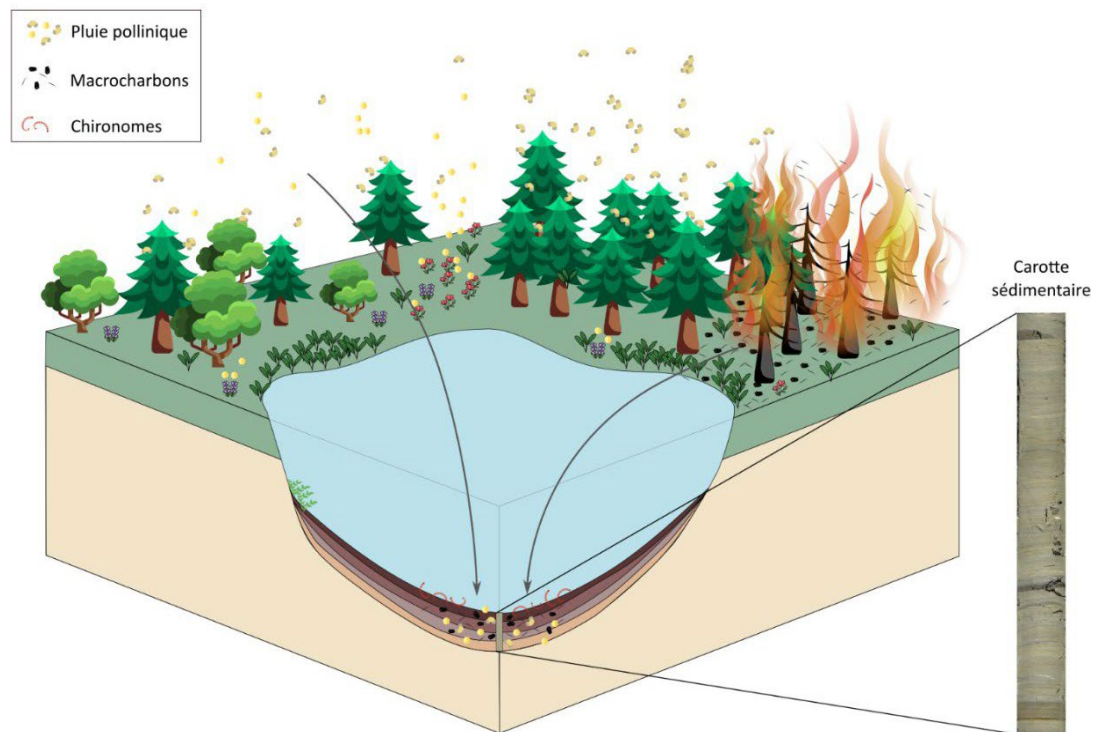


Figure 4
Illustration des processus de dépôt de divers indicateurs (grains de pollen, chironomes et charbons) dans les sédiments lacustres. D'après Lesven (2024)

Matériel et méthodes. Études des écosystèmes passés. Sélection et échantillonnage des lacs d'étude. Dans le cadre de cette thèse, trois lacs dans le PNLM et deux lacs dans le PNO ont été étudiés. Afin de représenter les dynamiques de végétation et les régimes de feux au sein des deux parcs, les lacs ont été sélectionnés à divers endroits au sein des parcs. Plus précisément, dans le PNLM, les trois lacs sélectionnés, Pool, Couronne et à Sam, sont situés respectivement au nord, au sud-ouest et à l'est du parc. Quant au PNO, les deux lacs étudiés, Gauvin et Dubout (noms non officiels), sont situés dans les parties nord et sud du parc, respectivement.

Les lacs ont été sélectionnés en fonction de critères communs tels que l'absence d'entrée et de sortie de cours d'eau, une superficie maximale de 20 ha, et une profondeur d'eau minimale de 1,5 m. Un des critères déterminants a été la présence de pinèdes à pin blanc et/ou à pin rouge dans leur bassin versant. Les campagnes d'échantillonnage ont eu lieu au cours de l'hiver 2022 au PNLM et à l'hiver 2023 au PNO afin de collecter deux séquences sédimentaires par lac, à l'exception du lac Pool où une seule séquence sédimentaire a été collectée en raison des conditions météorologiques défavorables. Les datations des carottes sédimentaires ont été réalisées grâce à la méthode de radiocarbone sur des macrorestes et des sédiments (Blaauw et al., 2025 ; Blaauw & Christen, 2011). Les dates ont ensuite été calibrées selon la courbe de calibration IntCal20 pour l'hémisphère nord (Reimer et al., 2020) afin d'avoir des dates exprimées en années calibrées avant le présent (cal. BP).

Matériel et méthodes. Études des écosystèmes passés. Reconstitution des feux à partir des charbons. Les charbons de bois macroscopiques (c.-à-d. > 150 µm) préservés dans les sédiments lacustres sont utilisés depuis des décennies pour reconstituer l'occurrence, la localisation (régional vs local ; Oris et al., 2014), l'intervalle de retour et la fréquence des feux (Ali et al., 2008, 2012 ; Conedera et al., 2009), ainsi que la biomasse brûlée et la taille et/ou la sévérité des feux (Ali et al., 2012 ; Hennebelle et al., 2020 ; Whitlock & Larsen, 2002).

Les charbons constituent une preuve directe des événements de feux survenus et fournissent de nombreuses informations sur les régimes de feux au cours du temps (Belcher et al., 2018; Gavin et al., 2007; Higuera et al., 2007 ; Jensen et al., 2007; Whitlock & Larsen, 2002). La morphologie, les propriétés optiques et la taille des charbons fournissent des informations sur les caractéristiques des feux (Belcher et al., 2018; Bird et al., 2008; McBeath et al., 2013 ; Mustaphi & Pisaric, 2014).

Afin d'extraire les charbons de bois des sédiments lacustres, une digestion chimique de sédiments prélevés à intervalle régulier a été effectuée selon la méthode de Winkler (1985). Cette méthode a permis de dissoudre la matière organique pour isoler les particules de charbons. Les charbons ont ensuite été tamisés puis observés sous une loupe binoculaire afin de les dénombrer (Gavin et al., 2006; Leys et al., 2013) et de mesurer leur superficie (Ali et al., 2009 ; Carcaillet et al., 2001 ; Halsall et al., 2018 ; Lynch et al., 2004). Les comptages ont ensuite été transformés en taux d'accumulation ($\text{mm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{an}^{-1}$) à l'aide du modèle d'âge. Par la suite, la méthode de décomposition des séries de Higuera, (2009) a été utilisée pour diviser le signal d'accumulation en deux composantes de basse ($\text{CHAR}_{\text{background}}$, C_{back} pour la suite) et de haute fréquence ($\text{CHAR}_{\text{peaks}}$; Whitlock & Larsen, 2002a) grâce au logiciel CharAnalysis.

La série C_{back} , qui représente les variations de basses fréquences, a été calculée avec une régression pondérée (LOWESS) avec différentes largeurs de fenêtre de lissage. En nous basant sur Brossier et al. (2014), la plus petite fenêtre donnant un indice signal/bruit (SNI) > 3 a été retenue. La série résiduelle de haute fréquence ($C_{\text{peak}} = C_{\text{interpolated}} - C_{\text{back}}$) a permis de détecter les pics liés aux événements de feux. Les séries C_{peak} ont été décomposées en deux sous-populations : (C_{noise}) correspondant au bruit de fond provenant de l'échantillonnage sédimentaire et C_{fire} , représentant les pics de charbons significatifs liés à des événements de feux. Ces deux sous-populations ont été identifiées à l'aide d'un modèle gaussien et du seuil du 99^e percentile. À partir des reconstructions des événements de feux, nous avons pu reconstituer la biomasse brûlée (BB), et la fréquence des feux (FF ; Blarquez et al., 2013, 2014) ainsi que leur expression régionale (RegBB, RegFF ; Ali et al., 2012).

La sévérité et/ou la taille des feux, nommée FSindex a aussi été calculée en réalisant le rapport fréquence/biomasse brûlée (Ali et al., 2012 ; Hennebelle et al., 2020).

Matériel et méthodes. Études des écosystèmes passés. Reconstitution des communautés végétales par l'analyse de grains de pollen. Les premières utilisations de la palynologie remontent à 1916 pour reconstituer les forêts et le climat (Birks, 2019). Cette discipline se base sur l'étude de palynomorphes qui ont une grande résistance, ce qui leur permet d'être conservés dans les archives sédimentaires et de devenir par la suite des témoins de la dynamique et de la composition de la végétation passée. L'identification des grains de pollen, fondée sur leur morphologie (taille, forme, ornements de la surface, présence de pores ou sillons, etc.) est un moyen d'identifier les différentes familles, les genres ou encore les espèces propres à cet environnement et donc l'histoire de la dynamique de végétation (Faegri et al., 1989 ; Fréchette et al., 2018). Les grains de pollen, dispersés par le vent, peuvent provenir d'espèces locales (dans le bassin versant) ou régionales (Fréchette et al., 2018 ; Richard et al., 2020b). Il existe différents modèles qui permettent de reconstituer la végétation locale et le rayon de provenance (Sugita, 2007a, 2007b). Cependant, ces modèles nécessitent plusieurs séquences sédimentaires avec la même échelle temporelle et des résolutions similaires. Or les contraintes logistiques et temporelles des travaux de terrains n'ont pas permis d'utiliser ces modèles.

Afin de reconstituer le plus fidèlement possible l'évolution des communautés végétales dans le temps, les échantillons sédimentaires ont été collectés à intervalles réguliers. Un volume de 1 cm³ de sédiment a été prélevé, puis soumis à une série de traitements chimiques destinés à extraire les grains de pollen qui ont ensuite été montés sur lames pour être comptés. Un minimum de 300 grains a été dénombré pour chaque échantillon afin d'obtenir l'histoire de la végétation la plus robuste possible. Les assemblages de végétation ont été calculés soit sous forme de pourcentage, soit en influx polliniques (Fréchette et al., 2018 ; Richard et al., 2020b). Pour calculer cette seconde représentation, une concentration connue d'un taxon exotique (*Lycopodium clavatum* L.) a été ajoutée aux échantillons avant traitement.

Matériel et méthodes. Études des écosystèmes passés. Reconstitution des températures estivales à l'aide des chironomes. Les enregistrements paléoclimatiques représentent une base solide pour étudier les relations entre la dynamique de la végétation et les perturbations au cours du temps (Girardin et al., 2019). Différents indicateurs permettent de reconstituer les conditions climatiques, dont les grains de pollen et les chironomes. Le pollen est utilisé depuis des décennies pour reconstituer les climats ; or il ne peut pas servir à la fois d'indicateur de changement de végétation et de changements climatiques afin d'éviter tout raisonnement circulaire (Birks, 2011). Une alternative consiste à utiliser les chironomes, des diptères dont la répartition est principalement contrôlée par la température estivale de l'air (Eggermont & Heiri, 2012). Ces organismes fournissent ainsi une estimation indépendante des températures estivales passées, échappant au raisonnement circulaire (Birks, 2011). Leurs larves sont abondantes et diversifiées dans les écosystèmes et produisent une capsule encéphalique chitineuse, qui se conserve dans les sédiments pendant des milliers d'années et dont les ornements permettent une reconnaissance du genre ou de l'espèce (Axford et al., 2009 ; Brooks et al., 2007). L'identification de ces capsules permet une reconstitution des températures estivales de l'air (Larocque et al., 2009 ; Larocque-Tobler et al., 2015). Plusieurs études (p.ex., Bajolle et al., 2018 ; Fortin et al., 2015 ; Larocque et al., 2006) ont utilisé cet indicateur pour reconstituer les variations climatiques au cours de l'Holocène au Québec.

Des échantillons sédimentaires ont été prélevés à intervalles réguliers sur la séquence sédimentaire. Ils ont par la suite subi une défloculation de la matière organique et un tamisage dans le but d'isoler les capsules céphaliques des larves de chironomes. Les capsules ont été montées entre lames et lamelles en position ventrales et observées au microscope optique. Une identification d'un minimum de 50 capsules céphalique a été réalisée pour avoir une représentativité statistique des échantillons par rapport aux tendances climatiques locales (Heiri & Lotter, 2010 ; Larocque, 2001 ; Quinlan & Smol, 2001).

Les températures estivales de l'air ont été reconstituées grâce aux assemblages de chironomes à l'aide d'un modèle pondéré des moindres carrés partiels avec correction des fréquences des variables climatiques (*weighted average-partial least squares with frequency correction of the training set climate variables*, fxtWA-PLS) basée sur la méthode de Suranyi et al. (2025).

Matériel et méthodes. Études des écosystèmes passés. Projection des dynamiques futures avec le modèle LANDIS-II. Les enregistrements paléoécologiques documentent les dynamiques des feux, de la végétation et du climat au cours de l'Holocène. De plus, ces trois approches permettent d'analyser les interactions entre la succession végétale, le régime de perturbations et les variations climatiques. C'est ce qui permet de recourir à des approches prospectives, qui sont nécessaires pour anticiper l'évolution des écosystèmes soumis aux changements climatiques et environnementaux naturels et anthropiques.

Le modèle Landis-II constitue un outil de simulation spatialement explicite du paysage forestier intégrant les processus écosystémiques, la biomasse et les perturbations (Scheller & Mladenoff, 2004, 2005). Il permet de modéliser de vastes paysages (10^4 à 10^6 ha) et de simuler de multiples perturbations sur des échelles de temps long (He & Mladenoff, 1999; Mladenoff et al., 1996 ; Mladenoff & He, 1999). Une de ses particularités réside dans l'accent sur les caractéristiques du cycle de vie des espèces telles que la longévité, la tolérance au feu ou à l'ombre, pour définir la succession et la réponse aux perturbations (Roberts, 1996 ; Roberts & Betz, 1999) et modéliser la succession forestière à l'échelle de la cohorte (Scheller et al., 2007). Ainsi, Landis-II offre un cadre flexible permettant d'explorer les trajectoires futures des écosystèmes forestiers en fonction des scénarios contrastés de climat et de régimes de perturbations. Dans cette thèse, ce modèle a été utilisé pour évaluer l'évolution des peuplements de pin blanc sous les contraintes des changements climatiques.

1. FIRE-CONTROLLED VARIATIONS IN ABUNDANCE OF WHITE PINE AND RED PINE IN QUEBEC'S NORTHERN TEMPERATE FOREST DURING THE HOLOCENE: IMPLICATIONS FOR FIRE MANAGEMENT

Marion Blache ^{1,2}, Adam A. Ali¹, Dorian M. Gaboriau², Sébastien Joannin¹, Mathis Jean-Sepet^{1,2}, Martin P. Girardin³, Yves Bergeron ^{2,4}, Hugo Asselin⁵

¹ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France

²Institut de recherche sur les forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

³Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, Quebec City, QC, Canada

⁴Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, case postale 8888 succursale centre-ville, Montréal, QC, H3C 3P8, Canada

⁵École d'études autochtones, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

Article publié dans The Holocene, 2025

Résumé

Dans les forêts tempérées d'Amérique du Nord, le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) s'établissent sur des sites affectés par des feux de cime peu fréquents, mais sévères, et persistent à long terme lorsque des feux de surface peu sévères nettoient le sous-bois et exposent le lit de germination minéral, facilitant ainsi la régénération. La réduction considérable de l'abondance du pin blanc et du pin rouge au cours des deux derniers siècles, due à la surexploitation forestière et à la suppression des incendies, a donné lieu à des expériences de brûlage dirigé. Dans le Parc national de la Mauricie (PNLM ; sud du Québec, Canada), tous les feux naturels ont été activement supprimés depuis les années 1970, et seuls des brûlages dirigés (de surface) ont eu lieu depuis les années 1990. En tirant profit de ce cadre unique, nous avons quantifié les particules de charbon de bois présentes dans les sédiments de trois lacs du PNLM afin d'identifier un seuil provisoire d'accumulation de charbon de bois permettant de différencier les feux de surface des feux de cime. Nous avons ensuite comparé les traces laissées par le régime actuel des feux de surface avec les régimes de feux d'autres périodes de l'Holocène. Sur la base de ce seuil, nous avons montré qu'un régime mixte de feux de surface fréquents et de faible sévérité et de feux de cime peu fréquent et de forte sévérité était associé à l'abondance de pins blancs et de pins rouges pendant l'Optimum Climatique Holocène (environ 8 400-4 500 ans cal. BP). Les régimes composés uniquement de feux de surface au début de la période du Néoglaciaire (environ 4 500 -1 500 ans cal. BP) ou uniquement de feux de cime au début de l'Holocène (avant 8 400 ans cal. BP) étaient moins propices à l'établissement et à la persistance du pin blanc et du pin rouge. Au lieu de supprimer systématiquement les feux de cime, il faudrait les laisser brûler tout en protégeant les infrastructures.

Mots-clés : *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*; régime des incendies; feu de surface; feu de cime; brûlage dirigé.

Keywords: *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*; fire regime; surface fire; crown fire; prescribed burn.

Abstract

In North American temperate forests, white pine (*Pinus strobus* L.) and red pine (*Pinus resinosa* Ait.) establish on sites cleared by infrequent high-severity crown fires and persist in the long-term when low-severity surface fires clear the understory and expose mineral seedbeds, facilitating regeneration. Considerable reduction of white pine and red pine abundance over the last two centuries due to overharvesting and fire suppression prompted experiments with prescribed burning. In La Mauricie National Park (LMNP; southern Quebec, Canada), all natural fires have been actively suppressed since the 1970s and only prescribed (surface) burns occurred since the 1990s. Taking advantage of this unique setting, we quantified charcoal particles in the sediments of three lakes within LMNP to identify a tentative charcoal accumulation threshold differentiating surface fires from crown fires. We then compared the signal left by the current regime of surface fires with the fire regimes of other periods of the Holocene. Based on the threshold, we showed that a mixed regime of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires was associated with high abundance of white pine and red pine during the Holocene Thermal Maximum (ca. 8,400-4,500 cal. yr BP). Regimes of only surface fires during the early Neoglacial period (ca. 4,500-1,500 cal. yr BP) or only crown fires during the early Holocene (before 8,400 cal. yr BP) were less conducive to the establishment and persistence of white pine and red pine. Instead of systematically suppressing crown fires, they should be allowed to burn while protecting infrastructure.

Keywords: *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*; fire regime; surface fire; crown fire; prescribed burn.

1.1 Introduction

The northern temperate forests of eastern North America are shaped by numerous biotic (insect outbreaks, pathogens, gap dynamics) and abiotic (fires, windthrow) natural disturbances (Després et al., 2014; Drever et al., 2006; Frelich, 2002a; Grenier et al., 2005) resulting in a mosaic of forest patches of varying composition and structure. Some temperate tree species depend on fire for their regeneration, particularly white pine (*Pinus strobus* L.) and red pine (*Pinus resinosa* Ait.; Abadir et al., 2019; Nyamai et al., 2014; Weyenberg et al., 2004). Relatively infrequent severe crown fires with a return interval of 100 to 350 years allows white pine and red pine to colonize new sites (Engelmark et al., 2000; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021), whereas frequent (every ca. 20–50 years) low-severity surface fires are necessary to clean the understory vegetation and expose the mineral soil, both conditions ensuring long-time persistence of white pine and red pine through understory regeneration (Bergeron & Gagnon, 1987; M. Brown, 2009; Marschall et al., 2022; Weyenberg et al., 2004).

The abundance of white pine reached a peak between ca. 8,000 and 4,500 cal. yr BP (calibrated years before present), i.e., during the Holocene Thermal Maximum (hereafter HTM; Bennett, 1987; Larochelle et al., 2018 ; Terasmae & Anderson, 1970). During that period, the distribution of white pine expanded at least 100 km further north than its current northern limit (Liu, 1990; Richard, 1993; Terasmae & Anderson, 1970). Then, during the Neoglacial period (ca. 4,500-0 cal. yr BP), the abundance of white pine decreased and its distribution receded southward (Larochelle et al., 2018 ; Liu, 1990; Richard, 1993). Red pine likely followed a similar trend during the Holocene, but it is difficult to ascertain because previous studies did not always differentiate its pollen grains from those of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), which is a boreal species.

While climate change is likely part of the explanation for the Holocene fluctuations in the abundance and distribution of white pine and red pine (Larochelle et al., 2018 ; Robles et al., 2024), changes in fire regimes could also have played a role, although this hypothesis has yet to be fully tested.

According to fire regime reconstructions based on the quantification of charcoal particles embedded in lake sediments, fire occurrence was high in northern temperate forests during the early Holocene, before decreasing during the HTM, increasing during the early Neoglacial, and decreasing again over the last 1,500 years (Blarquez et al., 2015, 2018; Paillard et al., 2023). These reconstructions, however, do not allow to distinguish surface fires from crown fires, which is essential to properly understand fire-vegetation dynamics in temperate red pine and white pine forests.

The La Mauricie National Park (LMNP) in south-central Quebec (Canada) offers a unique setting to study fire regimes in temperate red pine and white pine stands, as the park has only been affected by prescribed burns (human-ignited controlled surface fires) since 1991. Lightning-ignited fires have been suppressed systematically to prevent the risk of high-severity crown fires, whereas prescribed burns have been conducted to facilitate the regeneration of white pine stands (Hébert et al., 2020; Montour et al., 2020). Hence, charcoal particles in the topmost sediments of lakes located near prescribed burn areas in LMNP, representing the last few decades of accumulation, would provide a surface fire signal.

We quantified charcoal particles in the sediments of three lakes in LMNP to reconstruct the Holocene fire regime. We hypothesized that white pine and red pine would be most favoured by a mixed regime of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires, and that regimes of only surface fires or only crown fires would be respectively less conducive to the establishment and persistence of white pine and red pine (M. Brown, 2009; Engstrom & Mann, 1991; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021). We discuss the implications of our findings for fire management practices in white pine and red pine forests.

1.2 *Material and methods*

Study area and local vegetation

LMNP was created in 1977 and covers an area of 536 km² (Hébert et al., 2020). It is located in the northern temperate zone of Quebec (Canada), more precisely within the sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.)—yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.)

bioclimatic domain (Saucier et al., 2010). The forests of LMNP are mainly composed of maples (*Acer* spp.), birches (*Betula* spp.), as well as balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.), black spruce (*Picea mariana* [Mill] B.S.P.), white pine and red pine. Some old eastern hemlock (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.) trees are also present (N. Marchand & Fillion, 2014). The Shawinigan weather station (25 km south of the park) recorded an average annual temperature of 4.8 °C for the period 1981–2010 (Environment Canada, s.d.). Total annual precipitation for the same period was 1085.3 mm, with 226 mm falling as snow.

During the century preceding the creation of LMNP, the abundance of white pine and red pine declined in the study area – as in all northeastern North America – due to overexploitation and fire suppression (Dannehyrolles et al., 2016; Robles et al., 2025; Uprety et al., 2014; Weyenberg et al., 2004). There are records of fire events dating back to 1836 in the area now corresponding to LMNP (surface and crown fires were not differentiated in the record), but since the 1970s, all natural fires within the park have been suppressed as soon as they appeared. Between 1991 and 2020, 22 prescribed burns were conducted within red pine and white pine stands in the park (Hébert et al., 2020; Montour et al., 2020). Hence, starting from the 1990s, only prescribed burns contributed to the area burned within LMNP, except for one natural crown fire which temporarily escaped suppression measures in 2003, burning 385 ha in the northeastern part of LMNP, at least 8 km from the nearest studied lake (Pool).

Experiments with prescribed burning were prompted by growing awareness of the negative effects of fire suppression policies on white pine and red pine populations in various areas of northeastern North America (including LMNP). While prescribed burns were thought to favour pine regeneration and restoration (McRae et al., 1994; Scherer et al., 2018; Schiks et al., 2024), they did not achieve the expected results, because they have not been severe enough to expose the mineral soil (Gagnon, 2024), but maybe also – as we hypothesized – because a regime of only surface fires does not allow new pine stands to establish.

Sampling design

We collected sediments from three lakes (Pool, Couronne, and à Sam) with pine stands in their watersheds in February 2022 (Figure 5; Table 1). To avoid bioturbation, we collected the sediments from the deepest part of each lake. We used a Kajak-Brinkhurst gravity corer (Glew, 1991) to sample the water-sediment interface, which we subsampled in the field into 0.5-cm thick slices stored in plastic bags. We collected deeper sediments, down to the underlying inorganic sediments, in 1-m cores using a 5-cm diameter Livingstone corer (Deevey, 1965). The cores were wrapped in plastic film and aluminium foil and placed in hemicylindrical PVC tubes for transport. In the laboratory, the cores were sliced into 1-cm thick samples and placed in plastic bags for storage at 4 °C.

Radiocarbon dating and age-depth models

Macro-remains from each core were dated using ^{14}C accelerator mass spectrometry (annexe B). We calibrated each radiocarbon date using the IntCal20 Northern Hemisphere calibration curve (Reimer et al., 2020) to obtain calibrated years before present (hereafter cal. yr BP). We used the rbacon package v.3.2.0 in R v.4.4.0 (R Core Team, 2024) to build Bayesian age-depth models (Blaauw & Christen, 2011). We subsequently interpolated ages of contiguous 1-cm samples.

Charcoal quantification

We took a 1 cm³ subsample from the middle of each sediment sample to limit contamination (Mustaphi et al., 2015). To deflocculate the sediments and to distinguish charcoal particles from dark organic matter, the subsamples were placed in a potassium hydroxide (KOH) solution with bleach (NaClO) and sodium hexametaphosphate (NaPO_3)₆ and left on a stirring table at 130 revolutions per minute (rpm) for 24 hours at ambient temperature (Braadbaart & Poole, 2008). We then filtered the solution through a 160- μm mesh sieve to collect charcoal particles corresponding to fires having likely occurred 0–10 km from the lakeshores (Oris et al., 2014). The retained charcoal particles were counted and measured (mm²) under a camera (AmScope, version x64) mounted on a binocular microscope and connected to an image analysis software (WinSeedle v2022a).

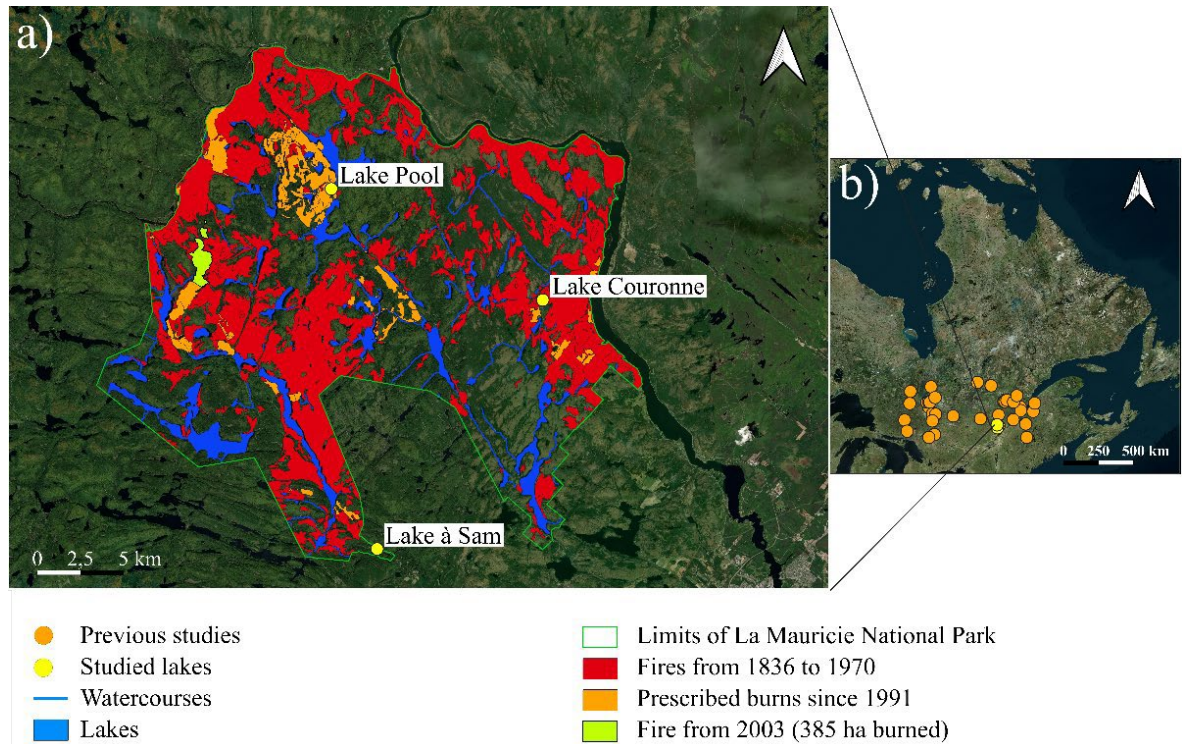


Tableau 1
Characteristics of the three sampled lakes

	Pool	Couronne	à Sam
Latitude (°N)	46° 50' 38"	46° 46' 32"	46° 39' 13"
Longitude (°W)	72° 59' 23"	72° 50' 03"	72° 58' 36"
Surface area (ha)	3.30	3.86	2.05
Elevation (m a.s.l.)	288	239	225
Maximum water depth (m)	5.00	10.90	6.25
Total length of sediments collected (cm)	419	436	260
Sedimentation rate (cm yr ⁻¹)	0.049	0.054	0.033
Date of last prescribed burn	2015	2007	2015
Distance to prescribed burn (m)	0	300	2000

Fire history reconstruction

We used the charcoal accumulation rate (CHAR) series decomposition method Higuera (2009) to detect the fire events having occurred during the Holocene in LMNP based on charcoal particles embedded in the sediments of the three sampled lakes. The charcoal accumulation rate was divided into a high-frequency signal ($\text{CHAR}_{\text{peaks}}$) and a low-frequency signal ($\text{CHAR}_{\text{background}}$) using the open-source software CHARAnalysis (<https://sites.google.com/site/charanalysis/>; annexe C). Peaks were then identified as either fire or non-fire events based on a Gaussian mixture model (99th percentile threshold).

For each of the three lakes, we used linear interpolation of the charcoal accumulation rate ($\text{mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) to reconstruct annual biomass burned (BB) at each lake with the R paleofire package (version 1.2.4) (Blarquez et al., 2014). Biomass burned was rescaled using the min-max method to allow for between-lake comparisons (Power et al., 2008). The regional biomass burned (RegBB), combining the three lakes, was calculated and its confidence interval (95%) was obtained using bootstrap resampling (Ali et al., 2012).

The fire return interval (hereafter FRI), corresponding to the time between two consecutive fire events, was also computed and LOWESS smoothing was applied to the data to reconstruct long-term trends at local (individual site) and regional spatial scales (composite of the three sites). Confidence intervals (95%) were calculated for each lake's FRI values and for the regional values using bootstrap resampling.

Around the studied lakes, fires from the last 30 years were all prescribed burns, as natural fires have been suppressed. To identify a surface fire signal (to be compared with signals reconstructed during the rest of the Holocene), we used the maximum charcoal accumulation rate in the topmost 10 centimetres of the surface cores, thought to correspond to the last ca. 50 years of sediment accumulation based on ^{210}Pb dating from previous studies conducted in Quebec's northern temperate forest: one within LMNP (Bérubé Tellier et al., 2016) and two 200–450 km to the west (Paillard et al., 2023 ; Paquette & Gajewski, 2013).

Pollen analysis

To reconstruct vegetation dynamics in LMNP, we used raw data from a previous analysis of the pollen grains retrieved from a 425-cm long sediment core collected from lake à Sam in 1975 (Pierre J. H. Richard, unpublished data; annexe D). Pollen grains had been counted at depth intervals ranging from 5 to 15 cm, for a total of 53 samples, with a minimum of 500 grains counted per sample, and differentiating pollen grains from red pine and jack pine (Pierre J. H. Richard, unpublished data). Using these raw data, we transformed pollen counts into percentages, and we calculated the pollen influx (PI) using the following formula (Hicks & Hyvärinen, 1999):

$$(1) \text{ PI} = \text{SR} \cdot \text{PC}$$

where SR is the sedimentation rate ($\text{cm} \cdot \text{yr}^{-1}$) deduced from the age-depth model, and PC is the pollen concentration ($\text{grains} \cdot \text{cm}^{-3}$) (Jørgensen, 1967).

We produced pollen diagrams with the R package rioja v1-0-6 (annexe D). Pollen zones were determined using cluster analysis (constrained incremental sum-of-squares method; CONISS) applied to the relative pollen abundance of *Pinus* spp. using the Bray-Curtis index for the calculation of the distance matrix.

Because the climate of the study area has fluctuated during the Holocene, including periods when it was cooler than it is presently, we calculated a temperate/boreal species ratio (based on pollen percentages), to verify if LMNP was temperate or boreal at any given time. To do so, we used the two main boreal tree taxa as the numerator (*Pinus banksiana* and *Picea mariana*) and four characteristic temperate taxa as the denominator (*Acer saccharum*, *Pinus strobus*, *Pinus resinosa*, and *Tsuga canadensis*). As the pollen grains from *Betula papyrifera* Marsh. (boreal) and *Betula alleghaniensis* (temperate) are difficult to distinguish, they were not used in the calculation of the ratio.

1.3 Results

1.3.1 Age-depth models

The sampled cores were all composed of gyttja with clay underneath. The gyttja-clay transition occurred at lake Pool between 403 and 411 cm, at lake Couronne between 429 and 438 cm, and at lake à Sam between 237 and 241 cm. The age-depth models were based on eight radiocarbon dates for lake Pool and lake Couronne, and five radiocarbon dates for lake à Sam (Table S2). The oldest ages of sediments found at each study site were 9,642 cal. yr BP at lake Pool, 10,041 cal. yr BP at lake Couronne, and 13,158 cal. yr BP at lake à Sam (Figure 6). The sedimentation rate was relatively constant for the three lakes during the Holocene.

1.3.2 Determination of the surface fire signal

To detect the CHAR signal left by prescribed burns, we considered the uppermost 10 cm of sediments from the cores sampled with the Kajak-Brinkhurst corer. Only lakes Pool and Couronne contained charcoal particles in the top 10 cm of sediments, because they had prescribed burns nearby (<300 m), whereas lake à Sam was 2 km from the nearest prescribed burn. The CHAR values were low ($<0.1 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) throughout the uppermost 10 cm at lake Pool, and 7.5 cm at lake Couronne (Figure 7). CHAR values from 8 cm and below at lake Couronne were much higher (reaching $>0.3 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ at 8.5 cm depth) and clearly represented crown fires having occurred before the fire suppression policy was introduced in the 1970s. The maximum CHAR value of the uppermost 7.5 cm (both lakes considered) was $0.058 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ and was thus selected as the surface fire signal.

1.3.3 Biomass burned during the Holocene

Biomass burned estimated from the charcoal accumulation rate can be divided into three periods at lake Pool. Charcoal accumulation rates were highest in the early Holocene with a maximum value of $1.4 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$, intermediate and variable during the HTM, and lowest during the Neoglacial with values below $0.1 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ (Figure 8a). A total of 57 fire events were identified over the Holocene, 39 of which displayed CHAR values below the threshold differentiating surface fires from crown fires ($0.058 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$), mostly during the Neoglacial.

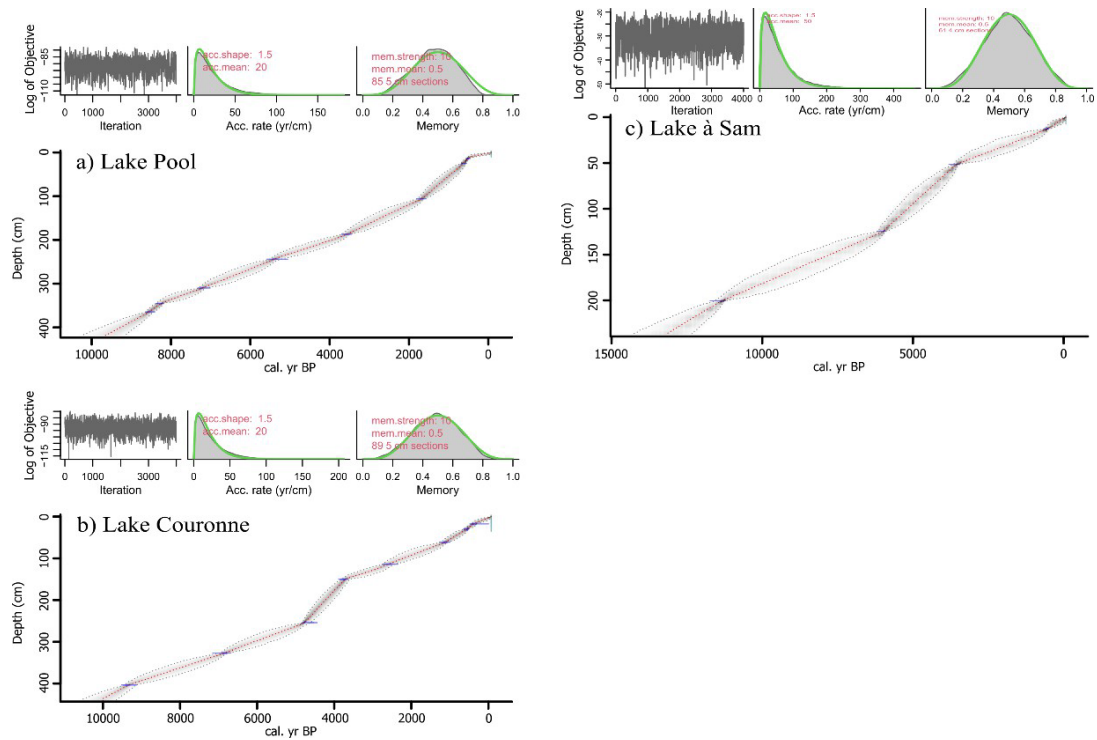


Figure 6
Age-depth models for a) Lake Pool, b) Lake Couronne, and c) Lake à Sam,
obtained from rbacon v.3.2.0 using the ^{14}C dates listed in Table S2

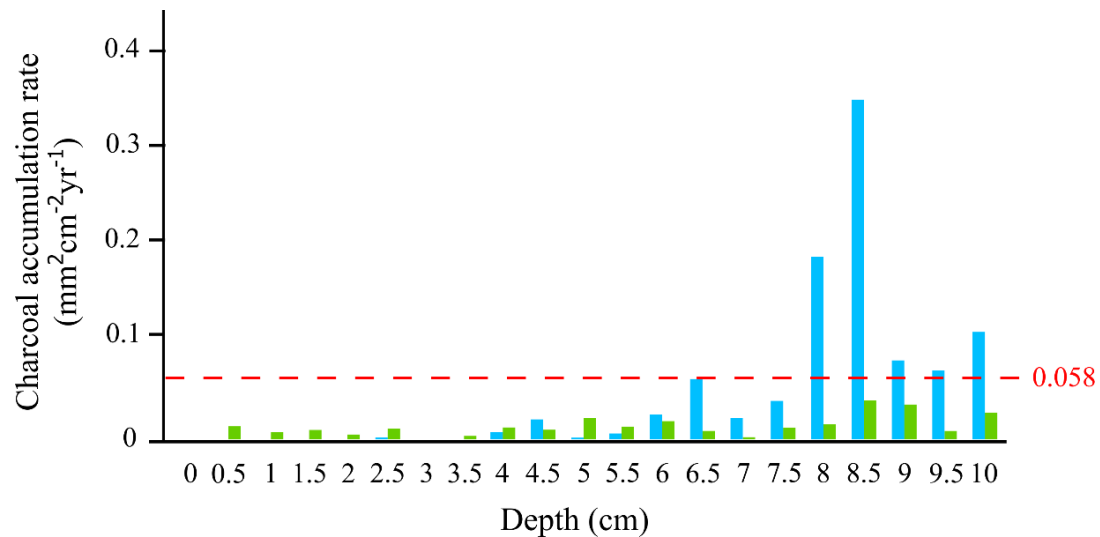


Figure 7

Charcoal accumulation rates recorded in the uppermost 10 cm of sediments from lake Pool (green) and lake Couronne (blue; lake à Sam did not have charcoal within the top 10 cm). The horizontal dashed line corresponds to the surface fire signal, i.e., the maximum charcoal accumulation rate ($0.058 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) of the period when only surface fires (prescribed burns) occurred in the study area. Only the uppermost 7.5 cm were considered to identify the threshold, as from 8 cm and below, very high charcoal concentrations at lake Couronne are clearly indicative of crown fires having occurred before the fire suppression policy was introduced in the 1970s

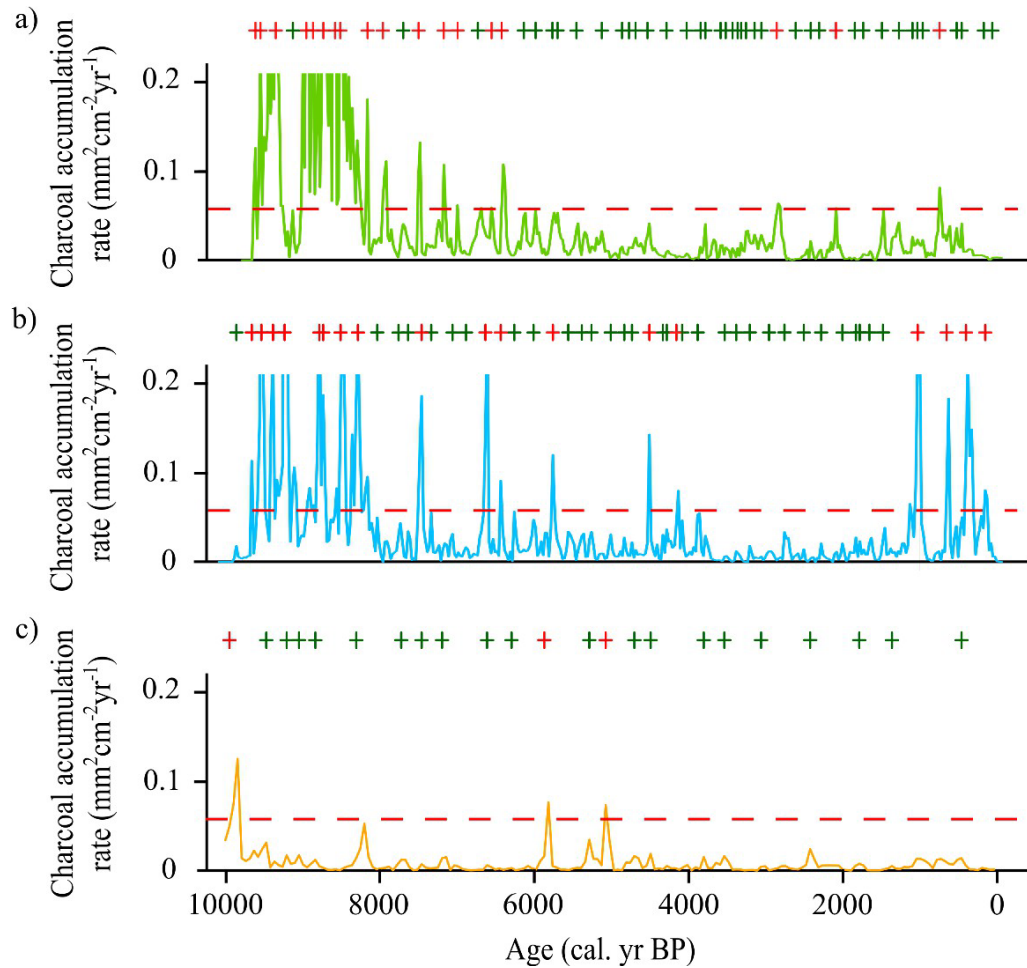


Figure 8

Holocene biomass burned based on charcoal accumulation rates at a) lake Pool, b) lake Couronne and c) lake à Sam. The horizontal red dashed line corresponds to the threshold value ($0.058 \text{ mm}^2\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) differentiating surface from crown fires. The red crosses represent high-severity crown fires, and the green crosses represent low-severity surface fires

Biomass burned at lake Couronne was highest during the early Holocene with charcoal accumulation rates reaching up to $0.9 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ (Figure 8b). During the HTM, charcoal accumulation rates were intermediate and variable. The lowest accumulation rates were recorded during the early Neoglacial, below $0.05 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$. Then, biomass burned increased during the last 1,000 cal. yr BP, reaching $0.3 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$. A total of 49 fire events were identified over the Holocene, 31 of which displayed CHAR values below the threshold, mostly during the Neoglacial.

At lake à Sam, biomass burned was lower than at the other two sites, almost always below $0.05 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ (Figure 8c). Three periods had markedly higher CHAR values: around 9,800 cal. yr BP, around 8,200 cal. yr BP, and between 5,900 and 5,000 cal. yr BP. A total of 23 fires were identified, 20 of which displayed CHAR values below the threshold, distributed throughout the Holocene.

1.3.4 Fire return interval

At the regional scale, the mean FRI (FRI_m) during the Holocene was 229 years, with lower values in the early Holocene and early Neoglacial periods, although the confidence intervals overlap (Figure 9). The three studied lakes followed similar trends, although FRI values for Lake à Sam were about twice higher than at the other two lakes. FRI values were lower during the early Holocene (mostly below the long-term mean between 10,000 and 8,500 cal. yr BP), higher during the HTM (mostly above the long-term mean between 8,500 and 4,000 cal. yr BP at lake Pool and between 8,500 and 5,000 cal. yr BP at lake Couronne), then decreasing in the early Neoglacial (around or below the long-term mean up to about 1,000 cal. yr BP), and finally increasing again in the most recent millennium (above the long-term mean).

1.3.5 Pine dynamics during the Holocene

Three pine pollen zones (PPZ) were reconstructed based on the CONISS analysis (Figure 10). The first zone (PPZ1: 9,600-8,400 cal. yr BP) was characterized by a high proportion (30%) of boreal taxa, notably jack pine (annexe D). The relative abundance of white pine started to increase at the end of PPZ1, from 5% to 20%. Red pine was also present but at low relative abundance (<2%).

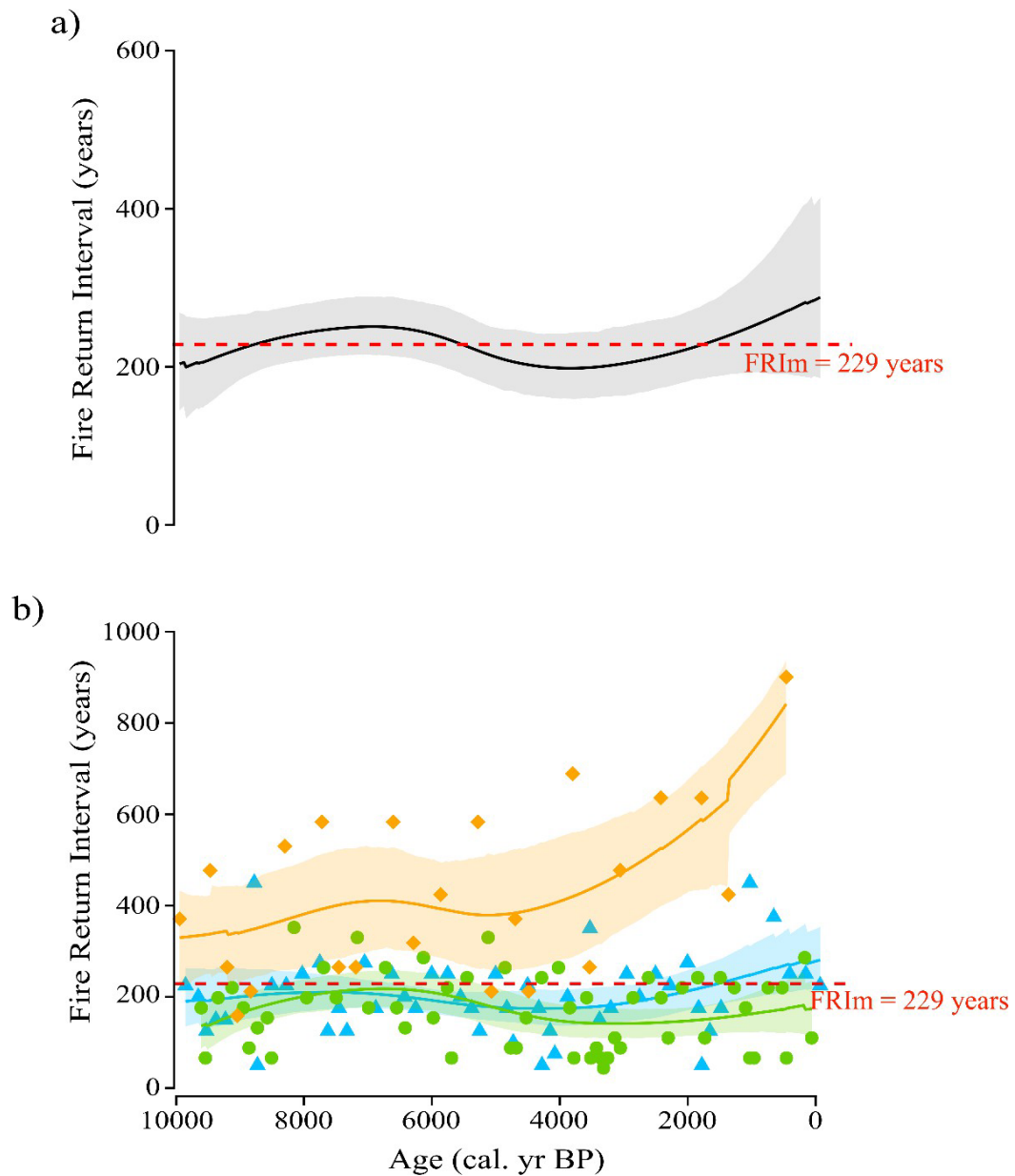


Figure 9
Holocene variations of the fire return interval (FRI) at the regional scale (a) and at lakes Pool (green), Couronne (blue) and à Sam (orange; b). The shaded area represents the 95% confidence intervals. The horizontal red dashed line represents the average regional FRI for the Holocene

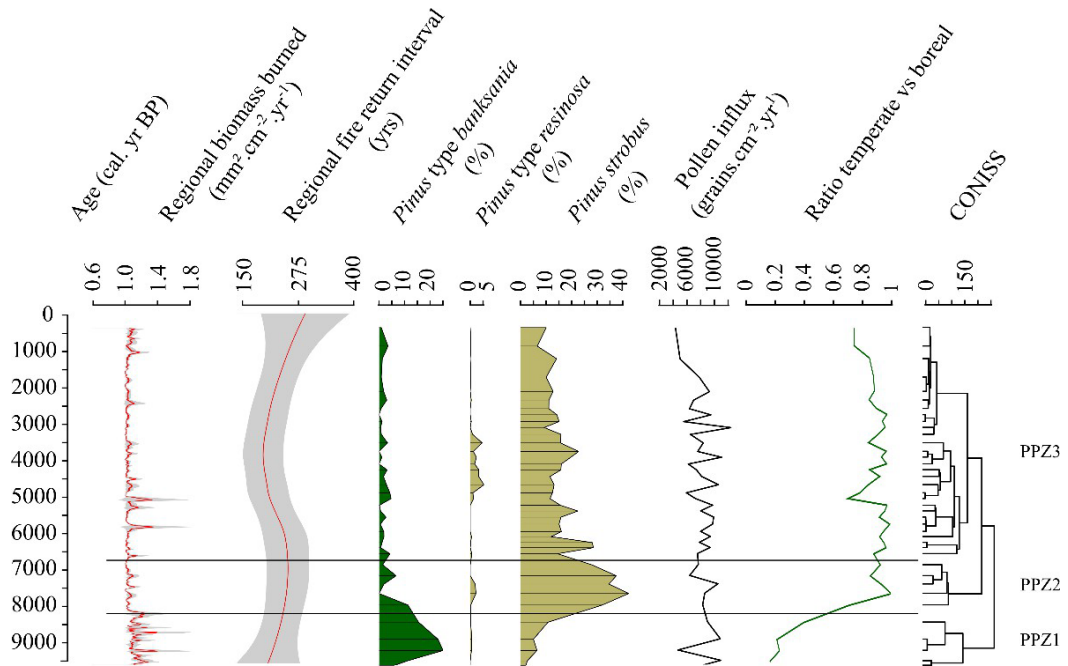


Figure 10

Regional biomass burned ($\text{mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) and regional fire return interval (years) from 9,600 cal. yr BP to the present, plotted alongside the abundance (percentage) of pollen grains of *Pinus banksiana*, *Pinus resinosa*, and *Pinus strobus*. Total pollen influx is also shown ($\text{grains} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$), as well as the ratio of key temperate to boreal taxa. Three pine pollen zones (PPZ) were identified from the CONISS analysis

The second zone (PPZ2; 8,400-6,700 cal. yr BP) was dominated by white pine, which reached almost 40%, while jack pine and red pine were lower (respectively 10% and 4%). During this period, the abundance of boreal taxa decreased markedly.

In the third zone (PPZ3; 6,700-0 cal. yr BP), the relative abundance of white pine decreased by half, but it remained more abundant than the other two pine taxa. Red pine's relative abundance peaked between 5,000 and 4,000 cal. yr BP, reaching 5%.

1.4 Discussion

1.4.1 Fire regimes and pine dynamics

The early Holocene (PPZ1: 10,000-8,400 cal. yr BP) in LMNP was characterized by the dominance of jack pine, under a regime of frequent (low FRI values), likely high-severity fires (high biomass burning). Because charcoal accumulation rates are positively correlated with fire severity (Hennebelle et al., 2020) the fact that the early Holocene recorded the highest CHAR values of the Holocene at lakes Pool and Couronne is a clear indication that crown fires dominated. Moreover, jack pine is a shade-intolerant species whose regeneration depends on high-severity crown fires to open its serotinous cones (Asselin et al., 2003; Smirnova et al., 2008). As we hypothesized, the early-Holocene fire regime, dominated by crown fires with few surface fires, was not favourable to white pine and red pine.

Then, during the HTM (PPZ2 and beginning of PPZ3: 8,400-4,500 cal. yr BP), dominance switched from jack pine to white pine, with red pine also present although probably at lower abundance. At that time, regional biomass burning was lower and FRI values were higher than during the early Holocene, and both components of the fire regime showed great variability. The fire regime was a mix of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires. Some of the surface fires were likely ignited by Indigenous people who used prescribed burns to increase berry production (e.g., *Vaccinium* spp.), create habitats for wildlife species (e.g., *Alces americanus* Clinton, *Lepus americanus* Erxleben), and to reduce the risk of crown fires (Christianson et al., 2022). As we hypothesized, the mixed fire regime was well suited to the development and persistence of white pine and red pine (M. Brown, 2009;

Engstrom & Mann, 1991; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021). It is during the warmer HTM that the temperate species gradually colonized the study area, with fire-adapted species coming first (e.g., *Pinus strobus*, *Pinus resinosa*, *Quercus* spp.) followed by other typical temperate species (e.g., *Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehr., *Betula alleghaniensis* Britt., *Tsuga canadensis* [L.] Carr.).

The onset of the cool Neoglacial period around 4,500 cal. yr BP coincided with a decrease in the abundance of white pine and red pine in LMNP, as elsewhere in Quebec (Larochelle et al., 2018 ; Richard, 1993), although they remained more abundant than during the early Holocene. The fire regime was characterized by the lowest values of biomass burning and by low FRI values, likely because of the increased presence of deciduous hardwood taxa not prone to burning (e.g., *Acer*, *Fagus*, *Betula*). Most of the fire events corresponding to the surface fire signal occurred during the Neoglacial. Again, this finding corroborates our hypothesis that a fire regime with only surface fires would not be favourable to white pine and red pine. The species decreased in abundance, but remained present, because surface fires created favourable seedbeds for some stands to regenerate, but lack of crown fires prevented new sites from being colonized (Engelmark et al., 2000; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021).

Over the last 1000 years, biomass burning and FRI increased again, maybe in response to warmer and drier conditions during the Medieval Warm Period (Paquette & Gajewski, 2013) and recent climate warming. The alternance of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires resumed. It is during that time that the white pine and red pine forests logged by the first European settlers in the 19th century were established (Brisson & Bouchard, 2003; Clifford & Castonguay, 2022). Then, because of overexploitation and active fire suppression during the last few decades, white pine and red pine declined in most temperate Quebec (Danneymolle et al., 2016; Uprety et al., 2014; Weyenberg et al., 2004), including the LMNP, where the regime of only surface fires (prescribed burns) allows maintaining some pine populations, but not to create new ones.

While our vegetation reconstruction relied on a single site, it is well known that the pollen rain at a lake has both a local and a regional component (Davis, 2000). The general trends we observed in the abundance of the three pine species (jack, white, red) and other tree species correspond with the Holocene vegetation history of Quebec's northern temperate forests (Richard et al., 2025).

The fire history at lake à Sam differs from those at lakes Pool and Couronne in that it was largely dominated by low-severity surface fires, with only three crown fire events recorded in the early Holocene (1) and during the HTM (2). This could be due to local site conditions (e.g., topography, comparatively smaller watershed). Nevertheless, the general trends observed in terms of biomass burning and FRI were consistent with those at the other sites.

1.4.2 Detection of surface fires in lake sediments: insight and limitations

The unique setting of LMNP, with only surface fires (prescribed burns) having occurred over the last 30 years, allowed us to identify a charcoal accumulation rate threshold below which fires could reasonably be considered as surface fires. This threshold ($0.058 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) is likely perfectible and more studies should be conducted to refine it and to determine if it is region-specific or if it applies more broadly. For example, traps could be installed at lake surface or on the ground nearby to collect charcoal during wildfires and prescribed burns (e.g., Hennebelle et al., 2020; Lynch et al., 2004; Oris et al., 2014). In addition, more precise chronological markers (e.g., ^{137}Cs and ^{210}Pb) could be used to more accurately date the surface sediments. Nevertheless, the threshold seems acceptable as, by way of comparison, in coniferous boreal forests mainly affected by high-severity crown fires, CHAR values are well above $0.1 \text{ mm}^2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ (e.g., Ali et al., 2008; 2009). Hence, the odds of wrongfully identifying a crown fire as a surface fire (and vice versa) are very low.

1.5 Conclusion

We introduced a charcoal accumulation rate threshold to differentiate surface fires from crown fires in lake sediment-based fire history reconstructions in temperate forest ecosystems. The Holocene fire and vegetation histories we reconstructed for three sites in La Mauricie National Park (Quebec, Canada) suggest, in line with our hypothesis, that white pine and red pine are most favoured by a mixed regime of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires, and that regimes of only surface fires or only crown fires are respectively less conducive to the establishment and persistence of white pine and red pine. The regime of only surface fires in place at LMNP since 1991 differs from the mixed regime of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires which could be considered “ideal” for white pine and red pine establishment and persistence. Prescribed burns should be severe enough to expose the mineral soil and favour pine regeneration (Gagnon, 2024). Moreover, instead of systematically suppressing natural crown fires, they should be allowed to burn while increasing preparedness to protect infrastructures and reduce their vulnerability (Tymstra et al., 2020).

1.6 Acknowledgements

We would like to thank Kim Charron-Charbonneau and Mathieu St-Laurent-Addison for providing us with the archives concerning the fires in La Mauricie National Park. We are grateful to Marc-André Lamothe (LMNP), Raynald Julien (UQAT), David Gervais (Canadian Forest Service—CFS) and Mathieu Gauvin (CFS) for their help during fieldwork. Thanks also to Professor Pierre J.H. Richard for providing the detailed pollen diagram of lake à Sam and for his comments on an earlier version of the manuscript.

1.7 Declaration of conflicting interest

The author(s) declared no potential conflicts of interest with respect to the research, authorship, and/or publication of this article.

1.8 Author contribution(s):

Marion Blache: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Visualization, Writing – original draft. Adam Ali: Conceptualization, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Project administration, Supervision, Writing – review & editing. Dorian Gaboriau: Conceptualization, Formal analysis, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Supervision, Writing – review & editing. Sébastien Joannin: Conceptualization, Investigation, Methodology, Supervision, Writing—review & editing. Mathis Jean-Sepet: Investigation, Writing—review & editing. Martin Girardin: Conceptualization, Investigation, Writing—review & editing. Yves Bergeron : Conceptualization, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Project administration, Supervision, Writing – review & editing. Hugo Asselin: Conceptualization, Investigation, Methodology, Supervision, Writing—original draft.

1.9 Funding statement

This project received financial support from La Mauricie National Park and an Alliance grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC; grant # ALLRP 572,229 - 22). This article is a contribution of the Cold Forests International Research Network, funded by the Fonds de recherche du Québec—Nature et technologie (FRQNT) and the Centre national de la recherche scientifique (CNRS).

1.10 Ethical approval and informed consent statements

This article does not contain any studies with human or animal participants. There are no human participants in this article and informed consent is not required.

2. CLIMATE AND FIRE REGIMES AS COMPLEMENTARY DRIVERS OF EASTERN WHITE PINE (*PINUS STROBUS* L.) ABUNDANCE DURING THE HOLOCENE IN SOUTHERN QUEBEC

Marion Blache ^{1,2*}, Dorian M. Gaboriau², Sébastien Joannin¹, Thomas Suranyi ^{3,4}, Laurent Millet³, Augustin Feussom Tcheumeleu³, Martin P. Girardin⁵, Adam A. Ali¹, Yves Bergeron ^{2,6}, Hugo Asselin⁷

¹ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France

²Institut de recherche sur les forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

³Département de Géographie, Université de Montréal, Campus MIL, 1375 Avenue Thérèse Lavoie-Roux, Montréal, Québec, H2V 0B3, Canada

⁴Laboratoire Chrono-environnement, UMR 6249, CNRS, Université Franche-Comté, 16 route de Gray, 25030, Besançon cedex, France

⁵Laurentian Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, Québec City, QC, Canada

⁶Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, case postale 8888 succursale centre-ville, Montréal, QC, H3C 3P8, Canada

⁷École d'études autochtones, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

* Corresponding author: marion.blache@uqat.ca

Article en préparation en vue d'une soumission à *Journal of Quaternary Science*,
2026

Résumé

Les feux de forêt jouent un rôle clé dans l'écologie du pin blanc. Les feux de cime de grande sévérité créent des ouvertures que le pin blanc peut coloniser, tandis que les feux de surface de faible sévérité facilitent sa persistance à long terme en exposant des lits de germination appropriés et en réduisant la compétition. De plus, le pin blanc est une espèce tempérée qui a besoin de températures estivales moyennes supérieures à 16 °C. L'objectif de cette étude était de clarifier les rôles respectifs du feu et du climat dans la répartition et l'abondance du pin blanc au cours de l'Holocène dans la partie nord de l'aire de répartition continue de l'espèce. Des sédiments lacustres ont été prélevés dans deux parcs nationaux du sud du Québec (Canada) afin d'étudier les assemblages de chironomes, les particules de charbon de bois et les assemblages polliniques comme indicateurs respectifs de la température, du feu et de la végétation. Au cours de l'Holocène, l'abondance du pin blanc a augmenté de manière linéaire avec la température moyenne de l'air en été. La température est le principal facteur déterminant la présence du pin blanc dans la forêt tempérée nordique, mais l'abondance du pin blanc est déterminée par les paramètres du régime de feux. Des relations linéaires négatives et quadratiques décroissantes ont été testées entre le pourcentage de pollen de pin blanc et la biomasse brûlée, la fréquence des incendies et la taille/gravité des incendies. L'avenir du pin blanc est incertain, car les températures élevées et les feux sévères qui s'annoncent n'ont pas d'équivalent dans l'Holocène.

Mots-clés : *Pinus strobus* L.; régime des incendies; température estivale; chironomides; charbon.

Keywords: *Pinus strobus* L.; fire regime; summer temperature; chironomid; charcoal.

Abstract

Forest fires play a key role in the ecology of the eastern white pine. High-severity crown fires create openings that white pine can colonize, and low-severity surface fires facilitate long-term persistence by exposing suitable seedbeds and reducing competition. Furthermore, white pine is a temperate species that needs mean summer temperatures above 16° C. The objective of this study was to clarify the respective roles of fire and climate in white pine distribution and abundance during the Holocene in the northern part of the species' range. Lake sediments were sampled in two national parks in southern Quebec (Canada) to study chironomid assemblages, charcoal particles, and pollen assemblages as proxies of temperature, fire, and vegetation, respectively. Over the Holocene, the abundance of white pine increased linearly with mean summer air temperature. Temperature is thus the primary driver of white pine presence in northern temperate forests, but white pine abundance is driven by fire regime parameters. Negative linear and quadratic relationships were tested between white pine pollen percentage and biomass burned, fire frequency and fire size/severity. The future of white pine is uncertain as the upcoming high temperature – high fire activity conditions have no analog in the Holocene.

Keywords: *Pinus strobus* L.; fire regime; summer temperature; chironomid; charcoal.

2.1 Introduction

Eastern white pine (*Pinus strobus* L.) is a temperate tree species with significant ecological, economic, and cultural importance in the northeastern United States and southeastern Canada (Berkes & Davidson-Hunt, 2006; Steen-Adams et al., 2007; Upreti et al., 2013; Wendel & Smith, 1990). By the end of the 1800s and early 1900s, intensive logging focusing on large and merchantable trees had considerably reduced the abundance of white pine across the landscape (Steen-Adams et al., 2007; Wendel & Smith, 1990). Additionally, fire suppression policies dating back to the 1920's and 1930's, and climate change have considerably reduced the occurrence of surface fires, thus limiting seedbed availability (Carleton et al., 1996; Robles et al., 2024; Weyenberg et al., 2004). Insects and diseases, such as the white pine weevil (*Pissodes strobi* Peck) and white pine blister rust (*Cronartium ribicola* J.C. Fisch.) also affected the abundance of white pine (Latremouille et al., 2008), although to a lesser extent at the species' northern distribution limit (Upreti et al., 2014).

Forest fires play a key role in white pine ecology. Stand-replacing crown fires create openings that can be colonized by white pine if seed-bearing trees are nearby (Engelmark et al., 2000; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021) whereas surface fires clean the understory vegetation, hence exposing mineral soil seedbeds and reducing competition from herbs and shrubs (M. Brown, 2009; Weyenberg et al., 2004). A mixed regime of crown and surface fires thus creates ideal conditions for white pine establishment and persistence (Bergeron & Gagnon, 1987; Blache et al., 2025; M. Brown, 2009; Engstrom & Mann, 1991; Marschall et al., 2022; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021; Weyenberg et al., 2004).

Climate conditions also determine the spatial distribution of white pine, which generally coincides with mean July temperatures between 18 °C and 23 °C (Wendel & Smith, 1990). The species thrives in a wide range of precipitation conditions, from 510 mm annually in northern Minnesota to 2030 mm in northwestern Georgia (Wendel & Smith, 1990).

Palaeoecological studies have shown that white pine was more abundant and that its range extended further north than today during the Holocene Thermal Maximum (HTM) period, from ca. 8,000 to 4,000 cal a BP (calibrated years before present), characterized by a warm and dry climate (Bennett, 1987; Blarquez et al., 2015 ; Genries et al., 2012; Larochelle et al., 2018 ; Paillard et al., 2023 ; Terasmae & Anderson, 1970), and by a mixed regime of crown and surface fires in northern temperate forests (Blache et al., 2025). Then, the cool and humid Neoglacial period (from 4,500 cal a BP onward), a period characterized by a predominance of surface fires (Blache et al., 2025), white pine abundance declined and its distribution shifted southward (Larochelle et al., 2018 ; Liu, 1990; Richard, 1993).

While previous studies have highlighted the roles of fire and climate on the distribution and abundance of white pine at the multimillennial scale, so far none has distinguished both factors' roles. Is a shift in one factor enough to affect white pine abundance and distribution? If both factors are needed, which one takes precedence: climate or fire? The objective of this study was to clarify how climate conditions and fire regimes influenced white pine abundance during the Holocene in the northern part of the species' current range. Lake sediment cores were sampled in two national parks in southern Quebec (Canada) to study chironomid assemblages as a proxy of temperature, charcoal particles as a proxy of fire, and pollen assemblages as a proxy of vegetation.

2.2 *Material and methods*

2.2.1 Study area and local vegetation

La Mauricie National Park (LMNP; a federal park) and Opémican National Park (ONP; a provincial park) were established in 1977 and 2018, respectively, within the northern temperate forest, more precisely in the sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) – yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.) bioclimatic domain (Figure 11a; Saucier et al., 1998). Both parks have a similar tree species composition characterized by a mixture of deciduous and coniferous species (Grondin et al., 2007).

Common coniferous species are white pine, red pine (*Pinus resinosa* Ait.), jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.), eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), and eastern hemlock (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.). Deciduous species are maples (*Acer* spp.), birches (*Betula* spp.), and aspens (*Populus* spp.) (N. Marchand & Fillion, 2014; Robles et al., 2025).

In LMNP, the mean annual temperature from 1991 to 2020 was between 3.3 °C and 5.1 °C (data from the La Tuque station ~70 km to the north and Fortierville station ~80 km to the southeast). Total annual precipitation for the same period was between 935.3 mm and 1138.0 mm, with approximately 22% falling as snow (Environment Canada, 2024). In ONP, from 1981 to 2010 (most recent data available), the mean annual temperature was between 3.1 °C and 4.2 °C (data from the Ville-Marie station ~60 km to the north and North Bay station ~70 km to the southwest). Total annual precipitation was between 836.5 mm 1044.6 mm, with approximately 25% falling as snow (Gouvernement du Canada, 2025b).

2.2.2 Sampling design

Sediment cores were collected from two lakes (Pool and Couronne) in LMNP in March 2022 (Figure 11b; Table 2), and two lakes (Gauvin and Dubout) in ONP in March 2023 (Figure 11c; Table 2). The four study lakes were selected based on their small size (≤ 20 ha), relatively flat watersheds, presence of white pine stands within their watershed, and absence of inlets or outlets to ensure constant sediment accumulation. Sediment coring was carried out in the deepest part of each lake. The water-sediment interface was collected with a Kajak-Brinkhurst gravity corer (Glew, 1991) and subsampled in the field into contiguous 0.5-cm thick slices stored in plastic bags. Deeper and more compact sediments were sampled using a 5-cm diameter Livingstone corer and extracted in 1-m cores (Deevey, 1965). Plastic film and aluminium foil were used to wrap the cores which were transported in hemicylindrical PVC tubes. The cores were then cut into contiguous 1-cm-thick slices in the laboratory.

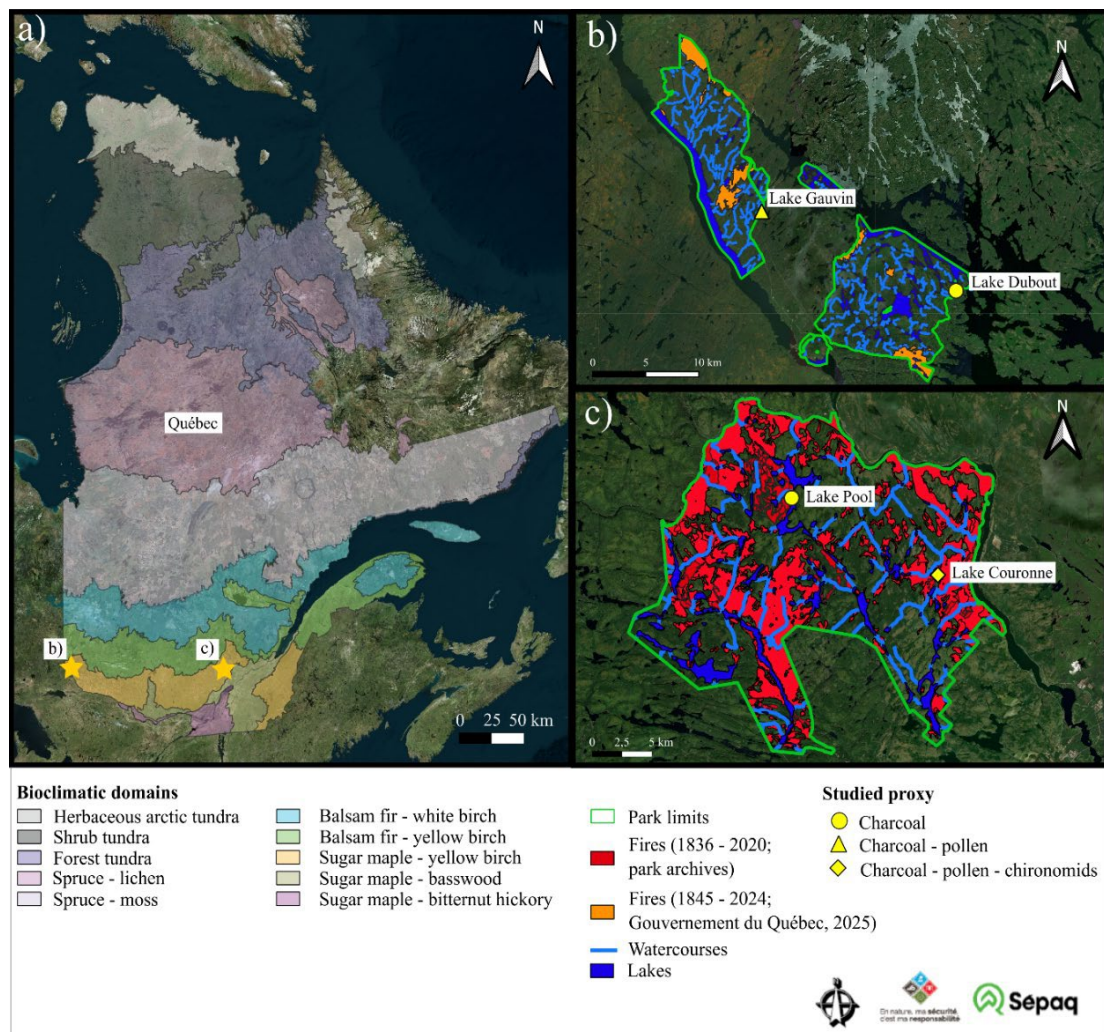


Figure 11

a) Locations of the Opémican National Park (ONP) and La Mauricie National Park (LMNP) within the sugar maple – yellow birch bioclimatic domain in Quebec (Source: Ministère des Forêts, de la Faune et des Parc, 2021). b) Location of the two lakes sampled within ONP. c) Location of the two lakes sampled within LMNP. The fire data for La Mauricie National Park comes from personal communications with La Mauricie National Park and from Canadian Forest Service (2021) The fire data for Opémican National Park comes from Ministère de l'Énergie et des Ressources naturelles (2018) and from Canadian Forest Service (2021)

Tableau 2
Characteristics of the study lakes and sediment records

	La Mauricie National Park		Opémican National Park	
	Lake Couronne	Lake Pool	Lake Dubout	Lake Gauvin
Characteristics				
Latitude (N)	46°46 '31.7 "	46°50 '38.1 "	46°53 '26.7 "	46°57 '22.9 "
Longitude (W)	72°50 '03.2 "	72°59 '22.5 "	79°01 '11.4 "	79°15 '51.7 "
Surface area (ha)	3.86	3.30	15.92	2.41
Elevation (m a.s.l.)	239	288	285	280
Maximum water depth (m)	10.9	5	3.4	8.3
Date since the last fire (CNFD)	2015	2007	2018	2018
Sediment records				
Total length of sediment (cm)	450	420	826	571
Depth of the basal ¹⁴ C date (cm)	404.5	441	802	547
Sedimentation rate (cm a ⁻¹)	0.054	0.049	0.091	0.062
Clay-gyttja transition depth range (cm)	420–429	399–412	758–779	540–551
Oldest age (interpolated; cal a BP)	9,642	10,041	11,212	11,024

2.2.3 Radiocarbon dating and age-depth models

The lake sediments were dated based on ^{14}C accelerator mass spectrometry (annexe E). The radiocarbon dates were calibrated using the IntCal20 Northern Hemisphere calibration curve (Reimer et al., 2020), to obtain the corresponding calibrated years before present (cal a BP). A Bayesian age-depth model was built for each lake using the rbacon v.3.2.0 package in R v.4.4.2 (Blaauw & Christen, 2011).

2.2.4 Pollen analysis

A total of 66 sediment samples from lake Couronne (LMNP) and 57 from lake Gauvin (ONP) were extracted and analyzed for pollen (one sample per 8 cm and 10 cm on average, respectively). A 1 cm^3 subsample was taken from each sample, treated using a standard procedure (Faegri et al., 1989; Moore et al., 1991) with HCl, KOH, acetolysis, HF, and mounted on a slide with glycerol. On each slide, at least three horizontal lines (one in the center and two at the edges) were counted to limit bias due to pollen grain size migration (Gottardini et al., 2009). Pollen counts were carried out with a CLEMEX microscope at a magnification of x400. Photo atlases and a reference pollen collection (Forest Research Institute, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue) were used to identify pollen grains (McAndrews et al., 1973; Moore & Webb, 1978; Richard, 1970). At least 300 pollen grains were counted on each slide to obtain a statistically representative vegetation reconstruction (Chevalier et al., 2020; Djamali & Cilleros, 2020). Pollen counts are presented as relative abundance (%) excluding aquatic plants.

Pollen diagrams were plotted in R using the Rioja package v01.0-7 (Juggins, 2024) and show only taxa with relative abundance higher than 1%. Pollen assemblage zones were delimited with a Hellinger transformation of abundance data using constrained incremental sum of square (CONISS) clustering (Grimm, 1987) with a broken stick model to distinguish statistically different groups of contiguous samples (Bennett, 1996).

2.2.5 Charcoal quantification

Charcoal particles were extracted by chemical treatment applied to each sediment sample. A 1-cm³ subsample was taken at the center of each 1-cm slice to limit contamination (Mustaphi et al., 2015). The subsamples were deflocculated using a solution containing potassium hydroxide (KOH), bleach (NaClO), and sodium hexametaphosphate (NaPO₃)₆ to facilitate distinguishing charcoal fragments from other organic matter. The mixture was placed on a shaking table for 24 hours at 130 revolutions per minute (rpm) at ambient temperature (Braadbaart & Poole, 2008). The solution was filtered through a 160 µm sieve to retain charcoal particles from fires that occurred 0–10 km from the lakes (Oris et al., 2014). The surface area of charcoal particles was measured, and the number of particles was counted under a binocular microscope equipped with a mounted camera (AmScope, v.x.64), using an image analysis software (WinSeedle v. 2022).

2.2.6 Fire history reconstruction

The Holocene fire regimes from each lake were reconstructed by estimating biomass burned, fire frequency and fire size/severity over time. The charcoal accumulation rate (CHAR) was used to estimate biomass burned by decomposing CHAR into a high-frequency signal (CHAR_{peaks}) and a low-frequency signal (CHAR_{background}) using the CHARAnalysis open-source software (<https://sites.google.com/site/charanalysis/>; Higuera, 2009; annexe F and G). Peaks were then identified as either fire or non-fire events based on a Gaussian mixture model (99th percentile threshold).

A linear interpolation of the charcoal accumulation rate (mm² cm⁻² a⁻¹) was performed to reconstruct biomass burned (BB; Figures S3 and S4). Fire frequency (FF) was reconstructed from significant charcoal peaks in the CHAR series (Figures S3 and S4), using the R *paleofire* package (version 1.2.4) (Blarquez et al., 2014). To compare fire reconstructions between lakes, CHAR values were rescaled using min-max normalization, to which the value of 1 was added to facilitate their representation. Regional biomass burned (RegBB) and regional fire frequency (RegFF) were then calculated by combining fire reconstructions from ONP and LMNP, respectively. The fire return interval (i.e., the time between two consecutive fire events; FRI) was also

calculated using LOESS smoothing on the data to obtain long-term trends (annexe H and I). Confidence intervals (90%) for each fire parameter were obtained using bootstrap resampling (Ali et al., 2012).

To characterize changes in fire size and/or severity over the Holocene, the FSindex was calculated using the following formula: $FS = BB/FF$. The FSindex was obtained for each lake and a regional composite (RegFSindex) was also calculated for each study area (Ali et al., 2012, 2025).

2.2.7 Chironomid assemblages

Chironomid head capsules were extracted for identification from 1-cm³ subsamples taken every contiguous 2 cm from the lake Couronne (LMNP) sediment sequence. Samples were soaked overnight in a 10% KOH solution to deflocculate the organic matter. The samples were then rinsed and filtered through a 100 µm mesh sieve. Residues were observed with a binocular microscope at x10 magnification. Each chironomid head capsule was picked and mounted in the ventral side on a microscope slide with Aquatex® mounting medium. Observations were made under a microscope at x400 magnification to identify the chironomid morphotype with the help of identification guides (Brooks et al., 2007; Epler & Ekrem, 2013; Wiederholm, 1983). To provide an accurate representation of the chironomid assemblages, at least 50 head capsules were counted for each sample (Heiri & Lotter, 2010; Larocque, 2001).

Chironomid assemblages were represented using the Rioja package v01.0-7 (Juggins, 2024). Only taxa with percentages higher than 2% are displayed on the diagram (annexe J). Then a Hellinger transformation was applied to abundance data using constrained incremental sum of square (CONISS) clustering (Grimm, 1987) with a broken stick model to distinguish statistically different groups of contiguous samples (Bennett, 1996).

Summer air temperature was reconstructed using the fxTWAPLS method based on a training set composed of 148 chironomid taxa from 182 lakes located in eastern Canada and northeastern United States (Suranyi et al., 2025). Spline smoothing was

applied to the reconstructed temperature data, to obtain the summer temperature trend during the Holocene.

2.2.8 Statistical analyses

Linear and quadratic regressions were used to test for relations between white pine and temperature, and between white pine and fire regime parameters. Both linear and quadratic regressions were performed, as some variables were expected to first be positively correlated, and then negatively passed a certain threshold. For example, as white pine is associated to a mixed regime of surface and crown fires (Blache et al., 2025), too little or too much biomass burned (respectively associated with only surface or only crown fires) would not be favourable, yielding a downward quadratic relation (inverted U pattern). If the two models had a similar coefficient of determination, the linear regression was retained for parsimony. As the temporal resolutions of vegetation reconstructions, fires, and summer temperatures varied, the regressions were performed on the time period common to all reconstructions (9,600 cal a BP—present). The regressions were performed using the *stats* R package (R Core Team, 2013) and represented using the *ggplot 2* R package (Wickham, 2016).

2.3 Results

2.3.1 Age-depth models

All sediment cores were composed of gyttja, with a clay basal part. Age-depth models were based on 15 dates for lake Dubout and 13 dates for lake Gauvin (annexe E). Sediment accumulation at lakes Dubout and Gauvin began at 11,205 cal a BP and 11,024 cal a BP, respectively (Figure 12). The mean sedimentation rate was 0.091 cm a⁻¹ at lake Dubout and 0.062 cm a⁻¹ at lake Gauvin (Table 1).

For La Mauricie National Park, age-depth models were based on 8 dates for each lake (Pool and Couronne). Sediment accumulation at lakes Pool and Couronne began at 9,632 cal a BP and 9,989 cal a BP, respectively (Figure 12). The mean sedimentation rate was 0.049 cm a⁻¹ at lake Pool and 0.054 cm a⁻¹ at lake Couronne (Table 2).

2.3.2 Fire regimes

Regional biomass burned (RegBB)

Three distinct periods characterized regional biomass burned at LMNP (Figure 13a). During the early Holocene, before 8,200 cal a BP, charcoal accumulation (RegBB) was highest (mean = 1,074; max = 1.4). After 8,200 cal a BP, RegBB was lower and much less variable than during the early Holocene (mean = 1,011; max = 1.0754).

At ONP, higher charcoal accumulation rates were generally observed in comparison with LMNP. Before 8,200 cal a BP, RegBB values were high (mean = 1.09; max = 1.54; Figure 13b). After 8,200 and up to 3,000 cal a BP, RegBB was lower and less variable (mean = 1.07; max = 1.35). From 3,000 cal a BP to the present, RegBB increased, reaching values comparable to those observed before 8,200 cal a BP (mean = 1,093; max = 1.5), although the lowest RegBB of the Holocene was recorded between 2,000 cal a BP and 1,500 cal a BP.

Regional fire frequency (RegFF)

RegFF at LMNP was relatively constant with 1.30 fires per millennium⁻¹ from 9,600 cal a BP to 4,500 cal a BP, during the early to mid-Holocene (Figure 13a). RegFF increased between 4,500 cal a BP and 2,500 cal a BP (mean = 1.47 fires per millennium⁻¹), before decreasing for the rest of the study period (mean = 1.35 fires per millennium⁻¹), except for a short episode with higher values around 1,000 cal a BP (mean = 1.4 fires per millennium⁻¹).

At ONP, RegFF was relatively constant between 11,000 cal a BP and 6,000 cal a BP with 1.39 fires millennium⁻¹ (Figure 13b). RegFF increased markedly between 6,000 cal a BP and 3,000 cal a BP (mean = 1.68 fires per millennium⁻¹), before decreasing for the rest of the Holocene (mean = 1.43 fires per millennium⁻¹).

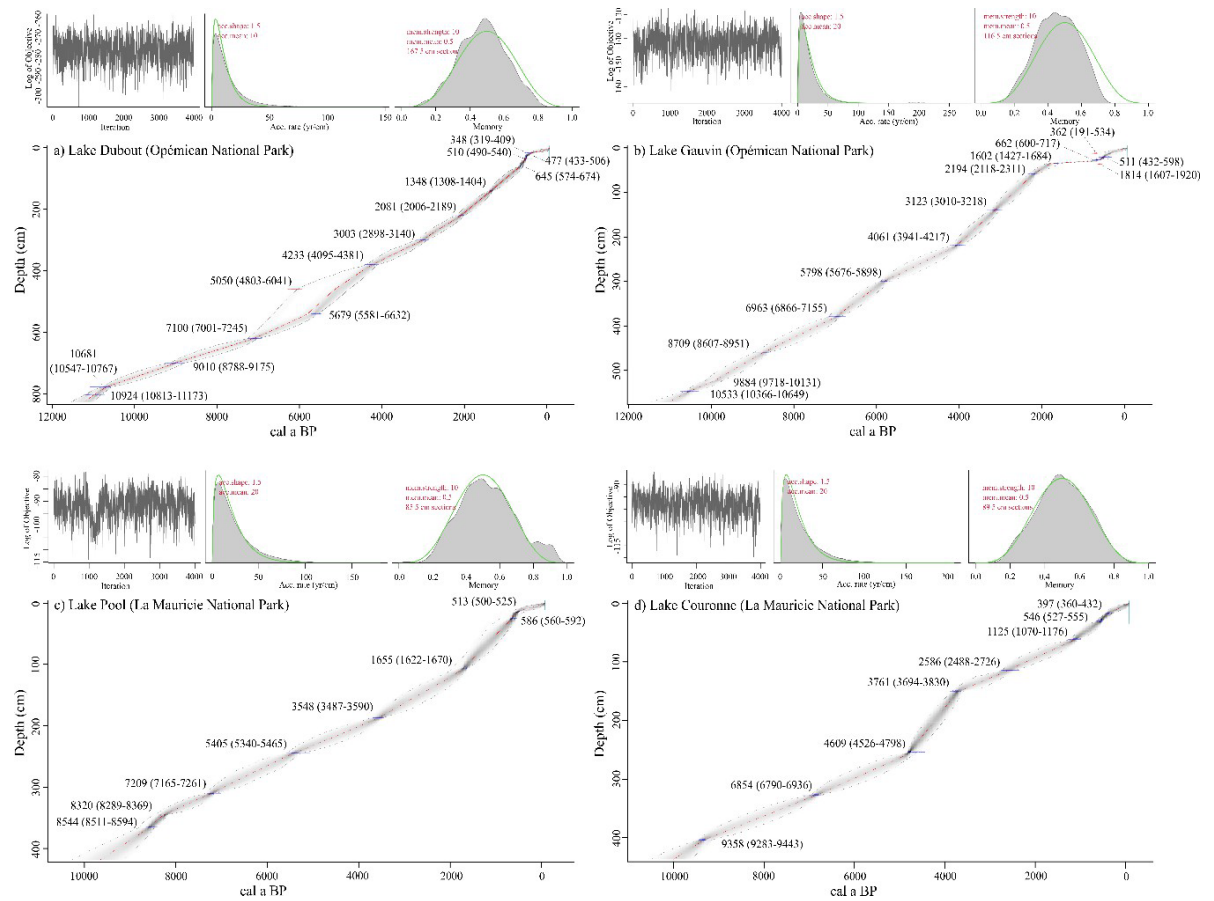


Figure 12
Age-depth models for Opémican National Park (Lakes Dubout and Gauvin) and La Mauricie National Park (Lakes Pool and Couronne) obtained using the ^{14}C dates listed in Table S1. The dates represented on these age-depth models correspond to calibrated dates

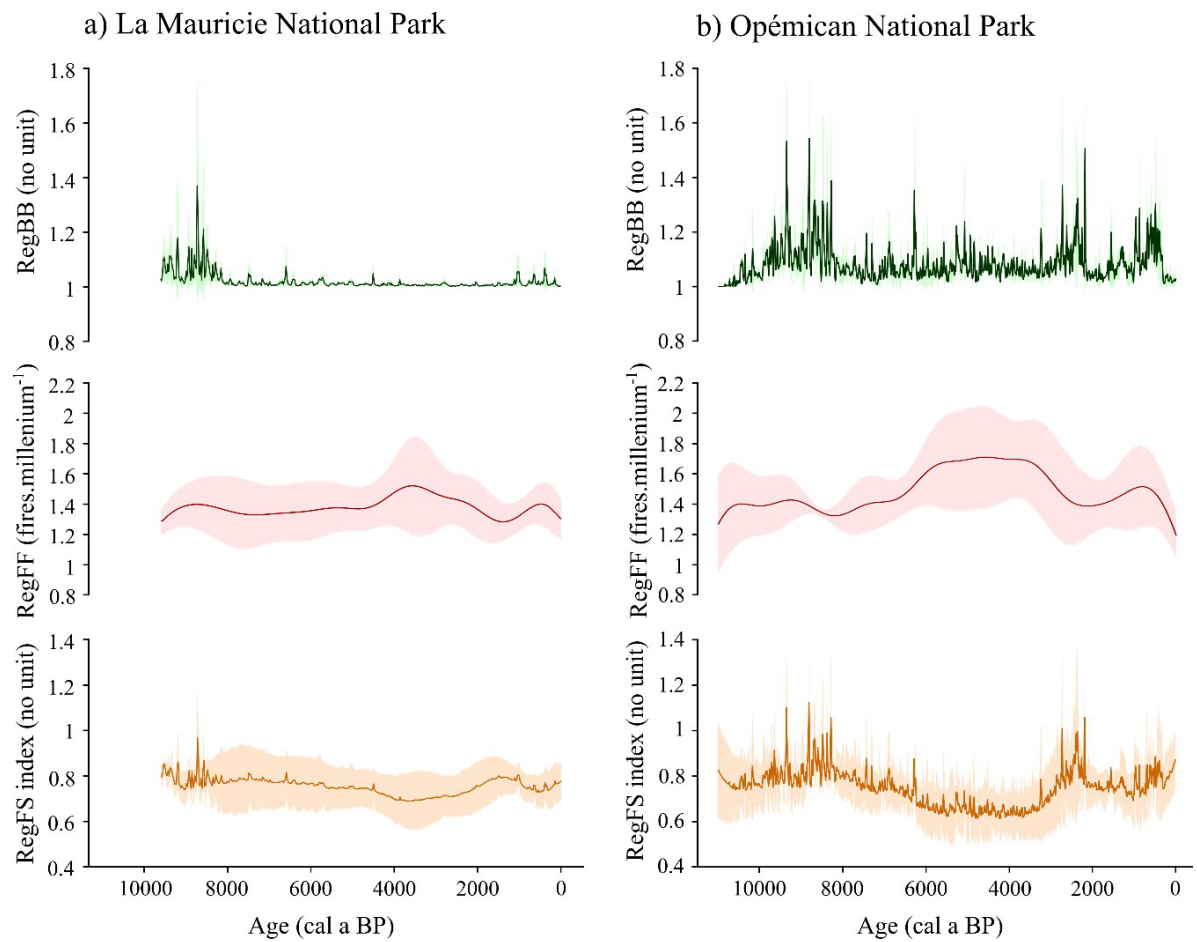


Figure 13

Regional fire regime in a) La Mauricie National Park and b) Opémican National Park: regional biomass burning (RegBB; green); regional fire frequency (RegFF; red); and fire size/severity index (RegFSindex; orange). The shaded area in each panel represents the 90% bootstrap confidence intervals

Regional fire size/severity index (RegFSindex)

The RegFSindex at LMNP was relatively constant during the Holocene (Figure 13c; mean = 0.75), except for two periods with lower values between 4,500 cal a BP and 2,500 cal a BP (mean = 0.70) and around 500 cal a BP (mean = 0.73).

At ONP, before 6,000 cal a BP, the RegFSindex was high (Figure 13c; mean = 0.78). It then decreased between 6,000 cal a BP and 3,000 cal a BP (mean = 0.65). After 3,000 cal a BP and until today, the RegFSindex increased again, reaching values comparable to those observed before 6,000 cal a BP (mean = 0.78).

2.3.3 Summer temperatures

The Holocene summer (June-July-August) air temperature reconstructed from the chironomid assemblages of lake Couronne (LMNP) can be divided into four periods (Figure 14). Before 9,000 cal a BP, summer air temperature was low (around 14–15 °C and the chironomid assemblages were dominated by deep arctic/temperate and boreal/temperate taxa (annexe J).

Between 9,000 cal a BP and 3,700 cal a BP, summer air temperature was higher (between 16° C and 18 °C) and this period was characterized by a rise in temperate chironomid species. From 3,700 cal a BP to 2,500 cal a BP, summer air temperature decreased to values between 15 °C and 16° C, before increasing again to values between 16° C and 18 °C for the rest of the study period. Throughout the Holocene, summer air temperatures have always been lower than the current value (between 17.5 °C and 18.5 °C) measured at meteorological stations.

2.3.4 Variation in eastern white pine over the Holocene

In the early Holocene, pollen assemblages at Lake Couronne (LMNP) were characterized by a tundra phase with abundant herbs and shrubs (Figure 15). Afforestation occurred between 9,600 cal a BP and 8,200 cal a BP, with a clear predominance of boreal species (*Pinus banksiana*, *Picea* spp., *Abies balsamea*, *Betula* spp.). White pine abundance increased during that period from less than 1% to 5%. Around 8,200 cal a BP, white pine abundance increased markedly and recorded maximum values (up to 10–15%) until 4,500 cal a BP.

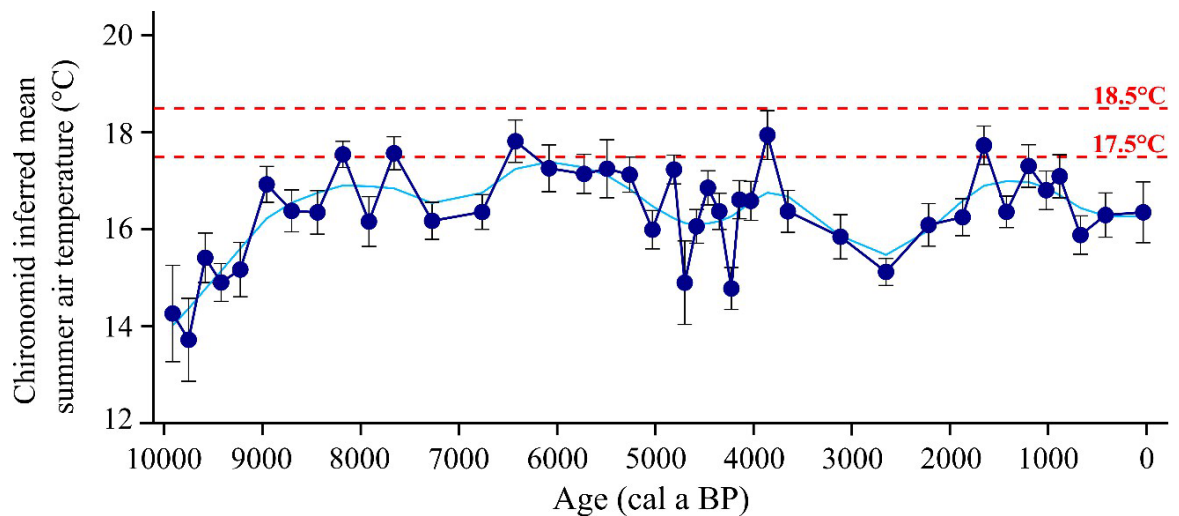
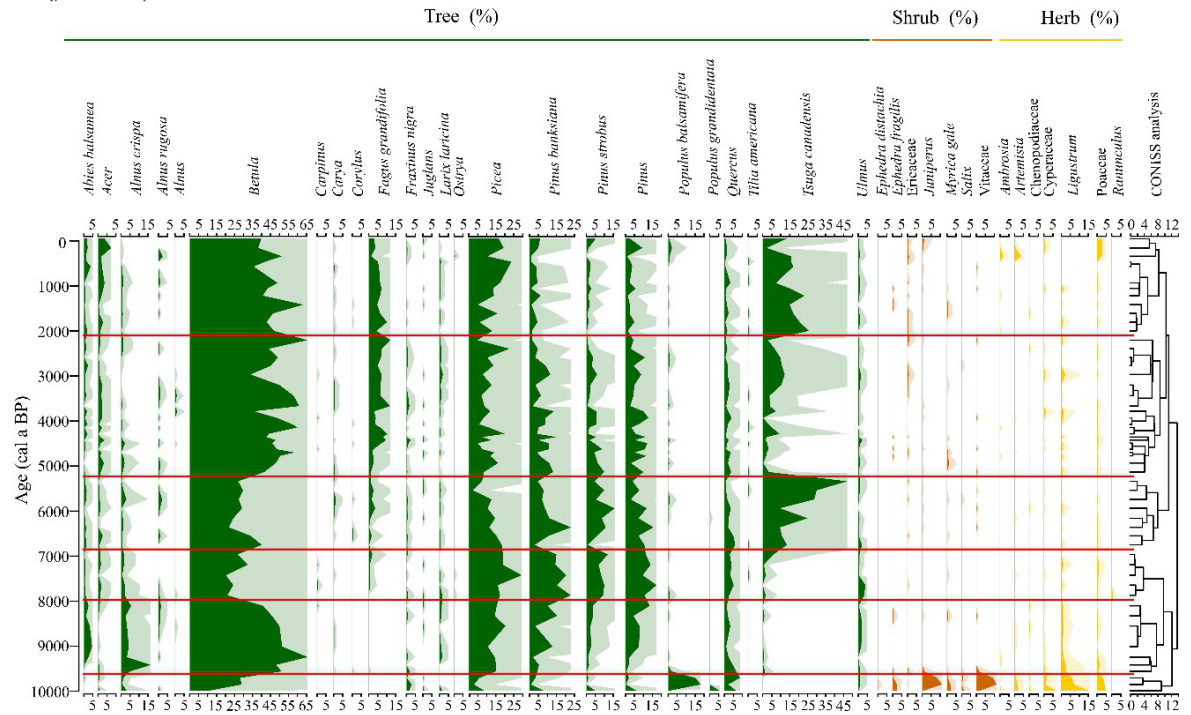


Figure 14

Summer temperature (June-July-August) reconstruction from chironomids (dark blue dots and line) with 95% confidence interval (black brackets) at Lake Couronne (La Mauricie National Park) from 10,000 cal a BP to 0 cal a BP. Summer air temperature trend based on spline smoothing (light blue line). The horizontal red dashed lines represent the current mean summer temperature (June-July-August) measured at the Fortierville (18.5 °C) and La Tuque (17.5 °C) meteorological stations

Lake Couronne pollen

Counting carried out by M. Blache

**Figure 15**

Pollen percentages of the taxa identified in the sediments of lake Couronne, La Mauricie National Park. Total pollen influx is also shown (far right). The horizontal red lines separate different zones as per the CONISS analysis. Pale colors correspond to the x5 exaggeration curves

Lake Gauvin pollen

Counting carried out by J.Paillard

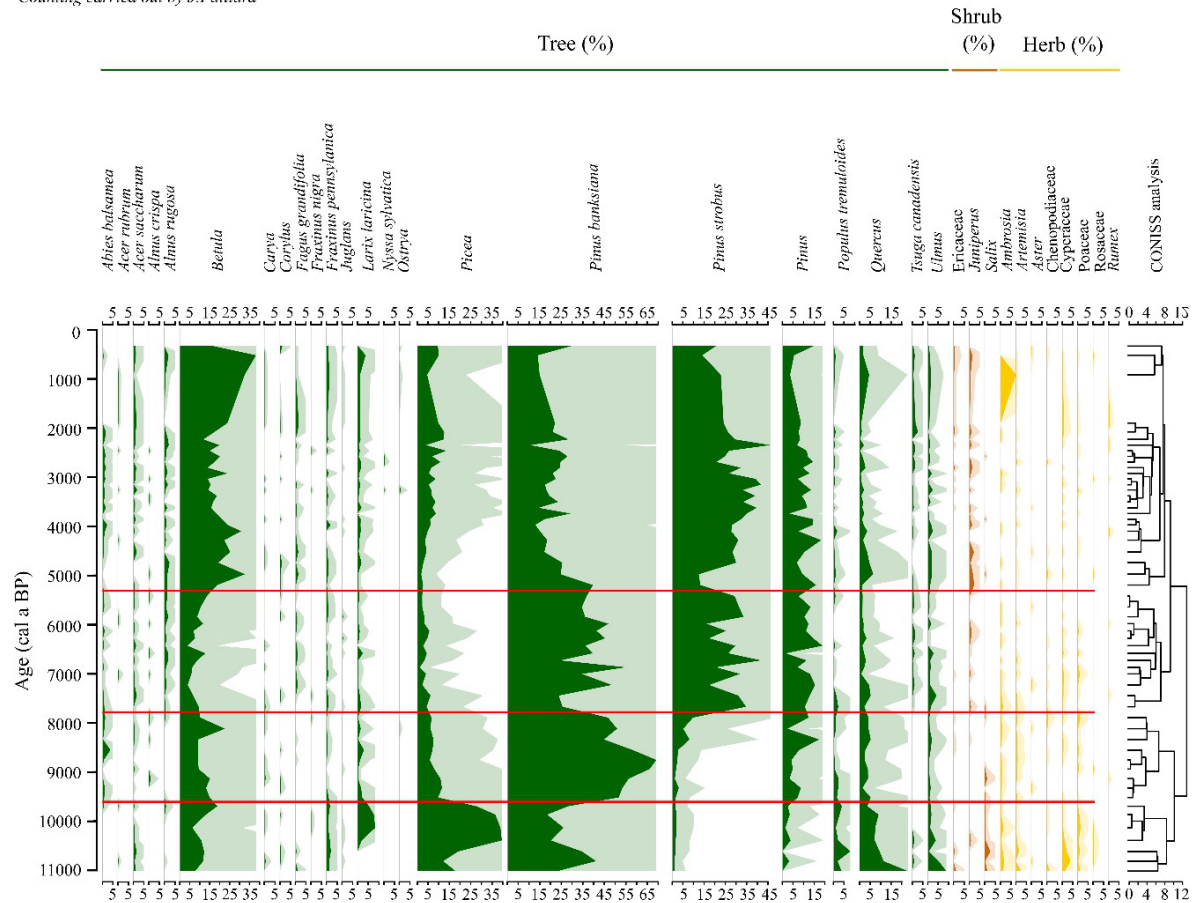


Figure 16

Pollen percentages of the taxa identified in the sediments of lake Gauvin, Opémican National Park. Total pollen influx is also shown (far right). The horizontal red lines separate different zones as per the CONISS analysis. Pale colors correspond to the x5 exaggeration curves

The abundance of temperate species (*Acer*, *Fagus* and *Tsuga*) increased during that period. Between 4,500 cal a BP and 3,000 cal a BP, white pine abundance slowly decreased, and then more markedly shortly after 3,000 cal BP, reaching values lower than 5% that persisted to the present.

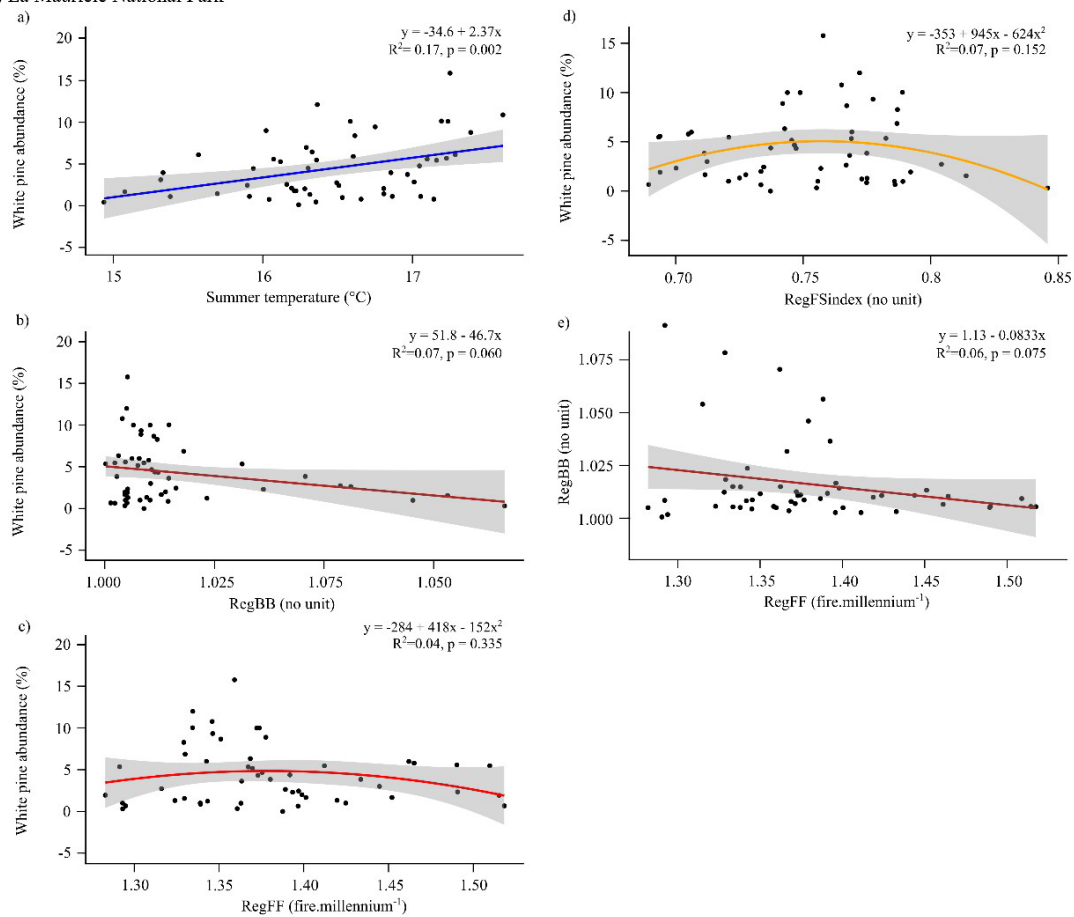
At Lake Gauvin (ONP), white pine was almost absent in pollen assemblages from 11,000 cal a BP to 9,600 cal a BP (Figure 16), during a tundra or open woodland phase. Between 9,600 cal a BP and 7,800 cal a BP, the abundance of white pine increased from less than 1% to 5%. This corresponds to afforestation by boreal species. Around 7,800 cal a BP, there was a sharp increase of white pine abundance, which recoded high values (20–40%) until 3,000 cal a BP. That time correspond to the arrival of temperate species at the site, but in much lower abundance compared to LMNP. From 3,000 cal a BP to the present, white pine abundance decreased to medium values (ca. 20%).

2.3.5 Interactions between white pine, climate, and fire

At LMNP, there was a significant ($p = 0.002$) positive linear relation between white pine abundance and summer air temperature (Figure 17a). There was no significant relation between summer air temperature and any of the fire regime parameters (annexe K).

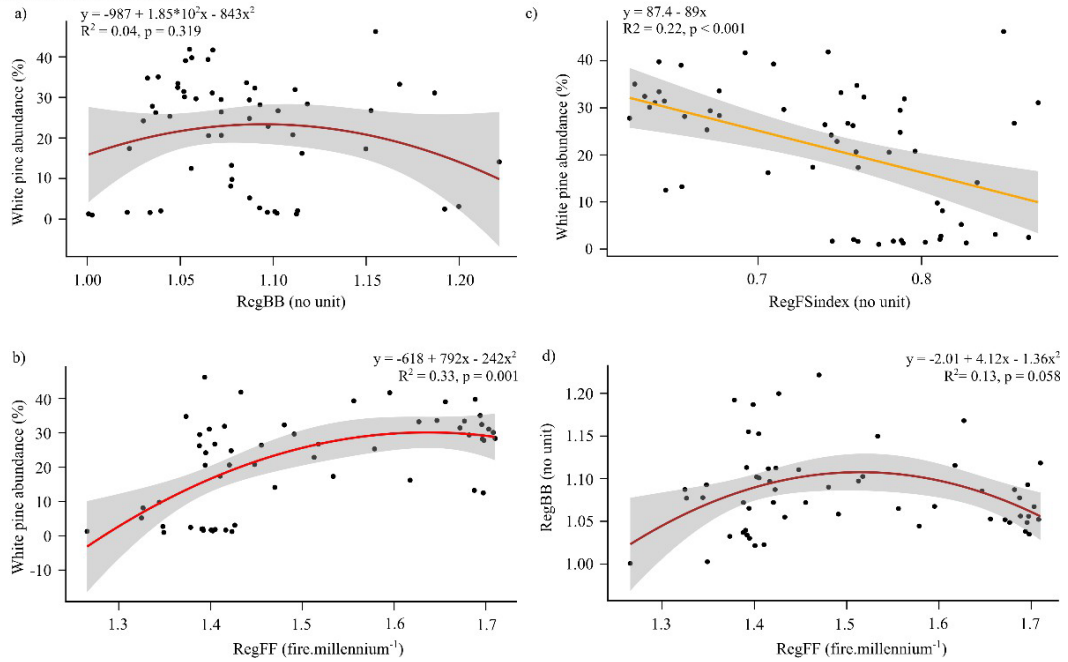
White pine abundance decreased linearly with RegBB (Figure 17b). Although the relation was only marginally significant ($p = 0.060$), it is clear that below approximately 1,020, white pine abundance was highly variable, whereas above this threshold, white pine abundance was always lower than ca. 5%, decreasing with increasing RegBB. A quadratic downward relation was observed between white pine abundance and RegFF (Figure 17c). The relation was not significant ($p = 0.335$), but all of the highest white pine abundance values corresponded to RegFF values between 1.34 and 1.40 fires per millenium⁻¹. Similarly, a quadratic downward relation was found between white pine abundance and RegFSindex (Figure 17d). There was a marginally significant ($p = 0.075$) negative linear relation between RegBB and RegFF (Figure 17e), with all of the highest RegBB values corresponding to RegFF <1.40.

a) La Mauricie National Park

**Figure 17**

Linear and quadratic regressions between white pine abundance, summer air temperature (June-July-August), regional biomass burned (RegBB), regional fire frequency (RegFF) and regional fire size/severity index (RegFSindex) at La Mauricie National Park for the period 9,600-0 cal a BP

Opémican National Park

**Figure 17**

Quadratic regressions and linear regressions between white pine abundance, regional biomass burned (RegBB), regional fire frequency (RegFF) and regional fire size/severity index (RegFSindex) at Opémican National Park for the period 9,600-0 cal a BP

At ONP, white pine abundance showed a downward quadratic relation with RegBB (Figure 18a), although not significant ($p = 0.319$). White pine abundance also showed a significant ($p < 0.001$) downward quadratic relation with RegFF (Figure 18b), but it somewhat plateaued above ca. 1.4 fires per millenium⁻¹ without decreasing much up to the maximum RegFF value of 1.7. In contrast, there was a significant ($p < 0.001$) negative linear relation between white pine abundance and RegFSindex (Figure 18c). RegBB showed a downward quadratic relation with RegFF (Figure 18f), but only marginally significant ($p = 0.058$; Figure 18d).

2.4 Discussion

Over the Holocene, the abundance of white pine increased linearly with mean summer air temperature at LMNP. While no temperature reconstruction was available for ONP, the same relation likely applied as white pine thrives when summer air temperature is between 16 and 23 °C (Larochelle et al., 2018 ; Wendel & Smith, 1990). Although the chironomid-inferred temperature reconstruction for LMNP underestimates values compared to present conditions, relative variations remain reliable. As the linear relation does not plateau, white pine still seems to have room to adapt to a certain amount of warming at these latitudes.

Temperature is thus a precondition of white pine presence in temperate forests, but white pine abundance is primarily driven by fire regime parameters. There was indeed either a negative linear relation or a downward quadratic relation between white pine pollen percentage and RegFF, RegBB and RegFSindex, both at LMNP and ONP. Hence, for white pine to be not only present, but abundant in the northern temperate forest, fire activity should neither be too high nor too low. This reflects white pine's preference for a mixed regime of frequent low-severity surface fires and infrequent high-severity crown fires (Blache et al., 2025; Frelich, 1992; Heinselman, 1973).

Although the relations between white pine and fire regime parameters were not all significant due to limited sample size (especially in more extreme conditions), consistency between sites and correspondence with white pine ecology strengthen the conclusion. Additional studies will nevertheless be needed to confirm and clarify the patterns.

2.4.1 Early Holocene (11,000 – 8,000 cal a BP)

The retreat of the ice sheet was followed at both study sites by a tundra or woodland phase with abundant herbs and shrubs, until about 9,600 cal a BP. Some boreal tree species might have been sparsely present (e.g., *Populus*, *Betula*, *Picea*, *Pinus banksiana*, *Larix*), whereas pollen from temperate species (e.g. *Quercus*, *Ulmus*), was more likely due to long-distance transport from southern populations (Chaput & Gajewski, 2018). Then, as summer temperature increased from 9,600 cal a BP to 8,000 cal a BP, afforestation occurred with a clear predominance of boreal tree species as observed elsewhere (Figure 19 and Figure 20; Fuller, 1997; Vogel et al., 2025). White pine arrived in both study areas during that time, but its pollen percentage remained low. Fire regimes in the early Holocene were characterized by a predominance of infrequent high-severity crown fires (as indicated by high RegBB and RegFSindex values and low RegFF values), which open areas to colonization by white pine, but are detrimental to the long-term persistence of the species (Blache et al., 2025).

2.4.2 Holocene Thermal Maximum (8,000 – 4,000 cal a BP)

Around 7,800 cal a BP at ONP, and 8,200 cal a BP at LMNP, there was a sharp increase of white pine abundance, which reached its highest values of the Holocene (Figure 19 and Figure 20). A similar surge in white pine abundance at the beginning of the HTM was observed elsewhere (Bennett, 1987; Larochelle et al., 2018 ; Paillard et al., 2023 ; Terasmae & Anderson, 1970).

At both study sites, this increase was concomitant with an equally sharp change in biomass burned, from consistently high values in the early Holocene, to low values with occasional peaks. RegFSindex followed the same trend, as fire frequency remained stable. This change in fire regime parameters corresponds to a switch from a predominance of high-severity crown fires to a mixed regime of mostly low-severity surface fires with occasional high-severity crown fires. Such mixed fire regime has been shown to be the most favourable to white pine (Blache et al., 2025; M. Brown, 2009; Engstrom & Mann, 1991; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021).

As there was no change in temperature around 8,000 cal a BP, the surge in white pine abundance was clearly attributable to the switch in fire regimes. The mixed fire regime persisted at both sites from 8,000 cal a BP to ca. 4,500 cal a BP, during the warm HTM. White pine abundance was highest during that period, which also saw the arrival of other temperate tree species at both study sites.

Other studies have shown that warmer temperatures during the HTM (Bajolle et al., 2018; Viau et al., 2006) have led to a shift in dominance from boreal to temperate tree species (Blarquez et al., 2018; Chaput & Gajewski, 2018; Dyke, 2007; Paillard et al., 2023 ; Vogel et al., 2025). However, whereas white pine reached its highest abundance around 8,000 cal a BP due to a shift in fire regimes, the other temperate species arrived later, likely more influenced by temperature than fire.

During the HTM (and even during the later Neoglacial period), fire activity was more pronounced at ONP than at LMNP (i.e., more biomass burned and higher fire frequency). The current climate at ONP is drier than at LMNP (Cloutier et al., 2011 ; Environment Canada, 2024), a difference that has likely been present throughout the Holocene (Lagace, 2019). The drier environment at ONP would have been more conducive to fire (Carcaillet & Richard, 2000). Moreover, drier conditions were less favourable to broadleaved temperate tree species (e.g., *Acer*, *Fagus*), explaining the predominance of white pine and jack pine in the landscape.

2.4.3 Late Holocene (4,000 cal a BP—present)

Starting at 4,500 cal a BP, the stories diverged at the two study sites Holocene (Figure 19 and Figure 20). While white pine remained high at ONP until 3,000 cal a BP, it started a slow decrease at LMNP. This decrease corresponds with a period of higher climate instability: temperatures were generally decreasing (Viau et al., 2006), but short warm/cold spells were frequent. In addition, the fire regime changed at that time (lower RegBB and higher RegFF): there were virtually no more crown fires, and surface fires were more frequent. This is likely what led to the decrease of white pine abundance, as stands were lost by attrition following closely occurring surface fires, and as no new stand could establish due to the absence of crown fires to open areas to colonization.

At ONP, there was a sharp decline in white pine sometime between 3,000 cal a BP and 2,000 cal a BP, when the fire regime shifted to a predominance of high-severity crown fires. White pine declined further sometime around 500 cal a BP, during another episode dominated by high-severity crown fires. White pine abundance remained at low-medium levels at both study sites until present, despite a slight increase in the last ca. 200 years, especially at LMNP.

2.5 Conclusion

This study reveals the complex interplay between climate, fire, and white pine dynamics during the Holocene in the northern temperate forest of Quebec. Summer temperature was the primary driver of white pine presence, whereas the fire regime mediated its abundance and long-term persistence. Once established, white pine could tolerate slightly cooler conditions during the early Neoglacial (4,500-3,000 cal a BP), provided that a mixed fire regime was maintained.

The current climate at both study sites remains favourable to white pine, but the contemporary fire regime is less so, as fire activity has been reduced since approximately 1850 due to both climate change and fire suppression policies, leading to a predominance of surface fires (Blache et al., 2025; Stocks & Martell, 2016).

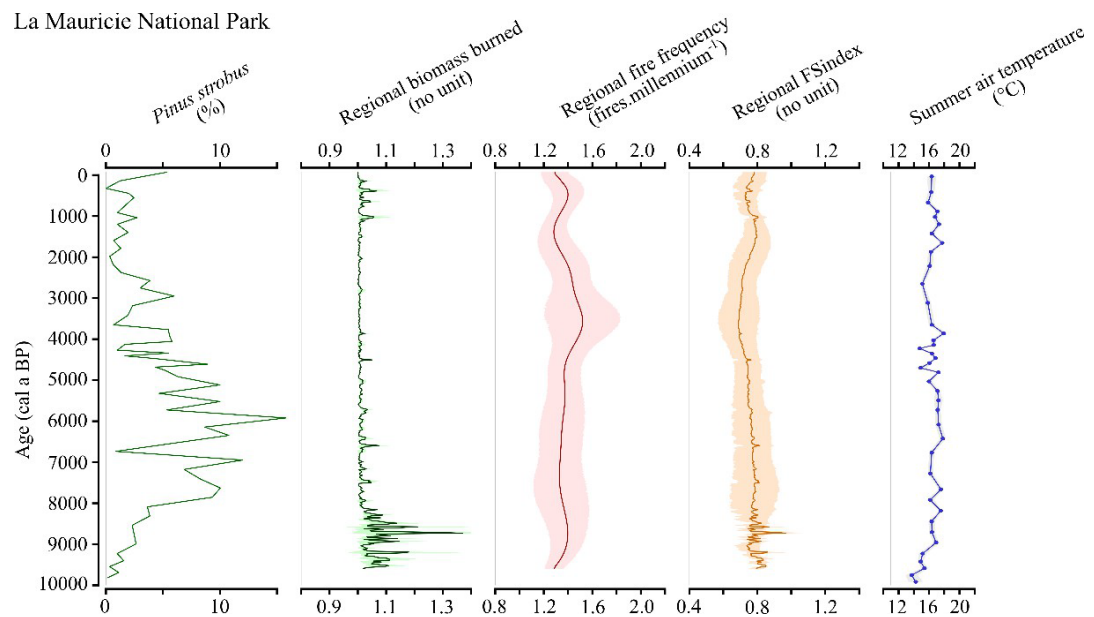


Figure 18
Pollen abundance (%) of *Pinus strobus* in lake Couronne sediments (green line; La Mauricie National Park) during the Holocene, alongside regional biomass burned (green line), regional fire frequency (red line), regional FSindex (orange line) and summer air temperature (dark blue line)

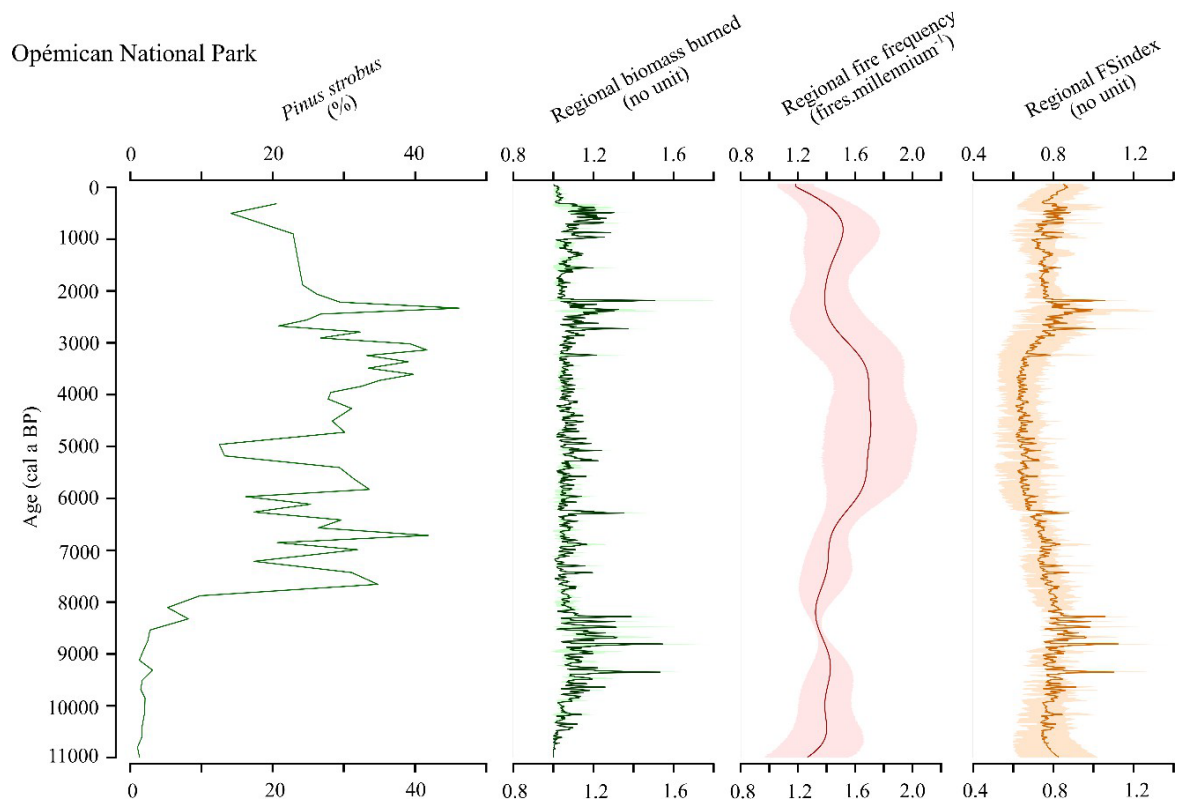


Figure 19
Pollen abundance (%) of *Pinus strobus* in lake Gauvin sediments (green line; Opémican National Park) during the Holocene, alongside regional biomass burned (green line), regional fire frequency (red line), and regional FSindex (orange line)

As warming continues, it remains unclear whether a temperature threshold could be reached, above which white pine could become heat-stressed. With a warmer and likely drier climate ahead (Houle et al., 2012), fire activity (frequency, biomass burned) may increase. More crown fires may be expected, under future climate conditions, despite fire suppression policies. As no high temperature, high fire activity analog exist in the Holocene, it remains unclear whether crown fires will become dominant, or whether a mixed fire regime could be reestablished.

2.6 Acknowledgements

This project received financial support from La Mauricie National Park, Société des établissements de plein air du Québec (SEPAQ) and au programme Alliance du CRSNG (# ALLRP 572,229 - 22). This article is a contribution of the Cold Forests International Research Network, funded by the Fonds de recherche du Québec—Nature et technologie (FRQNT) and the Centre national de la recherche scientifique (CNRS). We thank Carine Bergeron and Kim Charron-Charbonneau for providing us access to OPN and LMNP, respectively. We are grateful to Sarah Lavoie (ONP), Marc-André Lamothe (LMNP), David Gervais (Canadian Forest Service—CFS) and Mathieu Gauvin (CFS) for their help during fieldwork. Thanks also to Christine Simard and Mathis Jean-Sepet for their help with the extraction of the ONP and LMNP charcoal, and Jordan Paillard for his help in extracting and counting pollen at Lake Gauvin (ONP).

3. LA GESTION DES FEUX ET LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES DÉTERMINENT L'AVENIR DES FORÊTS DE PINS DANS LE PARC NATIONAL DE LA MAURICIE

Marion Blache ^{1,2}, Matthew D. Hurteau³, Yan Boulanger⁴, Dorian M. Gaboriau², Martin P. Girardin⁴, Adam A. Ali¹, Yves Bergeron ^{2,5}, Hugo Asselin⁶

¹ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Montpellier, France

²Institut de recherche sur les forêts, Université du Québec en Abitibi-
Témiscamingue, 445 boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4,
Canada

³Biology Department, University of New Mexico, Albuquerque, New Mexico, USA

⁴Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre,
Québec City, QC, Canada

⁵Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, case
postale 8888 succursale centre-ville, Montréal, QC, H3C 3P8, Canada

⁶École d'études autochtones, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445
boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

Résumé

Les changements climatiques modifient la dynamique, la composition et la productivité des forêts à l'échelle mondiale en influençant la régénération des espèces et les régimes de perturbations, notamment les régimes de feux. Au Québec, ces changements se traduisent par une modification de la fréquence et de la sévérité des feux favorisant certaines espèces feuillues au détriment des conifères. Dans le Parc national de la Mauricie, le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) pourraient être particulièrement sensibles au changement climatique et aux modifications des régimes des feux. À l'aide du modèle de simulation spatiale LANDIS-II, nous avons évalué l'évolution de la biomasse et de la composition forestière jusqu'en 2150, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP4.5 et RCP8.5) et de perturbations naturelles. Les résultats indiquent une augmentation de la biomasse des espèces feuillues dans l'ensemble des scénarios. Les deux espèces de pins présentent des réponses contrastées : la biomasse du pin blanc augmente tandis que le pin rouge présente une diminution continue de sa biomasse. Les simulations montrent également une diminution de la sévérité moyenne des incendies à partir de 2080, en partie attribuable aux rétroactions négatives des essences feuillues sur la propagation du feu. Les résultats suggèrent que les changements climatiques et les rétroactions végétation-feu pourraient influencer la résilience des populations de pins blancs et de pins rouges dans la PNLM. L'avenir de ces espèces demeure incertain, car les conditions climatiques futures n'ont pas d'analogue dans l'Holocène, notamment dans le cas d'un régime de feux sévère et de températures élevées. Ces résultats soulignent l'importance de stratégies de gestion, incluant le brûlage dirigé et la restauration des peuplements de pins.

Mots-Clés : *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*; changements climatiques; régime de feu; Landis -II; résilience forestière.

Keywords: *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*; climate change; fire regime; Landis-II; forest resilience.

Abstract

Climate change is altering forest dynamics, composition and productivity worldwide by influencing species regeneration and disturbance regimes, particularly fire regimes. In Quebec, these changes are reflected in modifications of fire frequency and severity, favouring certain broadleaf species at the expense of conifers. In La Mauricie national park, white pine (*Pinus strobus* L.) and red pine (*Pinus resinosa* Ait.) may be particularly sensitive to climate change and alterations in fire regimes. Using the spatial simulation model LANDIS-II, we projected changes in forest biomass and composition up to 2150 under several climate scenarios (RCP4.5 and RCP8.5) and natural disturbance regimes. The results indicate an increase in the biomass of broadleaf species across all scenarios. The two pine species show contrasting responses: white pine biomass increase, whereas red pine biomass shows a continuous decline. The simulations also show a decrease in mean fire severity starting around 2080, partly attributable to negative feedback from broadleaf species on fire spread. These results suggest that climate change and vegetation-fire feedback could influence the resilience of white pine and red pine populations in the park. The future of these species remains uncertain, as future climatic conditions have no Holocene analog, particularly regarding the combination of high temperature and severe fire regimes. These findings highlight the importance of management strategies, including prescribed burning and stand restoration.

Keywords: *Pinus strobus*; *Pinus resinosa*; climate change; fire regime; Landis-II; forest resilience.

3.1 Introduction

Historiquement, la superficie des populations de pins blancs et de pins rouges était, en Amérique du Nord, proche d'un milliard d'hectares (Latremouille et al., 2008). L'abondance de ces essences résultait de perturbation naturelle et anthropique, notamment le brûlage dirigé pratiqué par les autochtones (Gilles-Nicoletti et al., 2025). Toutefois la suppression des feux au cours du XIX siècle, a toutefois réduit la capacité de régénération des pins blancs et des pins rouges et entraîné un déclin à l'échelle du paysage (Bergeron & Archambault, 1993 ; Danneyrolles et al., 2016 ; Frelich, 1995 ; Hotchkiss et al., 2007 ; Robles et al., 2024; Stambaugh et al., 2018, 2019 ; Ziegler, 2010).

Le maintien de ces essences dépend d'un régime de feu mixte, combinant des feux de cime sévères et ponctuels et des feux de surface peu sévères et fréquents (Bergeron & Gagnon, 1987 ; M. Brown, 2009; Engstrom & Mann, 1991 ; Marschall et al., 2022 ; Pastor, 2023; Stambaugh et al., 2021 ; Weyenberg et al., 2004). En l'absence d'un tel régime, ces deux espèces perdent leur avantage compétitif et tendent à diminuer (Bergeron & Brisson, 1990 ; Drever et al., 2009 ; Radeloff et al., 1999 ; Thompson et al., 2006). Toutefois, une régénération continue au sein des pinèdes à pin blanc peut se produire grâce aux ouvertures dans la canopée (Gilbert, 1978 ; Holla & Knowles, 1988 ; Quinby, 1989). L'augmentation de la luminosité associée à ces ouvertures favorise, en effet, la régénération du pin blanc (Holla & Knowles, 1988 ; Quinby, 1991).

Les changements climatiques modifient la dynamique et la composition des forêts à l'échelle mondiale (Bhatti et al., 2005 ; Williamson, 2009). L'augmentation des températures et le changement des régimes de perturbation, notamment les feux de forêt, les perturbations par le vent, et les agents pathogènes, influencent la productivité, la régénération et la mortalité des arbres (Boisvenue & Running, 2006 ; Rogers & Dahlgren, 1993 ; Saad et al., 2017 ; Seidl et al., 2017). Dans les forêts du Québec, ces changements se traduisent par une augmentation de la sévérité des événements climatiques extrêmes, une augmentation des aires brûlées, et une altération de la fréquence et de la sévérité des feux de forêt (Drever et al., 2009 ;

Flannigan et al., 2000, 2005 ; Van Bellen et al., 2010). Par ailleurs, l'augmentation des températures favorise l'expansion des essences feuillues (Lafleur et al., 2010 ; Overpeck et al., 1991 ; Taylor et al., 2017) susceptible d'altérer les régimes de feux en forêt tempérée (Terrier et al., 2013). En raison de la faible densité de la canopée de la forte teneur en humidité foliaire, des faibles concentrations de résine et d'huiles inflammables, et de la discontinuité verticale des combustibles, les peuplements dominés par les espèces feuillues limitent l'ignition et la propagation des feux (Drever et al., 2008; Frelich, 2002b; Hély et al., 2000; Philpot, 1970; Van Wagner, 1977). Ainsi bien que le changement climatique favoriserait l'activité des feux, les changements dans la composition forestière et l'expansion des essences feuillues pourraient, au contraire, limiter la propagation des feux.

Les températures prévues à la fin du XXI^e siècle seront similaires à celles qui prévalaient durant l'Optimum Climatique Holocène, période durant laquelle le pin blanc et le pin rouge atteignaient leur maximum d'abondance (Blache et al., 2025 ; Liu, 1990 ; Richard, 1993). Toutefois, la combinaison attendue des températures élevées et des feux sévères n'a pas d'analogue durant l'Holocène, les réponses futures du pin blanc et du pin rouge restent incertaines. Dans ce contexte, différentes stratégies de gestion ont été proposées pour restaurer les populations de pins, notamment le brûlage dirigé, afin de limiter la compétition des feuillus et de favoriser la régénération du pin blanc et du pin rouge (Schoennagel et al., 2017). Au parc national de La Mauricie, cette pratique vise à favoriser la régénération des pins blancs (Hébert et al., 2020), bien que les résultats obtenus jusqu'à présent demeurent mitigés (Gagnon, 2024).

L'objectif de cette étude est d'anticiper la dynamique future du pin blanc et du pin rouge, en estimant leur abondance à l'horizon 2150 sous différents scénarios climatiques et de perturbations naturelles. Pour ce faire le modèle de simulation LANDIS-II a été utilisé afin de projeter l'évolution de ces deux espèces du parc national de La Mauricie.

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Site d'étude

L'aire d'étude correspond au Parc national de la Mauricie (PNLM), localisé dans la zone tempérée nordique du Québec, plus spécifiquement dans le domaine bioclimatique de l'érable à sucre et à bouleau jaune (Figure 21 ; Saucier et al., 2010).

Les forêts du PNLM sont principalement composées d'érables (*Acer* spp.), de bouleaux (*Betula* spp.), de sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.), d'épinette noire (*Picea mariana* [Mill] B.S.P.), d'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), d'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.), de pin blanc, de pin rouge, ainsi que de pruche du Canada (*Tsuga canadensis* [L.] Carr.) (N. Marchand & Fillion, 2014). La température estivale moyenne était de 24,1 °C pour la période de 1981-2010 selon la station météorologique de Shawinigan (25 km au sud du parc) (Environment Canada, 2024). Durant la même période, les précipitations annuelles moyennes étaient de 1085,3 mm, dont 226 mm sous forme de neige.

Avant la création du PNLM en 1977, les populations de pin blanc et de pin rouge au sein du parc avaient déjà fortement diminué en raison notamment de la surexploitation forestière et de la mise en place de mesures de suppression des feux (Dannehyrolles et al., 2016 ; Robles et al., 2025; Uprety et al., 2014 ; Weyenberg et al., 2004). Les feux ont été systématiquement éteints à partir des années 1970. Aujourd'hui, l'abondance relative des pins au sein du parc est estimée entre 4.1 et 8 % (Grondin et al., 2007). Depuis 1991, des brûlages dirigés sont effectués pour faciliter la régénération des pinèdes blanches et des pinèdes rouges. Un total de 22 brûlages dirigés ont ainsi été opérés entre 1991 et 2020 (Hébert et al., 2020 ; Montour et al., 2020).

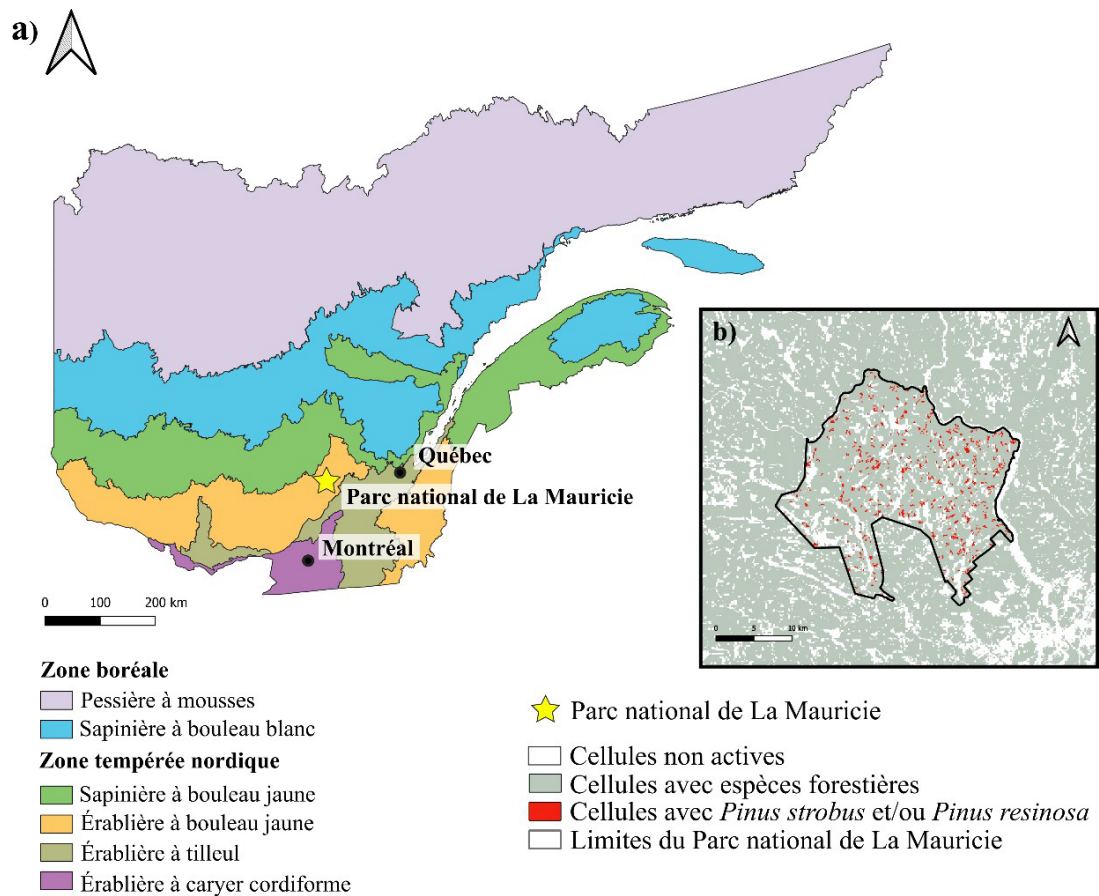


Figure 20

a) Localisation du Parc national de la Mauricie (PNLM) dans le domaine bioclimatique de l'érable à sucre et à bouleau jaune au Québec (Saucier et al., 2010). b) Zone de simulation LANDIS-II représentant les cellules occupées par des pins blancs et/ou des pins rouges dans le PNLM

3.2.2 LANDIS-II

Landis-II est un modèle spatialement explicite utilisé pour simuler la succession forestière, la dispersion des graines ainsi que les perturbations, notamment les feux, les épidémies d'insectes et le vent (Scheller et al., 2007). Les espèces forestières sélectionnées dans le modèle sont représentées par cohortes d'âges de 10 ans. Ces cohortes sont définies également par leurs traits d'histoire de vie tels que l'âge de maturité, la longévité, la tolérance à l'ombre, distance de dispersion des graines, tolérance au feu (Scheller et al., 2007 ; Scheller & Mladenoff, 2007).

Pour initialiser la structure et la composition des forêts sur le territoire d'étude, les cartes écoforestières provinciales et les données de cohortes provenant des placettes d'inventaire forestier (PIF) permanentes et temporaires provinciales ont été utilisées (Annexe L ; Boulanger & Pascual Puigdevall, 2021). Chacune des cellules (100 m x 100 m) a été attribuée à une unité spatiale correspondant à un type de terrain, avec des conditions pédologiques et climatiques homogènes. Les cellules couvertes à plus de 50 % par des essences non forestières ont été classées inactives (cf. Figure 21), afin de ne pas influencer les dynamiques forestières simulées.

Afin de simuler la succession de la biomasse, nous avons utilisé l'extension *Biomass Succession* v5.0 (Scheller & Miranda, 2020). Cette extension permet de simuler la biomasse aérienne (BA) des cohortes au fil du temps en tenant compte de l'âge des essences, des traits d'histoire de vie et des réponses spécifiques des espèces aux types de terrains (Boulanger & Pascual Puigdevall, 2021).

3.2.3 Perturbations naturelles

Afin de simuler les perturbations naturelles (le feu et le vent), nous avons utilisé les extensions *Base Fire* v4.0 (Scheller & Domingo, 2018). *Base Fire* a été utilisé pour simuler les événements de feu stochastiques dépendant de l'allumage, du déclenchement et de la propagation du feu. Les données de sortie sur le régime des feux incluent la superficie annuelle brûlée, la fréquence des feux et la taille moyenne des feux. Les simulations ont été réalisées sur un pas de temps de 5 ans.

Nous avons ensuite divisé en deux « régions de feux » la zone d'étude. La première zone correspond aux territoires forestiers avec des brûlages dirigés (feux de surface). Cette première « région de feux » a été limitée aux cellules où se trouvaient des pinèdes blanches et des pinèdes rouges. La seconde « région de feu » est définie où les feux « naturels » ont lieu. Il a été choisi d'implanter les régimes de feux du PNLM correspondant à l'Optimum Climatique de l'Holocène, période où le pin rouge et le pin blanc étaient au maximum de leur abondance.

Le régime de feu historique correspond à une alternance de feux de surface de faible sévérité fréquents et des feux de cime sévères et ponctuels (Blache et al., 2025). Les feux de surface et les feux de cime ont été définis en fonction de leur sévérité. En effet, les feux de surface ont été définis par trois catégories de sévérité, la mortalité étant maximale à 3. Les feux de cime eux ont 5 niveaux de sévérité avec différents niveaux de mortalité, la mortalité étant maximale à 5.

3.2.4 Données climatiques

Les données climatiques utilisées dans les simulations proviennent de deux sources principales. Les températures moyennes annuelles, minimales et maximales, et les précipitations moyennes annuelles ont été obtenues à partir de la base de données *Terraclimate* pour la période 1958-actuel (Abatzoglou et al., 2018). Les projections climatiques (RCP4.5 et RCP8.5) sont issues de la base de données gouvernementales canadiennes *Canadian statistically downscaled climate scenarios dataset* (Environnement and Changement climatique, Canada, 2018). Afin de représenter les différentes projections climatiques et leurs effets, nous avons choisi de travailler sur les scénarios climatiques RCP4.5 (émissions modérées de GES) et RCP8.5 (émissions élevées de GES). Pour tenir compte de la variabilité climatique et de l'incertitude associée aux estimations, nous avons utilisé les percentiles d'erreur (25 %, 50 %, 75 %) fournis par la base de données *Canadian Statistically Downscaled Climate Scenarios dataset* (Environnement and Changement climatique, Canada, 2018).

3.2.5 Scénarios climatiques et de perturbation

Sept scénarios ont été testés afin d'explorer les effets combinés des changements climatiques et des perturbations naturelles sur les peuplements de pins au sein du PNLM. Les scénarios modélisent l'évolution des régimes de feux (sévérité) et des communautés forestières (biomasse aérienne en t/ha) jusqu'à l'horizon 2150. Chaque scénario a été répliqué 10 fois afin de tenir compte de la variabilité stochastique inhérente au modèle. Le premier scénario correspond aux conditions climatiques actuelles, avec pour seule perturbation le feu. Les trois scénarios suivants (2, 3 et 4) simulent les conditions climatiques de RCP4.5, selon les trois percentiles (25^e, 50^e et 75^e) combinés aux perturbations par le feu. Finalement, les scénarios 5, 6 et 7 simulent les conditions climatiques de RCP8.5 avec les mêmes percentiles et types de perturbations que les scénarios précédents.

3.2.6 Traitement et analyse des données simulés

Pour chacune des sept répétitions par scénario, les cartes de sévérité des feux simulés au pas de temps correspondant aux années 2025, 2080, 2100 et 2150 ont été extraites et assemblées sous forme de piles de rasters à l'aide du package *raster* (Annexe M ; Hijmans, 2025) du logiciel R. Pour chaque pas de temps et répétition, la sévérité moyenne et la sévérité maximale ont été calculées, en excluant les cellules non brûlées.

De manière similaire, la biomasse totale et par espèce a été extraite pour chaque répétition, puis moyennée (Annexe N) afin d'obtenir une valeur représentative des sept répétitions pour chaque scénario et pas de temps. Un coefficient de variation a été également calculé afin de quantifier la variabilité intraspécifique (Annexe O). Le coefficient de variation a été calculé selon la formule suivante :

$$(2) CV = (\sigma/\mu)*100$$

où σ représente l'écart-type des valeurs observées et μ la moyenne.

La biomasse de l'ensemble des espèces forestières, en particulier du pin blanc et du pin rouge (annexe P), ainsi que les coefficients de variation ont été représentés à l'aide du package ggplot2 (Wickham, 2016) du logiciel R.

3.3 Résultats

3.3.1 Évolution de la biomasse aérienne moyenne des espèces forestières tempérées

Selon le scénario 1 (Figure 22), *Acer saccharum* augmente entre 2025 et 2090, d'environ 5 t/ha à presque 30 t/ha. Après 2090 et jusqu'à 2150, *Acer rubrum* commence à augmenter et atteint près de 10 t/ha tandis qu'*Acer saccharum* diminue à 20 t/ha. *Betula alleghaniensis* connaît également une hausse, entre 2025 et 2150 passant de 2 t/ha à près de 10 t/ha, tout comme *Betula papyrifera*, qui augmente d'environ 1 t/ha sur la période simulée. *Populus* spp. reste stable (environ 3 t/ha) durant tout le temps de simulation.

Dans le cas des conifères, leur biomasse aérienne moyenne augmente également entre 2025 et 2150, bien que de façon moins prononcée. *Picea rubens* passe de 10 t/ha à 15 t/ha entre 2025 et 2150, tandis qu'*Abies balsamea* augmente de façon marquée après 2090, et ce, jusqu'en 2150 passant de 5 t/ha à environ 10 t/ha. Des augmentations plus modestes sont également observées pour *Thuja occidentalis*, *Picea glauca* et *Picea marianna*. Pour sa part, *Pinus resinosa* connaît une diminution de sa biomasse moyenne aérienne passant de 0,25 t/ha à 0,19 t/ha environ (Fig. 3) tandis qu'au contraire *Pinus strobus* voit sa biomasse aérienne moyenne augmenter passant de 0,4 t/ha à presque 0,6 t/ha durant la période de simulation.

Sous le scénario 3 (RCP4.5), la tendance globale est similaire à celle du scénario 1 (Figure 22), mais avec des augmentations plus marquées pour certaines espèces. Parmi les feuillus, *Acer rubrum* augmente de moins de 5 t/ha à 10 t/ha entre 2025 et 2090. *Acer saccharum* augmentent de 10 t/ha à près de 25 t/ha par la suite.

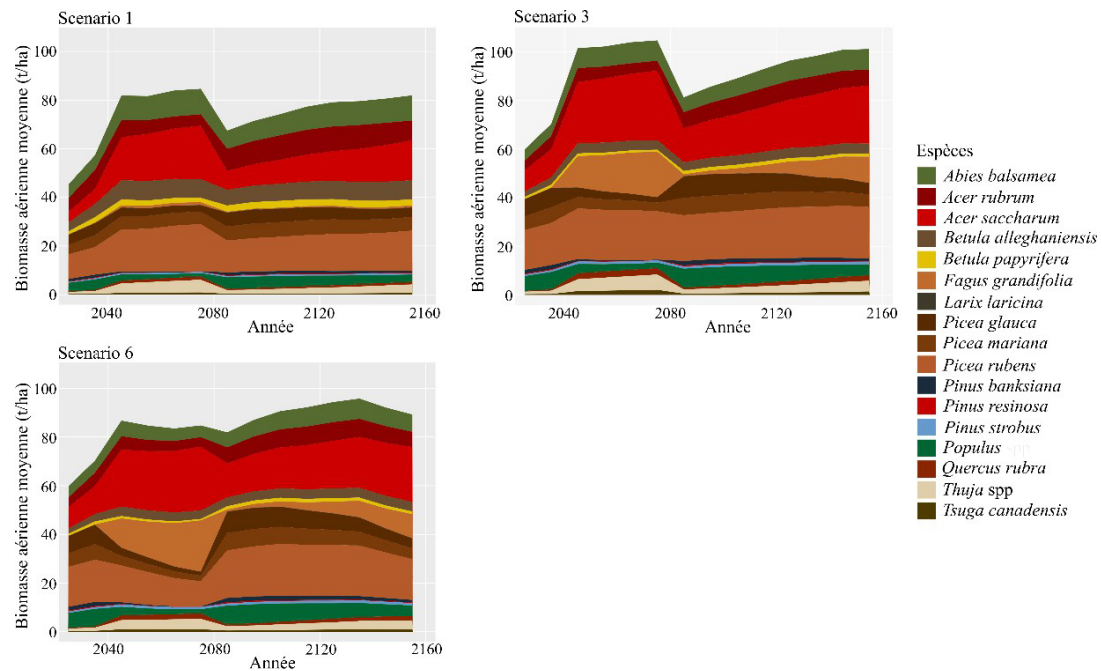


Figure 21

Variation de la biomasse aérienne moyenne dans le Parc national de la Mauricie pour la période de 2025 à 2150 selon les scénarios 1 (conditions climatiques actuelles et régime de feu de l'Holocène), 3 (conditions climatiques simulées pour RCP4.5, percentile 50 % et régime de feu de l'Holocène) et 6 (conditions climatiques simulées sous RCP8.5, percentile 50 % et régime de feu de l'Holocène)

Betula alleghaniensis augmente également de 2 t/ha à 5 t/ha tandis que *Betula papyrifera* reste stable durant l'ensemble de la période simulée. *Fagus grandifolia*, atteint 15 t/ha, et *Quercus rubra* passe de moins de 1 t/ha à environ 1 t/ha. Pour les conifères, *Abies balsamea* augmente de 4 t/ha à environ 6 t/ha tandis que *Picea rubens* reste stable autour de 20 t/ha. *Picea glauca*, diminue, d'environ 10 t/ha à environ 3 t/ha tandis que *Picea mariana* reste stable. *Pinus banksiana* varie peu, *Thuja occidentalis* augmente de 2 t/ha à près de 5 t/ha et *Tsuga canadensis* augmente de moins de 1 t/ha à près de 1 t/ha.

Sous le scénario 6 (RCP8.5), *Acer saccharum* connaît la hausse la plus marquée entre 2025 et 2150 passant de 10 t/ha à près de 40 t/ha, tandis qu'*Acer rubrum* augmente plus modestement de 2 t/ha. *Betula alleghaniensis* augmente légèrement d'environ 1 t/ha, alors que *Betula papyrifera* reste stable autour de 1 t/ha. *Fagus grandifolia*, augmente de moins de 1 t/ha à environ 10 t/ha et *Quercus rubra* passe de moins de 1 t/ha à 1 t/ha. *Populus* spp diminue légèrement, de 4 t/ha à 3 t/ha. Pour les conifères, *Thuja occidentalis* augmente de 1 t/ha à 5 t/ha et *Tsuga canadensis* atteint environ 1 t/ha. *Picea rubens* et *Picea mariana* restent stables, avec respectivement une biomasse aérienne moyenne de 20 t/ha et de 10 t/ha, tandis que *Picea glauca* diminue de 10 t/ha à moins de 5 t/ha. *Pinus banksiana* présente peu de variation sur l'ensemble de la simulation.

3.3.2 Évolution de la biomasse aérienne moyenne de *Pinus strobus* et *Pinus resinosa*

Dans le scénario 1, *Pinus resinosa* connaît une diminution de sa biomasse moyenne aérienne passant de 0,25 t/ha à 0,19 t/ha environ (Figure 23). À l'inverse, *Pinus strobus* voit sa biomasse aérienne moyenne augmenter, passant de 0,4 t/ha à presque 0,6 t/ha au cours de la simulation. Les deux espèces de pins connaissent une augmentation initiale jusqu'au début des années 2040, atteignant 0,5 t/ha pour *Pinus resinosa* et 0,6 t/ha pour *Pinus strobus*. Par la suite, les deux espèces présentent une nouvelle phase d'augmentation avant de diminuer progressivement vers la fin de la simulation.

Dans le scénario 3 (RCP4.5) et 6 (RCP8.5), les tendances sont similaires, bien que la biomasse moyenne aérienne de *Pinus strobus* et *Pinus resinosa* soit plus importante. *Pinus strobus* passe de 0,6 t/ha à 1 t/ha tandis que *Pinus resinosa* diminue de 0,39 t/ha à environ 0,23 t/ha. *Pinus resinosa* diminue entre 2040 et 2080 jusqu'à atteindre 0,1 t/ha et *Pinus strobus* diminue plus modestement et atteint 0,9 t/ha vers 2080. Après cette période, *Pinus resinosa* augmente brièvement avant de diminuer progressivement tandis que *Pinus strobus*, reprend une augmentation progressive.

3.3.3 Sévérité moyenne des feux

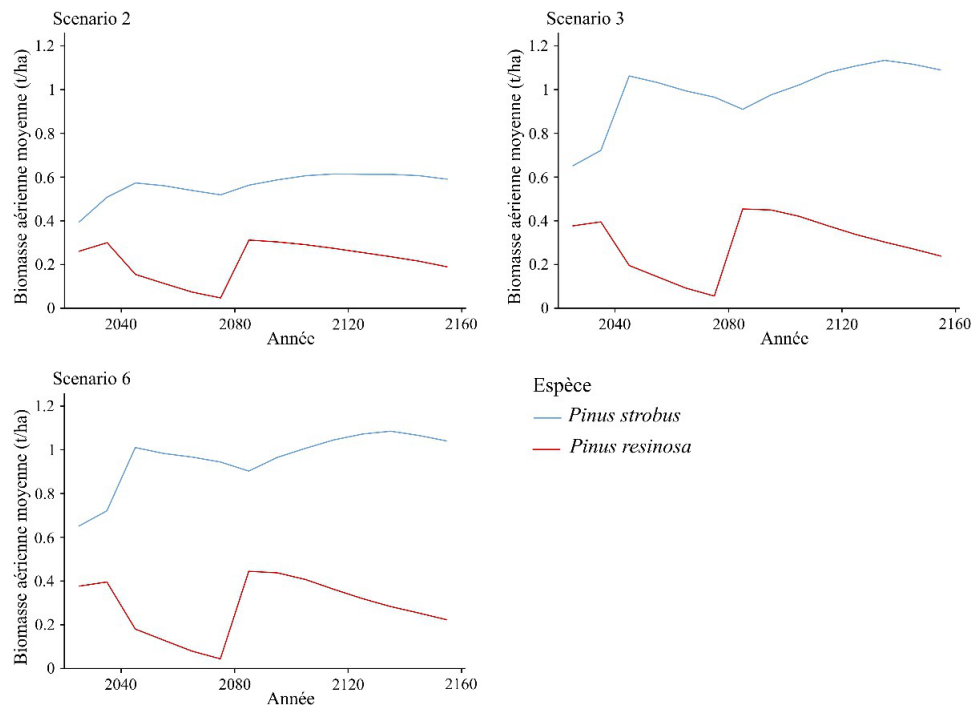
Les trois scénarios montrent une sévérité moyenne plus élevée en 2025, particulièrement pour les scénarios 3 et 6, où des zones étendues présentent des valeurs de sévérité modérée à forte (valeurs 2 à 3, voire ponctuellement 4 ; Figure 24). Une diminution généralisée de la sévérité est observée dans l'ensemble des scénarios. En 2080, la majorité du territoire présente une sévérité faible (valeurs principalement inférieures à 2). Cette tendance se maintient pour le reste de la période simulée et s'accroît en 2100 et 2150.

Cette réduction de la sévérité moyenne au fil du temps est similaire entre les scénarios, bien que le scénario 6 (correspondant à un changement climatique plus marqué) présente une atténuation légèrement plus prononcée dès 2080. À l'horizon 2150, la quasi-totalité du territoire affiche des niveaux de sévérité faibles (valeurs inférieures à 2).

3.4 Discussion

3.4.1 Évolution de la composition et de la biomasse forestière

Les résultats mettent en évidence que le réchauffement climatique, combiné aux régimes de feux, pourrait modifier la composition forestière du PNLM. L'ensemble des simulations révèle une tendance générale à l'augmentation de la biomasse des espèces feuillues (*A. rubrum*, *A. saccharum*... etc.). Dans les simulations climatiques (scénarios 3 et 6), cette augmentation est environ deux fois plus importante que dans le premier scénario représentant les conditions climatiques actuelles.

**Figure 22**

Variation de la biomasse aérienne moyenne de *Pinus strobus* et *Pinus resinosa* dans le Parc national de la Mauricie pour la période de 2025 à 2150 selon les scénarios 1 (conditions climatiques actuelles et régime de feu de l'Holocène), 3 (conditions climatiques simulées pour RCP4.5 et régime de feu de l'Holocène) et 6 (conditions climatiques simulées sous RCP8.5 et régime de feu de l'Holocène)

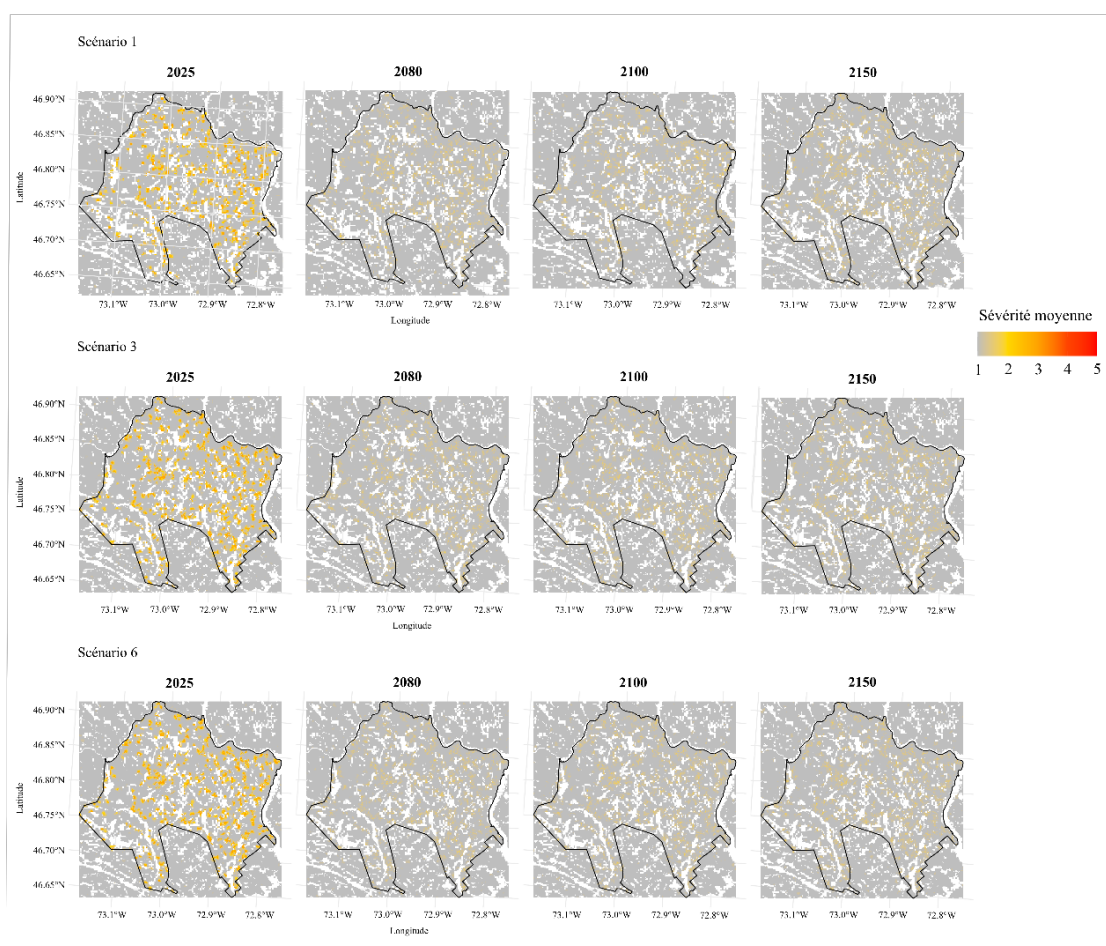


Figure 23

Évolution de la sévérité des feux durant la période de simulation entre 2025 et 2150 pour le scénario 1 (climat actuel), le scénario 3 (conditions climatiques simulées pour RCP4.5) et le scénario 6 (conditions climatiques simulées pour RCP8.5).

Cette tendance n'est pas propre au PNLM, mais est également prédite à l'échelle du Québec (Boulanger et al., 2022 ; Brice et al., 2019; Fisichelli et al., 2014 ; Reich et al., 2015 ; Searle & Chen, 2017; Taylor et al., 2017). Des températures plus chaudes et des saisons de croissance prolongées pourraient favoriser les espèces à croissance rapide, dotées d'une forte capacité compétitive, mieux adaptée aux régimes de perturbations moins sévères (Fisichelli et al., 2014 ; Reich et al., 2015 ; Searle & Chen, 2017). De plus, le domaine de l'érable à sucre et à bouleau jaune, dans lequel se situe le PNLM, possède déjà un réservoir d'essences tempérées (p. ex., *A. rubrum*, *A. saccharum*, *B. papyrifera*...), capables de coloniser rapidement le paysage suite à une perturbation (Brice et al., 2019). Ainsi l'étude de Brice et al. (2019), suggèrent que l'augmentation de ces feuillus, serait principalement attribuable à l'expansion de ces espèces déjà présente plutôt qu'à un processus de colonisation.

Les changements observés dans les différents scénarios pourraient également résulter de l'héritage des perturbations anthropiques survenues lors de la colonisation européenne. Ces perturbations ont engendré un héritage biologique qui interagit avec les conditions environnementales actuelles et influence la dynamique de récupération des écosystèmes (Franklin et al., 2000 ; Johnstone et al., 2016). Les effets de ces perturbations sur les communautés végétales peuvent être persister pendant plusieurs siècles (Johnstone et al., 2016) et auraient dans le cas du PNLM favorisé la dominance des espèces feuillues.

Contrairement, à plusieurs études (Boisvert-Marsh et al., 2014 ; Boulanger et al., 2022 ; Brice et al., 2019), nos résultats indiquent une augmentation marquée de certaines essences conifères notamment *A. balsamea*, *P. rubens*, ainsi qu'une augmentation plus modérée de *P. glauca* ou *P. marianna*. Plusieurs auteurs suggèrent que les pratiques des exploitations forestières affecteraient les variations d'abondance des essences de fin de succession, dont *P. marianna* et *A. balsamea* (Bouchard et al., 2019 ; Boulanger et al., 2022 ; Boulanger & Pascual Puigdevall, 2021). L'absence de ces pratiques au sein du PNLM pourrait ainsi expliquer la trajectoire distincte des espèces conifères dans notre étude comparativement au reste du Québec.

3.4.2 Changements climatiques et régimes de feux

Nos simulations mettent en évidence, dès 2080, une diminution de la sévérité des feux. Ces résultats sont cohérents avec des études précédentes, indiquant une diminution de la fréquence et de la sévérité des feux dans la forêt décidue du sud du Québec (Bergeron et al., 2006 ; Bergeron & Flannigan, 1995 ; Drever et al., 2009). La présence d'espèces feuillues, dans le paysage, contrôle l'occurrence et la propagation des feux (Marchal et al., 2017, 2020). En effet, l'augmentation des feuillus, au sein d'un peuplement, entraîne une réduction de la charge et de la continuité des combustibles, limitant ainsi la propagation et la sévérité des feux (Hély et al., 2000). Les caractéristiques physiologiques de ces essences, telles que des feuilles plus humides, une canopée plus ouverte et des tissus moins inflammables, diminuent les départs et la propagation des feux (Frelich, 2002b; Hély et al., 2000; Philpot, 1970; Terrier et al., 2013; Van Wagner, 1977).

Cependant, la hausse des températures, l'allongement de la saison des feux et l'augmentation des périodes de sécheresse devraient théoriquement accroître l'inflammabilité des combustibles et, par conséquent, la superficie brûlée annuellement (Flannigan et al., 2005, 2009 ; W. Wang et al., 2025).

Plusieurs modèles de feux, basés sur le Canadian Fire Weather Index, projettent une hausse significative de l'indice de danger de feu dans les régions méridionales du Québec d'ici la fin du siècle (Wang et al., 2025; Wang et al., 2015). Ainsi nos résultats suggèrent que, dans le contexte du PNLM, les changements dans la composition forestière, c'est-à-dire l'augmentation des feuillues et le maintien de certaines espèces conifères, pourraient moduler voire contrebalancer en partie l'effet du climat sur les régimes de feux.

3.4.3 Effets des changements climatiques sur les pins blancs et les pins rouges

Chez les pins blancs et les pins rouges, les réponses aux changements environnementaux apparaissent contrastées. Le pin blanc présente une augmentation de sa biomasse alors que le pin rouge décline dans la majorité des scénarios.

L'augmentation des températures attendues favorisera la croissance des pins blancs dans le paysage. Cependant à plus long terme la diminution de la fréquence et de la sévérité des feux limitera la capacité à coloniser de nouveaux environnements par les pins blancs et favorisera un vieillissement progressif des peuplements (Carleton et al., 1996). Le pin rouge, quant à lui, est plus strictement dépendant des régimes de feux mixtes pour sa régénération et la préparation des microsites pour la germination de ses graines (Carleton et al., 1996 ; Ziegler, 2010).

La diminution de la sévérité des feux compromettra la régénération du pin rouge qui dépend des feux de surface fréquents et des feux de cime ponctuels pour assurer la préparation des lits de germination et limiter la compétition des feuillus (Bergeron & Gagnon, 1987 ; M. Brown, 2009; Marschall et al., 2022 ; Nyamai et al., 2014 ; Weyenberg et al., 2004). Dans un contexte de feux plus rares et moins sévères, les peuplements de pins rouges dans le PNLM seront progressivement remplacés par des essences feuillues. Le pin blanc, quant à lui, bien que dépendant des feux pour sa régénération, pourrait être moins affecté. Il est capable de se régénérer sans perturbation importante, via des ouvertures dans la canopée (Hibbs, 1982 ; Quinby, 1991).

3.4.4 Limites

Lors des simulations, les brûlages dirigés sont considérés comme stochastiques ; or dans la réalité ces interventions sont mises en œuvre lorsque la régénération des pins blancs et des pins rouges n'est pas jugée suffisante. Cette simplification pourrait influencer la dynamique simulée de régénération et ne pas refléter pleinement l'efficacité adaptative des pratiques de gestion.

De plus, l'occurrence des événements de sécheresse, susceptibles d'amplifier la mortalité des arbres et de modifier profondément la dynamique de régénération, n'a pas été explicitement représentée. Or, la durée et la sévérité de ces épisodes devraient augmenter avec le réchauffement climatique (Cholet et al., 2022 ; B. I. Cook et al., 2015 ; Stocker, 2014).

Les effets cumulatifs du stress hydrique vont affecter la résilience et la productivité des forêts (Anderegg et al., 2020 ; W. Marchand et al., 2025 ; Sánchez-Pinillos et al., 2022). L'absence de cette perturbation pourrait conduire à une surestimation de la stabilité des peuplements, en particulier pour les espèces sensibles au déficit hydrique.

Les perturbations biotiques n'ont pas non plus été intégrées. Les effets des pathogènes, des insectes ravageurs et maladies spécifiques aux pins tels que le charançon du pin blanc (*Pissodes strobi*) ou encore la rouille vésiculaire du pin blanc (*Cronartium ribicola*) constituent des menaces pour la régénération et la survie des pins blancs (Wyka et al., 2018). La sévérité des épidémies devrait augmenter avec les changements climatiques (Pureswaran et al., 2018 ; Wyka et al., 2018) et leur interaction avec le stress lié aux changements climatiques, pour affaiblir les peuplements de pin blanc et de pin rouge exacerbant les déclinés prévus sous les scénarios futurs. L'absence de ces processus dans les simulations pourrait donc conduire à une surestimation de la résilience de ces espèces.

Une autre limite concerne la représentation des conditions édaphiques. Le pin blanc et le pin rouge sont fréquemment associés à des sites xériques ou encore à des sols sableux et bien drainés (Alban et al., 1987 ; Wendel & Smith, 1990), conditions généralement peu favorables à des essences de feuillus mésiques (p. ex., érable à sucre ou le frêne; Lamontagne et al., 1991). La probabilité d'établissement des espèces peut refléter ces contraintes via l'utilisation d'écorégions, le modèle tel que nous l'avons paramétré ne représente pas explicitement la texture des sols, le drainage (Mladenoff & He, 1999). Par conséquent, la perte de dominance des pins rouges au profit des essences feuillues pourrait être surestimée dans les stations xériques ou les conditions édaphiques limitent la compétition.

Enfin, comme toute approche de modélisation à long terme, notre étude repose sur des hypothèses concernant les régimes de perturbations, les réponses physiologiques des espèces et la stabilité des relations climat-feu (Lucash et al., 2018 ; Mina et al., 2022 ; Mladenoff, 2004).

Ces simplifications sont nécessaires pour explorer les tendances générales, mais elles ne permettent pas de saisir l'ensemble de la variabilité spatio-temporelle ni les rétroactions complexes entre les paramètres biotiques et abiotiques.

3.5 Conclusion

Cette étude met en évidence que les changements climatiques pourraient transformer la composition et la structure forestière du PNLM en favorisant les espèces feuillues au détriment des conifères. Ce processus s'accompagne d'une diminution potentielle de la sévérité des feux, en rétroaction entre la composition forestière et les régimes de perturbations, mais aussi d'un déclin des espèces pyrophiles comme le pin rouge. Les incertitudes liées aux perturbations non modélisées, telles que les sécheresses extrêmes, la variabilité interannuelle des feux ou les pathogènes, rappellent la complexité des trajectoires écologiques futures et la possible hétérogénéité spatiale des réponses notamment sur les sites xériques favorables aux pins.

Ces résultats soulignent la nécessité d'adopter une gestion adaptative favorisant la diversité structurelle et fonctionnelle, incluant la restauration active des pins et l'usage du feu comme outils de conservation afin de maintenir la résilience des écosystèmes du PNLM face au réchauffement climatique.

CONCLUSION

Cette thèse avait pour objectif général d'approfondir la compréhension des interactions entre le climat, les régimes de feu et la dynamique du pin blanc et du pin rouge à leur limite nordique de répartition continue dans la forêt tempérée au Québec. En s'appuyant sur une approche paléoécologique et des outils méthodologiques innovants, ce travail a permis de documenter, sur l'ensemble de l'Holocène, les conditions écologiques ayant favorisé ou restreint l'expansion de ces deux espèces de la forêt tempérée.

Trois axes complémentaires ont structuré cette recherche. Le premier axe (chapitre 1) a consisté à développer une méthode de différenciation des feux de surface et des feux de cime à partir des données de taux d'accumulation de charbon. Cette avancée méthodologique a ouvert la voie à une reconstitution plus fine des régimes de perturbation à long terme, et à une meilleure compréhension de l'influence des feux sur la régénération du pin blanc et du pin rouge.

Le deuxième axe (chapitre 2) s'est attaché à distinguer les rôles respectifs du climat et du feu dans la dynamique des pins à l'échelle régionale, en comparant le Parc national de la Mauricie et le Parc national d'Opémican. Cette approche a permis de montrer que la forte relation entre le climat, les régimes de feu et la dynamique du pin blanc. La température estivale est le premier facteur contrôlant l'installation du pin blanc, tandis que les régimes de feux ont contrôlé son abondance et sa persistance à long terme. Durant l'Optimum Climatique Holocène (8000-4000 ans cal. BP), les conditions climatiques et le régime de feux étaient optimaux pour son installation et son expansion dans le paysage.

Enfin, le troisième axe (chapitre 3) visait à projeter la dynamique future du pin blanc et du pin rouge dans un contexte de réchauffement climatique, à l'horizon 2150, en mobilisant les connaissances acquises sur leurs réponses passées aux variations de température et de régimes de feu. Les résultats suggèrent que l'augmentation prévue des températures estivales devrait favoriser la croissance du pin blanc, tandis que la diminution de la sévérité des feux risque de limiter la régénération du pin rouge.

En effet, l'augmentation des espèces feuillues favorisée par des feux moins sévères pourrait ne plus limiter la compétition et compromettre la régénération des pins rouges. Ces projections mettent ainsi en évidence les différences de réponses et de résilience entre le pin rouge et le pin blanc face aux changements climatiques et aux changements de régime de feux.

Les résultats obtenus (chapitres 1, 2 et 3) montrent que la dynamique du pin blanc et du pin rouge à leur limite nordique de répartition continue dans la forêt tempérée s'inscrit dans un système d'interactions complexes entre les régimes de feux et les conditions climatiques. Ces facteurs, en modulant la sévérité et la fréquence des feux, ont façonné la structure et la composition des peuplements au fil de l'Holocène. Les sections suivantes reviennent plus en détail sur ces relations, en examinant d'abord le rôle historique des régimes de feux mixtes dans la persistance des pins blancs et des pins rouges, puis la part respective du climat et du feu dans le contrôle de leur dynamique au cours de l'Holocène et dans le futur.

Rôle historique des régimes de feu mixtes dans la persistance des pins. De nombreuses études ont mis en évidence une forte abondance de pin blanc et de pin rouge dans la forêt tempérée au cours de l'Optimum Climatique Holocène (Fréchette et al., 2018 ; Liu, 1990 ; Paillard et al., 2023 ; Richard, 1993 ; Terasmae & Anderson, 1970). Ces travaux suggèrent un lien possible avec les régimes de feu, sans toutefois parvenir à identifier la nature précise des feux associée à ces périodes (Engelmark et al., 2000 ; Flannigan, 1993 ; Paillard et al., 2023). Grâce au développement d'une méthode originale de différenciation des types de feux à partir des charbons sédimentaires, notre étude a permis de caractériser la succession des régimes de feux, en distinguant les feux de surface et les feux de cime au cours de l'Holocène (chapitre 1). La reconstitution conjointe de la sévérité et de la fréquence des feux et de la végétation montre qu'entre 10 000 ans cal. BP et 8400 ans cal. BP, les feux de cime sévères étaient prédominants. Ces feux, bénéfiques au pin gris (Asselin et al., 2003 ; Smirnova et al., 2008), s'avèrent défavorables au pin blanc et au pin rouge (Flannigan, 1993 ; Heinselman, 1973).

Durant l'Optimum Climatique Holocène, un régime de feux mixte s'est instauré, combinant des feux de surface fréquents et de faible à moyenne sévérité et des feux de cime ponctuels et sévères. Celui-ci a offert des conditions écologiques favorables à la régénération (p. ex., contrôle de la compétition, préparation des lits de germinations) et à l'expansion de nouveaux sites (ouverture du paysage suite aux feux de cime sévères). Avec l'entrée dans la période du Néoglaciale (4000 ans cal. BP), la prédominance des feux de surface a permis la régénération du pin blanc et du pin rouge. Cependant, l'absence de feux de cime durant cette période a limité la colonisation de nouvel environnement par les pins. Enfin, durant la période de l'Optimum Climatique Médiéval (1200-800 ans cal. BP), le régime de feux mixte est redevenu prédominant, favorisant le développement de vastes forêts dominées par le pin blanc et le pin rouge, lesquelles ont ensuite été exploitées par les colons européens. Par la suite, la mise en place de la politique de suppression des feux au cours du XIX^e, siècle, combinée à la surexploitation et aux changements climatiques (marquées par l'alternance de périodes chaudes et froides), a contribué au déclin conjoint du pin blanc et du pin rouge (Drobyshev et al., 2017 ; Robles et al., 2024).

Les résultats soulignent le rôle clé des régimes de feux mixtes dans la régénération et la persistance des pins au cours de l'Holocène. Toutefois, si le feu constitue un moteur majeur de la dynamique forestière, il ne peut être considéré de façon isolée. Les variations climatiques, en particulier celles des températures estivales, influencent la productivité et la reproduction des espèces, mais également la fréquence et la sévérité des feux. Dans cette optique, il est devenu nécessaire d'examiner conjointement les effets du climat et du feu afin de mieux comprendre les variations d'abondance du pin blanc et du pin rouge au cours de l'Holocène.

Feux ou climat : un contrôle multiple de l'abondance du pin blanc. Les résultats du chapitre 2 mettent en évidence le rôle central de la température estivale dans la dynamique des forêts tempérées du Québec au cours de l'Holocène. Les variations de température ont conditionné la composition des peuplements forestiers (Blarquez et al., 2015 ; Hély et al., 2001).

Durant l'Holocène inférieur, les températures relativement froides, associées à des feux rares, mais de forte sévérité ont favorisé l'établissement des taxons boréaux et retardés par celui des taxons tempérés. Avec le réchauffement des températures estivales, aux alentours de 9 600 ans cal. BP, les populations de pin blanc se sont installées progressivement, et leur population ont commencé à croître. Ce n'est qu'à partir du réchauffement de l'Optimum Climatique Holocène (8000 – 4000 ans cal. BP), avec l'arrivée d'un régime de feux mixte (alternance de feux de surface fréquents et de feux de cime ponctuels) qu'une forte augmentation des populations des pins blancs a eu lieu. Le déclin des températures qui caractérise le début de la période du Néoglaiciaire (4500 ans cal. BP), a causé le déclin du pin blanc dans le PNLM (Viau et al., 2006). Les populations dans le PNO ont persisté à leur maximum jusqu'à 3000 ans cal. BP, indiquant une certaine résilience. Ainsi, si les variations de température ont établi un cadre climatique général de la dynamique des pins blancs, les régimes de feux semblent avoir modulé localement la capacité de persistance de cette essence. Cette différence de résilience peut s'expliquer par la différence de régime de feux. Au PNLM, les feux de surface sont devenus prédominants à l'entrée du Néoglaiciaire, limitant la colonisation de nouveaux sites tandis qu'au PNO le régime de feux mixtes est demeuré présent jusqu'à 3 000 ans cal. BP, avant d'être remplacé par un régime de feux de cime entraînant le déclin des populations de pin blanc. Les épisodes de refroidissement postérieurs à 4000 ans cal. BP et la prédominance de feux plus sévères ont conduit à une contraction progressive des peuplements de pin blanc dans le PNO, parallèlement à la reconquête des espèces boréales. Dans l'ensemble, ces résultats démontrent que la dynamique des forêts tempérées est le produit d'interactions complexes entre le climat, le feu et l'écologie des espèces.

Quel avenir pour le pin blanc et le pin rouge à la limite nordique de la forêt tempérée ? Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse offrent un éclairage sur l'avenir du pin blanc et du pin rouge dans un contexte de réchauffement climatique (chapitre 3). Les projections climatiques pour le XXI^e siècle indiquent une hausse marquée des températures annuelle (1 °C depuis l'ère industrielle ; Calvin et al., 2023) et un changement des régimes de perturbations (diminution de la fréquence des feux)

dans le sud du Québec (Drever et al., 2009). Les conditions climatiques rappellent, à certains égards, celles de l'Optimum Climatique Holocène, période au cours de laquelle le pin blanc et le pin rouge avaient connu une expansion significative. Toutefois, la modification des régimes de feux, notamment la diminution de leur fréquence, affectera les communautés végétales et en particulier les peuplements de pin rouge (Drever et al., 2009). Dans le paysage du PNLM, les populations de pin blanc connaissent une augmentation rapide au début de la simulation, avant d'atteindre une phase de relative stabilité. Le pin blanc semble montrer une certaine résilience aux changements climatiques. En effet, les changements climatiques entraînent une diminution des feux de forte sévérité (feux de cime), en raison de l'augmentation des feuillus dans le sud du Québec, et donc une diminution de l'ouverture de nouveaux paysages. Cependant, grâce à des ouvertures liées à des perturbations secondaires (p. ex., épidémies, vent), le pin blanc peut se régénérer en continu, bien que cette régénération soit moindre que par les perturbations par les feux (Hibbs, 1982 ; Holla & Knowles, 1988 ; Quinby, 1991). La dynamique future du pin blanc est semblable, bien que sous des conditions climatiques différentes, à sa dynamique durant l'Holocène moyen. Le pin rouge est plus affecté par les changements climatiques, il décline en abondance dès le début des projections. La diminution de feux sévère ne contrôle plus les végétations compétitrices dans le parc, et donc limite la régénération du pin rouge. Bien que les conditions plus chaudes favorisent le pin blanc, elles favorisent également les espèces feuillues. Les essences, comme l'érable rouge, le peuplier ou encore le hêtre à grandes feuilles, augmentent. L'augmentation des essences feuillues a eu un effet sur la sévérité des feux. En effet, ces essences sont moins inflammables et limitent la propagation des feux en raison de leurs adaptations physiologiques (c.-à-d., forte teneur en eau des feuilles, canopée plus ouverte; Frelich, 2002b; Hély et al., 2000; Philpot, 1970; Van Wagner, 1977). Les modèles de dynamique forestière à l'horizon 2150 (chapitre 3) suggèrent que la persistance du pin rouge dépendra largement de sa capacité à bénéficier d'un régime de perturbations mixtes, similaire à celui de l'Holocène moyen.

Limites. L'un des principaux défis méthodologiques concerne la datation des sédiments de surface. La datation au ^{14}C ne permet pas d'obtenir une résolution suffisamment fine pour les périodes récentes. La datation à l'aide du ^{210}Pb aurait permis d'obtenir une chronologie plus fine pour les sédiments de surface (Blais et al., 1998) et aurait permis d'améliorer la précision des reconstitutions à court terme. De plus, la création du seuil de différenciation des régimes de feu repose sur des calibrations issues de séquences provenant de lacs du même parc (PNLM), ce qui peut introduire un biais spatial et limiter son application à une échelle régionale. L'absence de données climatiques continues et précises pour certains sites, notamment le PNO, constitue également une contrainte pour l'évaluation conjointe des effets du climat et du feu sur la dynamique du pin rouge et du pin blanc à l'échelle régionale. Enfin, les variations de températures estivales utilisées dans cette étude ne traduisent qu'une partie de la variabilité climatique réelle. Des paramètres tels que les conditions édaphiques, la topographie ou encore la fragmentation du couvert forestier n'ont pu être intégrés, bien qu'ils jouent un rôle déterminant dans la dynamique de ces écosystèmes (Ali, Carcaillet, et al., 2009 ; Gavin et al., 2006).

Les simulations réalisées à l'aide du modèle LANDIS comportent également certaines limites. Ce modèle repose sur une représentation simplifiée des processus écologiques : les peuplements y sont simulés sous forme de cohortes d'âges par espèce, sans prise en compte explicite des interactions physiologiques individuelles ni des mécanismes de compétition fine. Cette simplification, bien que nécessaire pour des simulations à grande échelle, peut réduire la précision des dynamiques locales de compétition, de régénération et de mortalité (Scheller et al., 2007 ; Scheller & Mladenoff, 2007). La distinction des types d'environnements et de sol pourrait permettre d'évaluer la susceptibilité différentielle des peuplements de pins à la colonisation des espèces feuillues, certaines conditions édaphiques ou topographiques pouvant influencer la compétition des essences feuillues. De plus, les perturbations biotiques telles que les épidémies d'insectes ou les maladies, ainsi que les perturbations anthropiques comme l'exploitation forestière, n'ont pas été intégrées.

Pourtant, elles influencent fortement la structure et la régénération des forêts (MacLean, 2016 ; Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, 2009 ; Roy et al., 2021). L'absence de ces perturbations pourrait conduire à une sous-estimation de la variabilité des dynamiques forestières observées en conditions réelles.

Mots de fin. Pour finir, cette thèse démontre l'utilité d'une approche intégrée combinant la paléoécologie et la modélisation dans la compréhension de la dynamique du pin blanc et du pin rouge à leur limite nordique. La paléoécologie met en évidence le rôle structurant des types de feux et des conditions climatiques dans les variations de ces deux espèces. Combiner cette approche à de la modélisation permet d'anticiper les trajectoires futures des écosystèmes forestiers et d'orienter le développement de stratégies de gestion adaptées.

Nos résultats soulignent la vulnérabilité de ces deux espèces de pins face aux changements des régimes de feux, en particulier dans un contexte de changement climatique. Ils contribuent à une meilleure compréhension des trajectoires possibles des forêts tempérées du Québec et mettent en évidence l'importance du maintien de régimes de perturbation diversifiés pour assurer la résilience des écosystèmes forestiers face aux changements globaux.

**ANNEXE A – SITES HAVING RECORDED PEAK ABUNDANCE OF WHITE PINE
AND/OR RED PINE POLLEN IN LAKE SEDIMENTS DURING THE
HOLOCENE**

Site	Latitude (DMS)	Longitude (DMS)	Zone	References
Chapais 2	49° 41' N	74° 35' W	Boreal	Garralla and Gajewski, 1992
à la Pessière	49° 30' N	79° 14' W	Boreal	Carcaillet et al., 2010
Desautels	49° 27' N	73° 15' W	Boreal	Fréchette et al., 2018 ; Richard, 1993
Crates	49° 11' N	81° 16' W	Boreal	Liu, 1990
Pas de Fond	48° 48' N	78° 50' W	Boreal	Carcaillet et al., 2001
Mont Valin 1	48° 36' N	70° 50' W	Boreal	Fréchette et al., 2018 ; Richard, 1993
Francis	48° 32' N	79° 28' W	Boreal	Carcaillet et al., 2010
Yelle	48° 30' N	79° 38' W	Boreal	Richard, 1980
Clo	48° 30' N	79° 21' W	Boreal	Richard, 1980
Six	48° 24' N	81° 19' W	Boreal	Liu, 1990
Couchepaganiche	48° 22' N	71° 51' W	Boreal	Fréchette et al., 2018
Saint-François de Sales	48° 18' N	72° 09' W	Boreal	Fréchette et al., 2018 ; Richard, 1977
Prudent	48° 18' N	72° 03' W	Boreal	Fréchette et al., 2018
Flévy	48° 13' N	71° 13' W	Boreal	Fréchette et al., 2018
Labelle	48° 10' N	79° 27' W	Boreal	Paillard et al., 2023
à la Fourche	47° 58' N	69° 12' W	Temperate	Richard et al., 1992

Pluvieux	47° 50' N	69° 21' W	Boreal	Richard et al., 1992
Chasseur	47° 44' N	79° 05' W	Temperate	Paillard et al., 2023
à la Fourche	47°36' N	70° 36' W	Boreal	Labelle & Richard, 1981
Neume	47°35' N	77°07' W	Temperate	Richard and Larouche, 1989
Martini	47°28' N	72°46' W	Temperate	Fréchette et al., 2018 ; Richard, 1993
Boucané	47°27' N	69°27' W	Temperate	Richard et al., 1992
Jack	47°19' N	81°46' W	Boreal	Liu, 1990
Bride	47°19' N	74°31' W	Temperate	Fréchette et al., 2018 ; Richard, 1993
Louis	47°17' N	79°07' W	Temperate	McAndrews, 1980; Vincent, 1973
Marcotte	47°04' N	71°25' W	Temperate	Labelle & Richard, 1981
Colin	46°43' N	70°18' W	Temperate	Mott, 1977
Fur	46°42' N	78°47' W	Temperate	Paillard et al., 2023
à Sam	46°39' N	72°58' W	Temperate	P. J. H. Richard (unpublished data)
Nina	46°36' N	81°30' W	Temperate	Liu, 1990
Bastien	46°24' N	78°55' W	Temperate	<u>Bennett, 1987</u>
Nutt	46°13' N	79°27' W	Temperate	<u>Bennett, 1987</u>
Dufresne	45° 51' N	70° 21' W	Temperate	Mott, 1977

**ANNEXE B – RADIOCARBON DATES OF SEDIMENT SAMPLES FROM LAKE POOL,
LAKE COURONNE AND LAKE A SAM. ALL DATES ARE FROM PLANT
MACROREMAINS**

Laboratory number	Lake	Depth (cm)	¹⁴ C date BP	Cal. yr BP (+/- 2 σ)
UCIAMS-272645/ULA-10899	POOL	14	465 +/- 15	513 (500–525)
UCIAMS-272644/ULA-10898	POOL	25	650 +/- 15	586 (560–592)
UCIAMS-283669/ULA-11391	POOL	105–107	1785 +/- 15	1655 (1622–1670)
UCIAMS-283678 / ULA-11403	POOL	186–187.5	3340 +/- 15	3548 (3487–3590)
Beta 699182 -	POOL	244–246	4650 +/- 30	5405 (5340–5465)
UCIAMS-283666 / ULA-11392	POOL	309–310.5	6295 +/- 20	7209 (7165–7261)
UCIAMS-283667 / ULA-11393	POOL	344.5–346	7485 +/- 15	8320 (8289–8369)
UCIAMS-283679 / ULA-11404	POOL	440.5–441.5	7760 +/- 20	8544 (8511–8594)
UCIAMS-272646/ULA-10900	COURONNE	17.5 –18.5	305 +/- 15	397 (360–432)

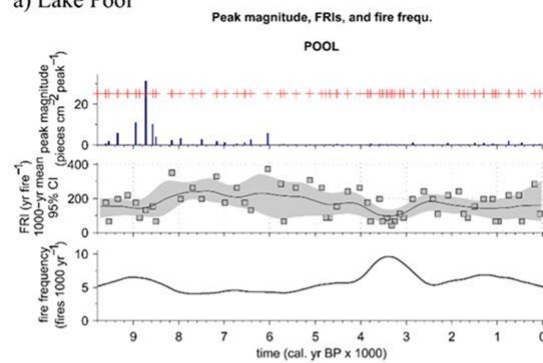
UCIAMS- 272647/ULA -10901		COURONN E	30 –30.5	550 +/— 15	546 (527–555)
UCIAMS- 286434/ULA -11537		COURONN E	61.5 –63.5	1210 +/— 15	1125 (1070–1176)
Beta 699181	—	COURONN E	114–116	2500+/— 30	2586 (2488–2726)
UCIAMS- 286435/ULA -11538		COURONN E	150–153	3485 +/— 15	3761 (3694–3830)
UCIAMS- 286436/ULA -11539		COURONN E	254–257	4105 +/— 15	4609 (4526–4798)
UCIAMS- 286437/ULA -11540		COURONN E	327–329	6015 +/— 20	6854 (6790–6936)
UCIAMS- 287415/ULA -11541		COURONN E	403.5 – 405.5	8335 +/— 20	9358 (9283–9443)
UCIAMS- 293113/ULA -11885		SAM	12.5	530 +/- 20	537 (527–544)
UCIAMS- 293433/ULA -11897		SAM	20	365 +/- 20	435 (426–493)
UCIAMS- 293114/ULA -11886		SAM	51.5	3340 +/- 20	3551 (3484–3593)

UCIAMS- 293115/ULA -11887	SAM	124.5	5210 +/- 20	5966 (5918–5997)
---------------------------------	-----	-------	-------------	------------------

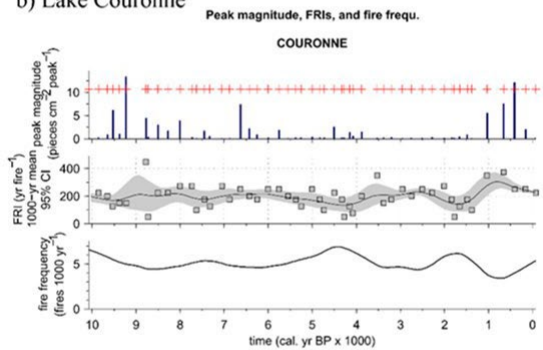
UCIAMS- 293434/ULA -11898	SAM	200.5	9935 +/- 25	11,321 (11246– 11402)
---------------------------------	-----	-------	-------------	--------------------------

ANNEXE C – CHARANALYSIS OUTPUTS FOR A) LAKE POOL, B) LAKE COURONNE, AND C) LAKE À SAM. PEAK MAGNITUDE CORRESPONDS TO THE PEAK OF CHARCOAL ACCUMULATION. THE RED CROSSES IDENTIFY SIGNIFICANT FIRE EVENTS IN THE CHARCOAL SERIES. A 200-YR SMOOTHING WINDOW WAS USED FOR LAKE POOL AND LAKE COURONNE RECONSTRUCTIONS, WHILE A 500-YR WINDOW WAS USED FOR LAKE À SAM TO OBTAIN A SIGNAL-TO-NOISE INDEX > 3 (BROSSIER ET AL., 2014). FRI IS THE AVERAGE FIRE RETURN INTERVAL OVER 1000-YR PERIODS. FIRE FREQUENCY CORRESPONDS TO THE NUMBER OF FIRES PER 1000 YEARS

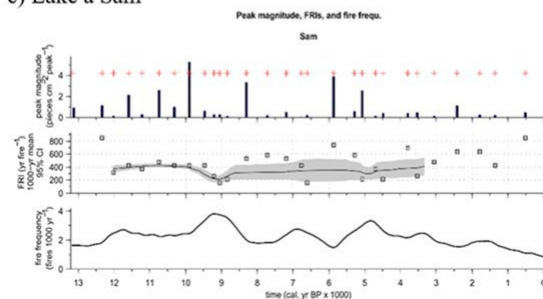
a) Lake Pool



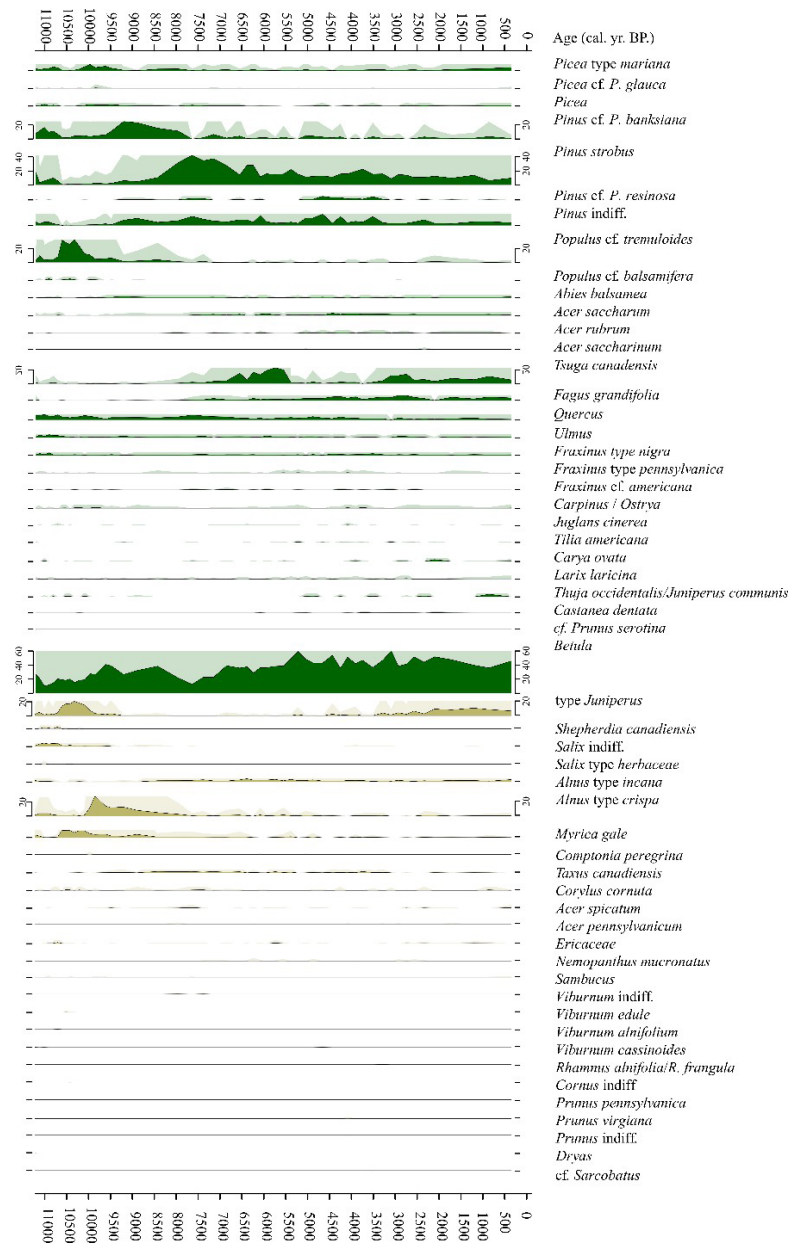
b) Lake Couronne

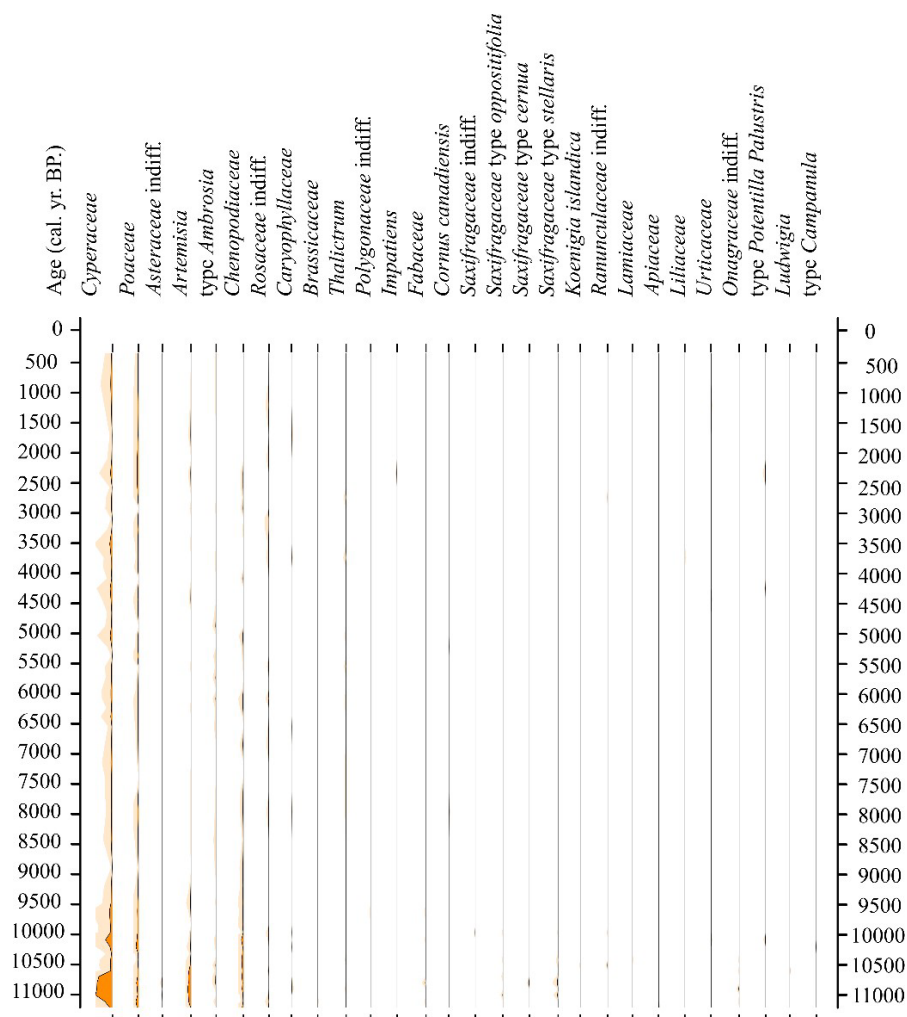


c) Lake à Sam



ANNEXE D – POLLEN PERCENTAGES OF THE TAXA IDENTIFIED IN THE SEDIMENTS OF LAKE À SAM (P.J.H. RICHARD, UNPUBLISHED DATA). POLLEN TAXA FROM TREES ARE REPRESENTED IN GREEN, SHRUBS ARE IN BROWN, AND HERBACEOUS PLANTS ARE IN ORANGE





ANNEXE E – RADIOCARBON DATES OF SEDIMENT SAMPLES FROM LAKE DUBOUT AND LAKE GAUVIN (OPÉMICAN NATIONAL PARK), AND FROM LAKE POOL AND LAKE COURONNE (LA MAURICIE NATIONAL PARK). DATES MARKED WITH ASTERISKS ARE INCONSISTENT AND WERE EXCLUDED BY THE BAYESIAN AGE-DEPTH MODEL

Laboratory number	Lake	Depth (cm)	¹⁴ C date BP	Cal a BP (+/- 2 Σ)	Dated material
UCIAMS- 293858/ULA-11989	Dubout	14–15.5	405 +/- 20	348 (319– 409)	Bulk
UCIAMS- 293859/ULA-11990	Dubout	24.5– 26.5	425 +/- 15	477 (433– 506)	Bulk
UCIAMS- 293098/ULA-11872	Dubout	34	445 +/- 15	510 (490– 540)	Bulk
UCIAMS- 293099/ULA-11873	Dubout	59	645 +/- 15	645 (574– 674)	Bulk
UCIAMS- 293120/ULA-11874	Dubout	139	1465 +/- 20	1348 (1308– 1404)	Bulk
UCIAMS- 293100/ULA-11875	Dubout	219	2105 +/- 15	2081 (2006– 2189)	Bulk
UCIAMS- 293101/ULA-11876	Dubout	299	2865 +/- 20	3003 (2898– 3140)	Bulk
UCIAMS- 293102/ULA-11877	Dubout	379	3855 +/- 20	4233 (4095– 4381)	Bulk
UCIAMS- 293103/ULA-11878	Dubout	459	5320 +/- 20	5050 (4803– 6041)	Bulk

*UCIAMS- 293105/ULA-11879	Dubout	539	4860 +/- 20	5679 (5581– 6632)	Bulk
UCIAMS- 293106/ULA-11880	Dubout	619	6190 +/- 20	7100 (7001– 7245)	Bulk
UCIAMS- 293109/ULA-11881	Dubout	699	8085 +/- 20	9010 (8788– 9175)	Bulk
UCIAMS- 293110/ULA-11882	Dubout	777	9480 +/- 20	10,681 (10547– 10767)	Bulk
UCIAMS- 293097/ULA-11859	Dubout	802	9675 +/- 20	10,924 (10813– 11173)	Bulk
*UCIAMS- 293857/ULA-11988	Gauvin	11.5 - 13.5	780 +/-— 20	362 (191- 534)	Plant macro- remains
Beta-731554	Gauvin	20-22	460 +/- 30	511 (432- 598)	Plant macro- remains
UCIAMS- 293860/ULA-11992	Gauvin	26.5-28	720 +/-— 15	662 (600- 717)	Plant macro- remains
UCIAMS- 293095/ULA-11857	Gauvin	34	1750 +/-— 20	1602 (1427- 1684)	Bulk

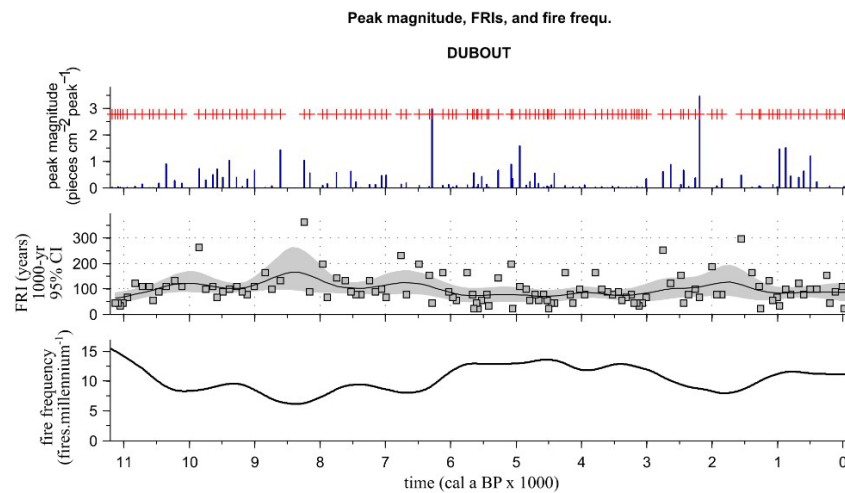
*Beta-731555	Gauvin	35-37	600 +/— 30	1814 (1607- 1920)	Plant macro- remains
UCIAMS- 293096/ULA-11858	Gauvin	59	2225 +/— 20	2194 (2118- 2311)	Bulk
UCIAMS- 293094/ULA-11856	Gauvin	139	2955 +/— 20	3123 (3010- 3218)	Bulk
UCIAMS- 293104/ULA-11855	Gauvin	219	3675 +/— 20	4061 (3941- 4217)	Bulk
UCIAMS-293093 / ULA-11854	Gauvin	299	5065 +/— 20	5798 (5676- 5898)	Bulk
UCIAMS-293092 / ULA-11853	Gauvin	379	6080 +/— 20	6963 (6866- 7155)	Bulk
UCIAMS-292656 / ULA-11850	Gauvin	459	7910 +/— 25	8709 (8607- 8951)	Bulk
UCIAMS- 292657/ULA-11851	Gauvin	522	8805 +/— 25	9884 (9718- 10131)	Bulk
UCIAMS- 293091/ULA-11852	Gauvin	547	9335 +/— 20	10533 (10366- 10649)	Bulk
UCIAMS- 272645/ULA-10899	Pool	14	465 +/- 15	513 (500- 525)	Plant macro- remains

UCIAMS- 272644/ULA-10898	Pool	25	650 +/- 15	586 (560– 592)	Plant macro- remains
UCIAMS- 283669/ULA-11391	Pool	105–107	1785 +/- 15	1655 (1622– 1670)	Plant macro- remains
UCIAMS- 283678/ULA-11403	Pool	186– 187.5	3340 +/- 15	3548 (3487– 3590)	Plant macro- remains
Beta - 699,182	Pool	244–246	4650 +/- 30	5405 (5340– 5465)	Plant macro- remains
UCIAMS- 283666/ULA-11392	Pool	309– 310.5	6295 +/- 20	7209 (7165– 7261)	Plant macro- remains
UCIAMS- 283667/ULA-11393	Pool	344.5 – 346	7485 +/- 15	8320 (8289– 8369)	Plant macro- remains
UCIAMS- 283679/ULA-11404	Pool	440.5 – 441.5	7760 +/- 20	8544 (8511– 8594)	Plant macro- remains
UCIAMS- 272646/ULA-10900	Couronne	17.5 – 18.5	305 +/- 15	397 (360– 432)	Plant macro- remains

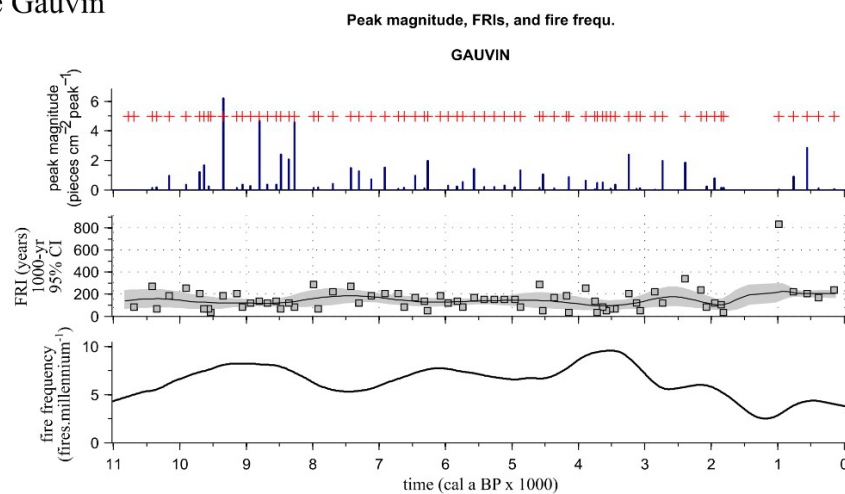
UCIAMS- 272647/ULA-10901	Couron ne	30 –30.5	550 +/— 15	546 (527– 555)	Plant macro- remains
UCIAMS- 286434/ULA-11537	Couron ne	61.5 – 63.5	1210 +/— 15	1125 (1070– 1176)	Plant macro- remains
Beta — 699181	Couron ne	114–116	2500+/— 30	2586 (2488– 2726)	Plant macro- remains
UCIAMS- 286435/ULA-11538	Couron ne	150–153	3485 +/— 15	3761 (3694– 3830)	Plant macro- remains
UCIAMS- 286436/ULA-11539	Couron ne	254–257	4105 +/— 15	4609 (4526– 4798)	Plant macro- remains
UCIAMS- 286437/ULA-11540	Couron ne	327–329	6015 +/— 20	6854 (6790– 6936)	Plant macro- remains
UCIAMS- 287415/ULA-11541	Couron ne	403.5 – 405.5	8335 +/— 20	9358 (9283– 9443)	Plant macro- remains

**ANNEXE F – CHARANALYSIS OUTPUTS FOR LAKE DUBOUT AND LAKE GAUVIN.
PEAK MAGNITUDE CORRESPONDS TO THE PEAK OF CHARCOAL
ACCUMULATION. THE RED CROSSES ARE FIRE EVENTS IDENTIFIED IN
THE CHARCOAL SERIES. A 100-YR SMOOTHING WINDOW WAS USED
FOR LAKE DUBOUT RECONSTRUCTIONS, WHILE A 200-YR WINDOW WAS
USED FOR LAKE GAUVIN TO OBTAIN A SIGNAL-TO-NOISE INDEX > 3
(BROSSIER ET AL., 2014). FRI IS THE AVERAGE FIRE RETURN INTERVAL
OVER 1000-YR PERIODS. FIRE FREQUENCY CORRESPONDS TO THE
NUMBER OF FIRES PER MILLENNIUM**

Lake Dubout

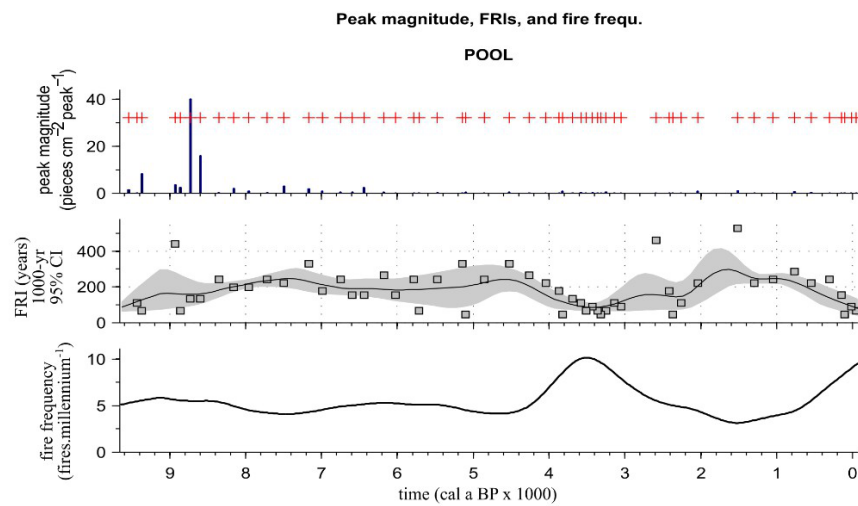


Lake Gauvin

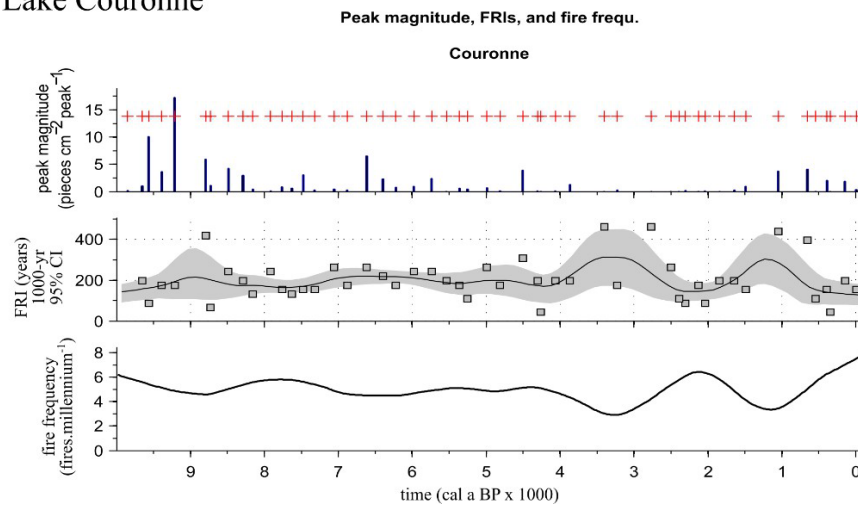


**ANNEXE G – CHARANALYSIS OUTPUTS FOR LAKE POOL AND LAKE COURONNE.
PEAK MAGNITUDE CORRESPONDS TO THE PEAK OF CHARCOAL
ACCUMULATION. THE RED CROSSES ARE FIRE EVENTS IDENTIFIED IN
THE CHARCOAL SERIES. A 200-YR SMOOTHING WINDOW WAS USED
FOR LAKE POOL AND FOR LAKE COURONNE TO OBTAIN A SIGNAL-TO-
NOISE INDEX > 3 (BROSSIER ET AL., 2014). FRI IS THE AVERAGE FIRE
RETURN INTERVAL OVER 1000-YR PERIODS. FIRE FREQUENCY
CORRESPONDS TO THE NUMBER OF FIRES PER MILLENNIUM**

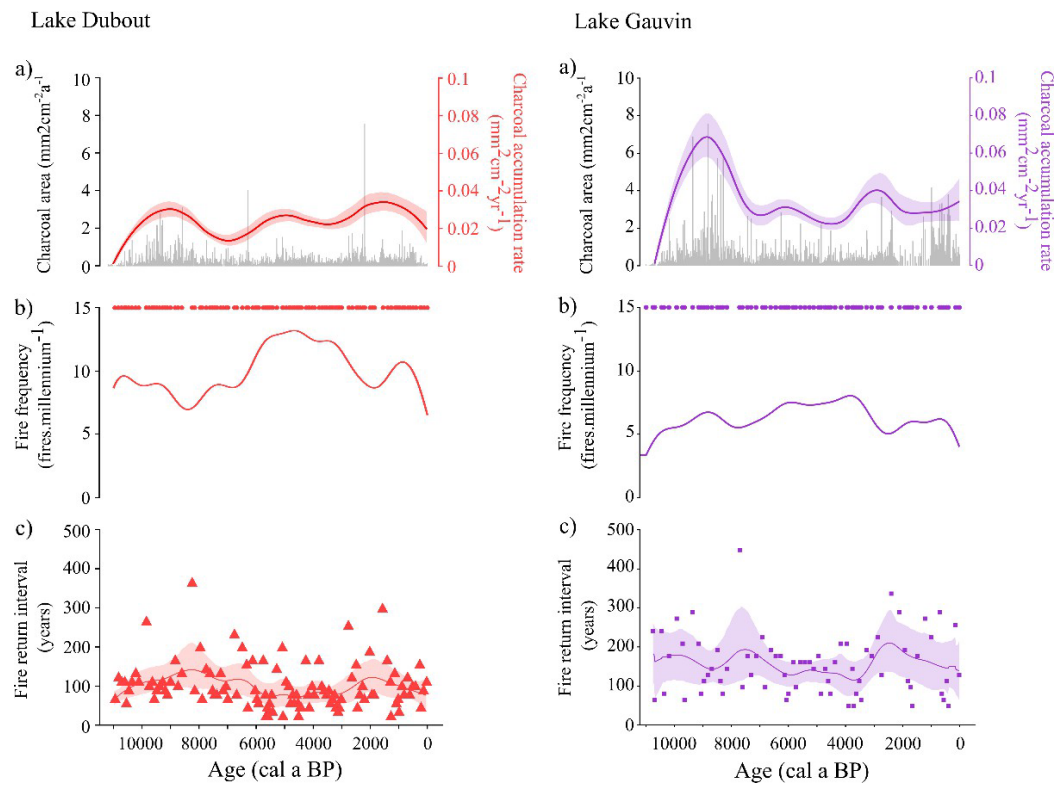
Lake Pool



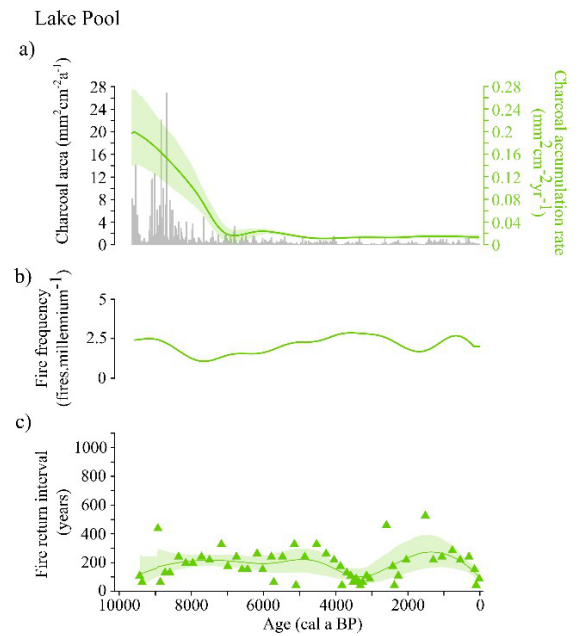
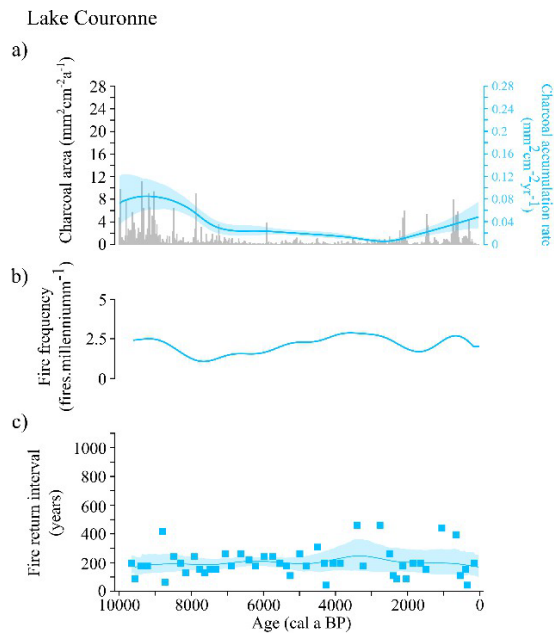
Lake Couronne



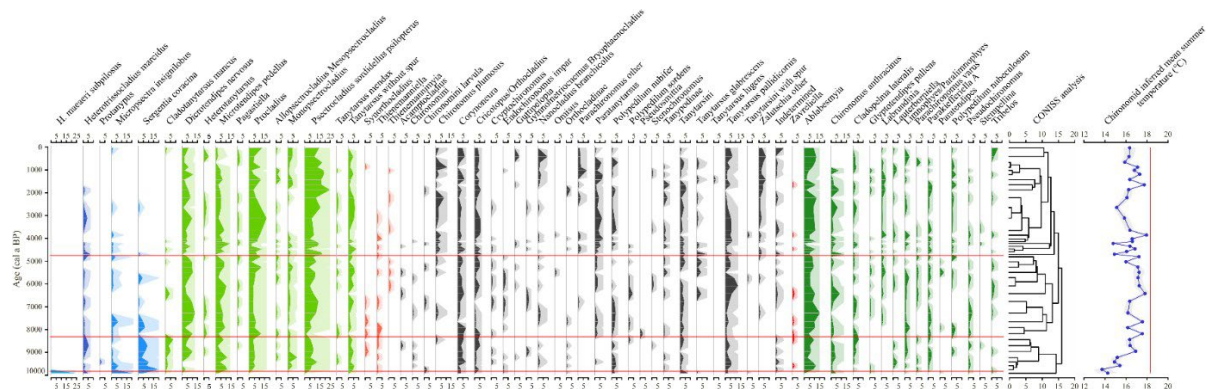
ANNEXE H – HOLOCENE VARIATIONS OF (A) CHARCOAL AREA (BARS) AND CHARCOAL ACCUMULATION RATE (LINE), (B) FIRE FREQUENCY, AND (C) FIRE RETURN INTERVAL FOR LAKE DUBOUT AND LAKE GAUVIN IN OPÉMICAN NATIONAL PARK



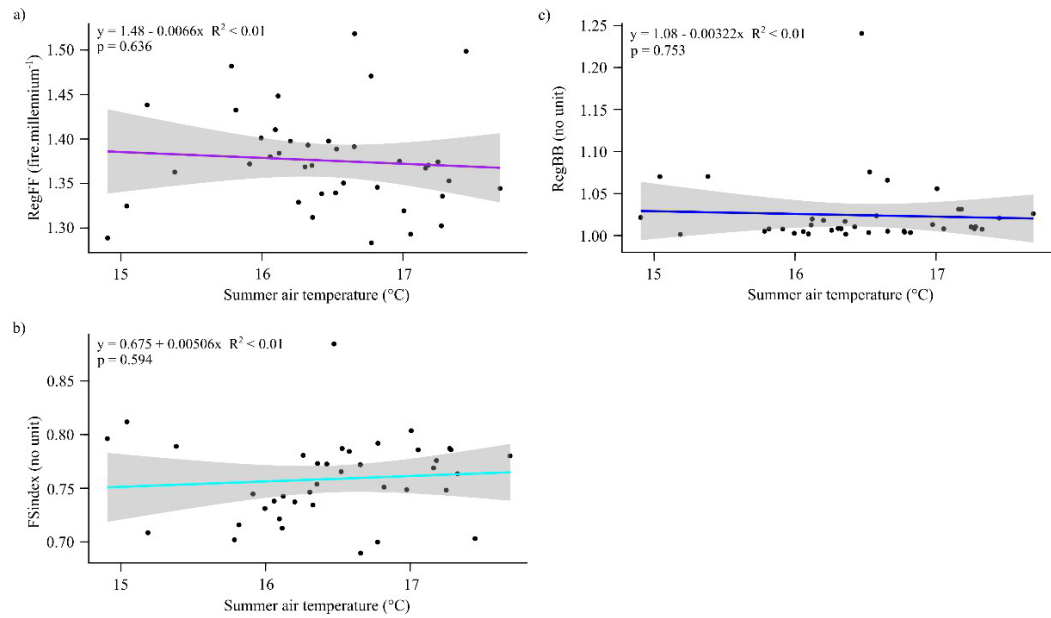
ANNEXE I – HOLOCENE VARIATIONS OF (A) CHARCOAL AREA (BARS) AND CHARCOAL ACCUMULATION RATE (LINE), (B) FIRE FREQUENCY, AND (C) FIRE RETURN INTERVAL FOR LAKE COURONNE AND LAKE POOL IN LA MAURICIE NATIONAL PARK



ANNEXE J – CHIRONOMID ASSEMBLAGES FOR LAKE COURONNE, LA MAURICIE NATIONAL PARK. ARCTIC/BOREAL/DEEP TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN DARK BLUE, ARTIC/DEEP TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN LIGHT BLUE. BOREAL/TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN LIGHT GREEN, AND TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN DARK GREEN. DEEP TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN RED, SHALLOW TEMPERATE SPECIES ARE SHOWN IN DARK RED AND OTHER UNCLASSIFIED SPECIES ARE SHOWN IN DARK GRAY. THE HORIZONTAL RED LINES SEPARATE DIFFERENT ZONES AS PER THE CONISS ANALYSIS. THE BLUE DOTS REPRESENT SUMMER AIR TEMPERATURE RECONSTRUCTIONS INFERRED FROM THE CHIRONOMID ASSEMBLAGES, AND THE BLUE LINE REPRESENTS THE TEMPERATURE SMOOTHED USING THE SPLINE METHOD. THE VERTICAL RED LINE REPRESENTS THE CURRENT AVERAGE SUMMER TEMPERATURE FOR THE MONTHS OF JUNE, JULY, AND AUGUST AS MEASURED AT METEOROLOGICAL STATIONS



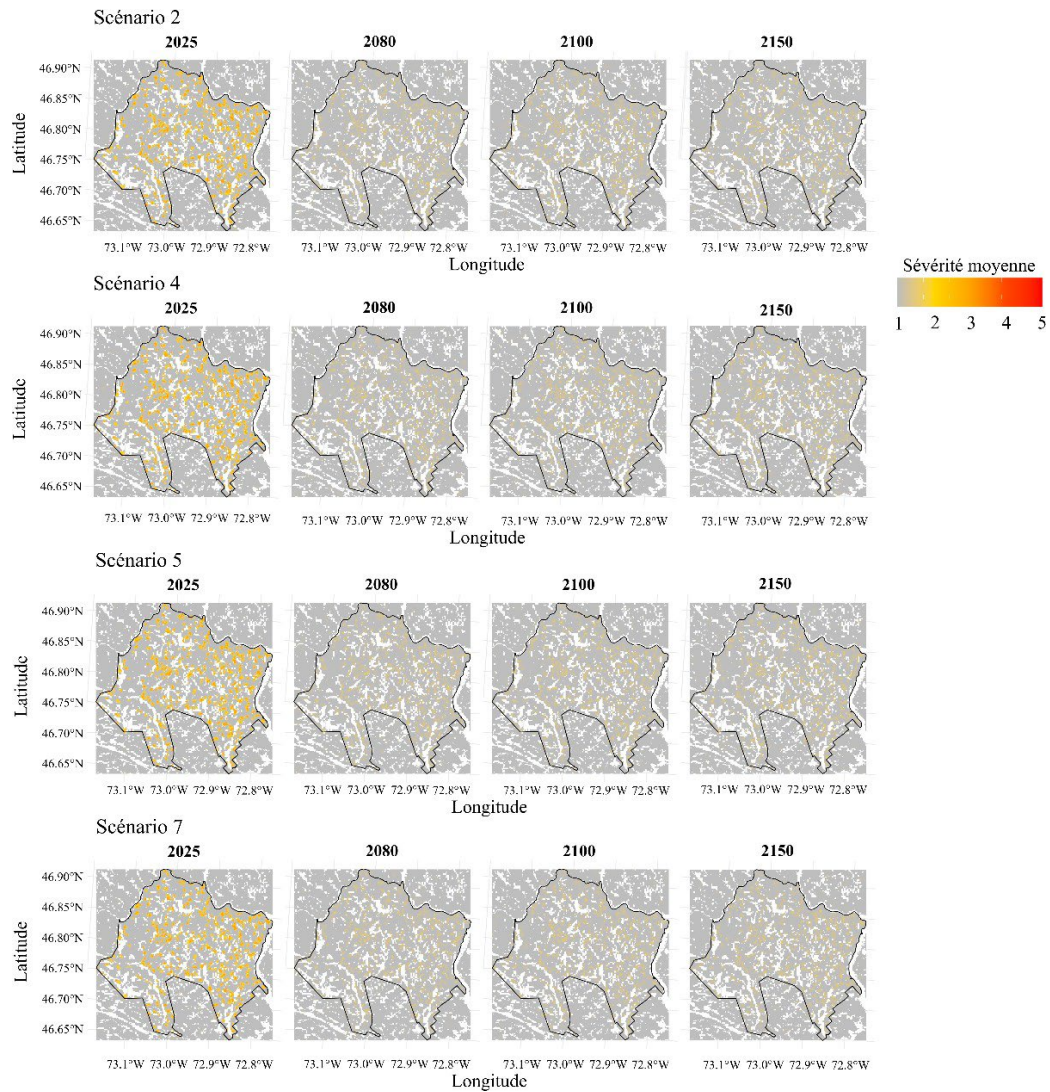
**ANNEXE K – LINEAR REGRESSIONS OF REGIONAL FIRE FREQUENCY (REGFF),
REGIONAL BIOMASS BURNED (REGBB), AND REGIONAL FIRE
SIZE/SEVERITY INDEX (FSINDEX) AGAINST SUMMER AIR TEMPERATURE
(JUNE-JULY-AUGUST) AT LA MAURICIE NATIONAL PARK FOR THE
PERIOD 9,600-0 CAL A BP**



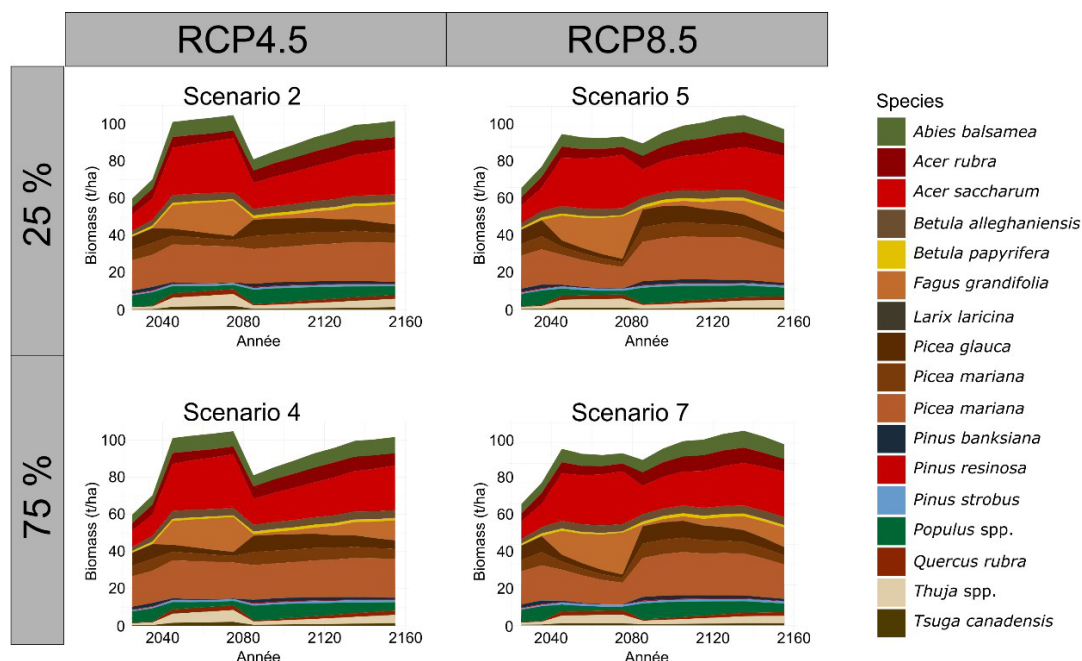
**ANNEXE L – DONNÉES D'ENTRÉE LANDIS-II POUR LES ESPÈCES FORESTIÈRES
SIMULÉES DANS LA ZONE D'ÉTUDE**

Species code	Species code	Longevity	Age at maturity	Shade tolerance	Fire tolerance	Effective seed dispersal (m)	Maximum seed dispersal (m)	Vegetative regeneration	Minimum resprouting age (years)	Maximum resprouting age (years)	Post-fire regeneration
<i>Abies balsamea</i>	ABIE. BAL	150	30	5	1	25	160	0	0	0	none
<i>Acer rubra</i>	ACER. RUB	150	10	3	2	100	200	0.5	10	100	resprout
<i>Acer saccharum</i>	ACER. SAH	300	40	5	2	100	200	0.1	10	60	resprout
<i>Betula alleghaniensis</i>	BETU. ALL	300	40	3	1	100	400	0.1	10	180	resprout
<i>Betula papyrifera</i>	BETU. PAP	150	20	2	1	200	5000	0.5	10	70	resprout
<i>Fagus grandifolia</i>	FAGU. GRA	250	40	5	1	30	3000	0.5	10	30	none
<i>Larix laricina</i>	LARI.L AR	150	40	1	1	50	200	0	0	0	none
<i>Picea glauca</i>	PICE. GLA	200	30	3	2	100	303	0	0	0	none
<i>Picea mariana</i>	PICE. MAR	200	30	4	2	80	200	0	0	0	serotiny
<i>Picea rubens</i>	PICE. RUB	300	30	4	1	100	303	0	0	0	none
<i>Pinus banksiana</i>	PINU. BAN	150	20	1	2	30	100	0	0	0	serotiny
<i>Pinus resinosa</i>	PINU. RES	200	40	2	3	12	275	0	0	0	none
<i>Pinus strobus</i>	PINU. STR	300	20	3	3	100	250	0	0	0	none
<i>Populus tremuloides</i>	POPU. TRE	150	20	1	2	1000	5000	0.9	10	150	resprout
<i>Quercus rubra</i>	QUER. RUB	250	30	3	3	30	3000	0.75	20	200	resprout
<i>Thuja</i> spp.	THUJ. SPP.A LL	300	30	5	1	45	60	0.1	10	60	none
<i>Tsuga canadensis</i>	TSUG. CAN	300	60	5	1	30	100	0	0	0	none

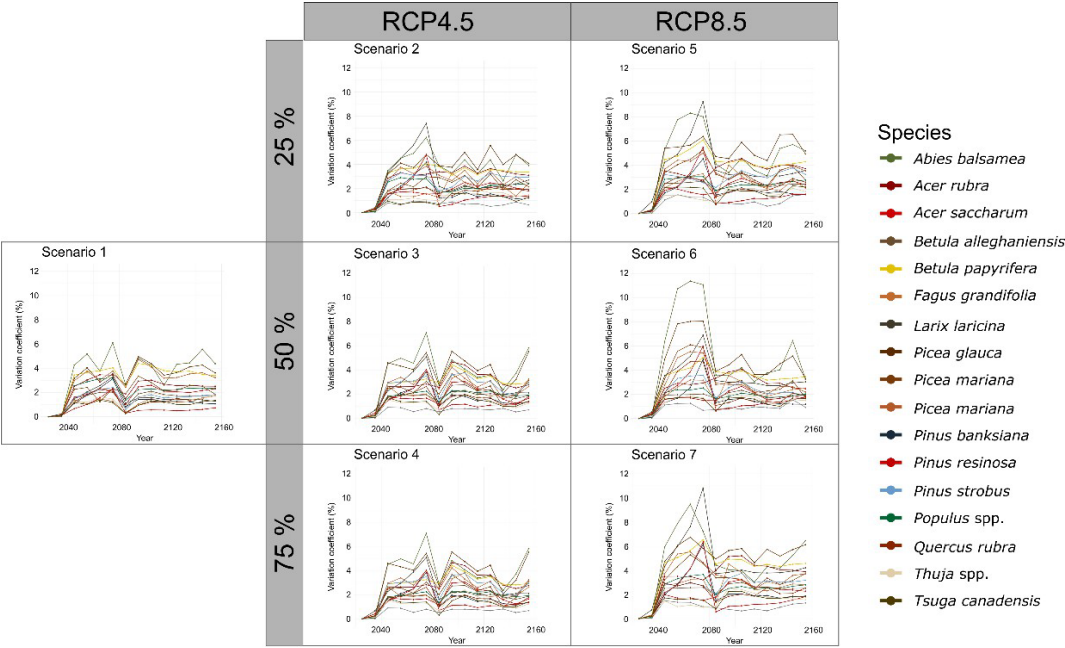
**ANNEXE M – ÉVOLUTION DE LA SÉVÉRITÉ DES FEUX DURANT LA PÉRIODE DE
SIMULATION ENTRE 2025 ET 2150 POUR LES SCÉNARIOS 2 ET 4
(CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES POUR RCP4.5) ET LES
SCÉNARIOS 5 ET 7 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES POUR RCP8.5)**



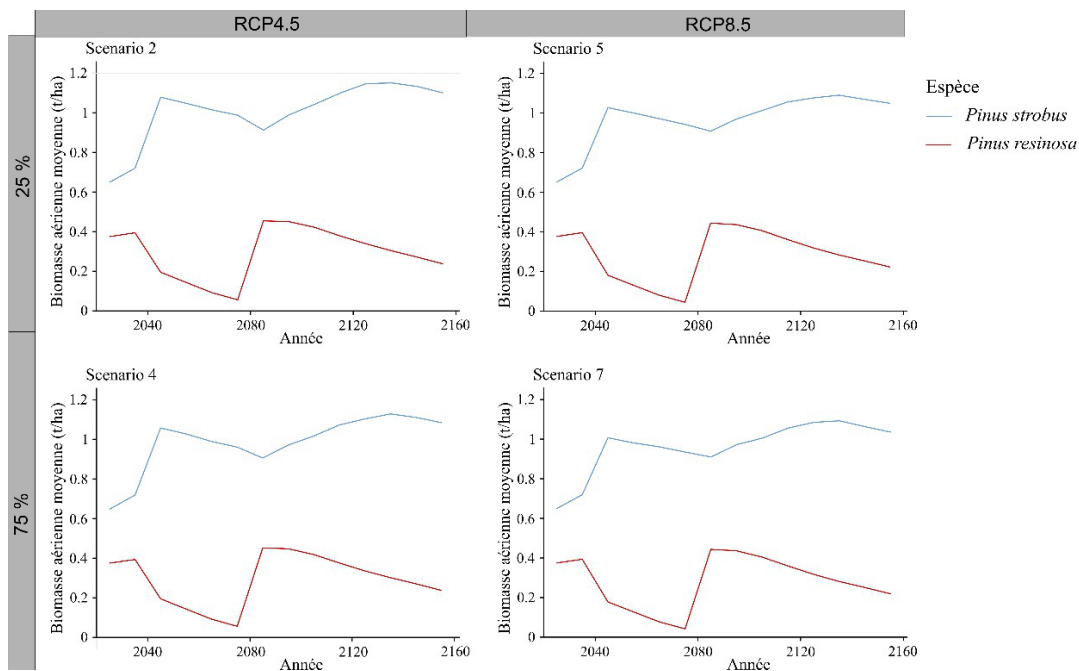
ANNEXE N – VARIATION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE MOYENNE DANS LE PARC NATIONAL DE LA MAURICIE POUR LA PÉRIODE DE 2025 À 2150 SELON LES SCÉNARIOS : 2 ET 4 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES POUR RCP4.5 ET RÉGIME DE FEU DE L'HOLOCÈNE) ET 5, ET 7 (CONDITIONS CLIMATIQUES SIMULÉES SOUS RCP8.5 ET RÉGIME DE FEU DE L'HOLOCÈNE)



ANNEXE O – COEFFICIENT DE VARIATION ENTRE LES 10 RÉPÉTITIONS POUR LA BIOMASSE DE CHAQUE ESPÈCE SIMULÉE POUR LA PÉRIODE 2025-2150 DES HUIT SCÉNARIOS



ANNEXE P – VARIATION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE MOYENNE DE *PINUS STROBUS* ET *PINUS RESINOSA* DANS LE PARC NATIONAL DE LA MAURICIE POUR LA PÉRIODE DE 2025 À 2150 SELON LES SCÉNARIOS 2, 4, 5 ET 7. LES BOITES GRISES EN HAUT REPRÉSENTENT LA PROJECTION CLIMATIQUE. LES BOITES GRISES À GAUCHE REPRÉSENTENT LE PERCENTILE DE LA SIMULATION CLIMATIQUE. LA LIGNE NOIRE CORRESPOND À LA LIMITE DU PNLM



LEXIQUE

Terme	Définition
Intervalle de feu	Temps écoulé entre deux feux successifs à un endroit précis (Gauthier et al., 2001)
Occurrence de feu	Nombre de feux ayant été allumé dans un territoire donné sur une période de temps donnée (Gauthier et al., 2001)
Sévérité de feu	Effet du feu sur les organismes vivants et profondeur à laquelle le feu pénètre la couche organique du sol (Gauthier et al., 2001)
Taille de feu	Superficie couverte par un événement de feu (Gauthier et al., 2001)
Thermophilisation	Processus par lequel le réchauffement climatique favorise les espèces adaptées aux climats chauds (espèces thermophiles) au détriment des espèces adaptées au froid (Brice et al., 2019)

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Abadir, E. R., Marschall, J. M., Dey, D. C., & Stambaugh, M. C. (2019). Historical fire regimes in red pine forests of the Adirondack Mountains, New York, USA. *Natural Areas Journal*, 39(2), 226-236. <https://doi.org/10.3375/043.039.0209>
- Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A., & Hegewisch, K. C. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific data*, 5(1), 1-12. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191>
- Abrams, M. D. (2001). Eastern White Pine Versatility in the Presettlement Forest. *BioScience*, 51(11), 967-979. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051%255B0967:EWPVIT%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051%255B0967:EWPVIT%255D2.0.CO;2)
- Ahlgren, C. E. (1974). Effects of Fires on Temperate Forests : North Central United States. In *Fire and Ecosystems* (p. 195). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-424255-5.50011-0>
- Ahlgren, C. E. (1976). Regeneration of red pine and white pine following wildfire and logging in northeastern Minnesota. *Journal of Forestry*, 74(3), 135-140. <https://doi.org/10.1093/jof/74.3.135>
- Alban, D. H., Prettyman, D. H., & Brand, G. J. (1987). *Growth patterns of red pine on fine-textured soils*. (p. 280). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. <https://doi.org/10.2737/nc-rp-280>
- Alexander, M. E., Mason, J. A., & Stocks, B. J. (1979). *Two and a half centuries of recorded forest fire history*. Environment Canada, Forestry Service.
- Ali, A. A., Asselin, H., Larouche, A. C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., & 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., Blarquez, O., Girardin, M. P., Hély, C., Tinquaut, F., El Guellab, A., Valsecchi, V., Terrier, A., Bremond, L., Genries, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2012). Control of the multimillennial wildfire size in boreal North America by spring climatic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(51), 20966-20970. <https://doi.org/10.1073/pnas.1203467109>
- Ali, A. A., Carcaillet, C., & 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, A. A., Higuera, P. E., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. (2009). Comparing fire-history interpretations based on area, number and estimated volume of macroscopic charcoal in lake sediments. *Quaternary Research*, 72(3), 462-468. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2009.07.002>
- Anand, M., Leithead, M., Silva, L. C. R., Wagner, C., Ashiq, M. W., Cecile, J., Drobyshev, I., Bergeron, Y., Das, A., & Bulger, C. (2013). The scientific value of the largest remaining old-growth red pine forests in North America. *Biodiversity and Conservation*, 22(8), 1847-1861. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0497-1>
- Anderegg, W. R. L., Trugman, A. T., Badgley, G., Konings, A. G., & Shaw, J. (2020). Divergent forest sensitivity to repeated extreme droughts. *Nature Climate Change*, 10(12), 1091-1095. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-00919-1>
- Anderson, T. W. (1995). Forest Changes in the Great Lakes Region at 5-7 ka BP. *Géographie Physique et Quaternaire*, 49(1), 99-116. <https://doi.org/10.7202/033032ar>
- Asselin, H., Payette, S., Fortin, M., & 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>
- Atkins, E. S. (1957). *Light measurement in a study of White Pine reproduction*. (Forest Research Division Technical Note No. 60; p. 19). Government of Canada, Department of Northern Affairs and National Resources, Forestry Branch. <https://ostrnrcan-dostnrcan.canada.ca/handle/1845/218243>
- Axford, Y., Briner, J. P., Cooke, C. A., Francis, D. R., Michelutti, N., Miller, G. H., Smol, J. P., Thomas, E. K., Wilson, C. R., & Wolfe, A. P. (2009). Recent changes in a remote Arctic lake are unique within the past 200,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(44), 18443-18446. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907094106>
- Bajolle, L., Larocque-Tobler, I., Gandouin, E., Lavoie, M., Bergeron, Y., & 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>
- Belcher, C. M., New, S. L., Santín, C., Doerr, S. H., Dewhirst, R. A., Grosvenor, M. J., & Hudspith, V. A. (2018). What Can Charcoal Reflectance Tell Us About Energy Release in Wildfires and the Properties of Pyrogenic Carbon? *Frontiers in Earth Science*, 6, 169. <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00169>

- Bennett, K. D. (1987). Holocene history of forest trees in southern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 65(9), 1792-1801. <https://doi.org/10.1139/b87-248>
- Bennett, K. D. (1996). Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist*, 132(1), 155-170. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04521.x>
- Benzie, J. W., North Central Forest Experiment Station (Saint Paul, Minn.), & Service, U. S. F. (1977). *Red Pine in the North Central States*. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. <https://books.google.fr/books?id=ix328iz0GNcC>
- Bergeron, Y., & Archambault, S. (1993). Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the « Little Ice Age ». *The Holocene*, 3(3), 255-259. <https://doi.org/10.1177/095968369300300307>
- Bergeron, Y., & Brisson, J. (1990). Fire Regime in Red Pine Stands at the Northern Limit of the Species' Range. *Ecology*, 71(4), 1352-1364. <https://doi.org/10.2307/1938272>
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C. R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, É., Leduc, A., Goff, H. L., Lesieur, D., & Logan, K. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests : Implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(11), 2737-2744. <https://doi.org/10.1139/x06-177>
- Bergeron, Y., & Flannigan, M. D. (1995). Predicting the effects of climate change on fire frequency in the southeastern Canadian boreal forest. *Water, Air and Soil Pollution*, 82, 437-444. <https://doi.org/10.1007/BF01182853>
- Bergeron, Y., & Gagnon, D. (1987). Age structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) at its northern limit in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(2), 129-137. <https://doi.org/10.1139/x87-024>
- Berkes, F., & Davidson-Hunt, I. J. (2006). Biodiversity, traditional management systems, and cultural landscapes : Examples from the boreal forest of Canada. *International Social Science Journal*, 58(187), 35-47. <https://doi.org/10.1111/j.1468-2451.2006.00605.x>
- Bérubé Tellier, A., Drevnick, P. E., & Bertolo, A. (2016). Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) extinction in small boreal lakes revealed by ehippia pigmentation : A preliminary analysis. *Advances in Oceanography and Limnology*, 7(2). <https://doi.org/10.4081/aiol.2016.6215>

- Bhatti, J., Lal, R., Apps, M. J., & Price, M. A. (Éds.). (2005). *Climate Change and Managed Ecosystems* (1st ed.). CRC Press.
<https://doi.org/10.1201/9781420037791>
- Bird, M. I., Ascough, P. L., Young, I. M., Wood, C. V., & Scott, A. C. (2008). X-ray microtomographic imaging of charcoal. *Journal of Archaeological Science*, 35(10), 2698-2706. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.04.018>
- Birks, H. J. B. (2011). Strengths and Weaknesses of Quantitative Climate Reconstructions Based on Late-Quaternary Biological Proxies. *The Open Ecology Journal*, 3(1), 68-110.
<https://doi.org/10.2174/1874213001003020068>
- Birks, H. J. B. (2019). Contributions of Quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology & Diversity*, 12(3-4), 189-385.
<https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1646831>
- Blaauw, M., Christen, C., J. Andres, AquinoLopez, M. A., Vazquez, J. E., Gonzalez, O. M., Belding, T., Theiler, J., Gough, B., & Karney, C. (2025). *Age-Depth Modelling using Bayesian Statistics* (Version 3.5.2) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/rbacon/rbacon.pdf>
- Blaauw, M., & Christen, J. A. (2011). Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*, 6(3).
<https://doi.org/10.1214/11-BA618>
- Blache, M., Ali, A. A., Gaboriau, D. M., Joannin, S., Jean-Sepet, M., Girardin, M. P., Bergeron, Y., & Asselin, H. (2025). Fire-controlled variations in abundance of white pine and red pine in Quebec's northern temperate forest during the Holocene : Implications for fire management. *The Holocene*, 36(1), 28-36.
<https://doi.org/10.1177/09596836251378033>
- Blais, J. M., France, R. L., Kimpe, L. E., & Cornett, R. J. (1998). Climatic changes in northwestern Ontario have had a greater effect on erosion and sediment accumulation than logging and fire : Evidence from 210Pb chronology in lake sediments. *Biogeochemistry*, 43(3), 235-252.
<https://doi.org/10.1023/A:1006065109925>
- Blarquez, O., Ali, A. A., Girardin, M. P., Grondin, P., Fréchette, B., Bergeron, Y., & Hély, C. (2015). Regional paleofire regimes affected by non-uniform climate, vegetation and human drivers. *Scientific Reports*, 5(1), 13356.
<https://doi.org/10.1038/srep13356>
- Blarquez, O., Girardin, M. P., Leys, B., Ali, A. A., Aleman, J. C., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. (2013). Paleofire reconstruction based on an ensemble-member strategy applied to sedimentary charcoal. *Geophysical Research Letters*, 40(11), 2667-2672. <https://doi.org/10.1002/grl.50504>

- Blarquez, O., Talbot, J., Paillard, J., Lapointe-Elmrabti, L., Pelletier, N., & Gates St-Pierre, C. (2018). Late Holocene influence of societies on the fire regime in southern Québec temperate forests. *Quaternary Science Reviews*, 180, 63-74. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.11.022>
- Blarquez, O., Vannière, B., Marlon, J. R., Daniau, A.-L., Power, M. J., Brewer, S., & Bartlein, P. J. (2014). paleofire : An R package to analyse sedimentary charcoal records from the Global Charcoal Database to reconstruct past biomass burning. *Computers & Geosciences*, 72, 255-261. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2014.07.020>
- Boisvenue, C., & Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12(5), 862-882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
- Boisvert-Marsh, L., Périé, C., & De Blois, S. (2014). Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes. *Ecosphere*, 5(7), 1-33. <https://doi.org/10.1890/ES14-00111.1>
- Bouchard, M., Aquilué, N., Périé, C., & Lambert, M.-C. (2019). Tree species persistence under warming conditions : A key driver of forest response to climate change. *Forest Ecology and Management*, 442, 96-104. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.040>
- Bouchard, M., Boucher, Y., Belleau, A., & Boulanger, Y. (2015). *Modélisation de la variabilité naturelle de la structure d'âge des forêts du Québec*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière.
- Boulanger, Y., Pascual, J., Bouchard, M., D'Orangeville, L., Périé, C., & Girardin, M. P. (2022). Multi-model projections of tree species performance in Quebec, Canada under future climate change. *Global Change Biology*, 28(5), 1884-1902. <https://doi.org/10.1111/gcb.16014>
- Boulanger, Y., & Pascual Puigdevall, J. (2021). Boreal forests will be more severely affected by projected anthropogenic climate forcing than mixedwood and northern hardwood forests in eastern Canada. *Landscape Ecology*, 36(6), 1725-1740. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01241-7>
- Boulet, B., & Jean, P. (2013). Le pin rouge. In Ministère Des Ressources Naturelles, *Le guide sylvicole du Québec : Les fondements biologiques de la sylviculture* (PUBLICATIONS DU QUÉBEC, Vol. 1, p. 1044). Publications du Québec: Québec, QC, Canada.
- Braadbaart, F., & Poole, I. (2008). Morphological, chemical and physical changes during charcoalification of wood and its relevance to archaeological contexts. *Journal of Archaeological Science*, 35(9), 2434-2445. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2008.03.016>

- Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D., & Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone : Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207-226. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0040>
- Brice, M., Cazelles, K., Legendre, P., & Fortin, M. (2019). Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate–boreal ecotone. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11), 1668-1681. <https://doi.org/10.1111/geb.12971>
- Brisson, J., & Bouchard, A. (2003). In the past two centuries, human activities have caused major changes in the tree species composition of southern Québec, Canada. *Écoscience*, 10(2), 236-246. <https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682771>
- Brooks, S. J., Langdon, P. G., & Heiri, O. (2007). Association, QR The identification and use of Palaeartic Chironomidae larvae in palaeoecology. *Quaternary Research Association*, (10), i-vi.
- Brossier, B., Oris, F., Finsinger, W., Asselin, H., Bergeron, Y., & Ali, A. A. (2014). Using tree-ring records to calibrate peak detection in fire reconstructions based on sedimentary charcoal records. *The Holocene*, 24(6), 635-645. <https://doi.org/10.1177/0959683614526902>
- Brown, J. K., & Smith, J. K. (2000). *Wildland fire in ecosystems : Effects of fire on flora*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. <https://doi.org/10.2737/rmrs-gtr-42-v2>
- Brown, M. (2009). *Low-intensity Fire in Eastern White Pine A Supporting Role in Understory Diversity*. (52).
- Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., Jones, C., ... Péan, C. (avec Lee, H.). (2023). *IPCC, 2023 : Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland*. (First). Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Canadian Forest Service. (2021). *Canadian National Fire Database – Agency Fire Data (CNFDB)* [National fire database]. Natural Resources Canada. <https://cwfis.cfs.nrcan.gc.ca/ha/nfdb>

- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. H., Fréchette, B., Gauthier, S., & 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?: *Holocene* fire frequency changes in Canadian boreal forests. *Journal of Ecology*, 89(6), 930-946. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00614.x>
- Carcaillet, C., Bouvier, M., Fréchette, B., Larouche, A. C., & Richard, P. J. H. (2001). Comparison of pollen-slide and sieving methods in lacustrine charcoal analyses for local and regional fire history. *The Holocene*, 11(4), 467-476. <https://doi.org/10.1191/095968301678302904>
- Carcaillet, C., & Richard, P. J. H. (2000). *Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada*. 16(7), 549-559. <https://doi.org/10.1007/s003820000062>
- Carcaillet, C., Richard, P. J. H., Bergeron, Y., Fréchette, B., & Ali, A. A. (2010). Resilience of the boreal forest in response to Holocene fire-frequency changes assessed by pollen diversity and population dynamics. *International Journal of Wildland Fire*, 19(8), 1026-1039. <https://doi.org/10.1071/WF09097>
- Carleton, T. J., Maycock, P. F., Arnup, R., & Gordon, A. M. (1996). *In situ* regeneration of *Pinus strobus* and *P. resinosa* in the Great Lakes forest communities of Canada. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 431-444. <https://doi.org/10.2307/3236287>
- Chabot, M., Blanchet, P., Drapeau, P., Fortin, J., Gauthier, S., Imbeau, L., Lacasse, G., Lemaire, G., Nappi, A., Quenneville, R., & others. (2009). Le feu en milieu forestier. *Manuel de Foresterie*. (Ed. PU Laval) pp, 1037-1090.
- Chaput, M. A., & Gajewski, K. (2018). Relative pollen productivity estimates and changes in Holocene vegetation cover in the deciduous forest of southeastern Quebec, Canada. *Botany*, 96(5), 299-317. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0193>
- Chaste, E., Girardin, M. P., Kaplan, J. O., Bergeron, Y., & Hély, C. (2019). Increases in heat-induced tree mortality could drive reductions of biomass resources in Canada's managed boreal forest. *Landscape Ecology*, 34(2), 403-426. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00780-4>
- Chevalier, M., Davis, B. A. S., Heiri, O., Seppä, H., Chase, B. M., Gajewski, K., Lacourse, T., Telford, R. J., Finsinger, W., Guiot, J., Köhl, N., Maezumi, S. Y., Tipton, J. R., Carter, V. A., Brüssel, T., Phelps, L. N., Dawson, A., Zanon, M., Vallé, F., ... Kupriyanov, D. (2020). Pollen-based climate reconstruction techniques for late Quaternary studies. *Earth-Science Reviews*, 210, 103384. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103384>

- Cholet, C., Houle, D., Sylvain, J.-D., Doyon, F., & Maheu, A. (2022). Climate Change Increases the Severity and Duration of Soil Water Stress in the Temperate Forest of Eastern North America. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 879382. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.879382>
- Clifford, J., & Castonguay, S. (2022). British ghost acres and environmental changes in the Laurentian forest during the nineteenth century. *Journal of Historical Geography*, 78, 126-138. <https://doi.org/10.1016/j.jhg.2022.05.002>
- Cloutier, M., Boisclair, J., Dignard, N., Pomerleau, R., Tessier, I., & Thibault, A. (2011). *Projet de parc national d'Opémican : État des connaissances* (p. 187). Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs (MDDEP), Direction du patrimoine écologique et des parcs.
- Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A. F., & Krebs, P. (2009). Reconstructing past fire regimes : Methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Science Reviews*, 28(5-6), 555-576. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.11.005>
- Cook, B. I., Ault, T. R., & Smerdon, J. E. (2015). Unprecedented 21st century drought risk in the American Southwest and Central Plains. *Science Advances*, 1(1), e1400082. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400082>
- Cook, D. B., Smith, R. H., & Stone, E. L. (1952). The Natural Distribution of Red Pine in New York. *Ecology*, 33(4), 500-512. <https://doi.org/10.2307/1931524>
- Couillard, P.-L., Bouchard, M., Laflamme, J., & Hébert, F. (2022). Zonage des régimes de feux du Québec méridional. *Mémoire de recherche forestière*, 189.
- Couillard, P.-L., Payette, S., Lavoie, M., & Frégeau, M. (2021). Precarious resilience of the boreal forest of eastern North America during the Holocene. *Forest Ecology and Management*, 485, 118954. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118954>
- Cyr, D., Gauthier, S., & 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>
- Danneayrolles, V., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2016). Pre-industrial landscape composition patterns and post-industrial changes at the temperate-boreal forest interface in western Quebec, Canada. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 470-481. <https://doi.org/10.1111/jvs.12373>

- Davis, M. B. (2000). Palynology after Y2K—understanding the source area of pollen in sediments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 28(1), 1-18. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.28.1.1>
- De Lafontaine, G., Napier, J. D., Petit, R. J., & Hu, F. S. (2018). Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*, 99(7), 1530-1546. <https://doi.org/10.1002/ecy.2382>
- Deevey, E. S. J. (1965). Sampling lake sediments by use of the Livingstone sampler. *Handbook of paleontological techniques*. Freeman, 521-529.
- Després, T., Asselin, H., Doyon, F., & Bergeron, Y. (2014). Structural and Spatial Characteristics of Old-Growth Temperate Deciduous Forests at Their Northern Distribution Limit. *Forest Science*, 60(5), 871-880. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-105>
- Djamali, M., & 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>
- Drever, C. R., Bergeron, Y., Drever, M. C., Flannigan, M., Logan, T., & Messier, C. (2009). Effects of climate on occurrence and size of large fires in a northern hardwood landscape : Historical trends, forecasts, and implications for climate change in Témiscamingue, Québec. *Applied Vegetation Science*, 12(3), 261-272. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01035.x>
- Drever, C. R., Drever, M. C., Messier, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. (2008). Fire and the relative roles of weather, climate and landscape characteristics in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Canada. *Journal of Vegetation Science*, 19(1), 57-66. <https://doi.org/10.3170/2007-8-18313>
- Drever, C. R., Messier, C., Bergeron, Y., & Doyon, F. (2006). Fire and canopy species composition in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Témiscamingue, Québec. *Forest Ecology and Management*, 231(1-3), 27-37. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.039>
- Drobyshev, I., Bergeron, Y., Girardin, M. P., Gauthier, S., Ols, C., & Ojal, J. (2017). Strong Gradients in Forest Sensitivity to Climate Change Revealed by Dynamics of Forest Fire Cycles in the Post Little Ice Age Era : Forest Fires in Post LIA Era. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(10), 2605-2616. <https://doi.org/10.1002/2017JG003826>
- Dyke, A. S. (2007). Late Quaternary Vegetation History of Northern North America Based on Pollen, Macrofossil, and Faunal Remains. *Géographie Physique et Quaternaire*, 59(2), 211-262. <https://doi.org/10.7202/014755ar>

- Eggermont, H., & Heiri, O. (2012). The chironomid-temperature relationship : Expression in nature and palaeoenvironmental implications. *Biological Reviews*, 87(2), 430-456. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00206.x>
- Engelmark, O., Bergeron, Y., & Flannigan, M. D. (2000). Age Structure of Eastern White Pine, *Pinus strobus* L., at its Northern Distribution Limit in Quebec. *Canadian Field-Naturalist*, 114(4), 601-604.
- Engstrom, F. B., & Mann, D. H. (1991). Fire ecology of red pine (*Pinus resinosa*) in northern Vermont, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(6), 882-889. <https://doi.org/10.1139/x91-123>
- Environment Canada. (2024). *Normales climatiques du Québec 1981-2010*. Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs. <https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/sommaire.asp?cle=7018000>
- Environnement and Changement climatique, Canada. (2018). *Outil d'extraction de données climatiques—Scénarios basés sur des modèles climatiques globaux*. Gouvernement du Canada. <https://changements-climatiques.canada.ca/donnees-climatiques/#/simulations-cmip5>
- Epler, J. H., & Ekrem, T. (2013). 10. The larvae of Holarctic Chironominae (Diptera : Chironomidae)—Keys and diagnoses. In T. Andersen, P. S. Cranston, & J. H. Epler (Éds.), *The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic region. — Keys and diagnoses* (Vol. 66, p. 387-556). Scandinavian Entomology.
- Faegri, K., Iversen, J., Kaland, P. E., & Krzywinski, K. (1989). *Textbook of Pollen Analysis: IV*. Wiley. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19930670810>
- Farrar, J. L. (1996). *Les arbres du Canada* (Approvisionnement et Services Canada). Les Editions Fides et Service canadien de Ressources naturelles Canada. (Édition originale Les Editions Fides)
- Fisichelli, N. A., Frelich, L. E., & Reich, P. B. (2014). Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures. *Ecography*, 37(2), 152-161. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00197.x>
- Flannigan, M. D. (1993). Fire Regime and the Abundance of Red Pine. *International Journal of Wildland Fire*, 3(4), 241. <https://doi.org/10.1071/WF9930241>
- Flannigan, M. D., Logan, K. A., Amiro, B. D., Skinner, W. R., & Stocks, B. J. (2005). Future Area Burned in Canada. *Climatic Change*, 72(1), 1-16. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-5935-y>

- Flannigan, M. D., Stocks, B. J., & Wotton, B. M. (2000). Climate change and forest fires. *Science of The Total Environment*, 262(3), 221-229. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00524-6](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00524-6)
- Flannigan, M. D., Stocks, B., Turetsky, M., & Wotton, M. (2009). Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest. *Global Change Biology*, 15(3), 549-560. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01660.x>
- Flannigan, M. D., & Woodward, F. I. (1994). Red pine abundance : Current climatic control and responses to future warming. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(6), 1166-1175. <https://doi.org/10.1139/x94-154>
- Fortin, M.-C., Medeiros, A. S., Gajewski, K., Barley, E. M., Larocque-Tobler, I., Porinchu, D. F., & Wilson, S. E. (2015). Chironomid-environment relations in northern North America. *Journal of Paleolimnology*, 54(2), 223-237. <https://doi.org/10.1007/s10933-015-9848-0>
- Franklin, J. F., Lindenmayer, D., MacMahon, J. A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D. A., Waide, R., & Foster, D. (2000). Threads of Continuity. *Conservation in Practice*, 1(1), 8-17. <https://doi.org/10.1111/j.1526-4629.2000.tb00155.x>
- Fréchette, B., Richard, P. J. H., & Grondin, P. (2018). *Histoire postglaciaire de la végétation et du climat des pessières et des sapinières d l'ouest du Québec*. Direction de la recherche forestière, Forêts, Faune et Parcs Québec.
- Frelich, L. E. (1992). The relationship of natural disturbances to white pine stand development. In M. S. Baughman & R. A. Stine, *White pine symposium proceedings : History, ecology, policy and management*. (p. 202). Minnesota Extension Service, University of Minnesota. https://books.google.ca/books?id=R_UHCQf4IPsC
- Frelich, L. E. (1995). *Old forest in the Lake States today and before European settlement*.
- Frelich, L. E. (2002a). Disturbance, stand development, and successional trajectories. In *Forest Dynamics and Disturbance Regimes : Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests* (1^{re} éd., p. 90-23). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542046.005>
- Frelich, L. E. (2002b). *Forest Dynamics and Disturbance Regimes : Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests* (1^{re} éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511542046>

- Frelich, L. E. (2002c). The forest setting. In *Forest Dynamics and Disturbance Regimes : Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests* (1^{re} éd., p. 1-14). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511542046.002>
- Fuller, J. L. (1997). Holocene forest dynamics in southern Ontario, Canada : Fine-resolution pollen data. *Canadian Journal of Botany*, 75(10), 1714-1727.
<https://doi.org/10.1139/b97-886>
- Gagnon, S. (2024). *Impact de la sévérité de brûlage sur la régénération naturelle de pin blanc et de pin rouge* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue]. Depositum. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/1600>
- Garralla, S., & Gajewski, K. (1992). Holocene vegetation history of the boreal forest near Chibougamau, central Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 70(7), 1364-1368. <https://doi.org/10.1139/b92-171>
- Gauthier, S., Leduc, A., & Harvey, B. (2001). Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *LE NATURALISTE CANADIEN*, 125(3).
- Gavin, D. G., Hallett, D. J., Hu, F. S., Lertzman, K. P., Prichard, S. J., Brown, K. J., Lynch, J. A., Bartlein, P., & Peterson, D. L. (2007). Forest fire and climate change in western North America : Insights from sediment charcoal records. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(9), 499-506.
<https://doi.org/10.1890/060161>
- Gavin, D. G., Hu, F. S., Lertzman, K., & Corbett, P. (2006). Weak climatic control of stand-scale fire history during the late Holocene. *Ecology*, 87(7), 1722-1732.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87%255B1722:WCCOSF%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87%255B1722:WCCOSF%255D2.0.CO;2)
- Genries, A., Finsinger, W., Asnong, H., Bergeron, Y., Carcaillet, C., Garneau, M., Hély, C., & 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>
- Gilbert, B. S. (1978). *Growth and development of white pine (Pinus strobus L.) at Lake Temagami* [PhD Thesis]. University of Toronto.
- Gilles-Nicoletti, M., Bergeron, Y., Fenton, N. J., Splawinski, T. B., & Bélanger-Lavallée, P. (2025). Eastern white pine and red pine forest regeneration following secondary disturbance. *Forest Ecology and Management*, 593, 122864. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122864>

- Girardin, M. P., Portier, J., Remy, C. C., Ali, A. A., Paillard, J., Blarquez, O., Asselin, H., Gauthier, S., Grondin, P., & Bergeron, Y. (2019). Coherent signature of warming-induced extreme sub-continental boreal wildfire activity 4800 and 1100 years BP. *Environmental Research Letters*, 14(12), 124042. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab59c9>
- Glew, JohnR. (1991). Miniature gravity corer for recovering short sediment cores. *Journal of Paleolimnology*, 5(3), 285-287. <https://doi.org/10.1007/BF00200351>
- Goldblum, D., & Rigg, L. S. (2005). Tree growth response to climate change at the deciduousboreal forest ecotone, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(11), 2709-2718. <https://doi.org/10.1139/x05-185>
- Gosselin, J. (2014). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 3c – Hautes collines du Bas-Saint-Maurice* (Ministère des Ressources naturelles, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations). <https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/inventaire/guide-ecologique-3c.pdf>
- Gottardini, E., Cristofolini, F., Cristofori, A., Vannini, A., & Ferretti, M. (2009). Sampling bias and sampling errors in pollen counting in aerobiological monitoring in Italy. *Journal of Environmental Monitoring*, 11(4), 751-755. <https://doi.org/10.1039/b818162b>
- Gouvernement du Canada. (2025a). *Normales et moyennes climatiques de 1981-2010*. Gouvernement du Canada. Normales climatiques canadiennes. https://climate.weather.gc.ca/climate_normals/index_e.html
- Gouvernement du Canada. (2025b). *Rapport de données mensuelles—Climat—Environnement et Changement climatique Canada*. https://climat.meteo.gc.ca/historical_data/search_historic_data_f.html
- Gouvernement du Québec. (2025a). *Pin blanc* [Outil de comparaison des essences]. Gouvernement du Québec. Le Guide Sylvicole du Québec : outil de comparaison des essences. <https://comparaisondesessences.forets.gouv.qc.ca/arbre.php?id=12>
- Gouvernement du Québec. (2025b). *Pin rouge* [Outil de comparaison des essences]. Gouvernement du Québec. Le Guide Sylvicole du Québec : outil de comparaison des essences. <https://comparaisondesessences.forets.gouv.qc.ca/arbre.php?id=13>
- Grenier, J. D., Bergeron, Y., Kneeshaw, D., & Gauthier, S. (2005). Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Timiskaming, Quebec, Canada.pdf. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(3), 656-666.

- 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)
- Grondin, P., Noël, J., & Hotte, D. (2007). *Atlas des unités homogènes du Québec méridional selon la végétation et ses variables explicatives*. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction de la recherche forestière.
- Gustafson, E. J., Zollner, P. A., Sturtevant, B. R., He, H. S., & Mladenoff, J. (2004). Influence of forest management alternatives and land type on susceptibility to fire in northern Wisconsin, USA. *Landscape Ecology*, 19(3), 327-341. <https://doi.org/10.1023/b:land.0000030431.12912.7f>
- Halsall, K. M., Ellingsen, V. M., Asplund, J., Bradshaw, R. H., & Ohlson, M. (2018). Fossil charcoal quantification using manual and image analysis approaches. *The Holocene*, 28(8), 1345-1353. <https://doi.org/10.1177/0959683618771488>
- Hauser, A. S. (2008). *Pinus resinosa*. In *Fire Effects Information System*, [Online] (U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station). Fire Sciences Laboratory. <http://www.fs.usda.gov/database/feis/>
- He, H. S., & Mladenoff, D. J. (1999). Spatially explicit and stochastic simulation of forest-landscape fire disturbance and succession. *Ecology*, 80(1), 81-99. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080%255B0081:SEASSO%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080%255B0081:SEASSO%255D2.0.CO;2)
- Hébert, C., Domaine, É., & Bélanger, L. (2020). Prescribed Burning to Restore Eastern White Pine Forests of La Mauricie National Park of Canada. In A. Naqiyuddin Bakar & M. Nazip Suratman (Éds.), *Protected Areas, National Parks and Sustainable Future*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.86224>
- Heinselman, M. L. (1973). Fire in the Virgin Forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, 3(3), 329-382. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(73\)90003-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(73)90003-3)
- Heiri, O., & Lotter, A. F. (2010). How does taxonomic resolution affect chironomid-based temperature reconstruction? *Journal of Paleolimnology*, 44(2), 589-601. <https://doi.org/10.1007/s10933-010-9439-z>
- Hély, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. D. (2000). Effects of stand composition on fire hazard in mixed-wood Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 813-824. <https://doi.org/10.2307/3236551>

- Hély, C., Flannigan, M., Bergeron, Y., & McRae, D. (2001). Role of vegetation and weather on fire behavior in the Canadian mixedwood boreal forest using two fire behavior prediction systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 430-441. <https://doi.org/10.1139/x00-192>
- Hennebelle, A., Aleman, J. C., Ali, A. A., Bergeron, Y., Carcaillet, C., Grondin, P., Landry, J., & Blarquez, O. (2020). The reconstruction of burned area and fire severity using charcoal from boreal lake sediments. *The Holocene*, 30(10), 1400-1409. <https://doi.org/10.1177/0959683620932979>
- Hibbs, D. E. (1982). White pine in the transition hardwood forest. *Canadian Journal of Botany*, 60(10), 2046-2053. <https://doi.org/10.1139/b82-252>
- Hicks, S., & Hyvärinen, H. (1999). Pollen influx values measured in different sedimentary environments and their palaeoecological implications. *Grana*, 38(4), 228-242. <https://doi.org/10.1080/001731300750044618>
- Higuera, P. (2009). CharAnalysis 0.9 : Diagnostic and analytical tools for sediment-charcoal analysis. *Montana State University, University of Illinois: Bozeman, MT, USA*, 27.
- Higuera, P., Peters, M., Brubaker, L., & Gavin, D. (2007). Understanding the origin and analysis of sediment-charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews*, 26(13-14), 1790-1809. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.03.010>
- Hijmans, R. J. (2025). *raster : Geographic Data Analysis and Modeling*. <https://rspatial.org/raster>
- Holla, T. A., & Knowles, P. (1988). Age structure analysis of a virgin white pine, *Pinus strobus*, population. *Canadian field-naturalist*. Ottawa ON, 102(2), 221-226. <https://doi.org/10.5962/p.356547>
- Horton, K. W., & Bedell, G. H. (1960). *White and Red Pine ecology, silviculture and management*. (Technical Notes No. 88; 22). Forest Research Division, Forestry Branch, Canada.
- Hotchkiss, S. C., Calcote, R., & Lynch, E. A. (2007). Response of vegetation and fire to Little Ice Age climate change : Regional continuity and landscape heterogeneity. *Landscape Ecology*, 22(Suppl 1), 25-41. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9133-3>

- Houle, D., Bouffard, A., Duchesne, L., Logan, T., & Harvey, R. (2012). Projections of Future Soil Temperature and Water Content for Three Southern Quebec Forested Sites. *Journal of Climate*, 25(21), 7690-7701. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00440.1>
- Jensen, K., Lynch, E. A., Calcote, R., & Hotchkiss, S. C. (2007). Interpretation of charcoal morphotypes in sediments from Ferry Lake, Wisconsin, USA : Do different plant fuel sources produce distinctive charcoal morphotypes? *The Holocene*, 17(7), 907-915. <https://doi.org/10.1177/0959683607082405>
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Jørgensen, S. (1967). A METHOD OF ABSOLUTE POLLEN COUNTING. *New Phytologist*, 66(3), 489-493. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1967.tb06028.x>
- Juggins, S. (2024). *rioja : Analysis of Quaternary Science Data*. <https://cran.r-project.org/package=rioja>
- Keeley, J. E. (2012). Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science*, 69(4), 445-453. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0201-8>
- Klugh, A. B. (1927). Ecology of the Red Squirrel. *Journal of Mammalogy*, 8(1), 1-32. <https://doi.org/10.2307/1373393>
- Labelle, C., & Richard, P. J. H. (1981). Végétation tardiglaciaire et postglaciaire au sud-est du parc des Laurentides, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 35(3), 345-359. <https://doi.org/10.7202/1000544ar>
- Lafleur, B., Paré, D., Munson, A. D., & Bergeron, Y. (2010). Response of northeastern North American forests to climate change : Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews*, 18(NA), 279-289. <https://doi.org/10.1139/A10-013>
- Lagace, A. L. (2019). *High-Resolution Record of Vegetation and Climate Change During the Holocene in Southwestern Québec* [Doctoral dissertation, Université d'Ottawa / University of Ottawa]. <https://doi.org/10.20381/RUOR-23856>
- Lalumière, R. (1979). *Contribution à l'étude phytosociologique des forêts du parc national de la Mauricie, Québec* [Mémoire de maîtrise, Université de Laval].
- Lalumière, R. (1979). Contribution à l'étude phytosociologique des forêts du parc national de la Mauricie, Québec.

- Lamontagne, L., Camiré, C., & Ansseau, C. (1991). La végétation forestière du delta de Lanoraie, Québec. *Canadian Journal of Botany*, 69(8), 1839-1852. <https://doi.org/10.1139/b91-234>
- Landers, J. L. (1991). *Disturbance influences on pine traits in the southeastern United States*. 17, 38.
- Larochelle, É., Lavoie, M., Grondin, P., & Couillard, P.-L. (2018). Vegetation and climate history of Quebec's mixed boreal forest suggests greater abundance of temperate species during the early- and mid-Holocene. *Botany*, 96(7), 437-448. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0182>
- Larocque, I. (2001). How many chironomid head capsules are enough? A statistical approach to determine sample size for palaeoclimatic reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 172(1-2), 133-142. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00278-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00278-4)
- Larocque, I., Grosjean, M., Heiri, O., Bigler, C., & Blass, A. (2009). Comparison between chironomid-inferred July temperatures and meteorological data AD 1850–2001 from varved Lake Silvaplana, Switzerland. *Journal of Paleolimnology*, 41(2), 329-342. <https://doi.org/10.1007/s10933-008-9228-0>
- Larocque, I., Pienitz, R., & Rolland, N. (2006). Factors influencing the distribution of chironomids in lakes distributed along a latitudinal gradient in northwestern Quebec, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(6), 1286-1297. <https://doi.org/10.1139/f06-020>
- Larocque-Tobler, I., Filipiak, J., Tylmann, W., Bonk, A., & Grosjean, M. (2015). Comparison between chironomid-inferred mean-August temperature from varved Lake Żabińskie (Poland) and instrumental data since 1896 AD. *Quaternary Science Reviews*, 111, 35-50. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.01.001>
- Latremouille, C., Parker, W. C., McPherson, S., Pinto, F., Fox, B., & McKinnon, L. (2008). *Ecology and management of eastern white pine in the Lake Abitibi (3E) and Lake Temagami (4E) ecoregions of Ontario*. Ontario Forest Research Institute, Ontario Ministry of Natural Resources ; Northeast Science and Information, Ontario Ministry of Natural Resources.
- Leithead, M. D., Anand, M., & Silva, L. C. R. (2010). Northward migrating trees establish in treefall gaps at the northern limit of the temperate–boreal ecotone, Ontario, Canada. *Oecologia*, 164(4), 1095-1106. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1769-z>

- Lesven, J. (2024). *Changements globaux et dynamiques des pessières du Québec-Labrador au cours de l'Holocène : Approche rétrospective des interactions feu-climat-végétation* [Thèse de doctorat, Université de Bourgogne Franche-Comté; Université du Québec à Abitibi-Témiscamingue]. <https://theses.hal.science/tel-04692120v1>
- Leys, B., Carcaillet, C., Dezileau, L., Ali, A. A., & Bradshaw, R. H. W. (2013). A comparison of charcoal measurements for reconstruction of Mediterranean paleo-fire frequency in the mountains of Corsica. *Quaternary Research*, 79(3), 337-349. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2013.01.003>
- Little, E. L. (1971). *Atlas of United States Trees. Volume 1. Conifers and Important Hardwoods* (U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Vol. 1146). U.S. Department of Agriculture Miscellaneous Publication.
- 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>
- Logan, K. T. (1959). Some effects of pruning on white pine seedlings. *The Forestry Chronicle*, 35(2), 109-112. <https://doi.org/10.5558/tfc35109-2>
- Lucash, M. S., Scheller, R. M., Sturtevant, B. R., Gustafson, E. J., Kretchun, A. M., & Foster, J. R. (2018). More than the sum of its parts : How disturbance interactions shape forest dynamics under climate change. *Ecosphere*, 9(6), e02293. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2293>
- Lynch, J. A., Clark, J. S., & Stocks, B. J. (2004). Charcoal production, dispersal, and deposition from the Fort Providence experimental fire : Interpreting fire regimes from charcoal records in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(8), 1642-1656. <https://doi.org/10.1139/x04-071>
- MacLean, D. A. (2016). Impacts of insect outbreaks on tree mortality, productivity, and stand development. *The Canadian Entomologist*, 148(S1), S138-S159. <https://doi.org/10.4039/tce.2015.24>
- Mader, D. L. (1985). Soil-site relationships for white pine in the Northeast. *Symposium proceedings-Eastern white pine: Today and tomorrow*, 28-31.
- Marchal, J., Cumming, S. G., & McIntire, E. J. B. (2017). Land cover, more than monthly fire weather, drives fire-size distribution in Southern Québec forests : Implications for fire risk management. *PLOS ONE*, 12(6), e0179294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179294>
- Marchal, J., Cumming, S. G., & McIntire, E. J. B. (2020). Turning Down the Heat : Vegetation Feedbacks Limit Fire Regime Responses to Global Warming. *Ecosystems*, 23(1), 204-216. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00398-2>

- Marchand, N., & Filion, L. (2014). A dendroecological analysis of eastern hemlock and white pine in relation to logging in La Mauricie National Park (Québec, Canada). *The Forestry Chronicle*, 90(03), 351-360.
<https://doi.org/10.5558/tfc2014-069>
- Marchand, W., Depardieu, C., Campbell, E. M., Bousquet, J., & Girardin, M. P. (2025). Long-Term Temporal Divergence in Post-Drought Resilience Decline Between Deciduous and Evergreen Tree Species. *Global Change Biology*, 31(7), e70330. <https://doi.org/10.1111/gcb.70330>
- Marschall, J. M., Stambaugh, M. C., Abadir, E. R., Dey, D. C., Brose, P. H., Bearer, S. L., & Jones, B. C. (2022). Pre-Columbian red pine (*Pinus resinosa* Ait.) fire regimes of north-central Pennsylvania, USA. *Fire Ecology*, 18(1), 11.
<https://doi.org/10.1186/s42408-022-00135-6>
- Martell, D. L., & Sun, H. (2008). The impact of fire suppression, vegetation, and weather on the area burned by lightning-caused forest fires in Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1547-1563.
<https://doi.org/10.1139/X07-210>
- McAndrews, J. H. (1980). *Late Quaternary climate of Ontario : Temperature trends from the fossil pollen record*. 319-333.
- McAndrews, J. H., Berti, A. A., & Norris, G. (1973). *Key to the Quaternary Pollen and Spores of the Great Lakes Region*. Royal Ontario Museum.
<http://archive.org/details/keytoquaternaryp0000mcan>
- McBeath, A. V., Smernik, R. J., & Krull, E. S. (2013). A demonstration of the high variability of chars produced from wood in bushfires. *Organic Geochemistry*, 55, 38-44. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.11.006>
- McRae, D. J., Lynham, T. J., & Frech., R. . J. (1994). Understory prescribed burning in red pine and white pine. *The Forestry Chronicle*, 70(4), 395-401.
<https://doi.org/10.5558/tfc70395-4>
- Methven, I. R., & Murray, W. G. (1974). Using fire to eliminate understory balsam fir in pine management. *The Forestry Chronicle*, 50(2), 77-79.
<https://doi.org/10.5558/tfc50077-2>
- Mina, M., Messier, C., Duveneck, M. J., Fortin, M., & Aquilué, N. (2022). Managing for the unexpected : Building resilient forest landscapes to cope with global change. *Global Change Biology*, 28(14), 4323-4341.
<https://doi.org/10.1111/gcb.16197>

- Minchev, T. S., Cigana, J., Grondin, P., Bergeron, Y., & De Lafontaine, G. (2025). Early departures and delayed arrivals : Holocene dynamics of temperate tree species in the boreal-temperate ecotone. *Journal of Ecology*, 113(9), 2460-2475. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70106>
- Ministère de l'Énergie et des Ressources naturelles. (2018). *Données bathymétriques et topographiques du Québec (Parc national d'Opémican)* [Carte bathymétrique et topographique]. Gouvernement du Québec.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parc. (2021). *Frontières et classification écologique* (Gouvernement du Québec) [Carte thématique – classification écologique et frontières].
- Mladenoff, D. J. (2004). LANDIS and forest landscape models. *Ecological Modelling*, 180(1), 7-19. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.03.016>
- Mladenoff, D. J., & He, H. (1999). Design, behavior and applications of LANDIS, an object-oriented model of forest landscape disturbance and succession. In D. J. Mladenoff & W. L. Baker (Éds.), *Spatial modeling of forest landscape change : Approaches and applications* (p. 125-162). Cambridge University Press.
- Mladenoff, D. J., Host, G. E., Boeder, J., & Crow, T. R. (1996). LANDIS: a spatial model of forest landscape disturbance, succession and management. In *GIS and Environmental Modeling : Progress and Research Issues*. (p. 175-179). GIS World Books.
- Montour, S., Thériault, M., & Préfontaine, V. (2020). *Régénération du pin blanc et superficie brûlée—Protocole et analyse des données (mise à jour en 2020)*. Parc National de La Mauricie. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2024.110219>
- Moore, P. D., & Webb, J. A. (1978). *An illustrated guide to pollen analysis* (Wiley). Wiley: Hodder and Stoughton.
- Moore, P. D., Webb, J. A., & Collison, M. E. (1991). *Pollen analysis*. Blackwell Scientific Publications.
- Morneau, C., Couillard, P.-L., Laflamme, J., Major, M., Québec (Province), & Direction des inventaires forestiers. (2021). *Classification écologique du territoire québécois*. https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/inventaire/classification_ecologique_territoire_quebecois.pdf
- Mott, R. J. (1977). Late-Pleistocene and Holocene palynology in southeastern Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 31(1-2), 139-149. <https://doi.org/10.7202/1000060ar>

- Mustaphi, C. J. C., & 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>
- Mustaphi, C. J., Davis, E. L., Perreault, J. T., & Pisaric, M. F. J. (2015). Spatial variability of recent macroscopic charcoal deposition in a small montane lake and implications for reconstruction of watershed-scale fire regimes. *Journal of Paleolimnology*, 54(1), 71-86. <https://doi.org/10.1007/s10933-015-9838-2>
- Nyamai, P. A., Goebel, P. C., Hix, D. M., Corace, R. G., & Drobyshev, I. (2014). Fire history, fuels, and overstory effects on the regeneration-layer dynamics of mixed-pine forest ecosystems of eastern Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management*, 322, 37-47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.027>
- Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (Éd.). (2009). Part I. Regional and global analysis. In *Global review of forests pests and diseases : A thematic study prepared in the framework of the Global forest resources assessment 2005* (p. 36-). FAO.
- Oris, F., Ali, A. A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y., & Finsinger, W. (2014). Charcoal dispersion and deposition in boreal lakes from 3 years of monitoring : Differences between local and regional fires. *Geophysical Research Letters*, 41(19), 6743-6752. <https://doi.org/10.1002/2014GL060984>
- Overpeck, J. T., Bartlein, P. J., & Webb III, T. (1991). Potential magnitude of future vegetation change in eastern North America : Comparisons with the past. *Science*, 254(5032), 692-695. <https://doi.org/10.1126/science.254.5032.692>
- Paillard, J., Richard, P. J., Blarquez, O., Grondin, P., & 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*, 33(10), 1237-1256. <https://doi.org/10.1177/09596836231183065>
- Paquette, N., & Gajewski, K. (2013). Climatic change causes abrupt changes in forest composition, inferred from a high-resolution pollen record, southwestern Quebec, Canada. *Quaternary Science Reviews*, 75, 169-180. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.06.007>
- Pastor, J. (2023). *White pine : The natural and human history of a foundational American tree*. Island Press.
- Payette, S., Pilon, V., Frégeau, M., Couillard, P.-L., & Laflamme, J. (2021). Post-

- Glacial Climate–Fire Interactions Control Tree Composition of Mesic Temperate Forests in Eastern North America. *Ecosystems*, 24(8), 1906-1927.
<https://doi.org/10.1007/s10021-021-00625-9>
- Pelletier, G. (2009). *Classification of Forest Stands as Fuels According to the Canadian Forest Fire Behavior Prediction (FBP) System – Third Ten-Year Quebec Forest Survey Program*. Société de protection des forêts contre le feu et ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts.
- Philpot, C. W. (1970). Influence of Mineral Content on the Pyrolysis of Plant Materials. *Forest Science*, 16(4), 461-471.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/16.4.461>
- Power, M. J., Marlon, J., Ortiz, N., Bartlein, P. J., Harrison, S. P., Mayle, F. E., Ballouche, A., Bradshaw, R. H. W., Carcaillet, C., Cordova, C., Mooney, S., Moreno, P. I., Prentice, I. C., Thonicke, K., Tinner, W., Whitlock, C., Zhang, Y., Zhao, Y., Ali, A. A., ... Zhang, J. H. (2008). Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum : An assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, 30(7-8), 887-907.
<https://doi.org/10.1007/s00382-007-0334-x>
- Prasad, A., & Leites, L. (2022). Ecological analysis of intraspecific variability of eastern white pine (*Pinus strobus*) under climate change by combining provenance and demographic data. *Landscape Ecology*, 37, 109-128.
<https://doi.org/10.1007/s10980-021-01333-4>
- Pureswaran, D. S., Roques, A., & Battisti, A. (2018). Forest Insects and Climate Change. *Current Forestry Reports*, 4(2), 35-50.
<https://doi.org/10.1007/s40725-018-0075-6>
- Quinby, P. A. (1989). Old growth forest survey in Temagami's Wakimika Triangle. *Tall Pines Project Res. Rep*, (2).
- Quinby, P. A. (1991). Self-replacement in old-growth white pine forests of Temagami, Ontario. *Forest Ecology and Management*, 41(1-2), 95-109.
[https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90121-B](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90121-B)
- Quinlan, R., & Smol, J. P. (2001). *Setting minimum head capsule abundance and taxa deletion criteria in chironomid-based inference models*. 26(3), 327-342.
<https://doi-org.proxy.cegepat.qc.ca/10.1023/A:101754682159>
- R Core Team. (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

- Radeloff, V. C., Mladenoff, D. J., He, H. S., & Boyce, M. S. (1999). *Forest landscape change in the northwestern Wisconsin Pine Barrens from pre-European settlement to the present*.
- Reich, P. B., Sendall, K. M., Rice, K., Rich, R. L., Stefanski, A., Hobbie, S. E., & Montgomery, R. A. (2015). Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species. *Nature Climate Change*, 5(2), 148-152. <https://doi.org/10.1038/nclimate2497>
- 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>
- Richard, P. J. H. (1970). Atlas pollinique des arbres et de quelques arbustes indigènes du Québec. *Le Naturaliste canadien*, 97(1), 1-34.
- Richard, P. J. H. (1977). *Histoire post-wisconsinienne de la végétation du Québec méridional par l'analyse pollinique*.
- Richard, P. J. H. (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. (1993). Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au Québec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79(2), 31-68. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90037-U](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90037-U).
- Richard, P. J. H., Fréchette, B., Grondin, P., & Lavoie, M. (2020a). Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste canadien*, 144(1), 63-76. <https://doi.org/10.7202/1070086ar>
- Richard, P. J. H., Fréchette, B., Grondin, P., & Lavoie, M. (2020b). Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste canadien*, 144(1), 63-76. <https://doi.org/10.7202/1070086ar>
- Richard, P. J. H., Fréchette, B., Lavoie, M., & Grondin, P. (2025). Histoire postglaciaire de la végétation et du climat des domaines bioclimatiques des érablières à érable à sucre du Québec : Un aperçu. *Le Naturaliste canadien*, 149(2), 29-47. <https://doi.org/10.7202/1119000ar>
- Richard, P. J. H., & 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>

- Richard, P. J. H., Larouche, A. C., & Lortie, G. (1992). Paléophytogéographie et paléoclimats postglaciaires dans l'ouest du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 46(2), 151-172. <https://doi.org/10.7202/032900ar>
- Roberts, D. W. (1996). Landscape vegetation modelling with vital attributes and fuzzy systems theory. *Ecological Modelling*, 90(2), 175-184. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00164-6](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00164-6)
- Roberts, D. W., & Betz, D. W. (1999). Simulating landscape vegetation dynamics of Bryce Canyon National Park with the vital attributes/fuzzy systems model VAFS/LANDSIM. In D. J. Mladenoff & W. L. Baker (Éds.), *Spatial Modeling of Forest Landscape Change* (Press Syndicate of the University of Cambridge, p. 99-124).
- Robles, D., Bergeron, Y., Meunier, J., Stambaugh, M., Raymond, P., Kryshen, A., Goebel, C., Eden, J., & Drobyshev, I. (2024). Climatic controls of fire activity in the red pine forests of eastern North America. *Agricultural and Forest Meteorology*, 358, 110219. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2024.110219>
- Robles, D., Boulanger, Y., Pascual, J., Danneyrolles, V., Bergeron, Y., & Drobyshev, I. (2025). Timber harvesting was the most important factor driving changes in vegetation composition, as compared to climate and fire regime shifts, in the mixedwood temperate forests of Temiscamingue since AD 1830. *Landscape Ecology*, 40(2), 26. <https://doi.org/10.1007/s10980-025-02043-x>
- Rogers, H. H., & Dahlman, R. C. (1993). Crop responses to CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 104(1), 117-131. <https://doi.org/10.1007/BF00048148>
- Rouse, C. (1988). *Fire effects in northeastern forests : Red pine*. (General Technical Report NC-129 No. 129). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. <https://doi.org/10.2737/nc-gtr-129>
- Rowe, J. S., & Scotter, G. W. (1973). Fire in the Boreal Forest. *Quaternary Research*, 3(3), 444-464. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(73\)90008-2](https://doi.org/10.1016/0033-5894(73)90008-2)
- Roy, M., Surget-Groba, Y., & Rivest, D. (2021). Legacies of forest harvesting on plant diversity and plant community composition in temperate deciduous forest. *Applied Vegetation Science*, 24(4), e12620. <https://doi.org/10.1111/avsc.12620>
- Royer, M., Houde, R., & Stevanovic, T. (2013). Non-wood Forest Products Based on Extractives- A New Opportunity for Canadian Forest Industry part 2- Softwood Forest Species. *Journal of Food Research*, 2(5), 164. <https://doi.org/10.5539/jfr.v2n5p164>

- Roze, U. (2009). *The North American porcupine*. Comstock Pub. Associates/Cornell University Press. https://books.google.ca/books?id=A3HuW_DMglQC
- Rudolf, P. O. (1990). *Pinus resinosa* Ait. Red pine. In B. M. Russell, B. H. Honkala, & United States. Forest Service, *Silvics of North America* (US Department of Agriculture, Forest Service, Vol. 1, p. 442-455). US Department of Agriculture, Forest Service. <https://books.google.ca/books?id=1qksAQAAMAAJ>
- Saad, C., Boulanger, Y., Beaudet, M., Gachon, P., Ruel, J.-C., & Gauthier, S. (2017). Potential impact of climate change on the risk of windthrow in eastern Canada's forests. *Climatic Change*, 143(3-4), 487-501. <https://doi.org/10.1007/s10584-017-1995-z>
- Sánchez-Pinillos, M., D'Orangeville, L., Boulanger, Y., Comeau, P., Wang, J., Taylor, A. R., & Kneeshaw, D. (2022). Sequential droughts : A silent trigger of boreal forest mortality. *Global Change Biology*, 28(2), 542-556. <https://doi.org/10.1111/gcb.15913>
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.-F., Grondin, P., & Robitaille, A. (1998). *Les régions écologiques du Québec méridional (3ème version) : Un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le Ministère des Ressources Naturelles. Supplément*, 1-12.
- Saucier, J.-P., Gosselin, J., Morneau, C., & Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue Forestière Française*, 62(3-4), 428-438. <https://doi.org/10.4267/2042/38956>
- Scheller, R. M., & Domingo, J. B. (2018). LANDIS-II Base Fire v4.0 Extension User Guide. *Available Online at [Https://Github.Com/LANDIS-II-Foundation/Extension-Base-Fire](https://Github.Com/LANDIS-II-Foundation/Extension-Base-Fire)*. Available Online at <https://github.com/LANDIS-II-Foundation/Extension-Base-Fire>
- Scheller, R. M., Domingo, J. B., Sturtevant, B. R., Williams, J. S., Rudy, A., Gustafson, E. J., & Mladenoff, D. J. (2007). Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution. *Ecological Modelling*, 201(3-4), 409-419. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.10.009>
- Scheller, R. M., & Miranda, B. R. (2020). LANDIS-II Biomass Succession v5.2. *Available Online at [Https://Github.Com/LANDIS-II-Foundation/Extension-Biomass-Succession](https://Github.Com/LANDIS-II-Foundation/Extension-Biomass-Succession)*.

- Scheller, R. M., & Mladenoff, D. J. (2004). A forest growth and biomass module for a landscape simulation model, LANDIS : Design, validation, and application. *Ecological Modelling*, 180(1), 211-229. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.01.022>
- Scheller, R. M., & Mladenoff, D. J. (2005). A spatially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in northern Wisconsin, USA. *Global Change Biology*, 11(2), 307-321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00906.x>
- Scheller, R. M., & Mladenoff, D. J. (2007). An ecological classification of forest landscape simulation models : Tools and strategies for understanding broad-scale forested ecosystems. *Landscape Ecology*, 22(4), 491-505. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9048-4>
- Scherer, S. S., Kern, C. C., D'Amato, A. W., Palik, B. J., & Russell, M. R. (2018). Long-term pine regeneration, shrub layer dynamics, and understory community composition responses to repeated prescribed fire in *Pinus resinosa* forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(2), 117-129. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0345>
- Schiks, T., Bell, F. W., Searle, E. B., & Lynham, T. (2024). Prescribed fire promotes regeneration in a mature eastern white pine forest. *Forest Ecology and Management*, 553, 121590. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121590>
- Schoennagel, T., Balch, J. K., Brenkert-Smith, H., Dennison, P. E., Harvey, B. J., Krawchuk, M. A., Mietkiewicz, N., Morgan, P., Moritz, M. A., Rasker, R., Turner, M. G., & Whitlock, C. (2017). Adapt to more wildfire in western North American forests as climate changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(18), 4582-4590. <https://doi.org/10.1073/pnas.1617464114>
- Searle, E. B., & Chen, H. Y. H. (2017). Persistent and pervasive compositional shifts of western boreal forest plots in Canada. *Global Change Biology*, 23(2), 857-866. <https://doi.org/10.1111/gcb.13420>
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., & Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395-402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Smirnova, E., Bergeron, Y., & Brais, S. (2008). Influence of fire intensity on structure and composition of jack pine stands in the boreal forest of Quebec : Live trees, understory vegetation and dead wood dynamics. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2916-2927. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.01.071>

- Smith, L. F. (1940). Factors Controlling the Early Development and Survival of Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) in Central New England. *Ecological Monographs*, 10(3), 373-420. <https://doi.org/10.2307/1948512>
- Solomon, A. M. (1986). Transient response of forests to CO₂-induced climate change : Simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia*, 68(4), 567-579. <https://doi.org/10.1007/BF00378773>
- Stambaugh, M. C., Abadir, E. R., Marschall, J. M., Guyette, R. P., Palik, B., & Dey, D. C. (2021). Red pine (*Pinus resinosa* Ait.) fire history and management implications in the Mississippi River headwaters, Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management*, 494, 119313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119313>
- Stambaugh, M. C., Marschall, J. M., Abadir, E. R., Jones, B. C., Brose, P. H., Dey, D. C., & Guyette, R. P. (2018). Wave of fire : An anthropogenic signal in historical fire regimes across central Pennsylvania, USA. *Ecosphere*, 9(5), e02222. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2222>
- Stambaugh, M. C., Marschall, J. M., Abadir, E. R., Jones, B. C., Brose, P. H., Dey, D. C., & Guyette, R. P. (2019). Successful hard pine regeneration and survival through repeated burning : An applied historical ecology approach. *Forest Ecology and Management*, 437, 246-252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.012>
- Steen-Adams, M. M., Langston, N., & work(s);, D. J. M. R. (2007). White Pine in the Northern Forests : An Ecological and Management History of White Pine on the Bad River Reservation of Wisconsin. *Environmental History*, 12(3), 614-648.
- Stocker, T. (2014). *Climate Change 2013. The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change—Abstract for decision-makers; Changements climatiques 2013. Les elements scientifiques. Contribution du groupe de travail I au cinquieme rapport d'évaluation du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du CLIMAT - Resume a l'intention des decideurs. France.* (Technical Report INIS-FR-14-0250; p. 158). Cambridge university press.
- Stocks, B. J., & Martell, D. L. (2016). Forest fire management expenditures in Canada : 1970–2013. *The Forestry Chronicle*, 92(03), 298-306. <https://doi.org/10.5558/tfc2016-056>

- Stone, D. (1976). *Growth of Red Pine Planted on a Northern Hardwood Site* (Research Note NC-210; 210). MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Strong, W. L., & Hills, L. V. (2005). Late-glacial and Holocene palaeovegetation zonal reconstruction for central and north-central North America : Late-glacial and Holocene palaeovegetation zonal reconstruction. *Journal of Biogeography*, 32(6), 1043-1062. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01223.x>
- Sugita, S. (2007a). Theory of quantitative reconstruction of vegetation I : Pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene*, 17(2), 229-241. <https://doi.org/10.1177/0959683607075837>
- Sugita, S. (2007b). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II : All you need is LOVE. *The Holocene*, 17(2), 243-257. <https://doi.org/10.1177/0959683607075838>
- Suranyi, T., Talbot, J., Francis, D., Feussom Tcheumeleu, A., Grondin, P., Rius, D., Ali, A. A., Bergeron, Y., & Millet, L. (2025). Chironomid assemblages in surface sediments from 182 lakes across New England and Eastern Canada : Development and validation of a new summer temperature transfer function. *Quaternary Science Reviews*, 357, 109333. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2025.109333>
- Talon, B., Payette, S., Filion, L., & Delwaide, A. (2005). Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quaternary Research*, 64(1), 36-43. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.03.003>
- Tardif, J., Brisson, J., & Bergeron, Y. (2001). Dendroclimatic analysis of *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, and *Tsuga canadensis* from an old-growth forest, southwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(9), 1491-1501. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-9-1491>
- Taylor, A. R., Boulanger, Y., Price, D. T., Cyr, D., McGarrigle, E., Rammer, W., & Kershaw, J. A. (2017). Rapid 21st century climate change projected to shift composition and growth of Canada's Acadian Forest Region. *Forest Ecology and Management*, 405, 284-294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.033>
- Terasmae, J., & 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>

- Terrier, A., Girardin, M. P., Périé, C., Legendre, P., & Bergeron, Y. (2013). Potential changes in forest composition could reduce impacts of climate change on boreal wildfires. *Ecological Applications*, 23(1), 21-35. <https://doi.org/10.1890/12-0425.1>
- Thompson, I. D., Simard, J. H., & Titman, R. D. (2006). Historical Changes in White Pine (*Pinus strobus* L.) Density in Algonquin Park, Ontario, During the 19th Century. *Natural Areas Journal*, 26(1), 61-71. [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2006\)26%255B61:HCIWPP%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2006)26%255B61:HCIWPP%255D2.0.CO;2)
- Tymstra, C., Stocks, B. J., Cai, X., & Flannigan, M. D. (2020). Wildfire management in Canada : Review, challenges and opportunities. *Progress in Disaster Science*, 5, 100045. <https://doi.org/10.1016/j.pdisas.2019.100045>
- Upreti, Y., Asselin, H., & Bergeron, Y. (2013). Cultural importance of white pine (*Pinus strobus* L.) to the Kitcisakik Algonquin community of western Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(6), 544-551. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0514>
- Upreti, Y., Asselin, H., Bergeron, Y., & Mazerolle, M. J. (2014). White pine (*Pinus strobus* L.) regeneration dynamics at the species' northern limit of continuous distribution. *New Forests*, 45(1), 131-147. <https://doi.org/10.1007/s11056-013-9396-2>
- Upreti, Y., Asselin, H., Dhakal, A., & Julien, N. (2012). Traditional use of medicinal plants in the boreal forest of Canada : Review and perspectives. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 8(1), 7. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-8-7>
- Van Bellen, S., Garneau, M., & Bergeron, Y. (2010). Impact of Climate Change on Forest Fire Severity and Consequences for Carbon Stocks in Boreal Forest Stands of Quebec, Canada : A Synthesis. *Fire Ecology*, 6(3), 16-44. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0603016>
- Van Wagner, C. E. (1970). Fire and red pine. *Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference*, 10, 211-219.
- Van Wagner, C. E. (1977). Conditions for the start and spread of crown fire. *Canadian Journal of Forest Research*, 7(1), 23-34. <https://doi.org/10.1139/x77-004>
- Varner, J. M., Shearman, T. M., Kane, J. M., Banwell, E. M., Jules, E. S., & Stambaugh, M. C. (2022). Understanding flammability and bark thickness in the genus *Pinus* using a phylogenetic approach. *Scientific Reports*, 12(1), 7384. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-11451-x>

- Viau, A. E., Gajewski, K., Fines, P., Atkinson, D. E., & Sawada, M. C. (2002). Widespread evidence of 1500 yr climate variability in North America during the past 14 000 yr. *Geology*, 30(5), 455-458. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030%253C0455:WEOYCV%253E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030%253C0455:WEOYCV%253E2.0.CO;2)
- Viau, A. E., Gajewski, K., Sawada, M. C., & Fines, P. (2006). Millennial-scale temperature variations in North America during the Holocene. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111(D9), D09102. <https://doi.org/10.1029/2005JD006031>
- Viau, A. E., Ladd, M., & Gajewski, K. (2012). The climate of North America during the past 2000 years reconstructed from pollen data. *Global and Planetary Change*, 84, 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2011.09.010>
- Vincent, J.-S. (1973). A palynological study for the Little Clay Belt, northwestern Quebec. *Natur Can.*
- Vogel, M. F. S., Joannin, S., Lamara, M., Asselin, H., Ali, A. A., Leclercq, S., Latapy, C., Richard, F., & Bergeron, Y. (2025). Multi-proxy analysis of early Holocene vegetation dynamics on the islands of proglacial Lake Ojibway (northeastern America). *Journal of Quaternary Science*, 40(2), 229-242. <https://doi.org/10.1002/jqs.3682>
- Wang, W., Wang, X., Flannigan, M. D., Guindon, L., Swystun, T., Castellanos-Acuna, D., Wu, W., & Wang, G. (2025). Canadian forests are more conducive to high-severity fires in recent decades. *Science*, 387(6729), 91-97. <https://doi.org/10.1126/science.ado10>
- Wang, X., Thompson, D. K., Marshall, G. A., Tymstra, C., Carr, R., & Flannigan, M. D. (2015). Increasing frequency of extreme fire weather in Canada with climate change. *Climatic Change*, 130(4), 573-586. <https://doi.org/10.1007/s10584-015-1375-5>
- Wendel, G., & Smith, H. C. (1990). Eastern white pine (*Pinus strobus* L.). In R. M. Burns & B. H. Honkala, *Silvics of North America* (U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Vol. 1, p. 476-488). U.S. Department of Agriculture, Forest Service. <https://books.google.ca/books?id=1qksAQAAMAAJ>
- Wetzel, S., & Burgess, D. (1994). Current understanding of white and red pine physiology. *The Forestry Chronicle*, 70(4), 420-426. <https://doi.org/10.5558/tfc70420-4>
- Weyenberg, S., Frelich, L., & Reich, P. (2004). Logging versus fire : How does disturbance type influence the abundance of *Pinus strobus* regeneration? *Silva Fennica*, 38(2). <https://doi.org/10.14214/sf.427>

- Whitlock, C., & Larsen, C. (2002). Charcoal as a Fire Proxy. In J. P. Smol, H. J. B. Birks, W. M. Last, R. S. Bradley, & K. Alverson (Éds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments* (Vol. 3, p. 75-97). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/0-306-47668-1_5
- Wickham, H. (2016). Data analysis. In *Ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis* (Springer international publishing, p. 189-201). Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiederholm, T. (1983). Chironomidae of the holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1 : Larva. In *Chironomidae of the holarctic region. Keys and diagnoses*. (Entomologica Scandinavica]., Vol. 19, p. 1-457).
- Williamson, T., Colombo, S. J., Duinker, P. N., Gray, P. A., Hennessey, R. J., Houle, D., Johnston, M. H., Ogden, A. E., & Spittlehouse, D. L. (2009). *Climate change and Canada's forests : From impacts to adaptation* (No. Xxii; p. 82). Sustainable Forest Management Network. <https://ostrnrcan-dostrnrcan.canada.ca/handle/1845/219062>
- Winkler, M. G. (1985). Charcoal Analysis for Paleoenvironmental Interpretation : A Chemical Assay. *Quaternary Research*, 23(3), 313-326. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(85\)90038-9](https://doi.org/10.1016/0033-5894(85)90038-9)
- Wyka, S. A., Munck, I. A., Brazee, N. J., & Broders, K. D. (2018). Response of eastern white pine and associated foliar, blister rust, canker and root rot pathogens to climate change. *Forest Ecology and Management*, 423, 18-26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.011>
- Zhang, S. Y., & Koubaa, A. (2008). *Softwoods of eastern Canada : Their silvics, characteristics, manufacturing and end-uses* (Special Publication SP-526E; p. 358). FPInnovations.
- Ziegler, S. S. (2010). The Past and Future of White Pine Forests in the Great Lakes Region. *Geography Compass*, 4(9), 1179-1202. <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00369.x>