

## Les génomes du pin gris et du pin tordu, témoins des bouleversements climatiques passés

Julie Godbout and Jean Bousquet

Volume 138, Number 1, Winter 2014

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/1021041ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/1021041ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

La Société Provancher d'histoire naturelle du Canada

ISSN

0028-0798 (print)

1929-3208 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Godbout, J. & Bousquet, J. (2014). Les génomes du pin gris et du pin tordu, témoins des bouleversements climatiques passés. *Le Naturaliste canadien*, 138(1), 32–44. <https://doi.org/10.7202/1021041ar>

Article abstract

Phylogeography is a field of science that uses genetics tools to understand how historical events have shaped the genetic diversity of species. The current natural ranges of 2 North American hard pines species, jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.), were almost completely covered by ice sheets during the last glacial maximum, 21,000 years ago. For this reason, these 2 species represent excellent models for studying the effect of the last glacial period on genetic diversity. Furthermore, they help provide a global image of colonization pathways used by species as the climate became warmer at the beginning of the Holocene. The use of DNA markers from chloroplast and mitochondrial genomes allowed detection of a geographical structure for each species. This structure results from landscape features that altered gene flow between sub-groups of populations, so favouring genetic differentiation between such groups during the glacial era. Natural introgression between the 2 species and fluctuations in their natural ranges that would have occurred during the Holocene, were also detected using the genetic tools developed. Historical, theoretical and methodological contexts are also presented to allow comparisons of these results with those from other species within the boreal ecosystem.

# Les génomes du pin gris et du pin tordu, témoins des bouleversements climatiques passés

Julie Godbout et Jean Bousquet

## Résumé

La phylogéographie est un champ de la biogéographie qui s'appuie sur les outils de la génétique afin de mieux comprendre les conséquences d'événements anciens sur la répartition de la diversité des espèces. Les aires actuelles de répartition de 2 espèces de pin dur, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et le pin tordu (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) étaient presque entièrement recouvertes par l'inlandsis au moment du maximum glaciaire, il y a 21 000 ans. Ces 2 espèces représentent donc d'excellents modèles pour étudier l'effet de la dernière glaciation sur la diversité génétique des espèces et pour la compréhension des mouvements de colonisation qui ont accompagné le réchauffement climatique de l'Holocène. L'utilisation de marqueurs génétiques de l'ADN mitochondrial et chloroplastique a permis de détecter une structure géographique marquée pour chacune des 2 espèces, permettant de mettre en évidence plusieurs éléments du paysage ayant favorisé la différenciation génétique de sous-groupes durant l'ère glaciaire. Ces marqueurs ont aussi permis de détecter une introgression naturelle entre ces espèces ainsi que des fluctuations de leurs répartitions au cours de l'Holocène. Les contextes historique, théorique et méthodologique sont aussi abordés de façon à permettre la comparaison avec d'autres espèces du biome boréal.

MOTS CLÉS : génétique, histoire glaciaire, phylogéographie, *Pinus banksiana*, *Pinus contorta*

## Abstract

Phylogeography is a field of science that uses genetics tools to understand how historical events have shaped the genetic diversity of species. The current natural ranges of 2 North American hard pines species, jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) and lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.), were almost completely covered by ice sheets during the last glacial maximum, 21,000 years ago. For this reason, these 2 species represent excellent models for studying the effect of the last glacial period on genetic diversity. Furthermore, they help provide a global image of colonization pathways used by species as the climate became warmer at the beginning of the Holocene. The use of DNA markers from chloroplast and mitochondrial genomes allowed detection of a geographical structure for each species. This structure results from landscape features that altered gene flow between sub-groups of populations, so favouring genetic differentiation between such groups during the glacial era. Natural introgression between the 2 species and fluctuations in their natural ranges that would have occurred during the Holocene, were also detected using the genetic tools developed. Historical, theoretical and methodological contexts are also presented to allow comparisons of these results with those from other species within the boreal ecosystem.

KEYWORDS: genetic, glaciation history, phylogeography, *Pinus banksiana*, *Pinus contorta*

## Introduction

### **La diversité génétique des espèces : dans l'espace et le temps**

Depuis 2,5 millions d'années, les multiples fluctuations climatiques ont influencé considérablement la répartition des espèces vivantes (Webb et Bartlein, 1992). En effet, le cycle des périodes glaciaires et interglaciaires qu'a connu la planète durant cette période a entraîné de grands mouvements migratoires chez les espèces. À l'échelle intraspécifique, la continuelle relocalisation des populations a donc certainement contribué à modifier la structure géographique des populations. La phylogéographie vise donc à identifier des discontinuités génétiques au sein de la structure géographique des populations actuelles qui découleraient de l'action des différentes forces évolutives au cours de l'histoire des espèces (voir encadré).

Durant le dernier épisode glaciaire, la modification de l'aire de répartition d'une espèce a pu se traduire par l'isolement géographique et génétique de certaines populations. Cet isolement peut avoir, dans certains cas, entraîné la différenciation

de sous-populations émergeant d'une population ancestrale suivant un phénomène nommé VICARIANCE (voir le lexique pour les termes en petites capitales). Aussi, en relation avec cet historique de glaciations, les études phylogéographiques se sont particulièrement intéressées, depuis une vingtaine d'années, à identifier, pour une espèce ou un complexe d'espèces apparentées, l'emplacement des refuges glaciaires, les facteurs de vicariance ainsi que les routes de migration postglaciaire (voir les revues de Hewitt, 2004 ; Soltis et collab., 2006 ; Jaramillo-Correa et collab., 2009 ; Shafer et collab., 2010).

*Julie Godbout est actuellement stagiaire postdoctorale au Service canadien des forêts (Ressources naturelles Canada) à Québec. Elle est spécialisée en génétique des populations forestières et ce manuscrit constitue un résumé de ses travaux de doctorat réalisés sous la supervision de Jean Bousquet.*

*julie.godbout.1@gmail.com*

*Jean Bousquet est professeur titulaire à la Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique de l'Université Laval. Ses recherches portent sur la génomique des arbres.*

### Le pin gris et le pin tordu : témoins des derniers bouleversements historiques

Les arbres forestiers possèdent plusieurs particularités qui font d'eux de bons modèles pour mieux comprendre l'impact d'événements historiques sur le monde vivant. En effet, leur grande taille effective et leur forte plasticité phénotypique leur confèrent la capacité de s'adapter à un vaste éventail de conditions (Petit et Hampe, 2006) et donc de survivre à des changements environnementaux majeurs. De plus, ils présentent généralement de longues générations et un grand investissement dans la reproduction qui leur permettent de conserver, sur une plus longue période que les plantes herbacées, les empreintes génétiques qui datent d'événements anciens (Hamrick, 2004; Hampe et Petit, 2005; Petit et Hampe, 2006).

Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et le pin tordu (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) sont 2 espèces rapprochées qui s'hybrident dans la partie sympatrique de leur aire

respective de répartition (Lotan et Critchfield, 1990; Rudolph et Laidly, 1990). Ils constituent les pins les plus septentrionaux de tous les pins d'Amérique du Nord (Critchfield et Little, 1966). La combinaison des aires naturelles de ces 2 pins couvre, en longitude, toute la région boréale du Canada et, en latitude, toute la région du Pacifique Nord-Ouest (figure 1). Cette large zone inclut plusieurs éléments du paysage susceptibles d'avoir contribué à la différenciation des populations au cours de la dernière glaciation. Parmi ceux-ci, de l'ouest vers l'est, la chaîne côtière, celle des Cascades, les montagnes Rocheuses, les plaines de l'ouest et les Appalaches (figure 1). Ces 2 espèces s'étendent aussi sur les côtes Pacifique (*P. contorta*) et Atlantique (*P. banksiana*). Ces éléments du paysage et la proximité de la côte pourraient avoir causé l'isolement génétique de populations, entraînant ainsi leur différenciation génétique via des effets de vicariance (Cox et Moore, 2005). L'utilisation des techniques de la phylogéographie sur des espèces largement distribuées comme ces pins permet donc de

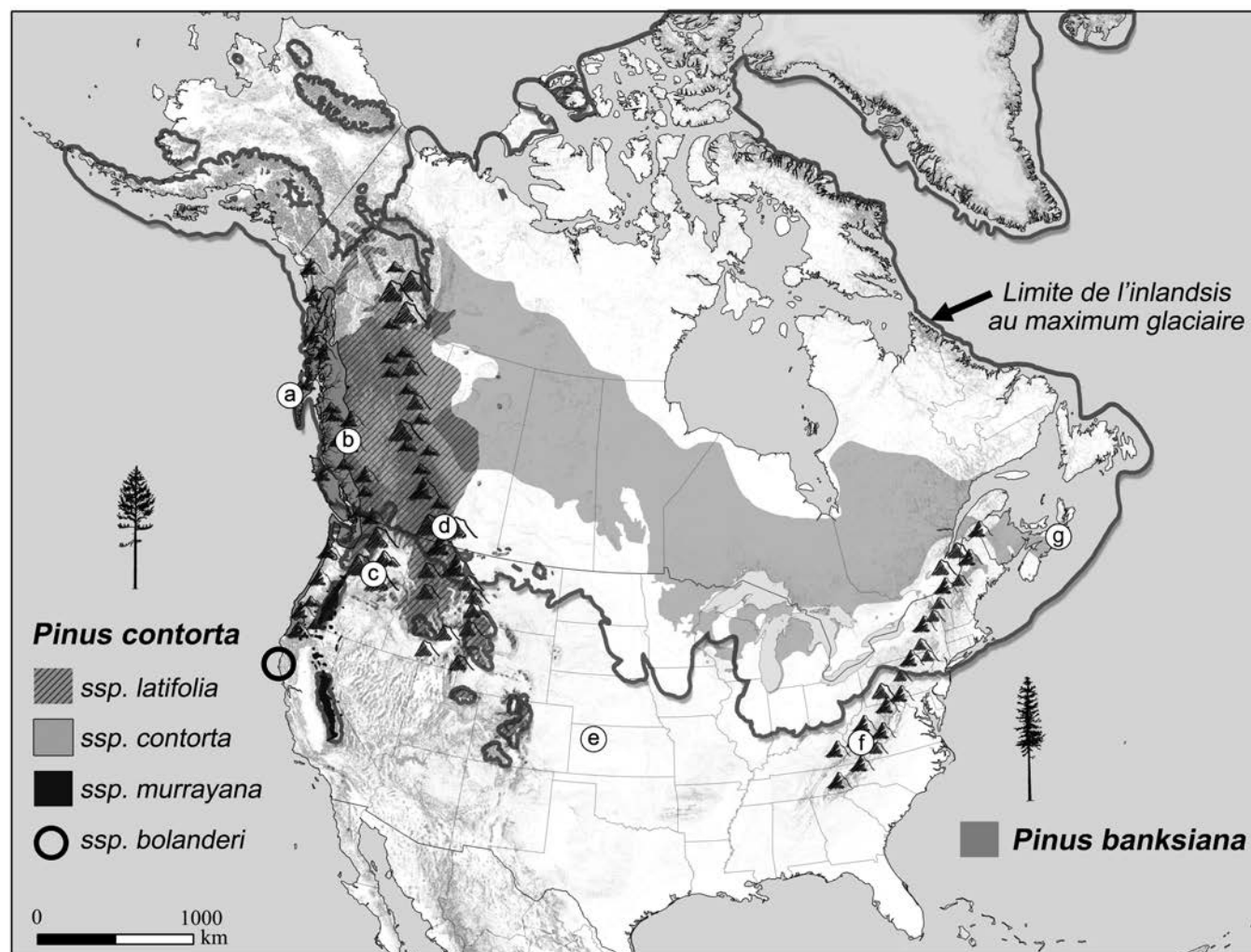


Figure 1. Aires de répartition des 2 espèces à l'étude (selon les données de U.S. Geological Survey) : à gauche, les 4 sous-espèces du pin tordu (*Pinus contorta*) (répartition approximative) et à droite, le pin gris (*Pinus banksiana*). Le trait gris représente la limite de l'étendue de la calotte glaciaire au moment du dernier maximum glaciaire (Dyke et collab., 2003). Les lettres encadrées correspondent aux différents éléments du paysage ou lieux géographiques mentionnés : a) l'archipel Haida Gwaii ; b) la chaîne côtière ; c) la chaîne des Cascades ; d) les Rocheuses ; e) les grandes plaines ; f) les Appalaches ; et g) les Maritimes.

tester simultanément l'effet de plusieurs éléments du paysage comme facteurs de vicariance.

Le pin tordu s'étend sur une variété d'environnements plus hétérogènes que le pin gris. Aussi est-il subdivisé en 4 sous-unités taxonomiques qui correspondent à autant d'écotypes, tous inter-fertiles (Lotan et Critchfield, 1990) : les sous-espèces *latifolia*, *contorta*, *murrayana* et *bolanderi* (figure 1). La sous-espèce *latifolia* possède la répartition la plus étendue et elle est la plus semblable, morphologiquement, au pin gris. C'est aussi avec cette sous-espèce que le pin gris s'hybride (figure 1). En effet, les 2 espèces n'ont pas complété leur isolement reproductif puisqu'elles s'hybrident spontanément dans les 2 zones connues de sympatrie situées en Alberta et dans le Nord canadien (Lotan et Critchfield, 1990; Rudolph et Laidly, 1990) (figure 1). Les conditions édaphiques joueraient un rôle de premier plan dans la répartition des peuplements de chaque espèce à l'intérieur de cette zone d'hybridation, le pin gris occupant les sols les plus xériques et le pin tordu les sols argileux, voire tourbeux (Yeatman, 1967; Rudolph et Yeatman, 1982).

### **Amérique du Nord : bref portrait du dernier maximum glaciaire**

La dernière glaciation, celle dite du Wisconsinien, aurait débuté il y a environ 115 000 années et sa fin marque le début de l'ère géologique actuelle, l'Holocène, qui a commencé il y a 10 000 ans (Matthews et collab., 1989). Au cours de celle-ci, 3 inlandsis distincts se sont formés sur le nord du continent américain : les calottes Laurentidienne, Inuitienne et de la Cordillère, respectivement situées dans l'est et le centre du Canada actuel, dans l'Arctique et dans l'Ouest canadien (figure 1) (Dyke et Prest, 1987; Dyke et collab., 2002, 2003). Les zones côtières s'avèrent les régions où subsistent le plus d'incertitudes quant à la délimitation du contour des glaciers durant la glaciation. Au moment du dernier maximum glaciaire (environ 21 000 ans; Mix et collab., 2001; Shaw et collab., 2006), du fait de l'importante masse d'eau séquestrée dans les glaciers, le niveau des mers était de 120 à 135 m plus bas, dévoilant ainsi des portions du plateau continental aujourd'hui submergées par la mer (Clark et Mix, 2002).

La dynamique glaciaire de la région Atlantique (incluant les régions de la Nouvelle-Angleterre, des Maritimes et de Terre-Neuve) apparaît comme un processus complexe où l'avancée et le retrait d'un ensemble de glaciers (complexes des Appalaches) se seraient produits à 4 reprises depuis le début de la période glaciaire du Wisconsinien (Stea, 2004). Dans cette région côtière, il est généralement admis que les glaces auraient partout atteint les limites du plateau continental (Shaw et collab., 2006). Par contre, cette expansion maximale des glaces n'aurait possiblement pas été atteinte de façon simultanée dans l'ensemble de la région (Shaw et collab., 2006).

De l'autre côté du continent, sur la côte Pacifique, les lobes du glacier n'auraient pas atteint partout les limites du plateau continental au moment du maximum glaciaire (Clague, 1981, 1989; Clague et James, 2002). Ainsi, des régions côtières, enchâssées entre la mer et la glace, seraient restées

déglacées durant toute l'époque glaciaire. Plus précisément, la présence de glace aurait été de courte durée et restreinte spatialement sur l'archipel Haida Gwaii (ou îles de la Reine-Charlotte) (figure 1, point a), localisées dans les lobes des piémonts de la *Queen Chain Range* (Clague et collab., 1982). De plus, grâce à l'étude de fossiles de la grotte de Port Eliza sur l'île de Vancouver, on a suggéré qu'une forêt ouverte recouvrait l'île durant le maximum glaciaire et que la présence de glace datait d'environ 17 000 ans (Ward et collab., 2003). La déglaciation rapide de la côte Pacifique a aussi été mise en lumière par les études retraçant la colonisation du continent américain par les premiers humains. En effet, les données archéologiques et génétiques (Goebel et collab., 2008) suggèrent l'utilisation d'une route côtière par les Paléoaméricains dans leur migration de la Béringie vers le sud du continent il y a environ 16 500 ans.

### **Reconstitution des histoires glaciaires et postglaciaires des espèces : notes sur les méthodes**

Différentes méthodes complémentaires permettent de reconstituer le passé glaciaire des espèces. Parmi celles-ci, 2 approches se distinguent : une première, directe, s'applique à recueillir des éléments qui datent de ce passé afin de le reconstituer, alors que la seconde, indirecte, se penche plutôt sur les conséquences toujours détectables de ce passé afin d'en déduire les causes anciennes. Plus précisément, la première relève de l'analyse des données fossiles et la seconde, de la biogéographie traditionnelle et de la phylogéographie.

La compilation des données fossiles, c'est-à-dire les microfossiles, mais surtout le pollen microfossiles, permet d'inférer une délimitation approximative des aires de répartition glaciaires de plusieurs espèces (p. ex. : Davis, 1983; Ritchie, 1987; Jackson et collab., 1997) et d'inférer les biomes anciens (p. ex. : Jackson et collab., 2000; Williams et collab., 2004). Bien qu'extrêmement utile, l'utilisation des données fossiles possède certaines limitations. En effet, la datation au carbone 14 présente certains problèmes de calibration à cause de la variation dans la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique au fil du temps, plus particulièrement dans le cas des fossiles estimés à plus de 11 800 ans (Hughen et collab., 1998). De plus, certaines régions possèdent moins de sites de qualité quant au dépôt et à la conservation des fossiles, rendant la représentation des taxons et des régions inégales (Jackson et collab., 2000). Ainsi, l'absence de pollen d'une espèce à un site donné n'indique pas nécessairement son absence dans l'environnement passé, par exemple lorsqu'une espèce est présente mais rare. Inversement, et puisque les grains de pollen peuvent être dispersés sur de très grandes distances, leur découverte en un lieu donné ne témoigne pas obligatoirement de la présence passée d'une espèce en un lieu précis. Dans ce dernier cas, nous pourrions déterminer un seuil minimal et arbitraire de présence de pollen en normalisant à partir des dépôts modernes (Cwynar et Macdonald, 1987; Williams et collab., 2004). Ainsi, l'utilisation de la présence de pollen sera utile pour localiser les grandes populations ou visualiser des

déplacements migratoires importants, mais beaucoup moins pour détecter la présence et le mouvement de populations de faibles effectifs sur des sites précis (McLachlan et collab., 2005). Enfin, l'identification des pollens fossiles peut manquer de résolution taxonomique. C'est le cas pour les pins d'Amérique du Nord (Jackson et collab., 1997) où seule l'identification au sous-genre est possible.

Aussi, la reconstitution des histoires glaciaires et post-glaciaires bénéficie de l'apport des données phylogéographiques aux données fossiles. Si les premières permettent de quantifier le nombre de populations glaciaires génétiquement distinctes et d'en estimer le degré de différenciation génétique, la seconde permet de les ancrer dans l'espace et de dessiner les routes probables de colonisation postglaciaire.

### Des arbres en mouvement

Avec le refroidissement du climat accompagnant l'ère du Wisconsinien, les espèces n'ont eu d'autres choix que de s'adapter, se déplacer ou disparaître. Pour les espèces dont l'aire de répartition s'est trouvée sous la calotte glaciaire, leur survie dépendait de leur seule capacité à migrer. Nous distinguons généralement le flux génique du phénomène de dispersion. En effet, le premier réfère aux échanges de gènes entre des populations déjà installées alors que le second implique plutôt la colonisation de nouveaux sites. Lors du retrait de la calotte glaciaire, la colonisation s'est faite par l'intermédiaire des diaspores (graines ou boutures) qui, elles seules, permettent l'établissement sur de nouveaux territoires. Toutefois, la structure génétique qui résultera du processus de colonisation représentera l'action combinée des phénomènes de dispersion et du flux génique.

Le processus de colonisation postglaciaire a supposé, pour plusieurs espèces, une expansion dramatique de leur aire de répartition. Aussi, une des conséquences de l'avancée de ces fronts de migration suivant la fonte des glaciers est la formation de zones de contact secondaires résultant de la rencontre entre les différents fronts de migration représentatifs de différentes lignées glaciaires génétiquement distinctes (Hewitt, 1996). Ainsi, les populations de ces zones de contact présentent une diversité génétique plus élevée que les populations confinées dans les refuges (Petit et collab., 2003).

Chez les plantes supérieures, le mouvement des gènes se fait principalement par 2 vecteurs : les graines et le pollen (si nous excluons les modes de reproduction végétative). Les graines sont à la fois impliquées dans les phénomènes de dispersion et de flux génique, alors que le pollen participe seulement au flux génique, mais généralement dans une plus grande proportion que les graines. Cette variation dans la contribution relative au flux génique est expliquée par les différences dans la quantité de graines et de pollen produite par la plante, mais aussi par l'efficacité de la dispersion de ceux-ci. Chez les pins tordus, le flux génique du pollen est estimé de 16 à 68 fois supérieur à celui des graines (Ennos, 1994). Les grains de pollen des pins du genre *Pinus* sont anémophiles et possèdent des structures adaptées au transport par le vent

(MacDonald et collab., 1998), ce qui facilite d'autant plus leur dispersion (Bassett et collab., 1978).

### Bi-héritabilité des génomes cytoplasmiques chez les Pinacées: impacts sur les structures phylogéographiques

Chez les plantes, 3 génomes cohabitent dans les cellules, le génome nucléaire (dans le noyau), le génome mitochondrial (dans la MITOCHONDRIE) et le génome chloroplastique (dans le CHLOROPLASTE). Contrairement au génome nucléaire, dont chacune des moitiés est héritée d'un des 2 parents, les génomes des ORGANITES sont généralement transmis d'une génération à une autre de façon uniparentale. C'est cette caractéristique qui explique que l'utilisation de marqueurs moléculaires issus de l'ADN des organites soit intimement liée au développement de la phylogéographie, même avant sa dénomination officielle en 1987. En effet, l'ADN MITOCHONDRIAL (ADNmt) et l'ADN CHLOROPLASTIQUE (ADNcp) ont l'avantage d'être très peu soumis à la recombinaison (Jaramillo-Correa et Bousquet, 2005). De plus, leur nature HAPLOÏDE les rend plus sensibles à l'action de la dérive génétique (voir encadré) et donc de la vicariance. Pour ces raisons, ils sont donc plus susceptibles de présenter encore aujourd'hui l'empreinte génétique qui témoignerait d'événements anciens en comparaison avec le génome nucléaire, recombinant et DIPLOÏDE (Gamache et collab., 2003). La PLOÏDIE a un impact direct sur la taille de la population et donc sur l'effet de la dérive génétique qui, pour cette raison, sera plus important sur les génomes des organites que sur celui du noyau (voir encadré).

Chez les plantes, ce mode de transmission uniparentale du génome des organites implique qu'un génome transmis par la mère sera disséminé par les graines alors qu'un génome transmis par le père sera disséminé par le pollen. Plus particulièrement, chez les Pinacées, l'ADNmt est transmis par la mère et l'ADNcp par le père. Ainsi, la structure génétique des populations révélée par les marqueurs de l'ADNmt sera le reflet des mouvements des graines alors que celle de l'ADNcp reflétera celui du pollen (Jaramillo-Correa et collab., 2003; Bagnoli et collab., 2011). Aussi, le patron génétique détecté à l'aide de l'un ou l'autre de ces marqueurs sera tributaire de la mobilité du vecteur de dispersion qui y sera associé.

Durant la glaciation, un élément du paysage agissant comme facteur de vicariance n'aura donc pas le même effet sur le mouvement du pollen que sur celui des graines, en raison de l'aptitude du pollen à être dispersé plus efficacement que les graines. Par exemple, ce facteur de vicariance pourra réduire fortement les échanges de graines entre 2 populations glaciaires alors qu'il n'aura peu ou pas d'effet sur les échanges de pollen. En conséquence, ces 2 populations seront plus différenciées pour l'ADNmt, alors que la dérive n'aura pas ou peu agi sur la structure de populations détectée avec l'ADNcp (Burban et Petit, 2003; Jaramillo-Correa et collab., 2006; Wei et collab., 2011). Il apparaît également difficile de discriminer ce phénomène qui a eu cours au moment de la glaciation de celui qui a suivi la fin de cette période. En effet, à l'issue d'une glaciation et lors de

la recolonisation, l'important flux génique du pollen peut aussi avoir pour effet d'homogénéiser la composition génétique des populations et d'effacer la trace d'une structure ancienne. Cette homogénéisation aura lieu d'autant plus pour l'ADNcp et l'ADN nucléaire que pour l'ADNmt, puisque ce dernier n'est pas soumis au flux génique par le pollen. Pour ces raisons, l'utilisation de marqueurs de l'ADNmt sera priorisée dans la reconstitution de l'histoire glaciaire des Pinacées puisque les structures génétiques anciennes seront effacées moins rapidement que celles des génomes chloroplastique et nucléaire.

À l'échelle interspécifique, le flux génique associé à un génome particulier détermine aussi sa sensibilité à retenir ou non des traces d'hybridation naturelle. En effet, le plus fort flux génique associé au pollen effacera rapidement les traces

d'hybridation ancienne, alors que celui en provenance des graines, moins dispersées, favorisera plutôt le maintien de cette empreinte d'hybridation passée (Du et collab., 2009). Aussi, chez les conifères, l'utilisation de marqueurs de l'ADNcp permettra une meilleure délimitation des espèces (Petit et Excoffier, 2009), alors que celle des marqueurs de l'ADNmt favoriserait plutôt la détection d'événements d'hybridation passés (Dong et Wagner, 1993; Senjo et collab., 1999; Du et collab., 2009).

### La biogéographie du pin gris et du pin tordu

Les objectifs premiers de nos études sur le pin gris et le pin tordu étaient de mieux documenter leurs histoires glaciaires et postglaciaires à l'échelle continentale. Bien qu'ayant été précédemment étudiées dans une perspective biogéographique (p. ex. : Yeatman, 1967; Wheeler et Guries, 1982), plusieurs incertitudes concernant leurs histoires glaciaires et postglaciaires subsistent encore. Pour satisfaire ces objectifs, nous avons étudié la variation génétique des génomes chloroplastique et mitochondrial à l'aide de marqueurs génétiques. Dans cette étude, le nombre de lignées génétiquement distinctes a été déterminé à l'aide d'un marqueur du génome mitochondrial et de 4 marqueurs du génome chloroplastique à l'échelle de l'aire de répartition des 2 espèces. Les répartitions géographiques de la diversité génétique observée pour ces divers marqueurs ont ensuite été comparées aux données palynologiques dans le but d'inférer l'emplacement probable des refuges glaciaires, les routes de colonisation postglaciaire ainsi que les zones de contact secondaires. Nos recherches se sont également intéressées aux conséquences de l'hybridation passée entre les 2 espèces en étudiant les patrons d'INTROGRESSION des génomes des organites. Considérant que les flux géniques par les graines et par le pollen sont asymétriques chez les conifères (Gamache et collab., 2003; Bagnoli et collab., 2011), les signaux d'introgression détectés à l'aide de marqueurs issus de ces 2 génomes devraient aussi témoigner de cette différence. Aussi, 2 marqueurs du génome mitochondrial ainsi qu'une combinaison de 4 marqueurs du génome chloroplastique ont été utilisés pour étudier la dynamique récente des changements de répartition des 2 espèces dans la région de leur zone de contact dans l'Ouest canadien.

### Pin gris et pin tordu : l'ADNmt témoigne d'un passé glaciaire tumultueux

La découverte et l'utilisation d'un MARQUEUR GÉNÉTIQUE de type MINISATELLITE de l'ADNmt chez le pin gris (figure 2b) et chez le pin tordu (figure 2a) a permis de déduire l'existence de plusieurs lignées glaciaires génétiquement distinctes. Chez le pin gris, 3 lignées glaciaires ont été identifiées (figure 3, cercles x, y et z) (Godbout et collab., 2005). Une première lignée a été observée dans l'ouest de l'aire de répartition (figure 2b). À l'est de l'Ontario, l'analyse de la répartition de la diversité génétique a révélé un patron plus complexe, impliquant notamment une large zone de contact au centre du Québec entre 3 fronts de recolonisation postglaciaire

### Les 4 forces de l'évolution qui façonnent les espèces

La structure géographique d'une espèce résulte d'un équilibre entre les forces évolutives qui tendent à produire de la différenciation génétique et celles qui tendent à homogénéiser cette diversité génétique (Slatkin, 1987). En phylogéographie, puisque l'objectif est de détecter des traces d'événements anciens causés par la vicariance, l'utilisation de marqueurs génétiques neutres sera préconisée de façon à éviter la détection d'un signal qui résulterait d'une adaptation. Les marqueurs neutres sont donc des marqueurs qui ne sont pas soumis à une des forces de l'évolution, la sélection naturelle, qui a pour effet de favoriser des gènes qui sont adaptés à leur milieu.

Ainsi, des 4 forces évolutives, seules seront considérées dans l'analyse des structures géographiques l'action de la migration, de la dérive génétique et de la mutation. La migration (ou flux génique) permet les échanges d'allèles (différentes formes d'un gène) entre les populations. La migration entraîne l'homogénéisation des populations et aura pour effet de diminuer la structure géographique. Inversement, l'action de la dérive génétique favorise la différenciation génétique des populations et donc augmente leur structure géographique. La dérive génétique est une force aléatoire qui est causée par un effet d'échantillonnage des allèles qui sont transmis à chaque nouvelle génération. Elle est intimement liée à la taille des populations puisque plus une population sera petite, plus la probabilité de transmettre des allèles identiques à la génération suivante sera élevée. Nous parlons alors d'un effet de dérive puisque cette probabilité de « piger » un même allèle augmentera à chaque génération. De génération en génération, ce processus aura pour effet de favoriser la divergence entre les populations et de diminuer la diversité génétique au sein de celles-ci. Enfin, la mutation est une force génératrice de diversité dont l'effet dépend du taux de mutation associé à la région du génome étudiée et de l'échelle de temps considérée. Dans le cadre d'études s'intéressant à des processus historiques plus récents tels que la glaciation, son effet est plus négligeable que ceux de la dérive et de la migration.

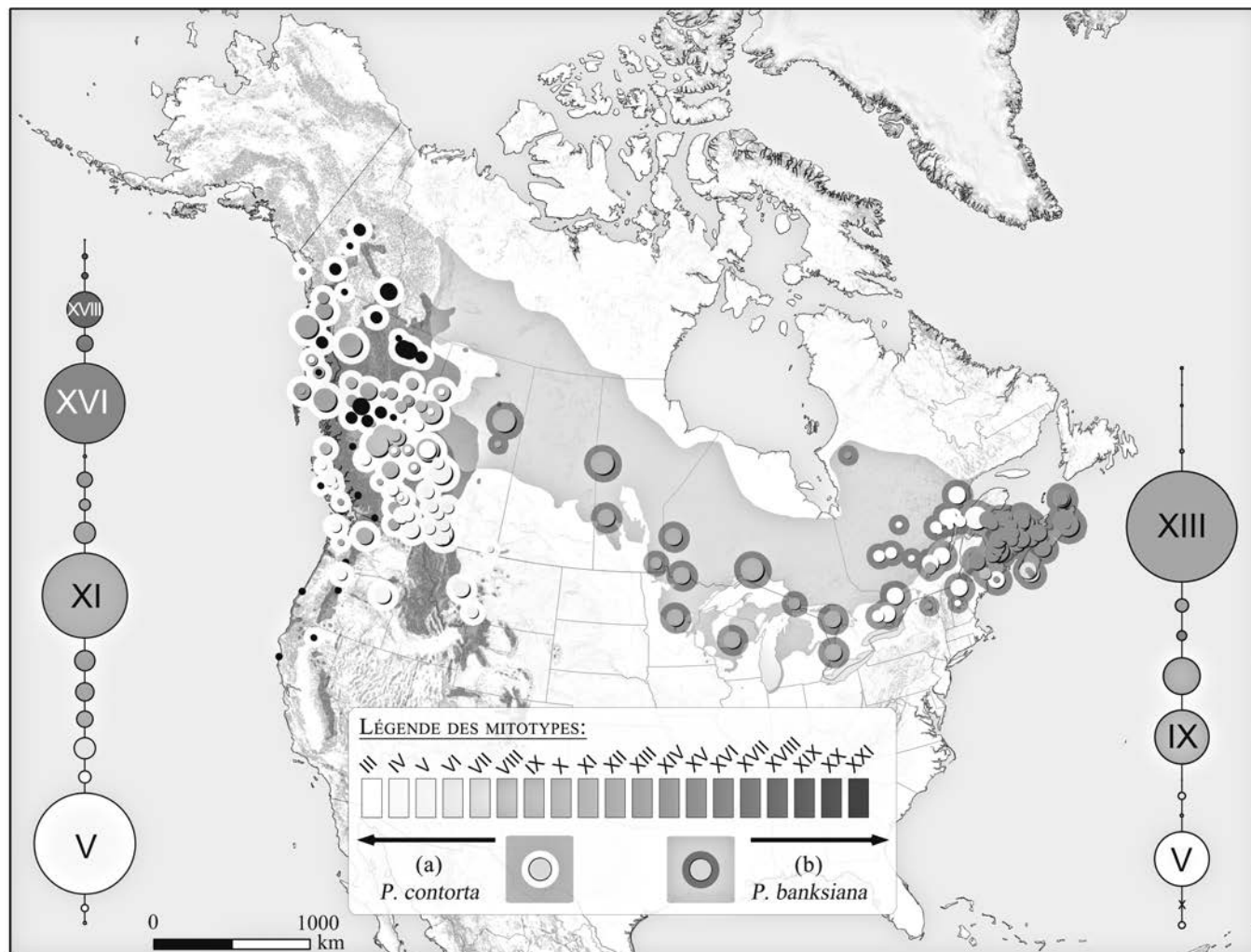


Figure 2. (a) Répartition des 4 mitotypes les plus abondants trouvés dans les 91 populations échantillonnées pour les 4 sous-espèces de pin tordu. Le réseau de mitotypes à gauche de la figure représente la proportion relative des 19 mitotypes trouvés chez le pin tordu. Les mitotypes les plus fréquents identifiés (V, XI, XVI et XVIII) correspondent à ceux présentés pour le pin tordu sur la carte. (b) Répartition des 3 mitotypes les plus abondants trouvés dans les 83 populations de pin gris échantillonnées. Le réseau de mitotypes à droite de la figure représente la proportion relative des 15 mitotypes trouvés chez le pin gris. Les mitotypes les plus fréquents identifiés (V, IX et XIII) correspondent à ceux présentés pour le pin gris sur la carte.

découlant d'autant de refuges glaciaires génétiquement distincts (figure 3, cercle 3).

De plus, l'utilisation d'un échantillonnage de populations très denses dans la région des Maritimes a permis d'identifier une LIGNÉE MATERNELLE vraisemblablement représentative d'un refuge côtier situé près de la calotte glaciaire, dans l'est de l'aire de répartition du pin gris (voir la distribution de la forme ou MITOTYPE, XIII du marqueur de l'ADNmt, figure 2b).

Contrairement aux observations découlant de l'étude de l'ADN mitochondrial, l'utilisation de marqueurs issus du génome chloroplastique, dispersés par le pollen, n'a pas révélé de structure géographique (Godbout et collab., 2010). En effet, l'étude de la répartition géographique des 50 CHLOROTYPES (résultant de la combinaison entre les différentes formes observées pour les marqueurs de l'ADNcp) identifiés chez le pin gris n'a pas permis de mettre en évidence une structuration

significative des populations. Cela indique que le flux génique provenant du pollen aurait été beaucoup plus efficace que celui provenant des graines dans l'homogénéisation de la structure des populations. En effet, ces résultats sont en accord avec le caractère plus informatif prédit pour les marqueurs issus de génomes se disséminant sur une faible distance (Bagnoli et collab., 2011), comme c'est le cas pour l'ADN mitochondrial chez les Pinacées.

L'analyse du même marqueur de l'ADNmt chez le pin tordu a également mis en lumière une structure géographique forte et complexe (figure 2a). Plusieurs groupes de populations ont été identifiés comme représentatifs de refuges glaciaires génétiquement distincts et de zones de contact secondaire (figure 3; Godbout et collab., 2008). La complexité de l'histoire postglaciaire inférée pour cette espèce fait écho à l'hétérogénéité du territoire occupé par celle-ci. En effet, la chaîne des

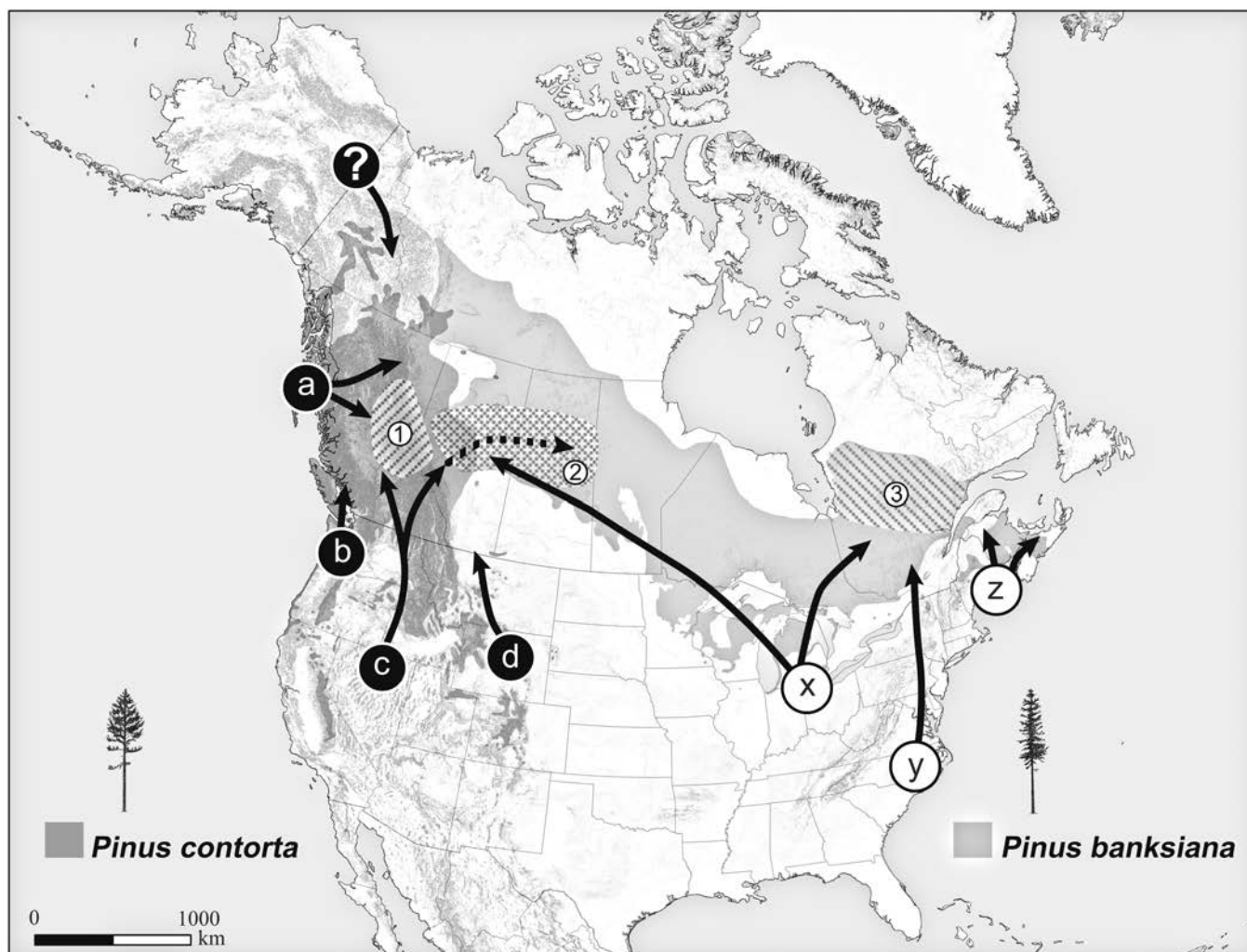


Figure 3. Carte synthèse représentant les histoires postglaciaires telles qu'inférées dans cette étude. Les cercles noirs correspondent aux différents refuges glaciaires proposés pour la sous-espèce *contorta* (a et b) et la sous-espèce *latifolia* (c, d et le point d'interrogation) du pin tordu. Les cercles blancs représentent les refuges glaciaires proposés pour le pin gris : (x) et (y), séparés par les Appalaches et (z), vraisemblablement confiné à la côte nord-est. Les aires hachurées représentent des zones de contact secondaire : à l'échelle intraspécifique (1 et 3) et interspécifique (2).

Cascades et celle des Rocheuses auraient constitué des facteurs de vicariance, en entravant le flux génique des graines et en favorisant la différenciation génétique au cours de la glaciation au sein des refuges situés au sud de la calotte (cercles b, c et d, figure 3). De plus, la sous-espèce *contorta* aurait survécu à la glaciation dans 2 refuges côtiers génétiquement distincts; un premier au sud de la calotte glaciaire et un second, à la hauteur de l'archipel Haida Gwaii en Colombie-Britannique (respectivement cercles b et a, figure 3).

L'étude des patrons d'introgression existant entre les 2 espèces, à l'aide de marqueurs issus des génomes mitochondrial et chloroplastique, a permis de mettre en évidence l'expansion postglaciaire du pin tordu jusque dans le centre du Canada, une région où il est aujourd'hui absent (cercle 2, figure 3; Godbout et collab., 2012). L'arrivée plus tardive du pin gris dans la région, qui correspond aujourd'hui à la Saskatchewan et à l'est de l'Alberta, s'est traduite par la « capture » du génome mitochondrial du pin tordu par le

pin gris (figure 4). Ce processus est le résultat de l'action combinée de la colonisation postglaciaire des 2 espèces et de la transmission uniparentale des génomes des organites : par la mère pour l'ADNmt et par le père pour l'ADNcp. À l'issue de ce processus, les arbres de cette région du centre du Canada présentent à la fois la morphologie et l'ADNcp typique du pin gris, mais possèdent aussi un ADNmt caractéristique du pin tordu. Par la plus grande importance du flux génique du pollen (figure 4b), les traces d'hybridation ancienne ont été effacées concernant l'ADNcp, mais conservées pour l'ADNmt au sein de ces populations de pin gris (figure 4c et d).

### L'effet du paysage

La large répartition conjointe du pin gris et du pin tordu permet de couvrir l'ensemble du territoire boréal de l'Amérique du Nord d'un océan à l'autre, afin d'en détecter les grands facteurs de vicariance potentiels (figures 1 et 3). Ainsi, nos résultats indiquent que les chaînes de montagnes



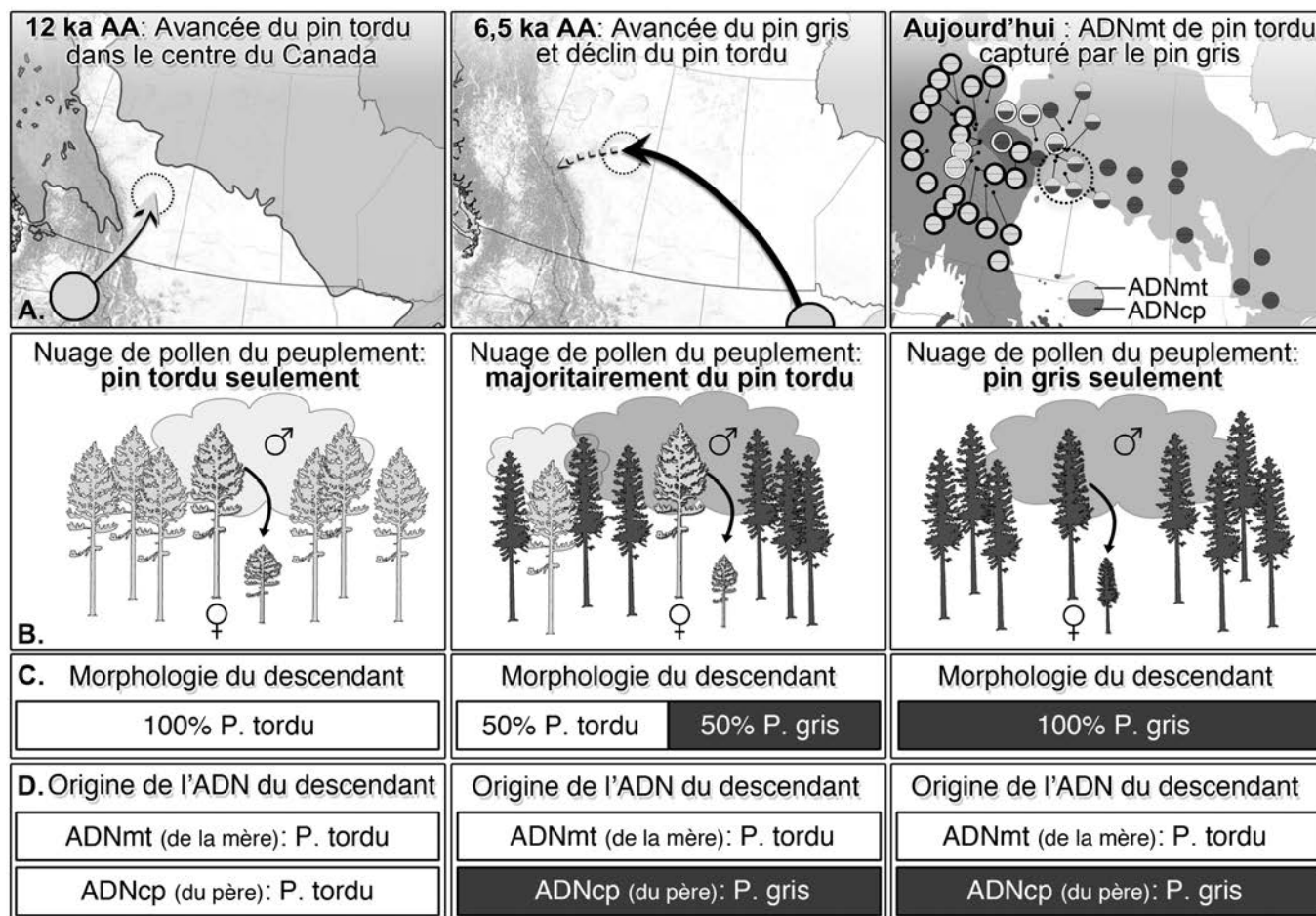


Figure 4. Schéma représentant le processus de capture de l'ADN mitochondrial tel qu'il se serait opéré entre le pin gris et le pin tordu depuis la fin de la dernière glaciation. Ce processus est représenté sur 4 niveaux (horizontalement) pour 3 époques différentes (verticalement). A. Mouvements présumés des 2 espèces dans la région du centre de l'Alberta (encerclée en pointillés sur la figure). Sur la carte correspondant à l'époque contemporaine, le résultat de cette capture est représenté à l'endroit où chaque population a été associée à l'une ou l'autre des espèces pour l'ADNmt (demi-cercle du haut) ou pour l'ADNcp (demi-cercle du bas). B. Présentation schématique d'un peuplement type trouvé dans cette région spécifique pour chacune des époques. Le nuage correspond au pollen présent dans ce peuplement et sa taille correspond à la proportion relative de chacune des 2 espèces présentes dans le peuplement. L'arbre de plus petite taille correspond au descendant issu du croisement entre l'arbre (identifié comme femelle et dont émerge la flèche) et d'un grain de pollen du nuage pollinique ambiant (identifié comme mâle). C. Morphologie de ce descendant. D. Espèce d'origine de l'ADNmt et de l'ADNcp pour ce descendant. La couleur blanche réfère au pin tordu et la couleur gris foncé, au pin gris. Le terme ka AA réfère à 1000 années avant l'année actuelle.

orientées nord-sud, les Cascades et les Rocheuses pour le pin tordu (Godbout et collab., 2008) et les Appalaches pour le pin gris (Godbout et collab., 2005; 2010), ont constitué des facteurs de vicariance au cours de l'ère glaciaire, en entravant le mouvement des graines entre les différents refuges. Dans l'est du continent, une structuration géographique similaire à celle du pin gris a été précédemment détectée chez l'épinette noire, un autre conifère de la région boréale (Jaramillo-Correa et collab., 2004; Gérardi et collab., 2010).

Par contre, les Appalaches auraient eu moins d'effet sur la différenciation génétique des populations de diverses espèces de feuillus, tels le chêne rouge (*Quercus rubra*: Magni et collab., 2005), l'érable rouge (*Acer rubrum*: McLachlan et collab., 2005; Gugger et collab., 2008), le noyer noir (*Juglans*

*nigra*: Victory et collab., 2006), ou d'un conifère tel que la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*: Lemieux et collab., 2011). Nous pouvons donc proposer que l'effet de vicariance des Appalaches aurait été plus important au nord, près de la calotte glaciaire, là où se trouvaient des espèces boréales comme le pin gris ou l'épinette noire, qu'au sud. Enfin, si cette chaîne de montagnes a limité les échanges de graines entre les peuplements de pin gris situés de part et d'autre, son effet sur le flux génique découlant du mouvement du pollen est moins clair. En effet, l'analyse ne s'est pas avérée concluante puisque la vaste majorité des chlorotypes étaient partagés par les populations du pin gris de l'ouest et de l'est (Godbout et collab., 2010). Des observations similaires ont été faites au sujet de la répartition des chlorotypes d'épinette noire dans

l'est du Canada (Gérardi et collab., 2010). Dans un cas comme dans l'autre, il est difficile de conclure s'il s'agit d'un effet du flux de pollen datant de la dernière glaciation ou d'un effet plus récent et qui daterait de l'Holocène.

Dans l'ouest, chez le pin tordu, la discontinuité génétique mitochondriale associée à la chaîne des Cascades (Godbout et collab., 2008) correspond à un patron communément rencontré dans la région du Pacifique Nord-Ouest (Carstens et collab., 2005; Jaramillo-Correa et collab., 2009; Shafer et collab., 2010; Wei et collab., 2011). Le rôle des Rocheuses et l'emplacement d'une zone refuge génétiquement distincte à l'est de cette chaîne de montagnes (figure 3; Godbout et collab., 2008) sont cependant moins documentés. La plus faible diversité génétique détectée aujourd'hui dans ces populations de pin tordu situées sur le flanc est des Rocheuses suggère une population glaciaire de petite taille.

Nos études ont permis de mettre en évidence l'importance des zones côtières dans la structuration géographique des populations de pin gris et du pin tordu. Plus particulièrement, nous détectons leur influence sous les hautes latitudes : dans la région des provinces maritimes de l'est du Canada pour le pin gris et autour de la région de l'archipel Haida Gwaii pour le pin tordu. La région Atlantique a été la première, dans l'est du continent, à se retrouver libre de glace à la fin de la dernière glaciation (Dyke et collab., 2003). Précédemment, la présence de plusieurs espèces arctiques dans les régions de la Gaspésie et de l'île du Cap-Breton, que l'on trouve aussi dans les montagnes Rocheuses, a été interprétée comme la preuve de refuges glaciaires dans des NUNATAKS de ces régions (Fernald, 1925). Aujourd'hui, nous considérons plutôt que ces populations isolées représentent des reliques d'espèces autrefois plus étendues (Holland, 1981). De plus, l'utilisation d'une voie de colonisation constituée des hauts-fonds des différents bancs entre le banc de Georges, au large de Cape Cod, et la Nouvelle-Écosse a aussi été proposée pour expliquer la répartition disjointe de représentants de la flore côtière (Keddy et Wisheu, 1989). Enfin, des lignées génétiques distinctes, similaires à celles observées chez le pin gris, ont précédemment été détectées dans la région Atlantique pour diverses espèces animales (Sei et Porter, 2007; Lee-Yaw et collab., 2008) et végétales (Walter et Epperson, 2001; Jaramillo-Correa et collab., 2004; Boys et collab., 2005; Walter et Epperson, 2005; Gérardi et collab., 2010). Ces différents indices, joints à la diversité topographique, climatique et édaphique de la région, témoignent d'une histoire postglaciaire complexe et vraisemblablement différente pour les espèces peuplant aujourd'hui la région (Clayden, 2000; Barrington et Paris, 2007; Clayden et collab., 2010).

L'hypothèse d'un refuge dans l'archipel Haida Gwaii sur la côte du Pacifique a d'abord été basée sur le fait que cette région présentait plusieurs espèces endémiques ou avec une aire de répartition disjointe (Hultén, 1937; Heusser, 1960). Aujourd'hui, plusieurs preuves phylogéographiques supportent l'existence de ce refuge, pour une autre espèce de conifère (Gapare et Aitken, 2005; Gapare et collab., 2005), pour diverses plantes (Soltis et collab., 1997) et pour des espèces animales (Janzen et collab.,

2002; Burg et collab., 2005; Pruett et Winker, 2005; Burg et collab., 2006). Ces différents résultats et ceux tirés de l'analyse des données fossiles (Lacourse et collab., 2003, 2005) suggèrent la présence d'une grande biodiversité au sein de ce refuge au cours de l'époque glaciaire.

L'analyse de la diversité de l'ADN mitochondrial du pin tordu n'a pas permis d'élucider de façon concluante l'hypothèse d'un refuge dans la région de la Béringie (figure 3 : le point d'interrogation). En effet, un groupe de populations de la sous-espèce *latifolia* situées au Yukon et au nord de la Colombie-Britannique, et présentant l'haplotype XVIII (figure 2a), a été identifié comme distinct par une analyse de groupement bayésienne (Godbout et collab., 2008). Ce regroupement pourrait indiquer l'existence d'un refuge glaciaire génétiquement distinct au nord des populations actuelles. Néanmoins, il est aussi possible que cet haplotype ait dérivé de l'haplotype XVI, associé à la sous-espèce *contorta* de la côte (figure 2a). Ainsi, bien que le faible taux de mutation associé à l'ADNmt favoriserait l'hypothèse d'un refuge BÉRINGIEN (Laroche et collab., 1997), d'autres études portant sur le pin tordu ont aussi détecté des similarités (Critchfield, 1985) entre ces populations du nord, de la sous-espèce *latifolia*, et celles de la côte, de la sous-espèce *contorta*. Plus récemment, une nouvelle variété de pin tordu (var. *yukonensis*) a été proposée pour différents peuplements du Yukon qui présenteraient des caractéristiques typiques de la sous-espèce côtière (Strong, 2010). Ces éléments pourraient suggérer l'existence d'une population glaciaire génétiquement distincte vers le nord-ouest et plus ou moins proche de la côte, et dont la répartition serait aujourd'hui relativement restreinte.

### Perspectives : conservation de la diversité génétique et adaptation aux changements climatiques ?

Les populations qui ont été isolées au cours de leur histoire sont susceptibles d'avoir accumulé des différences génétiques résultant du fait qu'elles auront été exposées à des pressions de sélection divergentes. Ainsi, même si les lignées phylogéographiques décrites plus haut ont pu être déterminées sur la base de marqueurs génétiques à pression d'évolution neutre, elles pourraient néanmoins présenter des adaptations particulières et évolutivement significatives (Avice, 2000). Par exemple, les populations ayant survécu à la période glaciaire dans des refuges côtiers pourraient s'avérer mieux adaptées aux conditions maritimes par rapport à celles provenant des refuges continentaux, qui pourraient présenter des adaptations particulières à un climat plus sec et à des variations de températures annuelles plus grandes. Un tel scénario a été suggéré pour expliquer la moins grande rusticité de l'épinette rouge comparativement à celle de l'épinette noire, à la suite de la divergence probable de cette espèce à partir d'un refuge d'épinette noire isolé le long de la côte est de l'Amérique du Nord durant le Pléistocène (Perron et collab., 2000; Jaramillo-Correa et Bousquet, 2003; Jaramillo-Correa et collab., 2004; Jaramillo-Correa et Bousquet, 2005). Il pourrait

donc s'avérer intéressant de rechercher, pour ces 2 espèces de pins, des allèles qui seraient associés à de telles adaptations et qui seraient apparus durant la glaciation dans les différents refuges glaciaires. Par exemple, chez le pin gris, la plupart des populations du Nouveau-Brunswick sont homogènes et représentatives d'une population glaciaire génétiquement distincte qui aurait survécu dans un environnement côtier immédiatement au sud de la calotte glaciaire (Godbout et collab., 2010). Ces arbres pourraient donc présenter des adaptations typiques de ces environnements maritimes.

Dans le même ordre d'idées, une meilleure connaissance de la structure phylogéographique des populations permettrait une détection plus efficace des signatures de sélection associées à l'adaptation lors d'analyses impliquant le balayage du génome (Excoffier et collab., 2009). Ainsi, en considérant la structure génétique historique d'origine glaciaire dans la recherche des polymorphismes d'ADN associés à des caractères adaptatifs, il serait possible d'éliminer, par des méthodes appropriées, la détection de faux signaux d'adaptation du génome qui découleraient de l'effet de la dérive qui aurait éliminé certains allèles dans une lignée, mais pas dans les autres (Prunier et collab., 2012).

À l'échelle interspécifique, l'effet de l'hybridation naturelle résulte souvent en une augmentation de la diversité génétique des espèces (Rieseberg et Wendel, 1993). Les populations de pin gris du centre du Canada (figure 4a) peuvent avoir bénéficié des échanges génétiques avec le pin tordu datant de l'Holocène (figure 4b) en intégrant certains allèles potentiellement mieux adaptés à cette région du centre du continent. De plus, plusieurs arbres de ces populations de pins gris ont capturé l'ADNmt du pin tordu. L'avantage évolutif de l'association des génomes cytoplasmiques et nucléaires n'est pas encore bien compris (Dowling et collab., 2008). Néanmoins, différentes études ont mis en évidence un effet adaptatif relié à l'association des génomes cyto-nucléaires (Blier et collab., 2001 ; Katewa et Ballard, 2007).

Ces dernières considérations s'appliquent aussi au point de vue intraspécifique. En effet, les zones de contact, issues de la rencontre entre différentes lignées génétiquement distinctes, peuvent présenter des nouvelles combinaisons de génomes cytoplasmiques (suivant un phénomène de « capture » intraspécifique) et une diversité génétique augmentée sur laquelle la sélection naturelle aurait pu agir. De plus, l'effet de la recombinaison peut avoir produit, au sujet du génome nucléaire, des génotypes inédits présentant des adaptations nouvelles. Pour le pin gris, une telle zone de contact tripartite a été identifiée dans le centre du Québec (zone 3, figure 3 ; Godbout et collab., 2005). Pour le pin tordu, une telle zone de grande diversité génétique se trouve au centre de la Colombie-Britannique, entre les chaînes côtières des Cascades et des Rocheuses, et inclut des mitotypes typiques des sous-espèces *latifolia* et *contorta* (zone 1, figure 3 ; Godbout et collab., 2008). Ces régions affichent une plus grande diversité génétique de l'ADNmt, qui pourrait être reliée à une plus grande diversité du génome nucléaire et à de meilleures caractéristiques de performance et d'adaptation (M. Perron, ministère des

Ressources naturelles du Québec, communication personnelle). Enfin, des preuves de coadaptation cyto-nucléaire au sein d'une même espèce ont précédemment été détectées, indiquant que de tels effets peuvent aussi s'avérer significatifs entre différentes lignées intraspécifiques et non pas seulement entre différents taxons (Moison et collab., 2010).

Enfin, les résultats présentés ici pourront certainement être utilisés dans un cadre de conservation des ressources génétiques. En effet, l'identification des lignées ancestrales et de leurs zones de contact pour chacune de ces 2 espèces de pins permet la délimitation d'unités évolutivement significatives (ou *Evolutionary Significant Unit*, ESU). C'est à l'intérieur de ces unités qu'il sera par la suite possible de dessiner un réseau d'aires protégées pour des fins de conservation. De plus, l'identification de ces unités pourra servir de guide dans l'élaboration d'une stratégie de gestion des ressources génétiques (Funk et collab., 2012). Plus concrètement et dans la perspective des changements climatiques actuels et futurs, la conservation de populations de pins gris et de pins tordus provenant des différents refuges glaciaires et des différentes zones de contact permettra la sauvegarde de l'ensemble du réservoir génétique des 2 espèces. En effet, les populations de ces différents groupes, identifiés comme génétiquement distincts, possèdent un potentiel adaptatif qui est lui aussi différent. Des représentants de ces différents groupes génétiques devraient donc être considérés dans la constitution de banques de graines.

Les espèces dont il est question ici ne sont pas menacées d'extinction dans la perspective des changements climatiques actuels. En effet, leur grande taille effective, leur vaste répartition, leur grande fécondité et leur qualité d'espèces pionnières leur permettraient de survivre à des modifications importantes du climat (Bürger et Lynch, 1995 ; Aitken et collab., 2008). Néanmoins, le pin gris a été identifié comme une espèce qui devrait bénéficier de mesures de conservation *in situ* et *ex situ* selon un sondage réalisé auprès de différents experts forestiers au Canada (Beardmore et collab., 2006). De plus, on évalue que la fréquence d'occurrence du pin tordu diminuerait de 13 % à 50 % pour les horizons respectifs de 2025 et 2085 suivant un scénario de changements climatiques dans la province de la Colombie-Britannique (Hamann et Wang, 2006).

Enfin, les changements climatiques peuvent également se traduire par des effets indirects causés par des stress biotiques. Pour le pin tordu, l'intensité de la présente invasion de dendroctones du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosae*) serait liée au réchauffement des hivers qui ne permettraient plus une diminution suffisante des populations d'insectes durant la saison froide (Hicke et collab., 2006). L'insecte pourrait également se propager vers l'est dans les populations de pin gris, puisqu'il a été détecté dans la zone de sympatrie entre le pin tordu et le pin gris en Alberta (Cunningham et collab., 2011). Les interactions existant entre le champignon causant la maladie, l'insecte et la diversité génétique chez ces 2 espèces sont présentement à l'étude dans le cadre du grand projet de génomique TRIA (TRIA, 2013). Les résultats sur la phylogéographie présentés ici ont d'ailleurs été intégrés à ces travaux (Cunningham et collab., 2012 ; Tsui et collab., 2012). ◀

## Lexique

- ADN CHLOROPLASTIQUE (ADNcp): ADN contenu dans le chloroplaste.
- ADN MITOCHONDRIAL (ADNmt): ADN contenu dans la mitochondrie.
- BÉRINGIEN: De Béringie, cet adjectif réfère à la région géographique entourant le détroit de Béring situé entre la Sibérie, en Russie, et l'Alaska, aux États-Unis.
- CHLOROPLASTE: Organite responsable de la photosynthèse dans la cellule végétale.
- CHLOROTYPE: Correspond à une des formes trouvées pour un marqueur génétique de l'ADN chloroplastique ou un ensemble de ceux-ci.
- DIPLOÏDE: Se dit d'un génome dont le ou les chromosomes sont présents en 2 copies.
- HAPLOÏDE: Se dit d'un génome dont le ou les chromosomes sont présents en une seule copie.
- INTROGRESSION: L'introgression est le résultat d'évènements d'hybridation anciens ayant causé le transfert de gènes ou de portions de génome d'une espèce à une autre.
- LIGNÉE MATERNELLE ET/OU GLACIAIRE: Réfère à un groupe de populations qui aurait une origine commune. Nous parlons de lignée maternelle si elles sont détectées à l'aide de marqueurs génétiques transmis par la mère (tels que ceux issus de l'ADNmt chez les pins). Les lignées glaciaires correspondent aux populations qui descendraient d'un même refuge glaciaire.
- MARQUEUR GÉNÉTIQUE: Région du génome qui présente des variations (ou polymorphismes) et qui est utilisée afin de mesurer la diversité génétique d'un ou des individus.
- MINISATELLITE: Région du génome qui présente la particularité de posséder des séquences de 10 à 60 nucléotides répétées en tandem. Le polymorphisme du marqueur génétique de type minisatellite consistera donc en des différences quant au nombre de répétitions du motif de nucléotides pour chacun des individus étudiés.
- MITOCHONDRIE: Organite responsable de la respiration dans la cellule.
- MITOTYPE: Correspond à une des formes trouvées pour un marqueur génétique de l'ADN mitochondrial ou un ensemble de ceux-ci.
- NUNATAK: Une région dénuée de glace, entourée de glaciers. Réfère le plus souvent à un sommet de montagne.
- ORGANITE: Structures compartimentées et spécialisées trouvées dans le cytoplasme des cellules. Elles sont impliquées dans différentes fonctions cellulaires.
- PLOÏDIE: Réfère au nombre de copies de chromosomes trouvés dans un génome (voir haploïde et diploïde).
- VICARIANCE: Phénomène selon lequel une population ancestrale est séparée en 2 ou plusieurs sous-populations qui n'échangent plus de gènes entre elles. Cet isolement entraîne au fil du temps une différenciation génétique des 2 sous-populations (suivant l'action de la dérive génétique – voir encadré).

## Références

- AITKEN, S.N., S. YEAMAN, J.A. HOLLIDAY, T. WANG et S. CURTIS-MCLANE, 2008. Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1: 95-111.
- AVISE, J.C., 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, 464 p.
- BAGNOLI, F., B. FADY, S. FINESCHI, S. ODDOU-MURATORIO, A. PIOTTI, F. SEBASTIANI et G.G. VENDRAMIN, 2011. Neutral pattern of genetic variation and applications to conservation in conifer species. Dans: PLOMION, C., J. BOUSQUET et C. KOLE (édit.). *Genetics, genomics and breeding of conifer*. CRC Press et Edenbridge Science Publishers, New York, p. 141-195.
- BARRINGTON, D.S. et C.A. PARIS, 2007. Refugia and migration in the Quaternary history of the New England flora. *Rhodora*, 109: 369-386.
- BASSETT, I.J., C.W. CROMPTON et J.A. PARMELEE, 1978. An atlas of airborne pollen grains and common fungus spores of Canada. Department of Agriculture, Ottawa, 321 p.
- BEARDMORE, T., J. LOO, B. MCAFEE, C. MALOUIN et D. SIMPSON, 2006. A survey of tree species of concern in Canada: The role for genetic conservation. *Forestry Chronicle*, 82: 351-363.
- BLIER, P.U., F. DUFRESNE et R.S. BURTON, 2001. Natural selection and the evolution of mtDNA-encoded peptides: evidence for intergenomic co-adaptation. *Trends in Genetics*, 17: 400-406.
- BOYS, J., M. CHERRY et S. DAYANANDAN, 2005. Microsatellite analysis reveals genetically distinct populations of red pine (*Pinus resinosa*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 92: 833-841.
- BURBAN, C. et R.J. PETIT, 2003. Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology*, 12: 1487-1495.
- BURG, T.M., A.J. GASTON, K. WINKER et V.L. FRIESEN, 2005. Rapid divergence and postglacial colonization in western North American Steller's jays (*Cyanocitta stelleri*). *Molecular Ecology*, 14: 3745-3755.
- BURG, T.M., A.J. GASTON, K. WINKER et V.L. FRIESEN, 2006. Effects of Pleistocene glaciations on population structure of North American chestnut-backed chickadees. *Molecular Ecology*, 15: 2409-2419.
- BÜRGER, R. et M. LYNCH, 1995. Evolution and extinction in a changing environment: A quantitative-genetic analysis. *Evolution*, 49: 151-163.
- CARSTENS, B.C., S.J. BRUNSFELD, J.R. DEMBOSKI, J.M. GOOD et J. SULLIVAN, 2005. Investigating the evolutionary history of the Pacific Northwest mesic forest ecosystem: Hypothesis testing within a comparative phylogeographic framework. *Evolution*, 59: 1639-1652.
- CLAGUE, J.J., 1981. Late Quaternary geology and geochronology of British Columbia. Part 2: Summary and discussion of radiocarbon-dated Quaternary history. Geological Survey of Canada, Ottawa, 41 p.
- CLAGUE, J.J., 1989. Cordilleran ice sheet. Dans: FULTON, R.J. (édit.). *Quaternary Geology of Canada and Greenland*. Geological Survey of Canada, Ottawa, p. 40-42.
- CLAGUE, J.J. et T.S. JAMES, 2002. History and isostatic effects of the last ice sheet in southern British Columbia. *Quaternary Science Reviews*, 21: 71-87.
- CLAGUE, J., J.R. HARPER, R.J. HEBDA et D. HOWES, 1982. Late Quaternary sea levels and crustal movements, coastal British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19: 597-618.
- CLARK, P.U. et A.C. MIX, 2002. Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, 21: 1-7.
- CLAYDEN, S.R., 2000. History, physical setting, and regional variation of the flora. Dans: Hinds, H.R. (édit.). *Flora of New Brunswick*. Biology Department, University of New Brunswick, Fredericton, p. 33-73.
- CLAYDEN, S.R., M.C. MUNRO, S. BLANEY et S.P. VANDER KLOET, 2010. Vascular flora of the Atlantic Maritime Ecozone: Some new perspectives. Dans: McAlpine, D.F. et I.M. Smith (édit.). *Assessment of species diversity in the Atlantic Maritime Ecozone*. NRC Research Press, Ottawa, p. 197-214.
- COX, C.B. et P.D. MOORE, 2005. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. 7<sup>e</sup> édition. Blackwell Publishing, Malden, 428 p.
- CRITCHFIELD, W.B., 1985. The late Quaternary history of lodgepole and jack pines. *Canadian Journal of Forest Research*, 15: 749-772.
- CRITCHFIELD, W.B. et E.L. LITTLE, 1966. Geographic distribution of the pines of the world. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, 97 p.
- CULLINGHAM, C.I., J.E.K. COOKE, S. DANG, C.S. DAVIS, B.J. COOKE et D.W. COLTMAN, 2011. Mountain pine beetle host-range expansion threatens the boreal forest. *Molecular Ecology*, 20: 2157-2171.
- CULLINGHAM, C.I., P. JAMES, J.E. COOKE et D.W. COLTMAN, 2012. Characterizing the physical and genetic structure of the lodgepole pine x jack pine hybrid zone: Mosaic structure and differential introgression. *Evolutionary Applications*, 5: 879-891.
- CWYNAR, L.C. et G.M. MACDONALD, 1987. Geographical variation of lodgepole pine in relation to population history. *American Naturalist*, 129: 463-469.
- DAVIS, M.B., 1983. Quaternary history of deciduous forests of eastern North America and Europe. *Annals of The Missouri Botanical Garden*, 70: 550-563.
- DONG, J. et D.B. WAGNER, 1993. Taxonomic and population differentiation of mitochondrial diversity in *Pinus banksiana* and *Pinus contorta*. *Theoretical and Applied Genetics*, 86: 573-578.
- DOWLING, D.K., U. FRIBERG et J. LINDELL, 2008. Evolutionary implications of non-neutral mitochondrial genetic variation. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 546-554.

- DU, F.K., R.J. PETIT et J.Q. LIU, 2009. More introgression with less gene flow: Chloroplast vs. mitochondrial DNA in the *Picea asperata* complex in China, and comparison with other conifers. *Molecular Ecology*, 18: 1396-1407.
- DYKE, A.S. et V.K. PREST, 1987. Paleogeography of northern North America, 18000–5000 years ago. Geological Survey of Canada, Ottawa, carte 1703A, échelle: 1: 12 500 000.
- DYKE, A.S., J.T. ANDREWS, P.U. CLARK, J.H. ENGLAND, G.H. MILLER, J. SHAW et J.J. VEILLETTE, 2002. The Laurentide and Innuitian ice sheets during the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews*, 21: 9-31.
- DYKE, A.S., A. MOORE et L. ROBERTSON, 2003. Deglaciation of North America. Geological Survey of Canada, Ottawa, Open File 1574.
- ENNOS, R.A., 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity*, 72: 250-259.
- EXCOFFIER, L., T. HOFFER et M. FOLL, 2009. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population. *Heredity*, 103: 285-298.
- FERNALD, M.L., 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of North America. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences*, 15: 237-342.
- FUNK, W.C., J.K. MCKAY, P.A. HOHENLOHE et W.F. ALLERDORF, 2012. Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 489-496.
- GAMACHE, I., J.P. JARAMILLO-CORREA, S. PAYETTE et J. BOUSQUET, 2003. Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: Imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Molecular Ecology*, 12: 891-901.
- GAPARE, W.J. et S.N. AITKEN, 2005. Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]. *Molecular Ecology*, 14: 2659-2667.
- GAPARE, W.J., S.N. AITKEN et C.E. RITLAND, 2005. Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr) populations: Implications for conservation of widespread species. *Biological Conservation*, 123: 113-123.
- GÉRARDI, S., J.P. JARAMILLO-CORREA, J. BEAULIEU et J. BOUSQUET, 2010. From glacial refugia to modern populations: New assemblages of organelle genomes generated by differential cytoplasmic gene flow in transcontinental black spruce. *Molecular Ecology*, 19: 5265-5280.
- GODBOUT, J., J.P. JARAMILLO-CORREA, J. BEAULIEU et J. BOUSQUET, 2005. A mitochondrial DNA minisatellite reveals the postglacial history of jack pine (*Pinus banksiana*), a broad-range North American conifer. *Molecular Ecology*, 14: 3497-3512.
- GODBOUT, J., A. FAZEKAS, C.H. NEWTON, F.C. YEH et J. BOUSQUET, 2008. Glacial vicariance in the Pacific Northwest: Evidence from a lodgepole pine mitochondrial DNA minisatellite for multiple genetically distinct and widely separated refugia. *Molecular Ecology*, 17: 2463-2475.
- GODBOUT, J., J. BEAULIEU et J. BOUSQUET, 2010. Phylogeographic structure of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae) supports the existence of a coastal glacial refugium in northeastern North America. *American Journal of Botany*, 97: 1903-1912.
- GODBOUT, J., F.C. YEH et J. BOUSQUET, 2012. Large-scale asymmetric introgression of cytoplasmic DNA reveals Holocene range displacement in a North American boreal pine complex. *Ecology and Evolution*, 2: 1853-1866.
- GOEBEL, T., M. WATERS et D.H. O'ROURKE, 2008. The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science*, 319: 1497-1502.
- GUGGER, P.F., J.S. MCLACHLAN, P.S. MANOS et J.S. CLARK, 2008. Inferring long distance dispersal and topographic barriers during post glacial colonization from the genetic structure of red maple (*Acer rubrum* L.) in New England. *Journal of Biogeography*, 35: 1665-1673.
- HAMANN, A. et T. WANG, 2006. Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology*, 87: 2773-2786.
- HAMPE, A. et R.J. PETIT, 2005. Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461-467.
- HAMRICK, J.L., 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*, 197: 323-335.
- HEUSSER, C.J., 1960. Late Pleistocene environments of North Pacific North America. *American Geographical Society, New York*, 308 p.
- HEWITT, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biological Journal Of The Linnean Society*, 58: 247-276.
- HEWITT, G.M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359: 183-195.
- HICKE, J.A., J.A. LOGAN, J. POWELL et D.S. OJIMA, 2006. Changing temperatures influence suitability for modeled mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreaks in the western United States. *Journal of Geophysical Research*, G02019: 1-12.
- HOLLAND, P.G., 1981. Pleistocene refuge areas, and the revegetation of Nova Scotia, Canada. *Progress in Physical Geography*, 5: 535-562.
- HUGHEN, K.A., J.T. OVERPECK, S. LEHMAN, M. KASHGARIAN, J. SOUTHON, L.C. PETERSON, R. ALLEY et D.M. SIGMAN, 1998. Deglacial changes in ocean circulation from an extended radiocarbon calibration. *Nature*, 391: 65-68.
- HULTÉN, E., 1937. Outline of the history of Arctic and boreal biota during the Quaternary period. Bokförlags aktiebolaget Thule, Stockholm, 168 p.
- JACKSON, S.T., J.T. OVERPECK, T. WEBB III, S.E. KEATTCH et K.H. ANDERSON, 1997. Mapped plant-macrofossil and pollen records of late Quaternary vegetation change in eastern North America. *Quaternary Science Reviews*, 16: 1-70.
- JACKSON, S.T., R.S. WEBB, K.H. ANDERSON, J.T. OVERPECK, T. WEBB III, J.W. WILLIAMS et B.C.S. HANSEN, 2000. Vegetation and environment in eastern North America during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, 19: 489-508.
- JANZEN, F.J., J.G. KRENZ, T.S. HASELKORN et E.D. BRODIE, 2002. Molecular phylogeography of common garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) in western North America: Implications for regional historical forces. *Molecular Ecology*, 11: 1739-1751.
- JARAMILLO-CORREA, J.P. et J. BOUSQUET, 2003. New evidence from mitochondrial DNA of a progenitor-derivative species relationship between black spruce and red spruce (Pinaceae). *American Journal of Botany*, 92: 1801-1806.
- JARAMILLO-CORREA, J.P. et J. BOUSQUET, 2005. Mitochondrial genome recombination in the zone of contact between two hybridizing conifers. *Genetics*, 171: 1951-1962.
- JARAMILLO-CORREA, J.P., J. BOUSQUET, J. BEAULIEU, N. ISABEL, M. PERRON et M. BOUILLÉ, 2003. Cross-species amplification of mitochondrial DNA sequence-tagged-site markers in conifers: The nature of polymorphism and variation within and among species in *Picea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 1353-1367.
- JARAMILLO-CORREA, J.P., J. BEAULIEU et J. BOUSQUET, 2004. Variation in mitochondrial DNA reveals multiple distant glacial refugia in black spruce (*Picea mariana*), a transcontinental North American conifer. *Molecular Ecology*, 13: 2735-2747.
- JARAMILLO-CORREA, J.P., J. Beaulieu, F.T. Ledig et J. Bousquet, 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican endemic conifer. *Molecular Ecology*, 15: 2787-2800.
- JARAMILLO-CORREA, J.P., J. BEAULIEU, D.P. KHASA et J. BOUSQUET, 2009. Inferring the past from the present phylogeographic structure of North American forest trees: Seeing the forest for the genes. *Canadian Journal of Forest Research*, 39: 286-307.
- KATEWA, S.D. et J.W.O. BALLARD, 2007. Sympatric *Drosophila simulans* flies with distinct mtDNA show age related differences in mitochondrial metabolism. *Insect biochemistry and molecular biology*, 37: 923-932.
- KEDDY, P.A. et I.C. WISHEU, 1989. Ecology, biogeography, and conservation of coastal plain plants: Some general principles from the study of Nova Scotian wetlands. *Rhodora*, 91: 72-94.
- LACOURSE, T., R.W. MATHEWES et D.W. FEDJE, 2003. Paleocology of late-glacial terrestrial deposits with in situ conifers from the submerged continental shelf of western Canada. *Quaternary Research*, 60: 180-188.
- LACOURSE, T., R.W. MATHEWES et D.W. FEDJE, 2005. Late-glacial vegetation dynamics of the Queen Charlotte Islands and adjacent continental shelf, British Columbia, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 226: 36-57.

- LAROCHE, J., P. LI, L. MAGGIA et J. BOUSQUET, 1997. Molecular evolution of angiosperm mitochondrial introns and exons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 5722-5727.
- LEE-YAW, J.A., J.T. IRWIN et D.M. GREEN, 2008. Postglacial range expansion from northern refugia by the wood frog, *Rana sylvatica*. *Molecular Ecology*, 17: 867-884.
- LEMIEUX, M.J., J. BEAULIEU et J. BOUSQUET, 2011. Chloroplast DNA polymorphisms in eastern hemlock: Range-wide genogeographic analyses and implications for gene conservation. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 1047-1059.
- LOTAN, J.E. et W.B. CRITCHFIELD, 1990. *Pinus contorta* Dougl. ex. Loud. Dans: BURNS, R.M. et B.H. HONKALA (édit.). *Silvics of North America*, Volume 1: Conifers. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, p. 302-315.
- MACDONALD, G.M., L.C. Cwynar et C. WHITLOCK, 1998. The late Quaternary dynamics of pines in northern North America. Dans: RICHARDSON, D.M. (édit.). *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 122-136.
- MAGNI, C.R., A. DUCOUSO, H. CARON, R.J. PETIT et A. KREMER, 2005. Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Molecular Ecology*, 14: 513-524.
- MATTHEWS, J.V.J., T.W. ANDERSON et M. BOYKO-DIAKONOW, 1989. Quaternary environments in Canada as documented by paleobotanical case histories. Dans: FULTON, R.J. (édit.). *Quaternary geology of Canada and Greenland*. Geological Survey of Canada, Ottawa, p. 483-539.
- MCLACHLAN, J.S., J.S. CLARK et P.S. MANOS, 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86: 2088-2098.
- MIX, A.C., E. BARD et R. SCHNEIDER, 2001. Environmental processes of the Ice Age: Land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quaternary Science Reviews*, 20: 627-657.
- MOISON, M., F. ROUX, M. QUADRADO, R. DUVAL, M. EKOVICH, D.H. LÊ, M. VERZAUX et F. BUDAR, 2010. Cytoplasmic phylogeny and evidence of cyto-nuclear co-adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 63: 728-738.
- PERRON, M., D.J. PERRY, C. ANDALO et J. BOUSQUET, 2000. Evidence from sequence-tagged-site markers of a recent progenitor-derivative species pair in conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 11331-11336.
- PETIT, R.J. et A. HAMPE, 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 187-214.
- PETIT, R.J. et L. EXCOFFIER, 2009. Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 386-393.
- PETIT, R.J., I. AGUINAGALDE, J.-L. DE BEAULIEU, C. BITTKAU, S. BREWER, R. CHEDDADI, R. ENNOS, S. FINESCHI, D. GRIVET, M. LASCOUX, A. MOHANTY, G. MÜLLER-STARCK, B. DEMESURE-MUSCH, A. PALMÉ, J.P. MARTÍN, S. RENDELL et G.G. VENDRAMIN, 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300: 1563-1565.
- PRUETT, C.L. et K. WINKER, 2005. Northwestern song sparrow populations show genetic effects of sequential colonization. *Molecular Ecology*, 14: 1421-1434.
- PRUNIER, J., S. GÉRARDI, J. LAROCHE, J. BEAULIEU et J. BOUSQUET, 2012. Parallel and lineage-specific molecular adaptation to climate in boreal black spruce. *Molecular Ecology*, 21: 4270-4286.
- RIESEBERG, L.H. et J.F. WENDEL, 1993. Introgression and its consequences in plants. Dans: Harrison, R.G. (édit.). *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, New York, p. 70-109.
- RITCHIE, J.C., 1987. *Postglacial vegetation of Canada*. Cambridge University Press, Cambridge, 178 p.
- RUDOLPH, T.D. et C.W. YEATMAN, 1982. Genetics of jack pine. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, 60 p.
- RUDOLPH, T.D. et P.R. LAIDL, 1990. *Pinus banksiana* Lamb. Dans: BURNS, R.M. et B.H. HONKALA (édit.). *Silvics of North America*, Volume 1: Conifers. USDA, Forest Service, Washington, p. 280-293.
- SCHOENIKE, R.E., 1976. Geographic variation in jack pine. University of Minnesota Agriculture Experiment Station, Technical Bulletin, 304: 1-49.
- SEI, M. et A.H. PORTER, 2007. Delimiting species boundaries and the conservation genetics of the endangered maritime ringlet butterfly (*Coenonympha nipsisquit* McDunnough). *Molecular Ecology*, 16: 3313-3325.
- SENO, M., K. KIMURA, Y. WATANO, K. UEDA et T. SHIMIZU, 1999. Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae). *Journal of Plant Research*, 112: 97-105.
- SHAFER, A.B.A., C. CULLINGHAM, S.D. CÔTÉ et D.W. COLTMAN, 2010. Of glaciers and refugia: A decade of study sheds new light on the phylogeography of northwestern North America. *Molecular Ecology*, 19: 4589-4621.
- SHAW, J., D.J.W. PIPER, G.B.J. FADER, E.L. KING, B.J. TODD, T. BELL, M.J. BATTERSON et D.G.E. LIVERMAN, 2006. A conceptual model of the deglaciation of Atlantic Canada. *Quaternary Science Reviews*, 25: 2059-2081.
- SLATKIN, M., 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787-792.
- SOLTIS, D.E., M.A. GITZENDANNER, D.D. STRENGE et P.S. SOLTIS, 1997. Chloroplast DNA intraspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America. *Plant Systematics and Evolution*, 206: 353-373.
- SOLTIS, D.E., A.B. MORRIS, J. MCLACHLAN, P.S. MANOS et P. SOLTIS, 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, 15: 4261-4293.
- STEA, R.R., 2004. The Appalachian Glacier Complex in Maritime Canada. Dans: EHLERS, J. et P.L. GIBBARD (édit.). *Quaternary glaciations: Extent and chronology, Part II*. Elsevier, Amsterdam, p. 213-232.
- STRONG, W., 2010. *Pinus contorta* var. *yukonensis* var. nov. (Pinaceae) from south-central Yukon, Canada. *Nordic Journal of Botany*, 28: 448-452.
- TRIA, 2013. The TRIA project. Disponible en ligne à: [www.thetriaproject.ca](http://www.thetriaproject.ca). [Visité le 13-07-18].
- TSUI, C.K.M., A. ROE, Y.A. EL-KASSABY, A.V. RICE, S.M. ALAMOUTI, F.A.H. SPERLING, J.E.K. COOKE, J. BOHLMANN et R.C. HAMELIN, 2012. Population structure and migration pattern of a conifer pathogen, *Grosmannia clavigera*, as influenced by its symbiont, the mountain pine beetle. *Molecular Ecology*, 21: 71-86.
- VICTORY, E.R., J.C. GLAUBITZ, O.E. RHODES Jr et K.E. WOESTE, 2006. Genetic homogeneity in *Juglans nigra* (Juglandaceae) at nuclear microsatellites. *American Journal of Botany*, 93: 118-126.
- WALTER, R. et B.K. EPPERSON, 2001. Geographic pattern of genetic variation in *Pinus resinosa*: Area of greatest diversity is not the origin of postglacial populations. *Molecular Ecology*, 10: 103-111.
- WALTER, R. et B.K. EPPERSON, 2005. Geographic pattern of genetic diversity in *Pinus resinosa*: Contact zone between descendants of glacial refugia. *American Journal of Botany*, 92: 92-100.
- WARD, B.C., M.C. WILSON, D.W. NAGORSEN, D.E. NELSON, J.C. DRIVER et R.J. WIGEN, 2003. Port Eliza cave: North American West Coast interstadial environment and implications for human migrations. *Quaternary Science Reviews*, 22: 1383-1388.
- WEBB III, T. et P.J. BARTLEIN, 1992. Global changes during the last 3 million years: Climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 141-173.
- WEI, X.-X., J. BEAULIEU, D.P. KHASA, J. VARGAS-HERNÁNDEZ, J. LÓPEZ-UPON, B. JAQUISH et J. BOUSQUET, 2011. Range-wide chloroplast and mitochondrial DNA imprints reveal multiple lineages and complex biogeographic history for Douglas-fir in North America. *Tree Genetics and Genomes*, 7: 1025-1040.
- WHEELER, N.C. et R.P. GURIES, 1982. Biogeography of lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, 60: 1805-1814.
- WILLIAMS, J.W., B.N. SHUMAN, T. WEBB III, P.J. BARTLEIN et P.L. LEDUC, 2004. Late-Quaternary vegetation dynamics in North America: Scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs*, 74: 309-334.
- YEATMAN, C.W., 1967. Biogeography of jack pine. *Canadian Journal of Botany*, 45: 2201-2211.