







Université du Québec  
à Rimouski

## **ORIGINE ET DIVERSITÉ FLORISTIQUE DES LANDES SOMMITALES DE LA ZONE BORÉALE**

Mémoire présenté  
dans le cadre du programme de la maîtrise en biologie  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR  
© ARIANE LANGLOIS

**Août 2025**



**Composition du jury:**

**Joël Béty, président du jury, Université du Québec à Rimouski (UQAR)**

**Guillaume de Lafontaine, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski (UQAR)**

**Luc Sirois, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski (UQAR)**

**Esther Lévesque, examinatrice externe, Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR)**

Dépôt initial le 09 avril 2025

Dépôt final le 11 août 2025



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.



## REMERCIEMENTS

Tout d'abord, j'aimerais remercier mes codirecteurs Luc Sirois et Guillaume de Lafontaine qui m'ont grandement aidé dans l'accomplissement de ce projet. Merci de m'avoir accueilli dans un environnement académique où règne passion et plaisir. Tout au long de mon parcours, vous avez assuré une présence constante et vous m'avez encouragé à me dépasser. Je tiens également à remercier notre collaborateur Pierre Grondin, sans qui les campagnes d'échantillonnage n'auraient pas été les mêmes. Pierre, je salue ton dévouement pour la science et l'écologie! Je remercie la Direction de la recherche forestière (DRF), la Direction des inventaires forestiers (DIF), la Région de biosphère Manicouagan-Uapishka (RBMU) et le Conseil des Innus de Pessamit qui ont contribué à la réussite de la recherche. Merci également au ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP) qui nous ont fourni de précieuses données.

Merci à tou.tes mes collègues et ami.es qui ont contribué à la collecte de données sur le terrain; Kimberly Auffret, Frédérique Bergeron, Léa Blanchette, Sarah Boilard, Jeanne Léger, Todor Minchev et David Voyer. Mention spéciale à Jeanne et Léa avec qui j'ai eu la chance de vivre la nordicité et les nombreuses marches dans la broussaille! Merci à Sarah qui m'a aidée et accompagnée pendant les nombreuses heures de tamisage et de tri au laboratoire.

Je tiens également à mentionner la présence chaleureuse de mes ami.es et de ma famille durant mon passage à la maîtrise. Fred pour la bienveillance, le support moral et les encouragements. Alice Désaulniers pour les pause-cafés, les discussions scientifiques et l'humour quotidien. Merci à Carole-Anne Guay, Marie-Pierre Carrier, Lancelot Massé et Clara Paquin pour les midis plein-air ! Merci à Hugo Daniel pour son écoute et ses conseils. Finalement, merci à mes parents Guylaine Martineau et Alain Langlois qui me supportent dans tous les projets que j'entreprends.



## RÉSUMÉ

La mosaïque des communautés végétales dans le paysage de la zone boréale est ponctuée de plusieurs sommets non forestiers qui forment des landes sommitales résultant de l’interaction entre le climat, les feux et les variables du milieu physique qui conditionnent la régénération forestière. Dans cette étude, nous évaluons la relation entre l’origine des landes sommitales dans la forêt boréale du Québec et la diversité floristique de leurs communautés végétales. À cette fin, nous avons combiné l’information d’une analyse paléoécologique des charbons de bois avec l’inventaire de la flore de 400 placettes réparties du sud au nord dans quatre secteurs de la zone boréale: les Monts Uapishka, Fermont, Caniapiscau-sud et Caniapiscau-nord. Nous avons également classifié l’affinité géographique de la flore de ces secteurs sur la base de la répartition latitudinale de leurs espèces, en nous appuyant sur plus de 850 000 occurrences documentées dans le Nord-Est de l’Amérique. Nos résultats indiquent que la diversité floristique des secteurs est reliée au temps écoulé depuis la dernière perturbation primaire et à la superficie des zones non-boisées dans le secteur. Plusieurs épisodes de feux (entre trois et six épisodes) sont survenus entre 4842 et 184 cal AA; les feux les plus récents ont tous été suivis d’un échec de régénération forestière soulignant la résilience décroissante des forêts qui conduit à l’établissement de landes sommitales. Cependant, aucun charbon n’a été détecté dans la partie centrale des Monts Uapishka, le secteur situé le plus au sud. Or, à Uapishka les indices de diversité taxonomique (nombres de Hill) et phylogénétique (PD de Faith) sont significativement plus élevés que dans les trois autres secteurs. Notre analyse révèle que la flore du secteur des Monts Uapishka a une affinité géographique relativement plus nordique que celle des secteurs situés plus au nord, notamment en raison de la présence de taxons subarctiques. Nos résultats suggèrent que la diversité floristique et l’affinité de la flore des landes sommitales de la zone boréale est déterminée par l’origine glaciaire (toundra alpine vestigiale des Monts Uapishka) ou post-incendiaire de leur déboisement (landes sommitales *ex-igne* de Fermont et Caniapiscau).

*Mots clés:* landes sommitales, résilience des forêts, toundra alpine, ouverture du paysage, diversité floristique, affinité phytogéographique, analyse paléoécologique, déforestation subarctique



## ABSTRACT

Many ecological processes shaped the boreal forest mosaic, with modern-day landscapes reflecting the interplay between wildfires, climate, physical environment variables, and forest regeneration. This study addresses the relationship between the origin of summit heathlands in Québec's boreal forest and the floristic diversity of their plant communities. To this end, we combined soil macrofossil charcoal analysis with a floristic survey of 400 plots distributed across four sectors of the boreal zone arranged from south to north: Uapishka Mountains, Fermont, South-Caniapiscau, and North-Caniapiscau. We also classified the geographical affinity of the flora in these sectors based on their latitudinal distribution, using more than 850,000 documented occurrences of their species in northeastern North America. Our results indicate that floristic diversity of these sectors is related to time elapsed since the last disturbance and the extent of non-forested areas in each sector. Multiple fire episodes (*i.e.*, three to six) occurred between 4842 and 184 cal BP, suggesting a decline of forests resilience whereby historical forest ecosystems were maintained up to the last fire event that triggered a regeneration failure. However, no charcoal was detected in core of the Uapishka Mountains, within the southernmost sector, where taxonomic (Hill numbers) and phylogenetic (Faith's PD) diversity indices are significantly higher than in the other sectors located further north. Our analysis reveals that the flora of the Uapishka Mountains exhibits a relatively more northern geographical affinity compared to the sectors located further north, particularly due to the presence of subarctic taxa. Our findings suggest that the floristic diversity and affinity of the summit heathlands in the boreal zone are determined by the glacial origin (relict alpine tundra of the Uapishka Mountains) or post-fire deforestation (post-fire summit heathlands of Fermont and Caniapiscau).

**Keywords:** boreal heathland, forest resilience, alpine tundra, landscape opening, floristic diversity, phytogeographical affinity, paleoecological analyses, subarctic deforestation



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ .....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES .....	xiii
LISTE DES TABLEAUX .....	xv
LISTE DES FIGURES .....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xx
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
CONTEXTE HISTORIQUE .....	1
PROBLEMATIQUE DU PROJET .....	2
OBJECTIFS ET HYPOTHESES.....	5
CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES.....	7
ÉCHANTILLONNAGE .....	7
Charbons de bois.....	7
Inventaires floristiques.....	9
Affinité géographique de la flore nordique.....	10
CHAPITRE 1 ORIGINE ET DIVERSITÉ FLORISTIQUE DES LANDES SOMMITALES DE LA ZONE BORÉALE.....	12
RESUME.....	12
INTRODUCTION.....	13
MATERIEL ET MÉTHODES.....	17
Aire d'étude .....	17
Flux opérationnel des analyses .....	18
Acquisition des données .....	21

Analyses des données .....	24
RESULTATS .....	27
Historique des landes sommitales .....	27
Flore nordique .....	30
Affinité géographique de la flore nordique .....	32
Déterminants de la diversité des landes sommitales .....	36
DISCUSSION .....	37
Historique des perturbations écologiques et origines des secteurs.....	37
Diversité floristique .....	40
Déterminants de la diversité floristique.....	42
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	46
PRINCIPAUX RESULTATS .....	46
Historique des landes sommitales .....	46
Diversité floristique .....	47
Déterminants de la diversité .....	48
PORTEE DE L'ETUDE.....	48
LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE.....	49
ANNEXES .....	53
ANNEXE I.....	54
ANNEXE II .....	55
ANNEXE III .....	58
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	111

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Jeux de données utilisés pour constituer la base de données de l'aire de référence .....	23
Tableau 2. Détails des 52 dates $^{14}\text{C}$ des macrofossiles de charbon de bois provenant de landes sommitales dans quatre secteurs de la zone boréale au Québec. ....	29
Tableau 3. Résultat du modèle additif généralisé expliquant la diversité floristique de chacun des quatre secteurs de landes sommitales étudiés en forêt boréale au Québec (Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud, Fermont, Monts Uapishka). Degré de liberté estimé (edf), degrés de liberté de référence (ref.df), valeurs $F$ et valeurs $P$ , et la taille de l'effet ( $\eta_p^2$ ).....	36



## LISTE DES FIGURES

Figure 1. Landes sommitales situées à l'arrière-plan du lac Joyel dans les Monts Uapishka.....	3
Figure 2. Carte géographique de l'aire d'étude. La carte principale illustre l'ensemble du territoire étudié, incluant les landes sommitales des secteurs des Monts Uapishka, de Fermont, de Caniapiscau-sud et de Caniapiscau-nord échantillonnées par l'UQAR. Elle présente également les données du biome de la toundra arctique, recueillies par le ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP). L'encadré situé en haut à droite représente le territoire considéré pour construire la base de données de l'aire de répartition (BDAR), couvrant une zone s'étendant entre les latitudes 41° et 62° .....	8
Figure 3. Représentation schématique d'un microsite incluant un échantillon de sol et deux inventaires floristiques (aléatoire et réplicat) dans les landes sommitales du biome boréal.....	9
Figure 4. Schématisation des trois parties de l'étude, stratégies d'échantillonnage, objectifs, jeux de données et flux opérationnel des analyses réalisées. ....	20
Figure 5. Proportion des sites avec présence de charbon dans les sols des landes sommitales de quatre secteurs dans la forêt boréale au Québec. Le nombre d'échantillons de sol analysés sur chaque sommet est indiqué par n. Les diagrammes circulaires représentent la proportion de particules de charbons de conifères et de feuillus identifiés sur chaque sommet. Les secteurs sont disposés du sud vers le nord. L'élévation moyenne des sites échantillonnés est spécifiée pour chaque sommet étudié. ....	28
Figure 6. Courbes de raréfaction et extrapolation des nombres de Hill de la diversité taxonomique et des indices de la diversité phylogénétique moyenne de Faith dans les landes sommitales de quatre secteurs en forêt boréale au Québec (Monts Uapishka, Fermont, Caniapiscau-sud, Caniapiscau-nord). Les ombrages indiquent les intervalles de confiance à 95%.....	31
Figure 7. a) Projection de la fréquence relative des 300 espèces de la flore nordique selon la latitude (41° à 62°N) dans le plan des deux premiers axes de l'ACP. Les groupes d'espèces sont formés par l'analyse des k-moyennes. b-e): Exemples de distribution de fréquence par degré de latitude des occurrences	

d'une espèce représentative de chaque groupe (b) *Abies balsamea* (c) *Vaccinium vitis-idaea* (d) *Juncus castaneus* et (e) *Cassiope tetragona* ..... 32

Figure 8. Répartition des groupes phytogéographiques de la flore de la toundra arctique et des landes sommitales de quatre secteurs de la zone boréale au Québec (Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud, Fermont, Monts Uapishka)..... 34



## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

<b>AA</b>	Avant Aujourd’hui, aujourd’hui correspond à l’année calendaire 1950
<b>ACP</b>	Analyse en composantes principales
<b>BDAR</b>	Base de données de l’aire de référence
<b>BDN</b>	Base de données du nord
<i>c.</i>	<i>Circa</i> , c.-à-d. environ
<b>CV</b>	Coefficient de variation
<b>GAM</b>	<i>Generalized Additive Model</i> , « modèle additif généralisé »
<b>i.e.</b>	<i>Id est</i> , « c’est-à-dire »
<b>m asl.</b>	<i>Meter above sea level</i> , « mètre au-dessus du niveau de la mer »
<b>LMP</b>	Latitude moyenne pondérée
<b>PD</b>	<i>Phylogenetic diversity</i> , « diversité phylogénétique »





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### CONTEXTE HISTORIQUE

L'origine de la flore d'affinité arctique-alpine demeure encore largement méconnue. Les ancêtres des végétaux de la toundra arctique seraient apparus au cours du Miocène, une période caractérisée par des températures plus chaudes qu'actuellement, permettant le maintien de forêts tempérées dans les régions arctiques (Williams et al., 2008). À partir du Miocène moyen (environ 15 Ma), le refroidissement progressif du climat a entraîné un recul des forêts vers le sud, libérant de nouveaux habitats dans les hautes latitudes. Les espèces végétales présentes dans les chaînes de montagnes d'Asie et d'Amérique auraient alors entamé une migration progressive vers les milieux ouverts des régions arctiques (Hedberg, 1992; Murray, 1995; Tolmachev, 1960; Weber, 1965). Bien adaptées aux conditions orographiques, ces espèces alpines auraient pu tolérer les environnements arctiques, contribuant ainsi au développement du biome de la toundra depuis 3 Ma (Matthews, 1979). Par ailleurs, certaines composantes de la flore arctique contemporaine dérivent d'éléments arbustifs et herbacés de la flore Arcto-Tertiaire, qui occupaient autrefois des milieux ouverts et bien drainés (Hoffmann et al., 2010; Murray, 1995).

La flore adaptée aux environnements froids a suivi diverses routes de migration, empruntant notamment le pont terrestre de la Béringie (Hultén, 1937) ou se propageant par dispersion longue distance en Atlantique (Wang et al., 2015), contribuant ainsi à sa distribution circumpolaire (Abbott et Brochmann, 2003; Hultén, 1937). Les inlandsis qui se sont développés dans les régions septentrionales durant les périodes glaciaires du Quaternaire (depuis 2.6 Ma) ont entraîné la migration des espèces végétales vers des refuges climatiques non englacés, situés plus au sud ou dans les montagnes (nunataks) (Gavin et al., 2014). Lors des périodes de déglaciation, ces espèces ont quitté leurs refuges glaciaires et entamé une

colonisation progressive vers les territoires libérés de glace, un processus influencé par les conditions climatiques, la disponibilité des habitats et la capacité de dispersion des espèces (Birks, 2008; Harning et al., 2023; Richard et al., 2020). Cette dynamique de migration postglaciaire au début de l’Holocène a joué un rôle clé dans la structuration des écosystèmes actuels, notamment dans les régions boréales et subarctiques, où les forêts et la toundra se sont installées en réponse aux fluctuations climatiques et aux perturbations naturelles caractérisant les principales régions bioclimatiques contemporaines (Huntley, 1996).

## **PROBLEMATIQUE DU PROJET**

Aux latitudes les plus septentrionales de l’Amérique du Nord, le biome de la toundra est caractérisé par l’absence d’arbres et une courte saison de croissance (Ricklefs et Miller, 2000). Immédiatement au sud, la toundra forestière marque la partie nordique du biome boréal. Cet écotone se compose principalement de forêts d’épinettes noires dans les dépressions et de landes sur le sommet des collines. La limite nordique de la toundra forestière correspond à la limite des forêts (Payette et al., 2001). Plus au sud, la pessière à lichens et la pessière à mousses dominent le paysage boréal. Dans ces deux domaines bioclimatiques, on trouve toutefois des sommets non-boisés à partir d’une altitude de *c.* 1000 mètres (Savard et Payette, 2013). Ces écosystèmes sont constitués de communautés végétales lichéniques, herbacées et arbustives que l’on désigne ici par le terme de « landes sommitales » (Figure 1). La flore de ces écosystèmes peut possiblement être d’affinité



Figure 1. Landes sommitales situées à l’arrière-plan du lac Joyel dans les Monts Uapishka.

arctique-alpine et/ou boréale. Ces deux possibilités relatives à la composition floristique des landes sommitales pourraient refléter des origines différentes et encore largement méconnues de ces écosystèmes marginaux de la forêt boréale.

D’une part, tout comme la toundra arctique, les conditions climatiques de haute altitude qui ne sont pas propices à l’installation de la végétation arborescente favoriseraient le maintien des espèces pionnières arctiques-alpines qui ont colonisé le milieu lors de la dernière migration postglaciaire durant l’Holocène (Brochmann et al., 2003). Selon ce scénario, les landes sommitales qui n’ont jamais été afforestées seraient des écosystèmes relictuels et témoigneraient de la migration de la flore de la toundra suivant la déglaciation, ce qui définit ces écosystèmes de landes comme des toundras alpines vestigiales Abbott et Brochmann, 2003). D’autre part, les sommets ont pu être afforestés durant l’Holocène puis déboisés subséquemment à la faveur de perturbations au sein de peuplements forestiers de position sommitale. Si tel est le cas, certains écosystèmes ouverts marginaux pourraient être considérés comme un simple stade successionnel transitoire avant le retour des espèces arborescentes (Saucier et al., 2011). Toutefois, les conditions climatiques hostiles à la suite

de perturbations sévères peuvent entraîner un échec de la régénération des peuplements forestiers et modifier durablement la végétation. C'est notamment le cas dans la toundra forestière qui s'est développée à la suite d'une régression progressive du couvert forestier au cours des derniers millénaires (Payette et al., 2001; Richard et al., 2020). Il y a environ 5000 ans, la végétation de la toundra forestière actuelle s'apparentait à la pessière à lichens (Payette et Morneau, 1993; Richard et al., 2020). Cette dynamique d'ouverture du paysage souligne la faible résilience de la forêt boréale nordique en réponse au régime des feux durant la période Néoglaciaire (Asselin et Payette, 2005; Payette et Gagnon, 1985). Cette transformation du paysage à la suite d'un changement des conditions de l'interaction climat-feux, sans retour à l'état initial avec le temps, représente un état alternatif stable (Scheffer et al., 2001). Même lorsque les conditions environnementales retrouvent celles de l'écosystème initial, celui-ci ne revient pas à son état d'origine et demeure altéré. L'écosystème alternatif s'apparente à une lande composée d'espèces herbacées et arbustives d'affinité boréale ou arctique-alpine. Toutefois, sous les conditions de landes sommitales après-feu, seule la dispersion à longue distance provenant de la toundra arctique permet la colonisation par des espèces arctiques-alpines.

La diversité floristique de sommets non boisés au sein de la matrice forestière boréale obéit aux prédictions de la théorie de la biogéographie insulaire. Cette théorie prédit que le taux d'immigration diminue en fonction de la distance à la source (MacArthur et Wilson, 1967). Elle prédit également que plus la taille d'une île est grande, plus la richesse spécifique y sera élevée (MacArthur et Wilson, 1967), puisque la quantité de micro-habitats disponibles sur l'île influence le nombre d'espèces qui peuvent y survivre (Ricklefs et Lovette, 1999; Whitehead et Jones, 1969). Les sommets non boisés représentent des « îles » pouvant être colonisées par des plantes arctiques-alpines à travers un « océan » de forêt boréale défavorable à leur établissement (Riebesell, 1982). Les diaspores provenant d'une région-source, soit de la toundra arctique, peuvent être dispersées sur de longues distances par différents vecteurs tels le vent, l'eau ou les animaux (Higgins et al., 2003; Jordano, 2017). Les rares occurrences d'événements de dispersion à longue distance ont une importance disproportionnée pour la composition floristique des habitats isolés (Nathan et al., 2008;

Trakhtenbrot et al., 2005). Plus l'intervalle de temps écoulé depuis le déboisement d'un sommet est long, plus grandes sont les probabilités d'occurrence d'événements de dispersion à longue distance menant à la colonisation d'un site par des plantes de la toundra arctique.

L'origine des communautés végétales des landes sommitales soulève des questions fondamentales pour la biogéographie en général et la paléobiogéographie du Québec nordique en particulier. Cette étude propose d'augmenter les connaissances sur les processus écologiques et historiques à l'origine des landes sommitales en utilisant une approche intégrative. Le modèle d'étude sera composé des landes sommitales dans les domaines bioclimatiques de la pessière à mousses des Monts Uapishka, de la pessière à lichens de Fermont et du secteur Caniapiscau-sud et de la toundra forestière de Caniapiscau-nord. Cette étude se déroule sur trois échelles spatiales. À l'échelle locale, nous tentons de comprendre la formation des landes sommitales en zone boréale (Monts Uapishka, Fermont et secteurs de Caniapiscau) en inventoriant la flore et en analysant l'historique des feux à l'aide des charbons de bois enfouis dans les sols. À l'échelle intermédiaire, nous comparons la diversité floristique des écosystèmes sommitaux non-forestiers à ceux de la toundra arctique du Québec. Enfin, à l'échelle subcontinentale, nous analysons l'affinité géographique de la flore des secteurs étudiés.

## **OBJECTIFS ET HYPOTHESES**

Le projet vise à effectuer une analyse biogéographique des patrons de diversité floristique en comparant les assemblages de plantes vasculaires des landes sommitales du biome boréal avec ceux des milieux arctiques du nord québécois. Plus spécifiquement l'étude permettra de:

1. Comprendre l'origine des écosystèmes des landes sommitales des Monts Uapishka, de Fermont et des secteurs sud et nord de Caniapiscau à l'aide de l'analyse des charbons de bois enfouis dans le sol

2. Comparer la flore de landes sommitales (diversité taxonomique, phylogénétique, affinité géographique) avec celle de la toundra arctique.

Trois scénarios sont envisagés quant à l'origine des landes sommitales de position boréale:

1. Toundra vestigiale (alpine); L'origine des landes sommitales remonte à la dernière recolonisation post-glaciaire et les sommets entre les Monts Uapishka et les secteurs de Caniapiscau n'ont jamais été colonisés par les espèces arborescentes. Nous postulons que l'abondance et la diversité floristique de ces écosystèmes seront semblables, voire légèrement appauvries à cause de l'extinction locale, à celle des milieux de toundra arctique. Les espèces arctiques-alpines seront généralement bien représentées dans la flore des toundras alpines. Finalement, nous nous attendons à ne trouver aucun charbon de bois sur les sommets des toundras vestigiales alpines du biome boréal.

2. Communauté transitoire; Les landes sommitales après-feu du biome boréal résultent d'une perturbation récente. L'aspect dénudé des sommets serait transitoire puisque la végétation suivrait les stades de succession vers un écosystème forestier. Selon ce scénario, des charbons de bois récents seront vraisemblablement retrouvés en grande abondance dans le sol. La flore vasculaire des sommets déboisés s'apparentera davantage à celle retrouvée en forêt boréale, incluant peu ou pas d'espèces arctiques-alpines.

3. Écosystème alternatif stable; Les landes sommitales après-feu du biome boréal représentent un état alternatif stable. Dans les peuplements forestiers sommitaux moins résilients, l'occurrence d'un feu n'est pas suivie par la régénération forestière, ce qui mène à l'établissement d'une lande. Toutefois, lorsque suivi d'événements de dispersion à longue distance d'espèces arctiques-alpines, de nouvelles communautés d'affinité arctique-alpine peuvent être formées. Ainsi, l'abondance et la diversité des plantes arctiques-alpines des landes sommitales dépendent de la taille des aires sommitales déboisées, de la distance à la source (toundra arctique) et de l'intervalle de temps écoulé depuis l'ouverture des sommets. Selon ce scénario, nous prévoyons donc que des charbons de bois qui témoignent de feux

anciens seront enfouis dans le sol. Si tel est le cas, nous posons l'hypothèse que plus les sommets dénudés sont grands, ouverts depuis longtemps et près du biome arctique, plus la flore s'apparentera à celle de la toundra arctique.

## **CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES**

### **ÉCHANTILLONNAGE**

L'analyse des charbons enfouis dans les sols a permis d'inférer le processus de la déforestation des landes sommitales alors que les inventaires floristiques ont documenté la composition de la végétation tout en comparant les patrons de la biodiversité avec la flore de la toundra du biome arctique. L'analyse de l'affinité géographique de la flore à l'échelle subcontinentale nous a renseigné sur la répartition de chaque taxon étudié dans l'aire d'étude (Figure 2).

#### **Charbons de bois**

Dans les quatre secteurs de landes sommitales à l'étude, un volume de 750 cm<sup>3</sup> de sol minéral a été récolté à l'aide d'une tarière racinaire à chaque microsite (n = 200 microsites au total). Au laboratoire, ces échantillons de sol ont été immergés dans une solution d'hydroxyde de sodium et nettoyés à l'eau courante dans une colonne de tamis. Les refus des tamis de 2mm et 4mm ont ensuite été triés manuellement sous une loupe binoculaire. Les charbons de bois extraits ont été pesés individuellement puis identifiés avec des critères d'anatomie du bois grâce à un microscope à éclairage épiscopique. Au total, 52 charbons ont été envoyés au laboratoire de radiochronologie (Centre d'Études Nordiques, Université Laval, Québec) afin de déterminer l'âge des pièces macrofossiles avec la méthode de datation radiocarbone par AMS (Accelerator Mass Spectrometry).

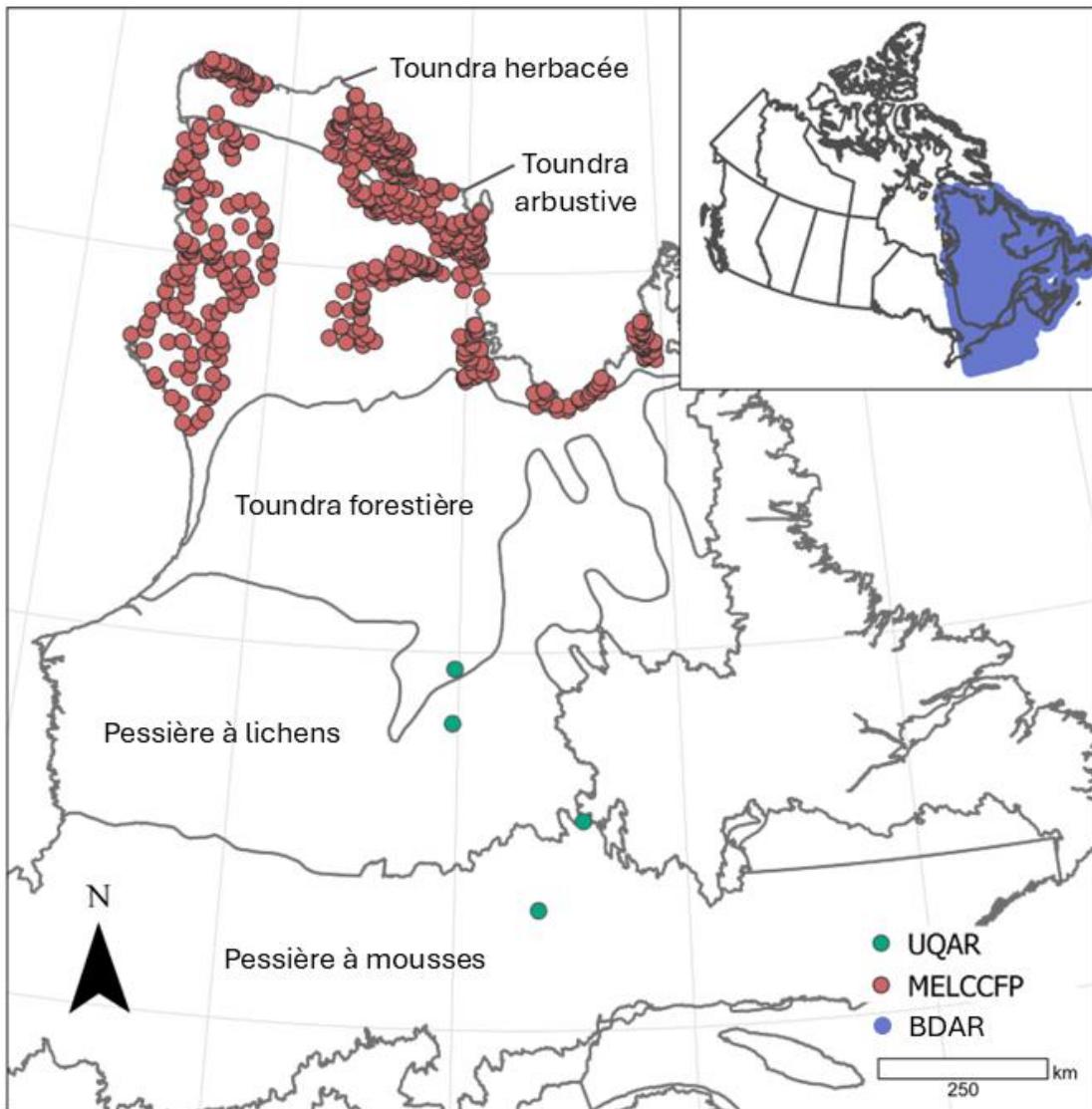


Figure 2. Carte géographique de l'aire d'étude. La carte principale illustre l'ensemble du territoire étudié, incluant les landes sommitales des secteurs des Monts Uapishka, de Fermont, de Caniapiscau-sud et de Caniapiscau-nord échantillonnées par l'UQAR. Elle présente également les données du biome de la toundra arctique, recueillies par le ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP). L'encadré situé en haut à droite représente le territoire considéré pour construire la base de données de l'aire de répartition (BDAR), couvrant une zone s'étendant entre les latitudes 41° et 62°.

## Inventaires floristiques

Les données utilisées pour la comparaison de la diversité floristique comprennent les inventaires de végétation dans le biome de la toundra arctique arbustive et herbacée du ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP) (MELCC, 2021). Ces données ont été combinées à des inventaires supplémentaires qui ont été réalisés dans les landes sommitales du biome boréal. Les données du MELCCFP ont été récoltées au cours des 10 dernières années. La sélection des sites était effectuée sur le terrain pour représenter les communautés végétales observées par des botanistes professionnels et suivait le protocole d'échantillonnage élaborée par le ministère (Poisson et Villeneuve, 2019). Lorsque nous avons inventorié la flore des landes sommitales dans les quatre secteurs boréaux, un second relevé floristique (réplicat) a été réalisé dans un rayon de dix mètres de chaque quadrat aléatoire ( $1\text{m}^2$ ) afin d'augmenter la représentativité locale de la végétation en ciblant une communauté floristique différente. Cette méthode, dans laquelle un microsite inclut à la fois un quadrat sélectionné au hasard et un réplicat « représentatif » (Figure 3), vise à reproduire la sélection non-aléatoire des quadrats par le MELCCFP tout en ajoutant un aspect stochastique. L'effort d'échantillonnage représente un total de 847 relevés dans la toundras arctique (BDN) et 400 relevés floristiques dans les landes sommitales de la zone boréale (deux relevés par microsite).

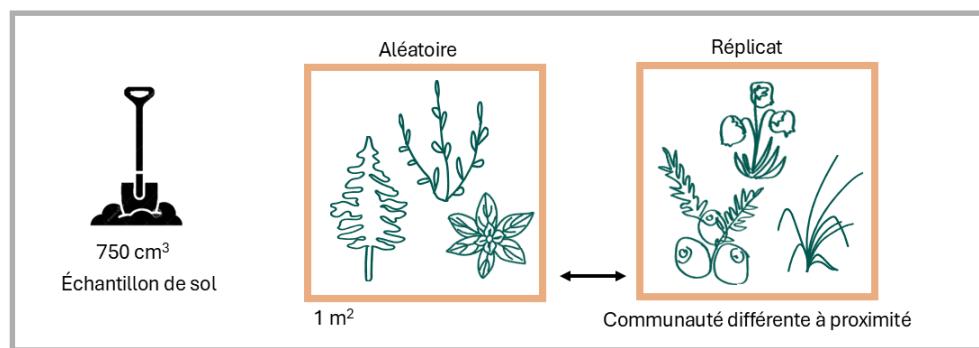


Figure 3. Représentation schématique d'un microsite incluant un échantillon de sol et deux inventaires floristiques (aléatoire et réplicat) dans les landes sommitales du biome boréal.

## **Affinité géographique de la flore nordique**

Nous avons répertorié plus de 850 000 points d'occurrences des espèces de la flore nordique retrouvées dans les landes sommitales dans 10 sources d'information différentes entre les latitudes 41 et 62 °N. Avec cette banque d'informations, nous avons été en mesure de développer une démarche empirique novatrice permettant de définir les affinités géographiques de la flore étudiée et ainsi d'explorer les différents processus biogéographiques des landes sommitales.



# CHAPITRE 1

## ORIGINE ET DIVERSITÉ FLORISTIQUE DES LANDES SOMMITALES DE LA ZONE BORÉALE

### RESUME

La mosaïque des communautés végétales dans le paysage de la zone boréale est ponctuée de plusieurs sommets non forestiers qui forment des landes sommitales résultant de l’interaction entre le climat, les feux et les variables du milieu physique qui conditionnent la régénération forestière. Dans cette étude, nous évaluons la relation entre l’origine des landes sommitales dans la forêt boréale du Québec et la diversité floristique de leurs communautés végétales. À cette fin, nous avons combiné l’information d’une analyse paléoécologique des charbons de bois avec l’inventaire de la flore de 400 placettes réparties du sud au nord dans quatre secteurs de la zone boréale: les monts Uapishka, Fermont, Caniapiscau-sud et Caniapiscau-nord. Nous avons également classifié l’affinité géographique de la flore de ces secteurs sur la base de la répartition latitudinale en nous appuyant sur plus de 850 000 occurrences documentées dans le Nord-Est de l’Amérique. Nos résultats indiquent que la diversité floristique des secteurs est reliée au temps écoulé depuis la dernière perturbation primaire et à la superficie des zones non-boisées dans le secteur. Plusieurs épisodes de feux (entre trois et six épisodes) sont survenus entre 4842 et 184 cal AA; les feux le plus récents ont tous été suivis d’un échec de régénération forestière soulignant la résilience décroissante des forêts qui conduit à l’établissement de landes sommitales. Cependant, aucun charbon n’a été détecté dans la partie centrale des Monts Uapishka, le secteur situé le plus au sud. Or, les indices de diversité taxonomique (nombres de Hill) et phylogénétique (PD de Faith) sont significativement plus élevés à Uapishka que dans les trois autres secteurs. Notre analyse révèle que la flore du secteur des monts Uapishka a une affinité géographique relativement plus nordique que celle des secteurs situés plus au nord, notamment en raison de la présence de taxons subarctiques. Nos résultats suggèrent que la diversité floristique et l’affinité de la flore des landes sommitales de la zone boréale est déterminée par l’origine glaciaire (toundra alpine vestigiale des monts Uapishka) ou post-incendiaire de leur déboisement (landes sommitales *ex-igne* de Fermont et Caniapiscau).

## INTRODUCTION

Les variations climatiques passées ont influencé la répartition des écosystèmes et la diversité biologique actuelle (Blois et al., 2013). Le climat plus chaud durant le Cénozoïque a permis le développement de vastes ensembles de forêts tempérées en Arctique (Williams et al., 2008). Le refroidissement des températures au Quaternaire a entraîné une régression de ces forêts, tandis que des espèces végétales adaptées aux environnements rigoureux des chaînes de montagnes ont migré vers les régions septentrionales (Hedberg, 1992; Murray, 1995; Tolmachev, 1960; Weber, 1965). Ce processus migratoire serait à l'origine de la toundra arctique, le plus récent des biomes à s'être développé sur Terre (Abbott et Brochmann, 2003). Le biome de la toundra arctique a toutefois suivi les oscillations climatiques imposées depuis 2.6 Ma par les périodes glaciaires et interglaciaires du Quaternaire (Webb et Bartlein, 1992). Ainsi, durant les périodes glaciaires, l'expansion des inlandsis force les espèces à migrer vers l'équateur ou à persister localement dans des refuges libres de glaces, alors que les périodes interglaciaires sont marquées par une recolonisation du territoire vers le nord, entraînant d'importantes réorganisations écologiques et biogéographiques (Birks, 2008; Gavin et al., 2014; Huntley, 1996; Huntley et Webb, 1989).

En Amérique du Nord, la fin de la dernière glaciation entraîne la fonte de l'inlandsis laurentidien et permet la colonisation progressive du territoire nouvellement libre de glace (Ritchie, 1987). Dans l'est de l'Amérique du Nord, le processus de colonisation post-glaciaire, amorcé depuis *c.* 18 à 20 ka, a permis aux espèces arborescentes d'atteindre leur limite nordique actuelle à l'Holocène moyen, il y a 6000 ans (Payette et al., 2022; Payette et Lavoie, 1994), marquant ainsi l'interface entre la zone boréale et la toundra arbustive (Lavoie et Payette, 1996). La migration postglaciaire de l'épinette noire (*Picea mariana*) a progressé vers le nord en empruntant des corridors écologiques marqués par des habitats favorables résultant de la fonte inégale du glacier (Richard et al., 2020). Ainsi, sur certains sommets, la colonisation par les arbres est entravée par les conditions climatiques adverses en haute altitude, permettant la persistance locale de toundras d'exposition dominées par des communautés végétales pionnières intolérantes à l'ombre, mais résistantes aux contraintes

orographiques. Depuis 4000 ans, le Néoglaciaire se traduit par un refroidissement par rapport aux conditions climatiques qui prévalaient à l'Holocène moyen (Gajewski et al., 1996). Le Néoglaciaire s'accompagne aussi d'une altération des régimes de perturbations naturelles, notamment une hausse d'activité des incendies, qui s'est répercutee sur la structure et la dynamique du couvert forestier en milieu boréal (de Lafontaine et Payette, 2011; Payette et Frégeau, 2019).

Les études palynologiques révèlent une diminution généralisée de la concentration pollinique totale en forêt boréale au Néoglaciaire (Richard et al., 2020) accompagnée d'un déclin progressif des taxons forestiers dans l'écotone de la toundra forestière, au profit d'espèces arbustives et herbacées caractéristiques des milieux ouverts (Asselin et Payette, 2005; Gajewski et al., 2021; Payette et Gagnon, 1985). L'analyse macrofossile des charbons de bois du sol témoigne d'une transition vers un régime de feux plus fréquents en forêt boréale au Néoglaciaire (de Lafontaine et Payette, 2011; Filion et al., 1991; Frégeau et al., 2015; Payette et Frégeau, 2019). Spécifiquement, les registres de charbons provenant des sédiments lacustres en forêt boréale fermée suggèrent que le régime des incendies est marqué par une augmentation de la taille des feux au cours des 2000 dernières années par rapport aux périodes précédentes (Ali et al., 2025; Ali et al., 2012; Carcaillet et al., 2001; Carcaillet et Richard, 2000; Remy et al., 2017). Or, les feux survenus entre 2500 et 350 ans avant l'actuel ont contribué à une ouverture sporadique du couvert arborescent dans la forêt boréale fermée (Girard et al., 2009). Dans la toundra forestière plus au nord, l'activité des feux est aussi maximale depuis 2000 ans (Filion et al., 1991). Certains écosystèmes forestiers incendiés n'ont jamais retrouvé leur état initial après ces perturbations (Payette, 1992), entraînant un déclin de 70% du couvert forestier depuis 1800 ans à la limite nordique des forêts (Payette et al., 2008).

Le changement du régime des feux au Néoglaciaire est donc associé à une diminution de la résilience des écosystèmes forestiers (Baltzer et al., 2021; Girard et al., 2008, 2009; Hart et al., 2019; Johnstone et al., 2016; Veilleux-Nolin et Payette, 2012). Ce phénomène est exacerbé puisqu'il survient alors que les conditions climatiques plus froides limitent le

potentiel de régénération par graines (Meunier et al., 2007; Sirois et al., 1999; Sirois et Payette, 1991; Splawinski et al., 2019). Cette perte de la résilience entraîne un basculement dans les écosystèmes forestiers incendiés qui conduit à une transformation durable des communautés végétales à l'échelle du paysage vers un nouvel état alternatif stable de lande non-boisée (Jasinski et Payette, 2005; Payette, 1992). Ainsi, même si les conditions environnementales demeurent identiques à celles qui prévalent avant l'incendie, le nouvel écosystème non-boisé n'est pas transitoire et persiste dans un état distinct de l'état forestier initial (Scheffer et al., 2001).

Dans le paysage vallonné de la forêt boréale, les événements d'ignition de feux de forêt surviennent préférentiellement sur les sommets de collines, des milieux plus secs et exposés que sur les versants ou dans les vallées (Payette et al., 2001). Cette dynamique se reflète sur les nombreux sommets de la zone boréale désormais dépourvus d'arbres (Arseneault et Payette, 1997; Asselin et Payette, 2005; Payette et Gagnon, 1985), créant ainsi des landes sommitales *ex-igne* (après feu) caractéristiques de l'écotone de la toundra forestière (Payette et al., 2001). D'autres landes sommitales *ex-igne* s'étendent jusque dans la pessière à lichens (forêt ouverte) et la pessière à mousses (forêt fermée), deux domaines bioclimatiques boréaux situés au sud de l'écotone de la toundra forestière (Bussières et al., 1996; Savard et Payette, 2013). L'origine des landes sommitales *ex-igne* se distingue toutefois de celle des landes sommitales de hautes altitudes où aucun feu n'a influencé la végétation postglaciaire (toundras d'exposition). C'est le cas dans les Appalaches plus au sud, par exemple sur le mont Jacques-Cartier dans les McGerrigle au Canada et sur le mont Washington dans les montagnes Blanches des États-Unis, où aucun feu n'a été enregistré alors que la dernière perturbation remonte à la glaciation (de Lafontaine et Payette, 2010; 2011; 2012; Payette et Boudreau, 1984; Spear, 1989). La composition floristique actuelle sur ces sommets contient encore certaines composantes d'affinité arctique-alpine, vestiges de la toundra post-glaciaire (Brochmann et al., 2003).

Les espèces qui constituent la flore des landes sommitales pourraient se disperser d'un sommet non-boisé à l'autre, favorisant les échanges entre ces habitats isolés. La

dynamique de la flore de ces milieux ouverts dans la matrice forestière boréale pourrait s'apparenter à celle des systèmes insulaires où les taux d'immigration et d'extinction varient selon la superficie du sommet non-boisé et sa distance par rapport à la source de propagules (MacArthur et Wilson, 1967). Bien que rares, des événements de dispersion sur de longues distances sont toutefois possibles entre la toundra arctique et ces sommets boréaux non-boisés, ainsi qu'entre ces sommets eux-mêmes. Ainsi, la flore des landes sommitales peut potentiellement inclure à la fois des espèces typiques de la forêt boréale et des espèces qui existent dans la toundra arctique ou son équivalent de hautes altitudes, c'est-à-dire les espèces d'affinité arctique-alpine (Savard et Payette, 2013). Ces dernières expriment généralement un compromis fonctionnel optimisant leur tolérance aux conditions physiques rigoureuses de leur habitat au détriment d'une faible capacité compétitive et/ou reproductive (Thomas et al., 2020). Par exemple, les plantes arctiques-alpines adoptent une morphologie prostrée minimisant l'exposition aux vents froids et maximisant l'absorption de chaleur près du sol, ce qui accroît leur tolérance au gel (Körner, 2023; Wilson, 1959). Leurs racines superficielles facilitent l'accès aux nutriments et à l'humidité dans les sols gelés ou pauvres en matière organique (Körner, 1999). Dans la zone boréale, les landes sommitales résultent principalement du déboisement par les feux, tandis que la position altitudinale et la superficie des zones sans forêts influencent leur composition et diversité floristique (Savard et Payette, 2013). La diversité des communautés est également influencée par des facteurs locaux tels que l'hétérogénéité des habitats, les conditions édaphiques et la compétition interspécifique (Callaghan et al., 2004; Kohn et Walsh, 1994; Panitsa et al., 2006). Suivant une perturbation, la diversité tend d'abord à augmenter avec l'accumulation des espèces pionnières transitoires, avant de diminuer progressivement sous l'effet de la compétition exercée par les espèces dominantes (Connell, 1978). Plusieurs études ont mis en évidence cette dynamique temporelle dans la diversité floristique des sites récemment perturbés (Chang et al., 2019; Morneau et Payette, 1989; Tonteri, 1994).

Dans cette étude, nous évaluons comment l'historique des perturbations à l'origine des sommets non-boisés module la composition floristique des landes sommitales de la zone boréale. Plus spécifiquement, nous déterminons d'abord le temps écoulé depuis la dernière

perturbation à l'origine des écosystèmes non-boisés dans quatre secteurs situés le long d'un gradient latitudinal traversant la forêt boréale dans l'est du Canada. Ensuite, nous évaluons le rôle relatif du temps écoulé depuis la dernière perturbation, la superficie des habitats sommitaux non-boisés ainsi que leur distance par rapport à la toundra arctique, sur l'affinité géographique de la flore des landes sommitales et la diversité floristique des secteurs étudiés.

## **MATERIEL ET METHODES**

Cette étude se déploie en trois parties couvrant différentes échelles spatiales pour atteindre des objectifs spécifiques (Figure 4). Premièrement, pour déterminer l'origine des landes sommitales, nous documentons l'historique des perturbations par le feu de quatre secteurs de la zone boréale québécoise au cours de l'Holocène (partie 1). Deuxièmement, à ces landes boréales de la partie 1, s'ajoute le territoire de la toundra arctique pour documenter la flore des espèces vasculaires qui colonisent ces habitats ouverts (ci-après désignée flore nordique; partie 2). Troisièmement, nous établissons l'affinité géographique des espèces de la flore nordique à partir d'une aire de référence qui s'étend entre les latitudes 41° et 62 °N (partie 3).

### **Aire d'étude**

La partie 1 de l'étude est située dans le nord de la zone boréale au Québec, une région où l'afforestation post-glaciaire du sud au nord s'est déroulée entre 8000 et 7000 ans avant l'actuel (Dalton et al., 2020, 2023; Richard et al., 2020). Le paysage inclut plusieurs sommets dépourvus d'arbres que l'on désigne ici landes sommitales. Nous avons étudié ce territoire à partir de quatre secteurs répartis du sud au nord: les Monts Uapishka, Fermont, Caniapiscau-sud et Caniapiscau-nord. Les Monts Uapishka (51,5°N; -61,8°E) s'élèvent jusqu'à 1104 m asl. avec des landes sommitales réparties au-dessus de la limite altitudinale des arbres à partir de *c.* 900 m asl. Ce massif montagneux se trouve au cœur du domaine bioclimatique de la pessière à mousses et couvre une superficie de 5000 km<sup>2</sup>. Le secteur de Fermont (52,7°N; -67,1°E) se situe à l'interface entre les domaines de la pessière à mousses et de la pessière à

lichens. Les landes sommitales occupent des positions à partir de 750 m asl. jusqu'au point culminant à 900 m asl. Le secteur Caniapiscau-sud (54,0°N; -70,0°E) est situé dans la pessière à lichens alors que Caniapiscau-nord (54,8°N; -70,0°E) est situé dans le domaine de la toundra forestière. Dans ces deux secteurs, les landes sommitales dominent entre 580 et 750 m asl. En plus des quatre secteurs boréaux étudiés à la partie 1, la partie 2 de l'étude inclut aussi des données floristiques provenant de la toundra arctique située au nord du 58<sup>e</sup> parallèle, qui n'a jamais été afforestée au cours de l'Holocène. La position de la limite des arbres à l'interface avec la toundra arctique demeure stable depuis sa colonisation postglaciaire par l'épinette noire, il y a 4500 ans (Gajewski, 2019; Payette et al., 2001). Finalement, la partie 3 de l'étude se déploie sur le territoire qui s'étend de 41 à 62° N, allant du nord-est des États-Unis (New York) jusqu'au nord du Québec (Ivujivik). Ce territoire inclut plusieurs hauts sommets au-dessus de la limite des arbres dans les Appalaches et les Adirondacks.

### **Flux opérationnel des analyses**

L'étude de l'historique des landes sommitales (partie 1) repose sur l'extraction, l'identification et la datation de particules macrofossiles de charbon de bois enfouies dans le sol des landes sommitales de quatre secteurs de la zone boréale. Cette approche vise à déterminer leur origine Holocène, soit la date de déboisement du sommet indiquée par le dernier feu non régénéré, soit la date de déglaciation lorsqu'aucune preuve ne permet d'attester qu'il y ait déjà eu une afforestation postglaciaire au sommet. La flore nordique (partie 2) rassemble des inventaires floristiques réalisés dans les landes sommitales du nord de la zone boréale et dans la toundra arctique. Les données floristiques des différents secteurs de landes sommitales et de la toundra arctique sont comparées à l'aide d'indices de diversité taxonomique et phylogénétique qui permettent d'évaluer les similitudes et les différences de la diversité floristique des communautés. L'assemblage d'une base de données de toutes les occurrences des espèces de la flore nordique dans une aire de référence d'échelle subcontinentale (partie 3) permet d'assigner une affinité géographique à chaque taxon. Finalement, une série de variables géographiques, spatiales et temporelles sont intégrées dans

un modèle afin d'évaluer l'effet des facteurs (temps depuis la dernière perturbation, ouverture du paysage et distance de l'Arctique) susceptibles de déterminer la diversité floristique des landes sommitales boréales (Figure 4).

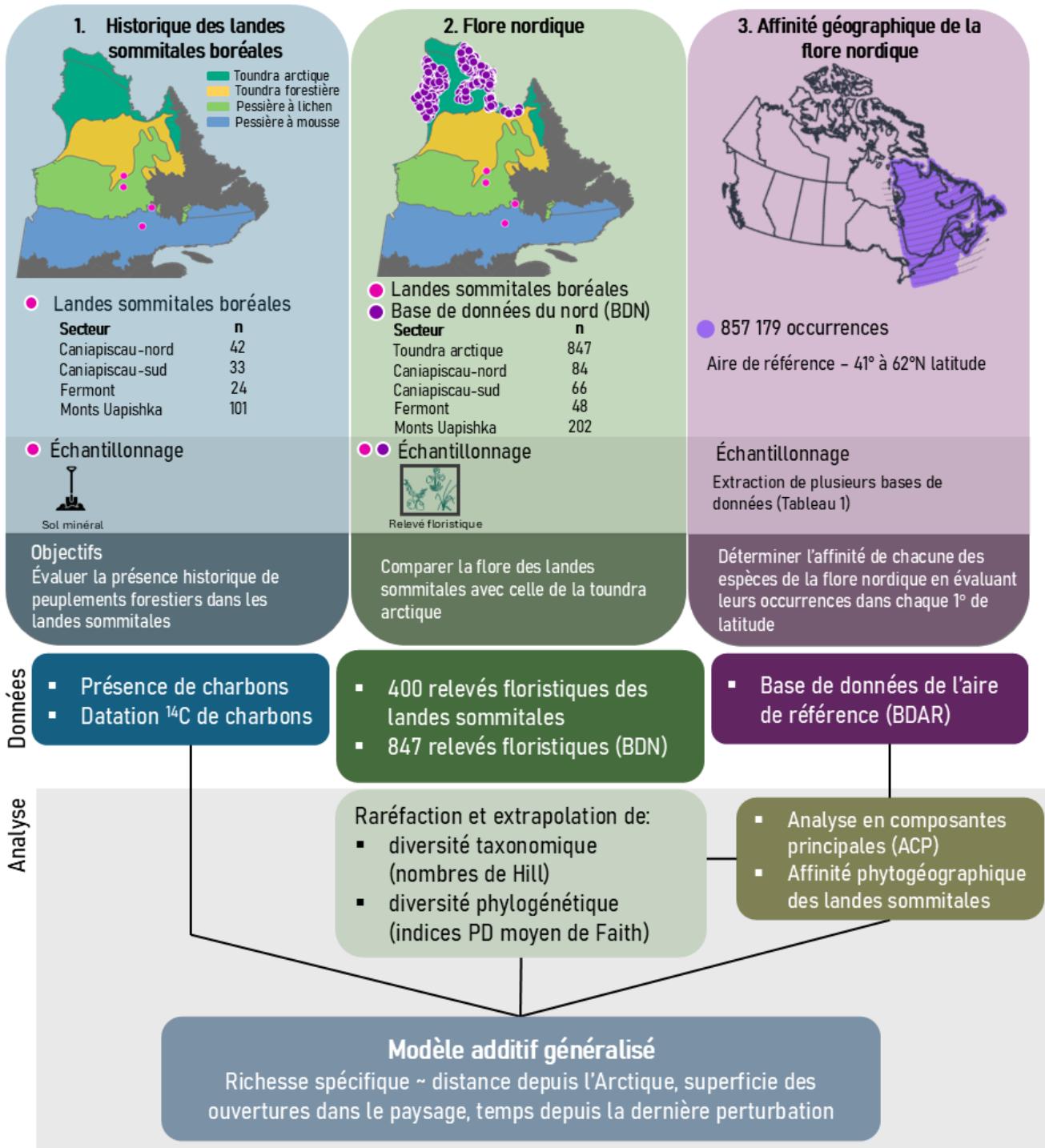


Figure 4. Schématisation des trois parties de l'étude, stratégies d'échantillonnage, objectifs, jeux de données et flux opérationnel des analyses réalisées.

## Acquisition des données

### Partie 1 - Historique des landes sommitales

**Échantillonnage des sols et traitement des charbons de bois** – Les échantillons de sol ont été prélevés dans 200 sites positionnés sur les landes sommitales de quatre secteurs de la zone boréale (Figure 4). À chaque site, 750 cm<sup>3</sup> de sol minéral a été récolté à l'aide d'une tarière (Eijkelkamp 05.01, Pays-Bas) aux fins de l'analyse des fragments de charbon de bois enfouis dans le sol. L'horizon organique à l'interface avec le sol minéral a également été inspecté visuellement sur le terrain ou récolté afin d'évaluer la présence de particules de charbon de bois en surface. Au laboratoire, les échantillons de sol minéral ont été immersés dans une solution d'hydroxyde de sodium 1% durant 12 à 24 h, afin de disperser les agrégats, puis nettoyés à l'eau courante dans une colonne de tamis. Les refus des tamis de 4 mm et 2 mm de maille ont été examinés sous une loupe binoculaire (Olympus SZ61, Japon) pour en extraire les particules de charbon de bois, lesquelles ont ensuite été séchées à l'air libre. Un maximum de 15 charbons par site (jusqu'à 10 charbons provenant de l'horizon minéral et 5 charbons extraits de l'horizon organique) a été identifié (conifères ou feuillus) selon les critères microanatomiques du bois (Hoadley, 1990; Wheeler et Baas, 1998) l'aide d'un microscope muni d'un éclairage épiscopique (Olympus BX53M, Japon).

**Datation des charbons de bois** – Un charbon de bois par échantillon de sol a été sélectionné au hasard pour la datation au radiocarbone parmi les particules identifiées comme des conifères et dont la masse était supérieure à *c.* 0,0025 g. Au total, les âges de 52 charbons de bois ont été déterminés par la datation du radiocarbone par spectrométrie de masse par accélérateur (*Accelerator Mass Spectrometry*; AMS). Tous les charbons datés ont été préalablement pesés et nettoyés manuellement sous une loupe binoculaire afin de retirer les contaminants (radicelles, hyphes, matière organique, etc.). Ils ont ensuite été préparés au laboratoire de radiochronologie (Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec) et datés au Keck Carbon Cycle AMS Facility (Université de Californie, Irvine, CA, États-Unis). Les dates radiocarbone en années <sup>14</sup>C AA ont été étalonnées en années calendaires avant

aujourd’hui (cal AA; soit avant l’année 1950 EC, par convention) à l’aide de la courbe de calibration IntCal20 (Reimer et al., 2020) dans la librairie R *rcarbon* (Crema et Bevan, 2021).

## Partie 2 - Flore nordique

**Relevés floristiques** – À chacun des 200 sites établis sur les landes sommitales, deux relevés floristiques ont été réalisés. Un premier quadrat de 1 m<sup>2</sup> était positionné aléatoirement *a priori*, puis un second quadrat subjectivement choisi pour augmenter la représentativité de la végétation du site, a été positionné *a posteriori* dans un rayon de 10 m du premier quadrat. Ce design vise à répliquer la stratégie d’échantillonnage (Poisson et Villeneuve, 2019) utilisée par le ministère de l’Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP) pour constituer l’inventaire floristique de la zone de toundra arctique (base de données du nord – BDN; MELCC, 2021). Dans chaque quadrat de 1 m<sup>2</sup>, la présence de chaque taxon vasculaire a été notée. La nomenclature des plantes vasculaires suit celle de VASCAN (Brouillet et al., 2010). L’ensemble du jeu de données de la *flore nordique* inclut toutes les plantes vasculaires recensées dans les 400 relevés floristiques des landes sommitales de la zone boréale effectués spécifiquement pour cette étude (flore des landes sommitales) et ceux dans les 847 relevés floristiques effectués par le MELCCFP dans la toundra arctique (BDN).

## Partie 3 - Affinité géographique de la flore nordique

**Assemblage de la base de données de l’aire de référence** – Afin de déterminer l’affinité géographique de chaque taxon de la flore vasculaire nordique (n = 300 taxons), nous avons assemblé en une base de données leurs 857 179 occurrences répertoriées dans 10 sources d’information entre les latitudes 41 et 62 °N (Tableau 1).

Tableau 1. Jeux de données utilisés pour constituer la base de données de l'aire de référence

Jeu de données	Provenance	Date de réalisation	Région	Nombre d'occurrences
Placettes écodendrométriques nordiques	Direction des inventaires forestiers (DIF)	2005 - 2013	Pessière à mousses et pessière à lichens	14 200
Placettes du plan nord		2012 - 2013	Baie d'Hudson	5 834
Inventaires écologiques des écosystèmes terrestres	Ministère de l'environnement (MELCCFP)	2015 à 2019	Quaqtaq, Kangirsuk, Aupaluk	49 120
Programme d'acquisition de connaissances		2011 à 2014	Puvirnituq, Akulivik	
Capital-nature		1970 à 1980	Lebel-sur-Quévillon jusqu'à Umiujaq	
Herbier du Québec	VASCAN	Données extraites en 2023	41 à 62°N	61 843
Herbier Marie-Victorin				37 153
Herbier Louis-Marie				71 629
iNaturalist	iNaturalist	Global Biodiversity Information Facility		153 677
GBIF	Global Biodiversity Information Facility			463 723

Les doublons ont été retirés de la base de données de l'aire de référence (BDAR), la nomenclature a été vérifiée pour éliminer les synonymes et les occurrences de taxons infraspécifiques ont été fusionnées avec leur espèce respective. Nous avons ensuite divisé la BDAR en sections de 1° de latitude dans lesquelles nous avons tiré aléatoirement 800 occurrences; cette opération a été répétée 2500 fois afin d'éviter un biais d'échantillonnage. Nous avons ensuite calculé la fréquence absolue (moyenne sur 2500 itérations) des espèces puis leur fréquence relative pour chaque degré de latitude, de 41°N à 62°N inclusivement. Nous postulons que cette procédure randomisée procure un estimé raisonnable de la répartition géographique de chaque espèce de la flore nordique le long du gradient latitudinal compris dans l'aire de référence.

## Analyses des données

**Indices de diversité** – La diversité floristique de chaque secteur de landes sommitales en zone boréale a été estimée en utilisant à la fois des approches taxonomiques et phylogénétiques. Ces deux approches permettent de mesurer la diversité végétale de chaque secteur non seulement en fonction de la fréquence des espèces, mais aussi de leurs clades supérieurs. Ainsi, les indices choisis pour estimer la diversité taxonomique sont les nombres de Hill ( $^qD$ ) de la richesse spécifique ( $^0D$ ), de Shannon ( $^1D$ ), de Simpson ( $^2D$ ) (Hsieh et al. 2016) et leurs équivalents sont employés pour quantifier la diversité phylogénétique moyenne de Faith ( $mean^qPD$ ) d'ordre  $q = 0, 1$  et  $2$  (Chao et al. 2021). Les nombres de Hill ( $^qD$ ) et les indices de diversité phylogénétique ( $mean^qPD$ ) ont été calculés avec les données d'occurrences à l'aide des formules de Chao et al. (2021) avant d'être raréfiés et extrapolés pour effectuer la comparaison des secteurs en considérant un même effort d'échantillonnage.

Pour calculer la richesse spécifique d'un secteur ( $^0D$ ), aucun regard n'est porté à la fréquence relative des espèces. L'indice  $^0D$  est donc sensible à la présence d'espèces rares. L'exponentielle de l'entropie de Shannon ( $^1D$ ) accorde un poids équivalent à chaque occurrence et dénombre les espèces en proportion de leur fréquence relative, sans favoriser les espèces rares ou ubiquistes. L'indice  $^1D$  estime donc une *diversité effective*, soit le nombre d'espèces relativement bien représentées dans un secteur, en prenant en compte l'équilibre entre les fréquences. L'indice de Simpson ( $^2D$ ) considère chaque occurrence proportionnellement à la fréquence relative de son espèce ce qui réduit considérablement l'importance de toutes les espèces sauf les espèces communes. L'indice  $^2D$  reflète donc le nombre d'espèces dominantes dans un secteur.

L'indice de diversité phylogénétique de Faith ( $PD$ ; Faith, 1992) permet de considérer la proximité phylogénétique entre les flores locales de chaque secteur. Son calcul requiert la somme des longueurs des branches d'un arbre phylogénétique pour un ensemble floristique donné. Les indices de la diversité phylogénétique moyenne de Faith ( $mean^qPD$ ) d'ordre  $q = 0, 1$  et  $2$  s'apparentent conceptuellement aux nombres de Hill (Chao et al., 2021). Ils intègrent

non seulement la fréquence relative des espèces, mais aussi leur histoire évolutive et estiment le nombre de toutes les lignées phylogénétiques également divergentes dans un secteur ( $mean^0PD$ ), le nombre de lignées relativement bien représentées dans un secteur ( $mean^1PD$ ) et le nombre de lignées dominantes dans un secteur ( $mean^2PD$ ) (Chao et al., 2021).

**Comparaison de la diversité floristique des landes sommitales boréales** – Nous avons effectué des courbes d'accumulation des nombres de Hill ( $^0D$ ,  $^1D$ ,  $^2D$ ) pour chaque secteur en zone boréale avec des analyses de raréfaction et d'extrapolation à l'aide de la fonction *iNEXT* (librairie R *iNEXT*; Hsieh et al., 2016). Les indices de diversité phylogénétique moyenne de Faith ( $mean^0PD$ ,  $mean^1PD$ ,  $mean^2PD$ ) ont été calculés en se basant sur un arbre phylogénétique généré avec *NCBI Taxonomy* (Schoch et al., 2020). Pour chaque secteur, les courbes de raréfaction et d'extrapolation des indices  $mean^qPD$  ont été produites avec la fonction *iNEXT3D* de la librairie R *iNEXT.3D* (Chao et al., 2021). Les analyses de raréfaction ont été effectuées avec 50 réplications.

**Détermination des groupes phytogéographiques des espèces de la flore nordique** – Nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) de la matrice de la présence/absence (1 ou 0) de chaque espèce par bande de 1° de latitude dans l'aire de référence entre 41° et 62°N. Une analyse de groupement des *k-moyennes* avec une méthode non hiérarchique de la fonction *kmeans* de la librairie R *VEGAN* (Oksanen et al., 2024) a ensuite été employée pour créer des groupes d'espèces distincts. Le nombre de groupes ( $K$ ) a été déterminé par l'indice *simple structure index* (SSI) (Dolnicar et al., 1999).

**Position latitudinale moyenne attendue de la flore de chaque secteur de landes sommitales** – Nous avons estimé une position latitudinale moyenne attendue de la flore des landes sommitales de chaque secteur à l'aide des fréquences relatives de chaque espèce entre les latitudes 41° et 62°N inclusivement. Nous avons d'abord calculé une latitude moyenne pondérée (LMP) par la fréquence relative pour chaque espèce. Nous avons ensuite déterminé la position latitudinale moyenne attendue de la flore de chacun des secteurs de landes sommitales en faisant la moyenne des LMP de toutes les espèces recensées dans un secteur et le coefficient de variation (CV) qui lui est associé.

**Déterminants de la diversité** – Nous avons établi un modèle additif généralisé (*Generalized Additive Model*, GAM) mettant en relation la diversité bêta des landes sommitales de chaque sommet et de trois facteurs: le temps depuis l'ouverture (dernier feu), la distance à la toundra arctique et le pourcentage d'ouverture du paysage. Le GAM évalue l'effet de chacun de ces facteurs sur la diversité bêta, soit la différence de la composition de chaque quadrat par rapport aux autres quadrats du sommet, obtenu par l'indice de Jaccard. L'âge de l'ouverture correspond au temps depuis le dernier feu estimé avec la datation au  $^{14}\text{C}$ . En absence de charbon de bois, nous présumons que le sommet est demeuré non boisé depuis la fonte du glacier. La date approximative (7500 ans) de la déglaciation du secteur a alors été attribuée pour estimer l'âge de l'ouverture en se basant sur les cartes de Dalton et al. (2023). La distance depuis la source a été estimée en calculant la différence entre la latitude du centre géodésique de la toundra arctique dans le territoire étudié et la latitude de chaque relevé floristique. Une distance moyenne ( $^{\circ}\text{lat}$ ) a été calculée pour chaque secteur de landes sommitales. Le pourcentage d'ouverture du paysage a été estimé à partir de la superficie totale des landes sommitales à l'intérieur d'un cercle de 40 km de rayon à partir du centroïde de chacun des quatre secteurs de landes sommitales dans la zone boréale (Annexe I). La proportion de landes sommitales correspond à la superficie disponible pour la colonisation par rapport à la superficie totale du cercle (*c.* 5026  $\text{km}^2$ ) exprimée en pourcentage. Toutes les analyses cartographiques ont été réalisées à l'aide du logiciel ArcGIS Pro (version 3.3.0). Toutes les analyses statistiques respectent les conditions d'applications prescrites et ont été effectuées avec le logiciel R version 4.4.0 (R Core Team 2024) avec un seuil de signification statistique  $\alpha = 0.05$ .

## RESULTATS

### Historique des landes sommitales

Des particules de charbon de bois ont été trouvées dans 67 des 200 sites d'échantillonnage (Figure 5). Un total de 465 identifications taxonomiques a été réalisé sur ces charbons, révélant 89% de conifères et 11% de feuillus. Dans le secteur des Monts Uapishka, des macrofossiles de charbon de bois ont été trouvés sur les sommets situés aux marges du massif soit les monts Jauffret et Harfang. Des 58 charbons trouvés sur Jauffret, nous en avons daté cinq (Tableau 2). Selon les dates obtenues, trois événements d'incendies auraient eu lieu entre 2446 et 789 cal AA; ce dernier est donc attribué au plus récent feu à l'origine de l'ouverture du milieu. Sur le mont Harfang, nous avons récolté 52 charbons et 6 charbons datés ont permis d'identifier quatre événements de feux entre 4842 et 1000 cal AA. Les sommets entourant le lac Joyel (p.ex., les monts Veyrier, Oxyria, Lemming) sont situés au centre du massif de Uapishka où, malgré l'effort d'échantillonnage le plus intense de notre campagne, nous n'avons pu récupérer que deux charbons impossibles à identifier et/ou à dater, en raison de leur faible masse (< 0,6 mg). Leur petite taille (particules résiduelles < 2mm) ne permet pas non plus d'affirmer qu'il s'agit effectivement de charbons d'origine locale (Ohlson et Tryterud, 2000). C'est aux monts Severson dans le secteur de Fermont où nous avons trouvé le plus grand nombre de macrofossiles (n = 330 charbons de bois). La datation de 11 charbons révèle que quatre feux sont survenus entre 606 et 102 cal AA. Sur le Mont de la mine, nous avons daté trois des 10 macrofossiles de charbon trouvés et détecté trois feux entre 3673 et 171 cal AA. Dans le secteur de Caniapiscau-sud, 85 charbons ont été dénombrés sur le sommet 1 et 78 sur le sommet 2. La datation de huit charbons du sommet 1 nous permet de distinguer cinq épisodes d'incendies entre 4579 et 387 cal AA alors que six charbons indiquent que le sommet 2 a été incendié à quatre reprises entre 2520 et 1320 cal AA. Sur le sommet 3 situé dans le secteur de Caniapiscau-nord, nous avons trouvé 112

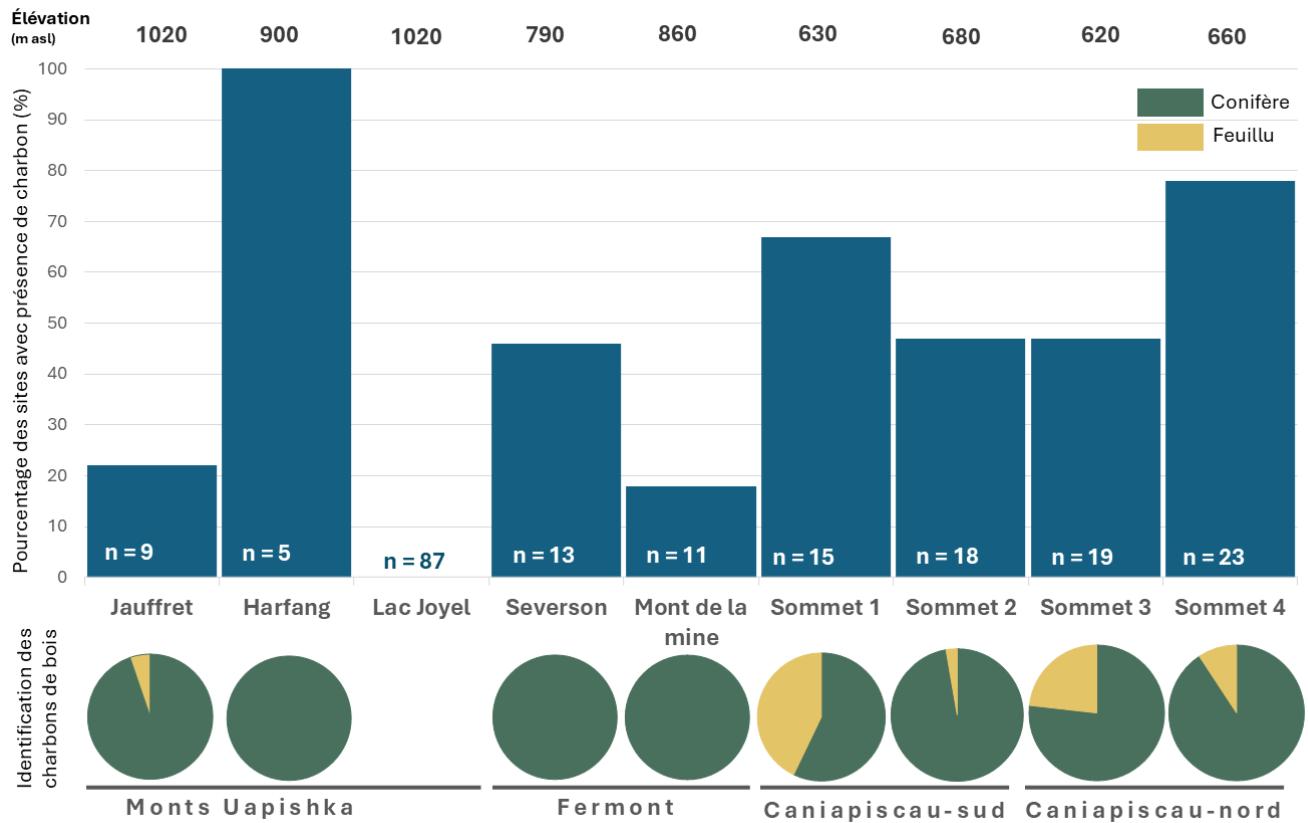


Figure 5. Proportion des sites avec présence de charbon dans les sols des landes sommitales de quatre secteurs dans la forêt boréale au Québec. Le nombre d'échantillons de sol analysés sur chaque sommet est indiqué par n. Les diagrammes circulaires représentent la proportion de particules de carbons de conifères et de feuillus identifiés sur chaque sommet. Les secteurs sont disposés du sud vers le nord.

L'élévation moyenne des sites échantillonnés est spécifiée pour chaque sommet étudié.

particules de carbons dont six ont été datées, révélant quatre épisodes de feux entre 1651 et 184 cal AA. Dans le même secteur, 174 macrofossiles de charbon ont été dénombrés sur le sommet 4 et sept carbons datés indiquent six événements de feux entre 2846 et 500 cal AA (Tableau 2).

Tableau 2. Détails des 52 dates  $^{14}\text{C}$  des macrofossiles de charbon de bois provenant de landes sommitales dans quatre secteurs de la zone boréale au Québec.

Secteur	Sommet	ID	Âge radio-carbone $\pm$ SD	Intervalle calibré (probabilité)	Âge médian calibré	Événements de feux
<b>Monts Uapishka</b>	Jauffret	288141;11645	900 $\pm$ 15	799-735 (0,611)	789	1
		290108;11703	915 $\pm$ 15	906-864 (0,524)	871	1
		288140;11644	1620 $\pm$ 15	1456-1415 (0,377)	1482	2
		288139;11643	1630 $\pm$ 15	1543-1511 (0,539)	1518	2
		288142;11646	2430 $\pm$ 15	2494-2360 (0,813)	2446	3
	Harfang	288146;11650	1105 $\pm$ 15	1009-958 (0,549)	1000	1
		288148;11652	1235 $\pm$ 15	1163-1113 (0,537)	1152	2
		288147;11651	1240 $\pm$ 15	1163-1117 (0,432)	1161	2
		288145;11649	2430 $\pm$ 15	2494-2360 (0,813)	2446	3
		288144;11648	4190 $\pm$ 15	4757-4696 (0,544)	4734	4
<b>Fermonth</b>	Severson	288150;11654	125 $\pm$ 15	145-23 (0,725)	102	1
		290105;11663	135 $\pm$ 15	119-56 (0,407)	104	1
		290104;11662	105 $\pm$ 20	140-30 (0,702)	111	1
		290106;11664	95 $\pm$ 15	72-34 (0,328)	120	1
		288149;11653	250 $\pm$ 20	315-282 (0,72)	296	2
		288154;11658	250 $\pm$ 15	310-285 (0,803)	297	2
		290107;11665	345 $\pm$ 15	397-317 (0,588)	378	3
		288153;11657	350 $\pm$ 15	393-318 (0,548)	380	3
		290109;11704	295 $\pm$ 15	429-371 (0,682)	400	3
		288151;11655	505 $\pm$ 15	541-513 (0,961)	527	4
		288152;11656	590 $\pm$ 15	639-590 (0,757)	606	4
	Mont de la mine	290101;11659	210 $\pm$ 15	187-151 (0,464)	171	1
		290102;11660	1760 $\pm$ 15	1674-1604 (0,763)	1651	2
		290103;11661	3430 $\pm$ 20	3723-3618 (0,783)	3673	3
<b>Caniapiscau - Sud</b>	Sommet 1	182779;12428	320 $\pm$ 20	495-288 (0,948)	387	1
		292640;11834	620 $\pm$ 15	649-623 (0,415)	600	2
		292639;11833	775 $\pm$ 15	724-674 (0,976)	690	2/3
		292638;11832	875 $\pm$ 15	789-732 (0,956)	761	3
		292630;11826	3880 $\pm$ 15	4405-4245 (0,958)	4329	4
		292634;11830	3880 $\pm$ 20	4405-4245 (0,958)	4329	4
		301060;12426	4065 $\pm$ 15	4581-4515 (0,686)	4542	5
		292635;11831	4090 $\pm$ 15	4645-4521 (0,736)	4579	5
	Sommet 2	182778;12427	1410 $\pm$ 35	1363-1284 (0,955)	1320	1
		292651;11845	1755 $\pm$ 15	1676-1601 (0,764)	1649	2
		292631;11827	2130 $\pm$ 15	2148-2045 (0,843)	2100	3
		292632;11828	2150 $\pm$ 15	2153-2094 (0,595)	2136	3
		292633;11829	2390 $\pm$ 15	2464-2350 (0,952)	2396	4

		182785;12432	2450±35	2543-2360 (0,544)	2520	4
Caniapiscau - Nord	Sommet 3	292646;11840	185±15	219-165 (0,49)	184	1
		292650;11844	620±15	649-623 (0,415)	600	2
		292649;11843	1480±20	1389-1310 (0,961)	1357	3
		182782;12430	1420±30	1358-1290 (0,955)	1324	3
		292647;11841	1740±15	1643-1572 (0,542)	1628	4
		292648;11842	1760±15	1674-1604 (0,763)	1651	4
	Sommet 4	292641;11835	430±15	512-479 (0,965)	500	1
		182781;12429	800±30	740-672 (0,939)	707	2
		292643;11837	1530±15	1413-1356 (0,935)	1392	3
		292645;11839	1940±20	1931-1821 (0,931)	1863	4
		182783;12431	2470±20	2621-2428 (0,584)	2593	5
		292642;11836	2725±15	2854-2771 (0,955)	2813	6
		292644;11838	2760±15	2880-2783 (0,918)	2846	6

## Flore nordique

L'analyse de raréfaction et d'extrapolation de la diversité taxonomique des landes sommitales indique que les nombres de Hill de la richesse spécifique ( ${}^0D$ ), de Shannon ( ${}^1D$ ) et de Simpson ( ${}^2D$ ) augmentent plus rapidement en fonction de l'effort d'échantillonnage et atteignent des valeurs raréfiées et extrapolées plus élevées dans le secteur des Monts Uapishka que dans les trois autres secteurs (Figure 6).

L'intervalle de confiance à 95% indique que les nombres de Hill de la diversité taxonomique ( ${}^0D$ ,  ${}^1D$ ,  ${}^2D$ ) des Monts Uapishka sont plus élevés que dans les trois autres secteurs, à l'exception de la richesse ( ${}^0D$ ) extrapolée qui n'est pas statistiquement différente à Fermont où l'incertitude sur l'extrapolation est toutefois considérable. La diversité taxonomique ne diffère pas significativement entre les secteurs de Fermont, Caniapiscau-sud et Caniapiscau-nord (Figure 6).

La diversité phylogénétique moyenne de Faith présente un patron similaire à celui de la diversité taxonomique (Figure 6). L'intervalle de confiance à 95% indique que les trois indices  $mean^qPD$  de la diversité phylogénétique ( $mean^0PD$ ,  $mean^1PD$ ,  $mean^2PD$ ) des Monts

Uapishka sont significativement plus élevés que dans les trois autres secteurs, lesquels ne diffèrent pas entre eux.

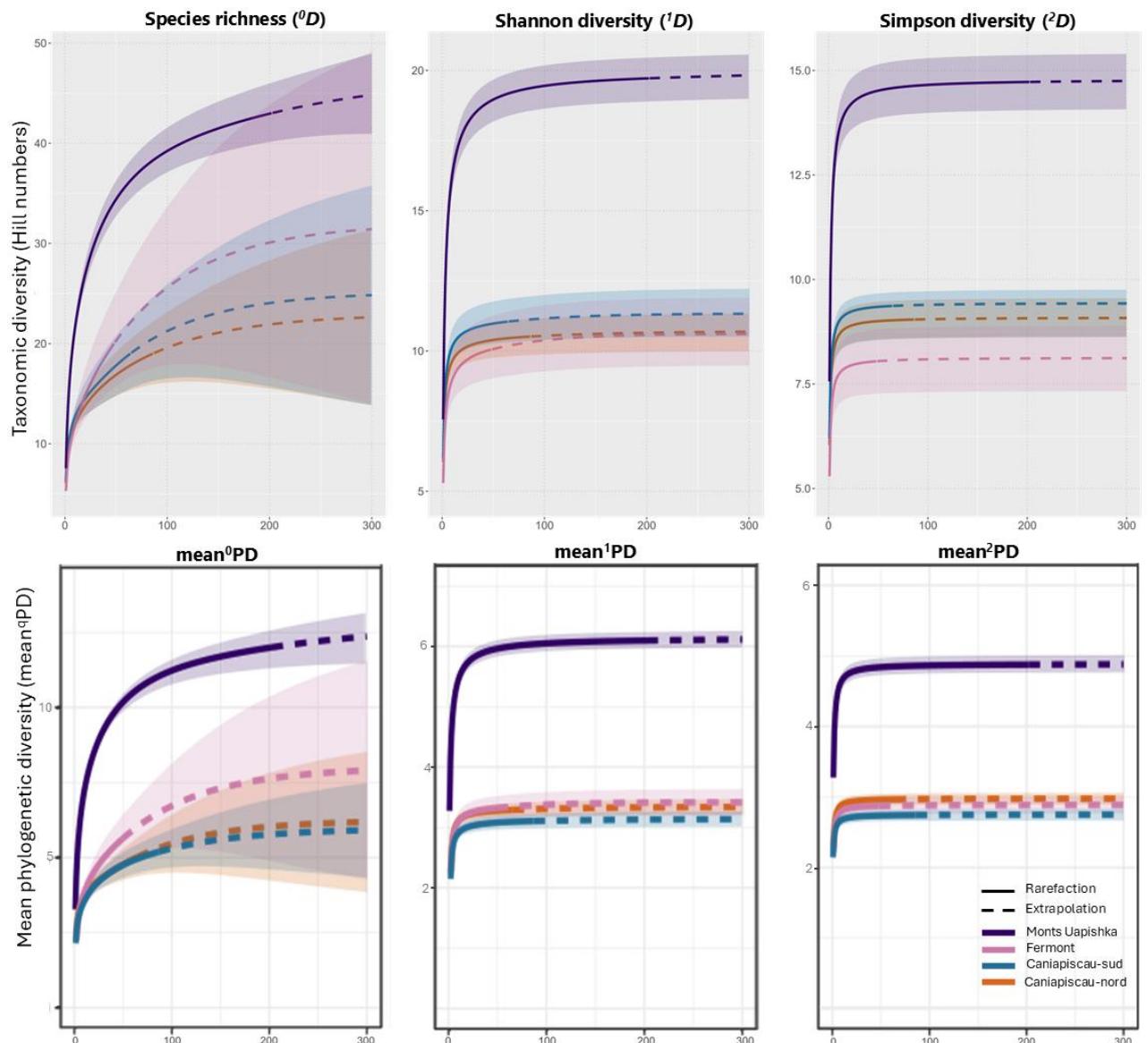


Figure 6. Courbes de raréfaction et extrapolation des nombres de Hill de la diversité taxonomique et des indices de la diversité phylogénétique moyenne de Faith dans les landes sommitales de quatre secteurs en forêt boréale au Québec (Monts Uapishka, Fermont, Caniapiscau-sud, Caniapiscau-nord). Les ombrages indiquent les intervalles de confiance à 95%.

## Affinité géographique de la flore nordique

### Détermination des groupes phytogéographiques de la flore nordique

Les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales (ACP) des occurrences de la flore nordique dans l'aire de référence expliquent 61,2 % de la variance de la répartition latitudinale de cette flore (Figure 7). L'analyse de groupement des *k*-moyennes permet de reconnaître quatre groupes dans l'espace d'ordination de l'ACP (Figure 7). Les espèces assignées à chacun de ces groupes partagent des répartitions géographiques analogues (Annexes II et III). Un premier groupe d'affinité « *forêt boréale* » (illustré en vert) contient des espèces dont la répartition atteint les plus basses latitudes; il est centré sur la forêt boréale fermée (moyenne: 51,8°N). La répartition latitudinale des espèces recensées dans le deuxième groupe d'affinité « *lande boréale* » (jaune) s'étend généralement jusqu'au sud du biome boréal, mais est plutôt centrée sur les zones boréales nordiques plus ouvertes, en toundra forestière (56,3°N). Les espèces assignées au troisième groupe d'affinité

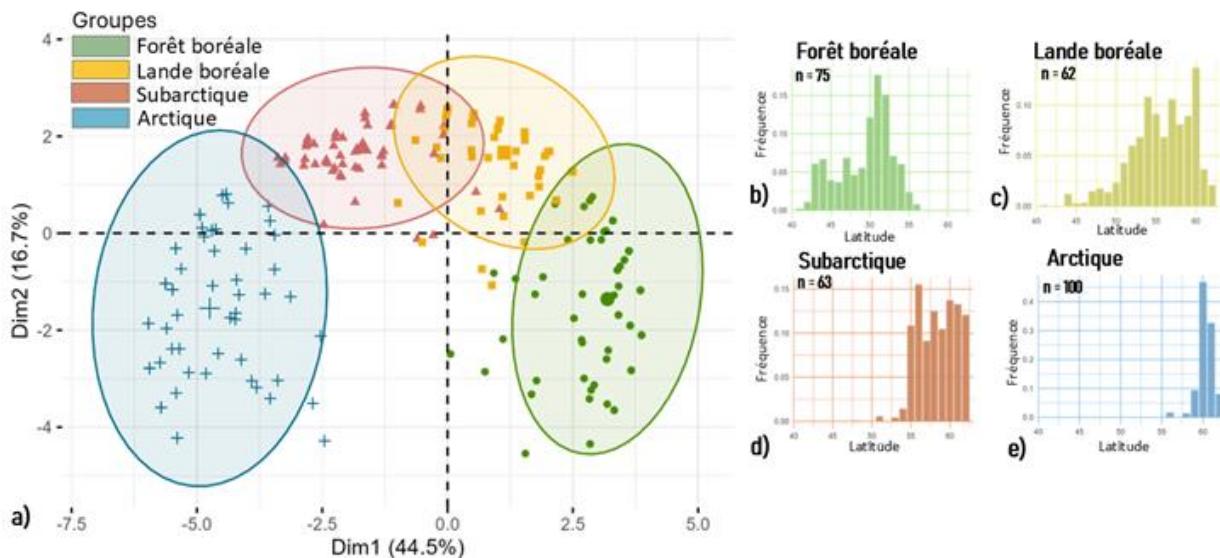
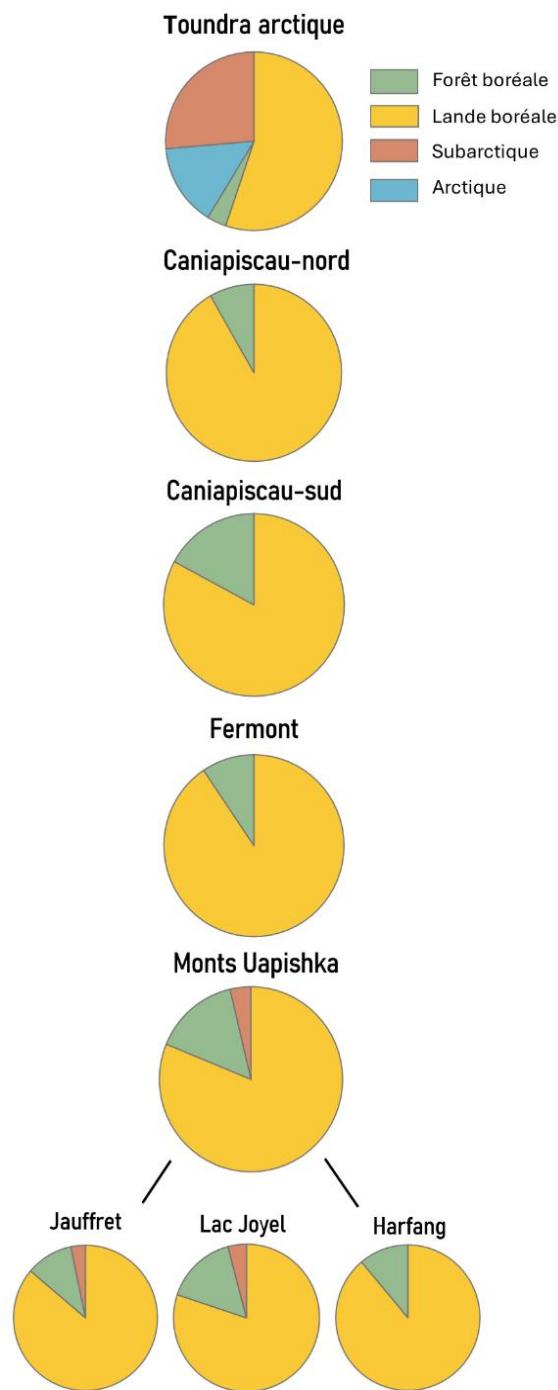


Figure 7. a) Projection de la fréquence relative des 300 espèces de la flore nordique selon la latitude (41° à 62°N) dans le plan des deux premiers axes de l'ACP. Les groupes d'espèces sont formés par l'analyse des *k*-moyennes. b-e): Exemples de distribution de fréquence par degré de latitude des occurrences d'une espèce représentative de chaque groupe (b) *Abies balsamea* (c) *Vaccinium vitis-idaea* (d) *Juncus castaneus* et (e) *Cassiope tetragona*.

« *subarctique* » (orangé) sont faiblement représentées au sud de 50°N et leur répartition, centrée sur la limite nordique du biome boréal (58,5°N), peut toutefois atteindre les latitudes les plus nordiques. Finalement, les espèces du groupe d'affinité « *arctique* » (bleu) se centrent dans la toundra (60 °N) et sont strictement confinées aux latitudes les plus nordiques.

#### Comparaison de la flore des landes sommitales de la zone boréale et de la toundra arctique

La répartition des groupes phytogéographiques des flores de la toundra arctique et des quatre secteurs de landes sommitales en zone boréale est basée sur l'analyse de groupement des *k-moyennes* (Figure 8). La flore de chacun des secteurs est principalement dominée par des espèces d'affinité de *lande boréale*. La flore de la toundra inclut des espèces de chacun des quatre groupes avec une importante représentation des espèces d'affinités *arctique* et *subarctique*. La flore des secteurs de Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud et Fermont est exclusivement composée d'espèces d'affinités boréales (*forêt boréale* et *lande boréale*). Bien que la flore des Monts Uapishka ait une répartition phytogéographique généralement similaire à celle des trois autres secteurs de landes sommitales, deux des trois sommets échantillonnés incluent aussi des éléments d'affinité *subarctique* (Figure 8).



Basée sur la répartition latitudinale de chaque espèce, la position latitudinale moyenne attendue de la flore de chacun des quatre secteurs de landes sommitales (entre 55,4 et 55,8°N) se situe au nord de leur position réelle (Figure 9). L'écart entre la position latitudinale moyenne attendue de la flore et la position géographique réelle des secteurs de landes sommitales s'accroît du nord vers le sud du biome boréal. En effet, par rapport à la position latitudinale moyenne attendue de leur flore, les secteurs de Caniapiscau-nord et Caniapiscau-sud se trouvent respectivement 1 et 1,4 °lat plus au sud. Dans le secteur de Fermont, cet écart est de 2,9 °lat, alors qu'il atteint un maximum de 4 °lat aux Monts Uapishka (Figure 9). La position latitudinale attendue de la flore du secteur des Monts Uapishka est cependant plus variable (CV<sub>Uapishka</sub>: 3,4) que celle des autres secteurs de landes sommitales (CV<sub>Fermont</sub>: 2,6; CV<sub>Caniapiscau-sud</sub>: 2,7; CV<sub>Caniapiscau-nord</sub>: 2,3).

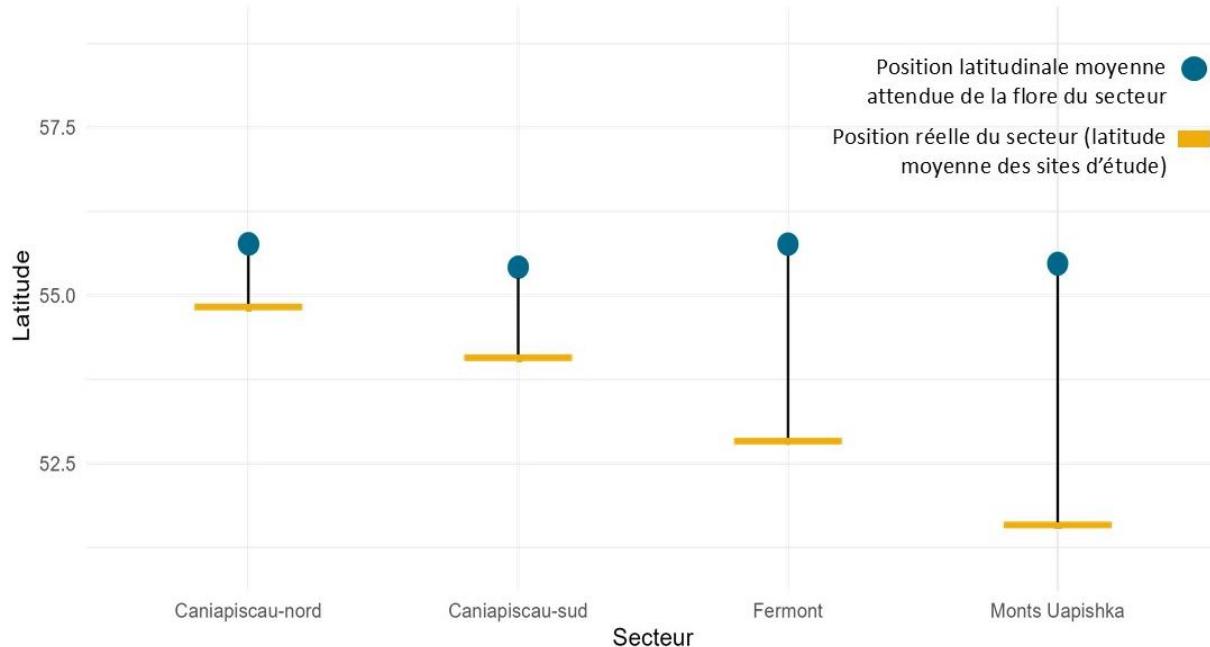


Figure 9. Position latitudinale moyenne attendue de la flore et position géographique réelle de chacun des quatre secteurs de landes sommitales étudiés en forêt boréale au Québec (Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud, Fermont, Monts Uapishka).

## Déterminants de la diversité des landes sommitales

Le modèle additif généralisé (Tableau 3) permet d'expliquer 45,2 % de la variance de la diversité bêta de la flore des secteurs étudiés en considérant le temps depuis l'ouverture, la distance à la toundra arctique et le pourcentage d'ouverture du paysage par secteur. Le modèle indique un effet significatif positif du temps depuis le dernier feu et de l'indice d'ouverture alors que la distance à la toundra n'est pas significative. Le temps depuis le dernier feu a l'effet le plus important sur la diversité bêta des communautés floristiques puisqu'il explique une plus grande proportion de la variance spécifique lorsque l'effet des autres facteurs est contrôlé ( $\eta_p^2_{\text{temps}} = 0.15$  vs  $\eta_p^2_{\text{ouverture}} = 0.08$ ). En retirant les sites du centre du massif des Monts Uapishka (exempts de charbons), la variable du temps depuis l'ouverture du paysage demeure significative.

Tableau 3. Résultat du modèle additif généralisé expliquant la diversité floristique de chacun des quatre secteurs de landes sommitales étudiés en forêt boréale au Québec (Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud, Fermont, Monts Uapishka). Degré de liberté estimé (edf), degrés de liberté de référence (ref.df), valeurs  $F$  et valeurs  $P$ , et la taille de l'effet ( $\eta_p^2$ ).

Effet	edf	ref.df	F	P	$\eta_p^2$
Temps depuis le dernier feu	1.96	2	26.66	<2e-16	0.149
Indice d'ouverture	1.96	2	16.97	<2e-16	0.084
Distance de l'Arctique	1.00	1	1.71	0.19	0.085

## DISCUSSION

Cette étude clarifie l'origine des landes sommitales du biome boréal en intégrant l'information sur l'historique des feux de forêts et celle sur la diversité floristique. Nous postulons que la flore de ces écosystèmes peut représenter soit un vestige de la toundra post-glaciaire ayant persisté sur des sommets jamais afforestés à l'Holocène, soit une perte de résilience de la forêt se traduisant par le basculement d'un écosystème forestier vers un nouvel état alternatif stable suivant un ou plusieurs feux successifs lors de conditions climatiques défavorables à la régénération arborescente.

### **Historique des perturbations écologiques et origines des secteurs**

Plusieurs fragments de charbon de bois d'âge variable suggèrent l'occurrence de feux ayant sévit dans les secteurs nordiques de Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud et Fermont. Les 27 événements de feux survenus dans ces trois secteurs ont été datés entre 4579 et 102 cal AA. Cet intervalle correspond au Néoglaciaire (depuis 5000 ans), une période climatique froide de l'Holocène aux printemps secs, propices aux feux sévères induisant la mortalité et le remplacement du couvert forestier en milieu boréal (Ali et al., 2012, 2025; de Lafontaine et Payette, 2011, 2012). Les plus récentes perturbations, correspondant à l'âge final du déboisement, sont survenues pendant la période froide du Petit âge glaciaire (1450-1850 EC), soit il y a 184 cal AA à Caniapiscau-nord, 387 cal AA à Caniapiscau-sud et 102 cal AA à Fermont. Les plus vieux feux enregistrés dans le secteur méridional des Monts Uapishka remontent aussi au début du Néoglaciaire, soit à 4842 cal AA, mais les derniers feux sont toutefois plus anciens que ceux détectés dans les trois autres secteurs. Aux Monts Uapishka, la présence de feux historiques peut être confirmée uniquement dans les contreforts à la marge du massif montagneux, aux monts Jauffret et Harfang, où les feux les plus récents datent de 789 et 1000 cal AA, respectivement. En dépit d'un effort d'échantillonnage accru au centre du massif des Monts Uapishka dans les sommets adjacents du lac Joyel (p.ex., Veyrier, Oxyria, Lemming), aucun fragment de charbon local n'y a été trouvé (Figure 2). Sur la base de ces résultats, il appert que le développement des écosystèmes étudiés a procédé

selon deux modalités distinctes ayant conduit à la formation de landes sommitales issues du déboisement par les feux d'une part et de la persistance Holocène d'une toundra alpine vestigiale d'autre part.

#### Déboisement par les feux à l'origine des landes sommitales

Nous expliquons la présence des landes sommitales des secteurs de Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud et Fermont par une fréquence plus élevée de feux, associée à des conditions rigoureuses limitant la régénération des arbres dans le dernier millénaire (Payette, 1992; Savard et Payette, 2013). Bien que les espèces de la forêt circumboréale soient généralement bien adaptées à un régime de perturbation dominé par les incendies, une fréquence élevée de feux pendant une période climatique froide peut entraver la régénération de l'épinette noire (Baltzer et al., 2021; Meunier et al., 2007) et ainsi entraîner une perte de résilience des écosystèmes forestiers boréaux (Burrell et al., 2022; Girard et al., 2009; Payette et al., 2008). La présence de charbons de bois indique que des peuplements forestiers de position sommitale dans la zone boréale ont persisté malgré des feux récurrents au cours du Néoglaciaire. Cette résilience a éventuellement cessé suivant le dernier incendie au cours du Petit âge glaciaire. La dernière perturbation pendant une période climatique froide aurait entravé la régénération forestière et représente donc un point de bascule des écosystèmes forestiers en position sommitale exposée vers des landes sommitales. Ce même processus de déforestation subarctique a transformé en profondeur un paysage autrefois plus densément boisé des zones boréales nordiques et subarctiques documenté par de nombreuses études depuis qu'il a été mis en évidence dans l'est du Canada par Payette et Gagnon (1985). L'ouverture du paysage boréal aurait débuté il y a *c.* 3000 ans (Gajewski et al., 1996) et aurait progressé graduellement au cours de l'Holocène tardif (Asselin et Payette, 2005; Gajewski et al., 1993). Le passage d'un feu durant une période froide dans un écosystème préalablement perturbé a entraîné un échec de la régénération, favorisant la transition de milieux boisés vers des landes lichéniques (Jasinski et Payette, 2005) et une ouverture progressive du couvert forestier à l'échelle boréale (Asselin et Payette, 2005; Gajewski, 2019; Gajewski et al., 2021; Girard et al., 2008; Payette et al., 2001; Richard et al., 1980).

Ce processus a entraîné l'établissement d'un écosystème alternatif stable défini comme un changement persistant de l'écosystème à la suite d'une perturbation, sans retour à l'état initial dans le temps prévisible (Scheffer et al., 2001). L'histoire des feux recensés dans les trois secteurs les plus nordiques semblent bien s'inscrire dans cette dynamique. Tous les feux se sont produits durant l'Holocène tardif et le dernier événement s'est produit pendant le Petit âge glaciaire. Les landes sommitales des secteurs de Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud et Fermont se seraient donc formées par la déforestation subarctique, également à l'origine du paysage de l'écotone de la toundra forestière.

#### Persistance Holocène de la toundra alpine

L'absence de charbons sur les sommets au cœur du massif des Monts Uapishka (autour du lac Joyel) malgré un effort d'échantillonnage plus intensif suggère qu'il n'y a jamais eu de feu de forêt depuis la dernière glaciation. Lors du retrait de l'inlandsis laurentidien à cet endroit il y a *c.* 7500 ans, la flore de la toundra au sud du glacier a progressivement colonisé le territoire nouvellement disponible (Ritchie, 1987; Ritchie et MacDonald, 1986), amorçant ainsi une succession végétale postglaciaire non-arboréenne (désert périglaciaire, toundra herbeuse et toundra arbustive), suivie du stade d'afforestation, là où les conditions environnementales le permettaient (Richard et al., 2020). Le front de colonisation arborescent, composé majoritairement d'épinette blanche (*Picea glauca*), se trouve actuellement sur les versants et dans les dépressions situées sur le plateau du massif, mais n'atteint jamais les sommets. Des événements de feux ont toutefois été documentés sur les sommets et les versants exposés des contreforts à la marge du massif des Monts Uapishka (monts Jauffret et Provencher; de Lafontaine et Payette, 2010, 2011, 2012; Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024). Notre étude confirme la présence de charbons de bois à la marge du massif, notamment au sommet des monts Jauffret et Harfang actuellement non boisés. Ces charbons témoignent de la présence historique d'écosystèmes forestiers et suggèrent une variation de la limite altitudinale de la forêt à la marge du massif au cours du temps (Boilard et de Lafontaine, 2025). À l'exception d'un seul charbon à 1006 m d'altitude, les charbons de bois ont tous été trouvés entre 945 et 975 m asl. alors que la limite actuelle des arbres se

trouve plutôt à 900 m asl. (Gouvernement du Québec, 2009). Nos dates radiocarbone indiquent que le dernier feu s'est produit au cours de l'Optimum climatique médiéval (900-1300 EC), une période climatique relativement clémence. La variation de la limite altitudinale des arbres aux Monts Uapishka semble donc reliée davantage à l'effet direct du climat orographique (refroidissement adiabatique) et moins à un effet synergique avec les perturbations. Toutefois, les hauts sommets (>1000 m asl.) qui n'ont jamais brûlés au cœur du massif des Monts Uapishka n'ont probablement jamais été afforestés au cours de l'Holocène et correspondent vraisemblablement à un écosystème de toundra alpine vestigiale datant de l'épisode de recolonisation postglaciaire, un scénario également suggéré par les patrons de la diversité floristique.

### **Diversité floristique**

Pour cette étude, nous avons développé une nouvelle démarche empirique visant à définir l'affinité géographique des taxons qui composent la flore des secteurs étudiés. L'accessibilité des bases de données ouvertes qui rassemblent un important volume d'informations (857 179 occurrences dans l'aire de référence) augmente la pertinence du traitement des données et la reproductibilité des résultats pour déterminer des affinités géographiques.

La flore des quatre secteurs à l'étude est majoritairement composée par des espèces des groupes phytogéographiques de la forêt boréale et des landes boréales. Tous les indices de diversité taxonomiques et phylogénétiques ont des valeurs plus élevées dans le massif des Monts Uapishka par rapport aux trois autres secteurs plus au nord. Par surcroît, notre analyse de raréfaction et d'extrapolation jusqu'à 300 quadrats n'a pas permis d'établir la position d'un plateau de richesse floristique ( $^0D$ ) dans le secteur Uapishka.

Nos résultats démontrent que la distance entre la position réelle et la position latitudinale moyenne attendue de la flore du secteur des Monts Uapishka est plus grande que celle estimée dans les trois autres secteurs; les Uapishka abritent donc une flore d'affinité plus nordique qu'attendue. Le coefficient de variation est également plus élevé, soulignant

que les Monts Uapishka abritent à la fois des espèces d'affinité boréale et des espèces d'affinité subarctique. Deux scénarios alternatifs peuvent expliquer la présence d'éléments d'affinité subarctique dans la flore du secteur Uapishka. Le premier propose qu'en l'absence d'afforestation depuis la recolonisation postglaciaire, les communautés végétales pionnières de la toundra auraient persisté sans connaître d'épisodes d'exclusion compétitive par un couvert forestier. Alternativement, l'affinité subarctique de la flore des Monts Uapishka pourrait être attribuable à des événements de dispersion à longue distance depuis la toundra arctique (Savard et Payette, 2013), facilités par divers vecteurs tels que l'eau, le vent ou les animaux (Nathan et al., 2008; Nogales et al., 2012). Dans les paysages ouverts du nord du Québec, il est plausible que cette dispersion procède selon un modèle « *stepping-stones* », soit une progression issue d'évènements ponctuels successifs entre les landes, permettant ainsi de franchir progressivement de longues distances (Harris et al., 2018). Si tel était le cas, la flore d'affinité subarctique serait également présente dans les landes sommitales au nord des Monts Uapishka, incluant notamment les trois autres secteurs étudiés. Or, le massif des Monts Uapishka, situé dans la pessière à mousses, est le seul secteur abritant des espèces d'affinité subarctique alors qu'aucune espèce de ce groupe n'a été répertoriée dans les autres secteurs de landes sommitales plus au nord, entre les Monts Uapishka et la toundra arctique. Nous suggérons donc que l'immigration d'espèces d'affinité subarctique par dispersion à longue distance dans les Monts Uapishka serait extrêmement rare, voire inexistante à ce jour, en raison de son isolement. Nous expliquons toutefois la présence de charbons et de flore subarctique sur le mont Jauffret par un apport local d'espèces venant du cœur du massif, notamment autour du lac Joyel. Ainsi, les résultats de notre analyse floristique convergent avec nos données sur l'historique des perturbations pour inférer que l'origine des landes sommitales déboisées après feu des secteurs Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud et Fermont est distincte de celle de la toundra alpine vestigiale des Monts Uapishka.

## Déterminants de la diversité floristique

### Temps

Le temps écoulé depuis la dernière perturbation s'avère le facteur qui explique la plus grande part de la diversité bêta de la flore qui se trouve en position sommitale dans la région étudiée. Plusieurs études démontrent la pertinence d'intégrer la dimension temporelle à la relation déjà bien établie entre la richesse spécifique et la superficie des habitats (SAR; Lomolino, 2000), menant ainsi à proposer la relation espèce-temps-superficie (STAR; Adler et al., 2005; Adler et Lauenroth, 2003; White et al., 2010). L'étude de Song et al. (2017) propose que cette relation serait également applicable aux situations insulaires pour en estimer la richesse spécifique. Les résultats de notre GAM qui indiquent un effet marqué du temps et modéré de la superficie non-boisée sur la diversité viennent appuyer l'importance de considérer la variation spatio-temporelle dans les modèles expliquant la diversité floristique (STAR).

### Superficie et distance à la source

Contrairement à l'un des prédicts de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967), nos résultats indiquent que la distance des landes sommitales boréales isolées par rapport à la toundra arctique n'a aucun effet significatif sur leur diversité floristique. Nous avons établi que l'immigration par les événements de dispersion sur de longues distances qui peuvent réguler la biodiversité des habitats isolés sont extrêmement rares, voire inexistantes dans notre système. Ainsi, la théorie de la biogéographie insulaire prédit que la diversité floristique serait plutôt déterminée dans notre cas par le processus d'extinction locale. Dans le contexte des landes sommitales boréales, l'érosion graduelle de la diversité des espèces constituant la toundra postglaciaire initiale survient inexorablement par dérive écologique (Callaghan et al., 2004; Hubbell, 2001), un processus stochastique mais dont l'effet est inversement relié à la superficie de l'habitat non boisé. L'extinction des

espèces d'affinité subarctique est toutefois exacerbée lors des épisodes d'afforestation entraînant la perte des habitats ouverts favorables.

Plusieurs études attribuent l'extinction de la flore alpine à la concurrence induite par la colonisation des espèces méridionales progressant vers les hautes latitudes et/ou altitudes (Callaghan et al., 2004). La flore des secteurs de Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud et Fermont semble avoir été appauvrie par l'afforestation postglaciaire alors que le déboisement est trop récent pour rétablir, par la dispersion sur de longues distances, un cortège de plantes d'affinité subarctique provenant de la toundra. Par ailleurs, la flore d'affinité subarctique a persisté malgré diverses fluctuations climatiques depuis les derniers millénaires et a échappé à l'afforestation aux Monts Uapishka. Or, cette flore unique en contexte boréal pourrait être maintenant particulièrement menacée par l'expansion récente de la végétation ligneuse en réponse au réchauffement climatique contemporain (Clarke et al., 2019; Dial et al., 2022). L'adaptation de la flore de la toundra est limitée par sa réponse évolutive lente (Callaghan et al., 2004), la rendant vulnérable à la compétition pour la lumière. La présence d'un couvert forestier limite l'accès de la lumière aux plantes de sous-bois réduisant leur diversité et leur productivité (de Lafontaine et Houle, 2007; Greenwood et Jump, 2014; Hart et Chen, 2006). L'afforestation modifie plusieurs conditions environnementales comme la température, l'humidité, les nutriments et le pH du sol (Jennings, 1999; Kammer et al., 2009; Körner, 1998) qui modifient l'habitat et les communautés floristiques qui peuvent y vivre.

Les communautés sommitales ont également subi une extinction stochastique au fil du temps, conformément à la théorie neutre de la biodiversité de Hubbell (2001). Ce phénomène de dérive écologique est particulièrement accentué dans les petites communautés où les extinctions exercent un rôle prépondérant pour réguler la diversité (Gilbert et Levine, 2017; Siqueira et al., 2020). Ces facteurs pourraient expliquer la faible représentativité actuelle de la flore subarctique vestigiale dans les monts isolés du secteur Uapishka. Nos résultats concordent avec ceux de Savard et Payette (2013) qui expliquent la diversité floristique par la superficie des milieux ouverts. Cette relation pourrait toutefois dépendre de l'hétérogénéité des habitats (Keppel et al., 2016; Panitsa et al., 2006), une hypothèse difficile à tester puisque

l'hétérogénéité environnementale est elle-même corrélée avec la superficie (Kohn et Walsh, 1994).

Cette étude propose une approche novatrice et intégrative pour explorer l'origine et la dynamique de la composition floristique d'écosystèmes marginaux. La démarche empirique développée dans cette étude a permis de déterminer l'affinité géographique et apporte un nouvel éclairage à la phytogéographie contemporaine. En combinant des méthodes paléoécologiques (datation des charbons de bois), l'analyse de l'affinité géographique des espèces et les diverses mesures de biodiversité, nous avons identifié les processus historiques et écologiques à l'origine de ces communautés. Les résultats soulignent l'importance de considérer à la fois les dimensions temporelles et spatiales pour comprendre la dynamique des écosystèmes. Cette approche aborde des questions biogéographiques complexes et offre un apport important dans l'étude de la transformation des écosystèmes face aux perturbations naturelles.



## CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis d'établir un lien entre l'origine des landes sommitales de la forêt boréale québécoise et la diversité floristique de leurs communautés végétales. Nos résultats mettent en évidence l'influence prépondérante des facteurs spatio-temporels sur la composition et la diversité de ces communautés. Dans un contexte de changements globaux, il est essentiel de mieux comprendre les impacts des perturbations sur les écosystèmes nordiques, en particulier ceux abritant une flore diversifiée et d'affinité subarctique. En contribuant à une meilleure connaissance du territoire, cette étude fournit des données essentielles pouvant guider les décisions de stratégies de conservation et de gestion des milieux naturels.

## PRINCIPAUX RESULTATS

### Historique des landes sommitales

Nous avons découvert des charbons de bois dans 67 des 200 sites échantillonnés. Pour les trois secteurs les plus nordiques (Fermont, Caniapiscau-sud, Caniapiscau-nord), trois à six épisodes de feux par sommet ont été recensés entre 4579 et 102 cal AA. Nous pouvons associer cet intervalle de temps à la période climatique du Néoglaciaire correspondant à un climat plus froid et des conditions printanières plus sèches (Ali et al., 2012, 2025), propices aux feux sévères (Filion et al., 1991; de Lafontaine et Payette, 2011, 2012). Les études démontrent qu'un court intervalle entre les feux sévères peut diminuer de la résilience d'un écosystème (Girard et al., 2008; Hart et al., 2019; Johnstone et al., 2016). Dans nos secteurs d'étude, la résilience des forêts sommitales s'est terminée lors des événements de feux du Petit âge glaciaire (1450-1850 EC) où il y a eu échec de régénération forestière. Il s'agit d'un point de bascule où des écosystèmes alternatifs de landes sommitales se sont développés. Cette modification du paysage des landes sommitales après-feu dans les sites de la pessière

à lichens et la toundra forestière s'inscrit dans le phénomène de déforestation subarctique, largement documenté dans la littérature (Arseneault et Payette, 1997; Asselin et Payette, 2005; Jasinski et Payette, 2005; Payette et Gagnon, 1985; Sirois et Payette, 1991).

Dans le secteur des Monts Uapishka, nous avons répertorié respectivement trois et quatre événements de feux sur les sommets Jauffret et Harfang, situés aux marges du massif montagneux. Malgré un effort d'échantillonnage plus intensif, aucun charbon de bois n'a été retrouvé sur les sommets situés au centre du massif. Cette absence suggère que ces zones n'ont pas été touchées par des feux de forêt pendant l'Holocène, indiquant que la dernière perturbation majeure remonterait à la glaciation. Les communautés floristiques qui s'y trouvent pourraient ainsi être des reliques de la végétation toundrique postglaciaire (Brochmann et al., 2003). La présence de charbons sur les versants témoigne d'une variation de la limite altitudinale de la forêt au fil du temps (Boilard et de Lafontaine, 2025).

## **Diversité floristique**

Les résultats de nos analyses démontrent de manière générale une diversité significativement plus élevée dans le secteur des Monts Uapishka. La diversité des trois autres secteurs (Fermont, Caniapiscau-sud, Caniapiscau-nord) ne présente pas de différences significatives entre eux. Nos résultats démontrent que la distance entre la position réelle et la position latitudinale moyenne attendue de la flore du secteur des Monts Uapishka est plus grande que celle estimée dans les trois autres secteurs; les Uapishka abritent donc une flore plus nordique qu'attendue.

Notre démarche empirique a permis d'identifier quatre groupes phytogéographiques distincts parmi les taxons présents dans la flore nordique: forêt boréale, lande boréale, subarctique et arctique. Des taxons appartenant aux groupes de la forêt boréale et de la lande boréale ont été recensés dans tous les secteurs de landes sommitales étudiés dans la zone boréale. En revanche, des taxons du groupe subarctique ont été détectés dans les Monts

Uapishka seulement, révélant une influence nordique plus marquée qu'attendu. La forte diversité floristique dans les Monts Uapishka peut être expliquée par la situation géographique du secteur. Étant situé dans la pessière à mousses, ce massif peut abriter à la fois des espèces d'affinité boréale et subarctique. La présence d'éléments d'affinité subarctique concorde avec la persistance de communautés végétales pionnières de la toundra post-glaciaire. Nos résultats concordent avec l'analyse spatiale des milieux non boisés au Québec boréal (Paquet, 2025). Paquet (2025) distingue les milieux non boisés montagnards qui correspondent aux sommets de haute altitude situés du Québec boréal (incluant les monts Uapishka et Otish) et les milieux non boisés nordiques qui se trouvent à des latitudes plus élevées, mais à des altitudes relativement plus basses (Caniapiscau).

## **Déterminants de la diversité**

Nous avons établi un modèle indiquant un effet significatif du temps depuis la dernière perturbation et de l'indice d'ouverture sur la diversité bêta des communautés floristiques des sommets étudiés. Notre étude souligne l'importance de considérer la variation spatio-temporelle pour expliquer la diversité dans les situations insulaires.

## **PORTEE DE L'ETUDE**

Cette étude apporte une compréhension approfondie des processus historiques et écologiques des landes sommitales dans la forêt boréale. Ces connaissances pourront éventuellement orienter les stratégies de conservation de la biodiversité nordique dans un contexte de changements climatiques. Les connaissances générées contribueront à une meilleure appréhension du fonctionnement des écosystèmes nordiques, facilitant ainsi la prise en compte des défis majeurs liés à la conservation et à la gestion durable.

Bien que cette étude présente des résultats concrets et nouveaux pour les écosystèmes marginaux de landes sommitales, sa portée réside davantage dans la démarche novatrice élaborée menant à une classification géographique de la flore et dans l'approche intégrative pour explorer la relation entre l'origine des écosystèmes et la diversité de leurs communautés floristiques. La détermination de l'affinité géographique est traditionnellement assignée par l'autorité de célèbres botanistes tels Hultén (1894-1981) et Fernald (1873-1950). La démarche empirique présentée dans l'étude constitue une proposition objective et répllicable qui prend appui sur des années de documentation de la flore partout sur le territoire. Elle s'inscrit dans une perspective contemporaine qui valorise l'accessibilité et le partage des données scientifiques, tout en intégrant les contributions du public (science citoyenne). De plus, cette méthodologie est reproductible à l'échelle mondiale, à condition de disposer de bases de données ouvertes et fiables.

L'approche intégrative combinant plusieurs méthodes d'échantillonnage et d'analyses (paléoécologie, inventaires floristiques, analyses des indices de biodiversité taxonomique et phylogénétique, démarche empirique de l'affinité et GAM) offre une vue d'ensemble permettant d'observer des tendances récurrentes dans les différentes approches de recherche et de faire de lien entre elles afin d'en dégager des inférences robustes qui permettent de comprendre et d'expliquer la problématique étudiée.

#### **LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

Malgré l'accessibilité et la pertinence des bases de données ouvertes, il est important de rappeler que ces informations varient en qualité. Celles-ci sont souvent collectées par des usagers aux niveaux d'expertise variables. Cette variabilité peut entraîner l'introduction d'erreurs, telles que des identifications erronées ou des localisations inexactes (Jansen et Dengler, 2010; Vellend et al., 2013). Bien que la majorité de ces erreurs soient filtrées au cours du processus d'analyse, certaines occurrences incorrectes subsistent, constituant une limite méthodologique dans la classification de l'affinité géographique des espèces. De plus,

un biais lié à l'effort d'échantillonnage peut survenir: les botanistes, attirés par la rareté d'une espèce, ont tendance à sur-échantillonner les espèces rarement rencontrées dans un secteur et à privilégier l'observation des individus situés en périphérie de leur aire de répartition. Cela peut altérer la représentation de la répartition spatiale des espèces. Bien que notre échantillonnage aléatoire stratifié réduise considérablement ce biais de sur-représentation, il ne l'élimine pas complètement.

De plus, lors des inventaires floristiques, l'échantillonnage a exclu plusieurs types de milieux physiques, tels que les dépressions, les escarpements et les zones subhydriques, ce qui a limité la diversité des habitats étudiés et, par conséquent, l'exhaustivité de la flore inventoriée. Dans les Monts Uapishka, notre analyse de raréfaction et d'extrapolation jusqu'à 300 quadrats n'a pas permis d'atteindre le plateau de la richesse floristique, il serait donc pertinent d'explorer davantage la flore de ce secteur. Une étude approfondie incluant à la fois la flore vasculaire et non vasculaire (mousses, hépatiques) ainsi que les lichens sur l'ensemble du massif, en particulier dans les combes à neige, reconnues pour héberger une flore spécialisée, permettrait d'obtenir un portrait plus complet de la biodiversité. Une telle approche fournirait une vision plus complète des communautés végétales que celle présentée dans cette étude, qui se limite à la flore vasculaire des landes sommitales (relief convexe).

Ensuite, nous avons été en mesure d'expliquer les différentes origines des landes sommitales issues de la déglaciation de l'inlandsis laurentidien (toundra alpine vestigiale) ou d'événement de feu suivi d'un échec de régénération forestière durant la période du Néoglaciaire (landes sommitales *ex-igne*). Avec les changements globaux, la température augmentera dans les hautes latitudes et les événements de feux seront de plus en plus fréquents (Boulanger et al., 2025; Flannigan et al., 2006). Dans une perspective de recherches futures, il serait pertinent de s'intéresser aux communautés floristiques post-perturbation des landes sommitales et d'explorer l'avenir de ces écosystèmes.

Finalement, cette étude repose sur de nombreuses discussions et débats, autant à l'interne qu'à l'externe, concernant la sémantique de plusieurs expressions utilisées. À ce jour, chaque groupe de recherche adopte ses propres termes et définitions, ce qui peut nuire

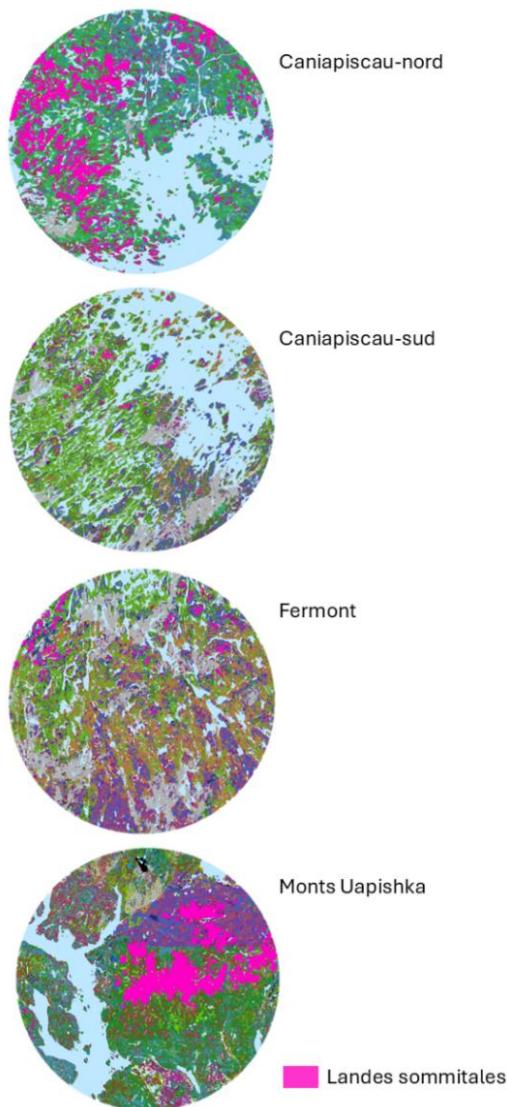
à la clarté des échanges scientifiques. La rédaction d'un article de synthèse, en français et en anglais, visant à harmoniser et à redéfinir la terminologie associée aux écosystèmes nordiques et alpins s'avérerait essentielle. Une telle initiative permettrait d'uniformiser la terminologie utilisée pour référer aux landes sommitales pour lesquels des expressions alternatives comme sommets dénudés, aires non boisées, gol'tsy, toundra alpine ou encore lande lichénique, parcourent la littérature scientifique francophone.



## **ANNEXES**

## ANNEXE I

Une analyse géospatiale a été effectuée en collaboration avec Claude Morneau de la direction des inventaires forestiers (DIF). À l'aide des bases de données de l'inventaire écoforestier du Québec méridional, du programme d'inventaire écoforestier nordique et de la base de données du plan nord. Dans la sélection « landes sommitales », les landes alpines, les landes subalpines et les landes subarctiques ont été choisies. Tous ces écosystèmes ont une végétation de toundra et n'abrite pas d'arbres. La figure représente la proportion de landes sommitales dans le paysage pour chaque secteur dans un rayon de 40 km.



## ANNEXE II

Les espèces de la flore nordique présente dans la toundra arctique et dans les landes sommitales des secteurs de Caniapiscau-nord, Caniapiscau-sud, Fermont et des Monts Uapishka sont classées selon leur affinité géographique déterminé par la démarche empirique élaborée dans le Chapitre 1.

Boréale	Lande boréale	Subarctique	Arctique
<i>Abies balsamea</i>	<i>Agrostis mertensii</i>	<i>Anemone parviflora</i>	<i>Alopecurus magellanicus</i>
<i>Agrostis scabra</i>	<i>Anthoxanthum monticola</i>	<i>Arenaria humifusa</i>	<i>Anemonastrum richardsonii</i>
<i>Alnus alnobetula</i>	<i>Arctous alpina</i>	<i>Armeria maritima</i>	<i>Antennaria alpina</i>
<i>Amelanchier bartramiana</i>	<i>Astragalus alpinus</i>	<i>Arnica angustifolia</i>	<i>Antennaria frisia</i>
<i>Andromeda polifolia</i>	<i>Betula glandulosa</i>	<i>Astragalus eucosmus</i>	<i>Antennaria monocephala</i>
<i>Avenella flexuosa</i>	<i>Bistorta vivipara</i>	<i>Bartsia alpina</i>	<i>Arabidopsis arenicola</i>
<i>Betula michauxii</i>	<i>Calamagrostis canadensis</i>	<i>Cardamine bellidifolia</i>	<i>Arctagrostis latifolia</i>
<i>Betula minor</i>	<i>Calamagrostis stricta</i>	<i>Carex arctogena</i>	<i>Arctous rubra</i>
<i>Betula papyrifera</i>	<i>Carex aquatilis</i>	<i>Carex glacialis</i>	<i>Braya glabella</i>
<i>Betula pumila</i>	<i>Carex bigelowii</i>	<i>Carex lachenalii</i>	<i>Calamagrostis deschampsio</i>
<i>Carex brunnescens</i>	<i>Carex capillaris</i>	<i>Carex maritima</i>	<i>Calamagrostis laponica</i>
<i>Carex canescens</i>	<i>Carex chordorrhiza</i>	<i>Carex microglochin</i>	<i>Calamagrostis purpurascens</i>
<i>Carex concinna</i>	<i>Carex glareosa</i>	<i>Carex nardina</i>	<i>Campanula gieseckiana</i>
<i>Carex diandra</i>	<i>Carex gynocrates</i>	<i>Carex norvegica</i>	<i>Cardamine polemonioides</i>
<i>Carex echinata</i>	<i>Carex rariflora</i>	<i>Carex rupestris</i>	<i>Carex adelostoma</i>
<i>Carex exilis</i>	<i>Carex saxatilis</i>	<i>Carex simpliciuscula</i>	<i>Carex atrofusca</i>
<i>Carex interior</i>	<i>Carex scirpoidea</i>	<i>Carex subspathacea</i>	<i>Carex fuliginosa</i>
<i>Carex leptalea</i>	<i>Carex vaginata</i>	<i>Cerastium alpinum</i>	<i>Carex holostoma</i>
<i>Carex limosa</i>	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	<i>Chamaenerion latifolium</i>	<i>Carex krausei</i>
<i>Carex livida</i>	<i>Comarum palustre</i>	<i>Cherleria biflora</i>	<i>Carex marina</i>
<i>Carex magellanica</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Draba nivalis</i>	<i>Carex membranacea</i>
<i>Carex oligosperma</i>	<i>Diapensia lapponica</i>	<i>Dryas integrifolia</i>	<i>Carex myosuroides</i>
<i>Carex pauciflora</i>	<i>Dryopteris fragrans</i>	<i>Eriophorum brachyantherum</i>	<i>Carex rotundata</i>
<i>Carex rostrata</i>	<i>Eleocharis acicularis</i>	<i>Eriophorum russeolum</i>	<i>Carex rufina</i>
<i>Carex tenuiflora</i>	<i>Elymus trachycaulus</i>	<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	<i>Carex williamsii</i>
<i>Carex trisperma</i>	<i>Empetrum nigrum</i>	<i>Euphrasia wettsteinii</i>	<i>Cassiope tetragona</i>
<i>Carex utriculata</i>	<i>Equisetum arvense</i>	<i>Festuca brachyphylla</i>	<i>Cerastium arcticum</i>
<i>Cerastium arvense</i>	<i>Equisetum variegatum</i>	<i>Harrimanella hypnoides</i>	<i>Deschampsia sukatschewii</i>
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	<i>Eriophorum angustifolium</i>	<i>Huperzia appressa</i>	<i>Draba alpina</i>

<i>Clintonia borealis</i>	<i>Eriophorum vaginatum</i>	<i>Juncus arcticus</i>	<i>Draba corymbosa</i>
<i>Coptis trifolia</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Juncus castaneus</i>	<i>Draba lactea</i>
<i>Cornus canadensis</i>	<i>Hippuris vulgaris</i>	<i>Juncus triglumis</i>	<i>Dupontia fisheri</i>
<i>Dasiphora fruticosa</i>	<i>Huperzia selago</i>	<i>Luzula confusa</i>	<i>Epilobium davuricum</i>
<i>Drosera anglica</i>	<i>Juncus subtilis</i>	<i>Luzula groenlandica</i>	<i>Erigeron humilis</i>
<i>Drosera rotundifolia</i>	<i>Kalmia procumbens</i>	<i>Oxyria digyna</i>	<i>Eutrema edwardsii</i>
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	<i>Leymus mollis</i>	<i>Parnassia kotzebuei</i>	<i>Festuca hyperborea</i>
<i>Elymus violaceus</i>	<i>Luzula multiflora</i>	<i>Pedicularis flammea</i>	<i>Galium brevipes</i>
<i>Epilobium palustre</i>	<i>Luzula parviflora</i>	<i>Pedicularis groenlandica</i>	<i>Hedysarum boreale</i>
<i>Equisetum fluviatile</i>	<i>Oreojuncus trifidus</i>	<i>Pedicularis labradorica</i>	<i>Hippuris lanceolata</i>
<i>Equisetum sylvaticum</i>	<i>Oxytropis campestris</i>	<i>Poa arctica</i>	<i>Huperzia arctica</i>
<i>Eriophorum viridicarinatum</i>	<i>Parnassia palustris</i>	<i>Potentilla nivea</i>	<i>Juncus biglumis</i>
<i>Eurybia radula</i>	<i>Phleum alpinum</i>	<i>Primula egaliksensis</i>	<i>Koeleria spicata</i>
<i>Galium labradoricum</i>	<i>Phyllodoce caerulea</i>	<i>Pyrola grandiflora</i>	<i>Luzula nivalis</i>
<i>Gaultheria hispidula</i>	<i>Pinguicula vulgaris</i>	<i>Ranunculus hyperboreus</i>	<i>Luzula wahlenbergii</i>
<i>Gentiana linearis</i>	<i>Platanthera obtusata</i>	<i>Rhododendron tomentosum</i>	<i>Melanocalyx uniflora</i>
<i>Geocaulon lividum</i>	<i>Poa alpina</i>	<i>Sabulina rubella</i>	<i>Micranthes foliolosa</i>
<i>Geum rivale</i>	<i>Poa glauca</i>	<i>Salix arctophila</i>	<i>Oxytropis deflexa</i>
<i>Juncus filiformis</i>	<i>Potentilla anserina</i>	<i>Salix ballii</i>	<i>Oxytropis mayelliana</i>
<i>Juncus stygius</i>	<i>Pyrola minor</i>	<i>Salix calcicola</i>	<i>Papaver labradoricum</i>
<i>Juniperus communis</i>	<i>Ranunculus gmelinii</i>	<i>Salix herbacea</i>	<i>Pedicularis hirsuta</i>
<i>Kalmia angustifolia</i>	<i>Rhododendron lapponicum</i>	<i>Salix reticulata</i>	<i>Pedicularis lanata</i>
<i>Kalmia polifolia</i>	<i>Rubus arcticus</i>	<i>Salix vestita</i>	<i>Pedicularis lapponica</i>
<i>Larix laricina</i>	<i>Rubus chamaemorus</i>	<i>Saxifraga aizoides</i>	<i>Pinguicula villosa</i>
<i>Lathyrus japonicus</i>	<i>Salix arctica</i>	<i>Saxifraga cernua</i>	<i>Potentilla hyparctica</i>
<i>Linnaea borealis</i>	<i>Salix argyrocarpa</i>	<i>Saxifraga cespitosa</i>	<i>Potentilla litoralis</i>
<i>Lonicera villosa</i>	<i>Salix glauca</i>	<i>Saxifraga tricuspidata</i>	<i>Potentilla nana</i>
<i>Lysimachia borealis</i>	<i>Salix planifolia</i>	<i>Taraxacum ceratophorum</i>	<i>Ranunculus arcticus</i>
<i>Maianthemum canadense</i>	<i>Salix uva-ursi</i>	<i>Taraxacum lapponicum</i>	<i>Ranunculus pygmaeus</i>
<i>Maianthemum trifolium</i>	<i>Saxifraga oppositifolia</i>	<i>Tofieldia pusilla</i>	<i>Sagina caespitosa</i>
<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>Saxifraga paniculata</i>	<i>Vahlodea atropurpurea</i>	<i>Sagina nivalis</i>
<i>Mitella nuda</i>	<i>Selaginella selaginoides</i>	<i>Veronica wormskjoldii</i>	<i>Saxifraga hirculus</i>
<i>Moneses uniflora</i>	<i>Silene acaulis</i>	<i>Viola palustris</i>	<i>Saxifraga hyperborea</i>
<i>Mononeuria groenlandica</i>	<i>Solidago multiradiata</i>		<i>Silene involucrata</i>
<i>Muhlenbergia uniflora</i>	<i>Sparganium hyperboreum</i>		
<i>Myrica gale</i>	<i>Spinulum annotinum</i>		
<i>Neottia cordata</i>	<i>Stellaria borealis</i>		
<i>Packera aurea</i>	<i>Stellaria longipes</i>		
<i>Petasites frigidus</i>	<i>Trichophorum cespitosum</i>		
<i>Picea glauca</i>	<i>Triglochin palustris</i>		

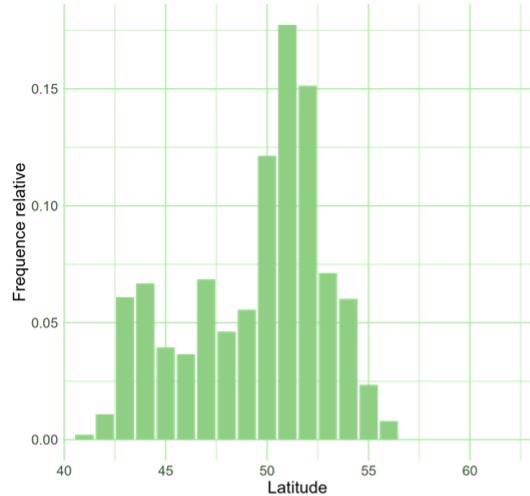
<i>Picea mariana</i>	<i>Utricularia ochroleuca</i>		
<i>Piptatheropsis canadensis</i>	<i>Vaccinium cespitosum</i>		
<i>Platanthera dilatata</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>		
<i>Platanthera huronensis</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		
<i>Poa pratensis</i>	<i>Viburnum edule</i>		
<i>Pyrola asarifolia</i>	<i>Woodsia glabella</i>		
<i>Rhinanthus minor</i>			
<i>Rhododendron canadense</i>			
<i>Rhododendron groenlandicum</i>			
<i>Ribes glandulosum</i>			
<i>Rubus pubescens</i>			
<i>Salix bebbiana</i>			
<i>Salix pedicellaris</i>			
<i>Sanguisorba canadensis</i>			
<i>Scheuchzeria palustris</i>			
<i>Schizachne purpurascens</i>			
<i>Shepherdia canadensis</i>			
<i>Sibbaldia tridentata</i>			
<i>Solidago macrophylla</i>			
<i>Solidago uliginosa</i>			
<i>Spiranthes romanzoffiana</i>			
<i>Sympyotrichum puniceum</i>			
<i>Triantha glutinosa</i>			
<i>Trichophorum alpinum</i>			
<i>Triglochin maritima</i>			
<i>Utricularia intermedia</i>			
<i>Utricularia minor</i>			
<i>Vaccinium angustifolium</i>			
<i>Vaccinium oxycoccus</i>			
<i>Viola labradorica</i>			
<i>Viola macloskeyi</i>			

### **ANNEXE III**

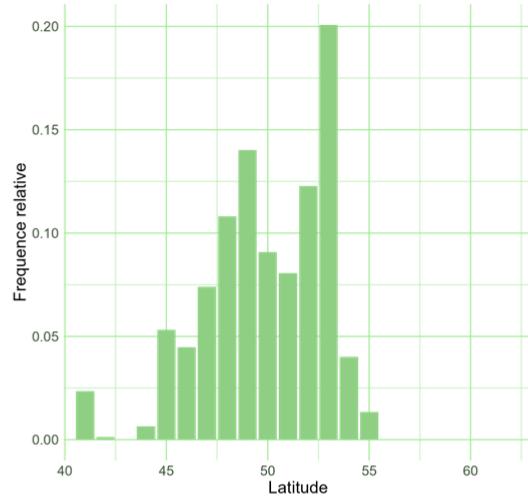
Les histogrammes des espèces de l'annexe précédente ont été générés individuellement. Les graphiques suivants représentent la fréquence relative à chaque tranche de 1° latitude (latitude 41° à 62°). Ils ont été regroupés et présentés selon leur groupe d'affinité, en ordre alphabétique.

## Boréale

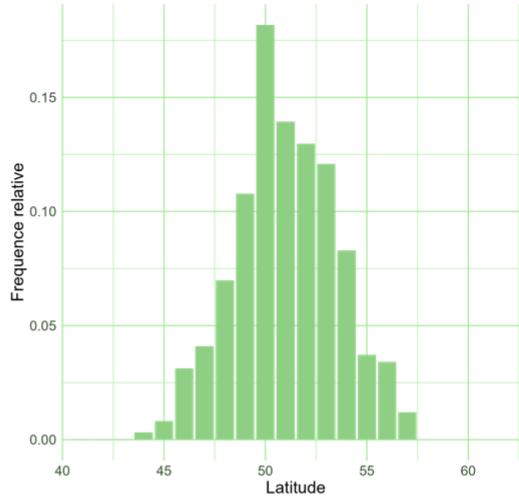
*Abies balsamea*



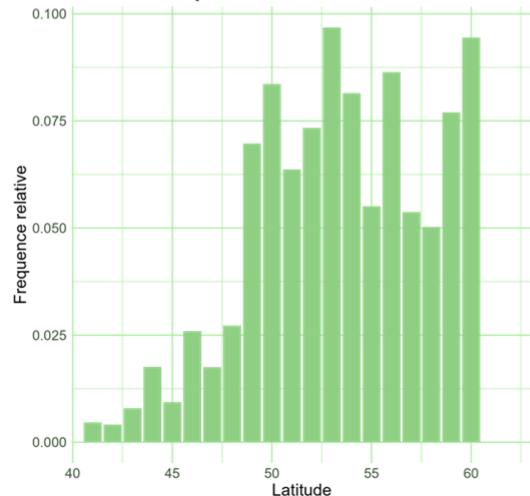
*Agrostis scabra*



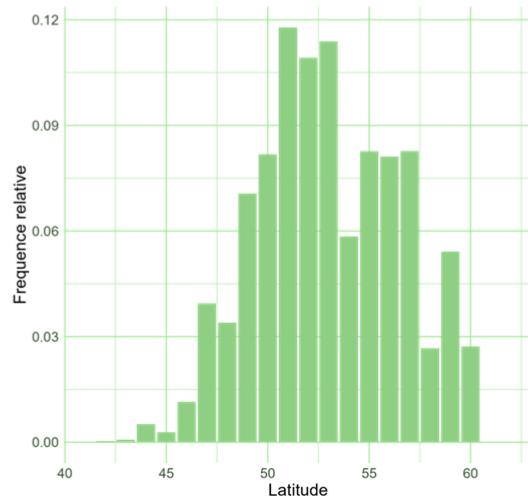
*Amelanchier bartramiana*



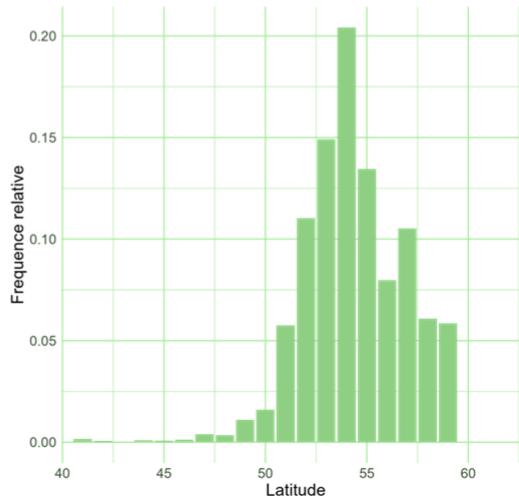
*Andromeda polifolia*

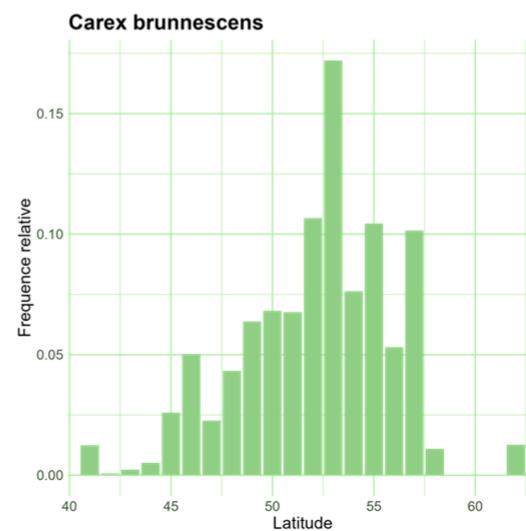
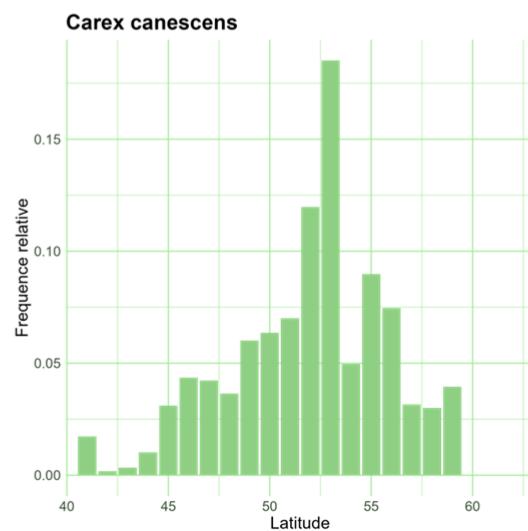
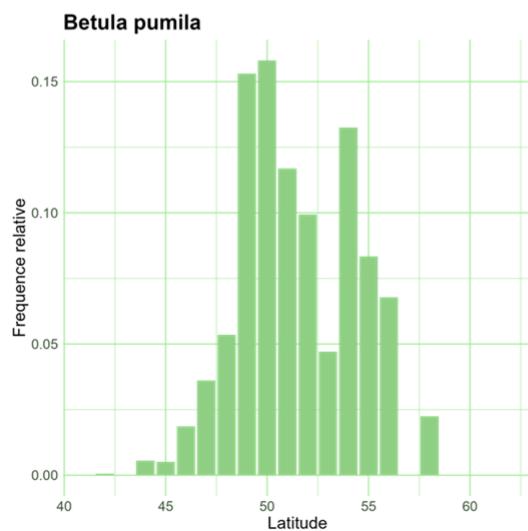
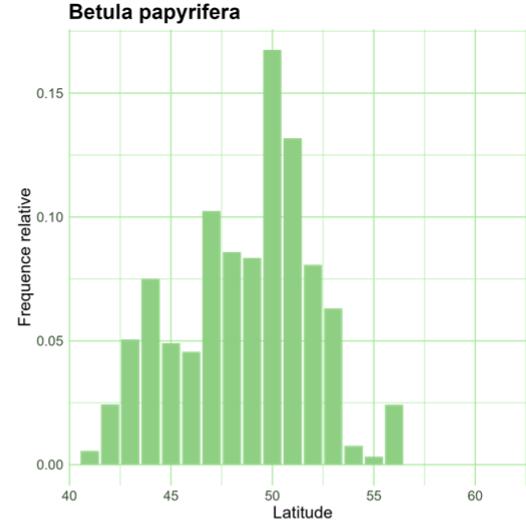
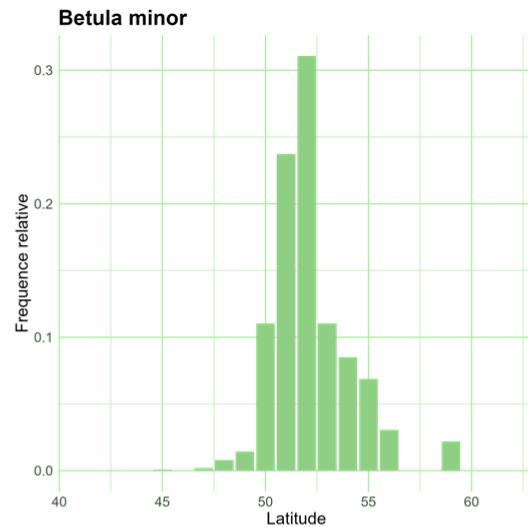
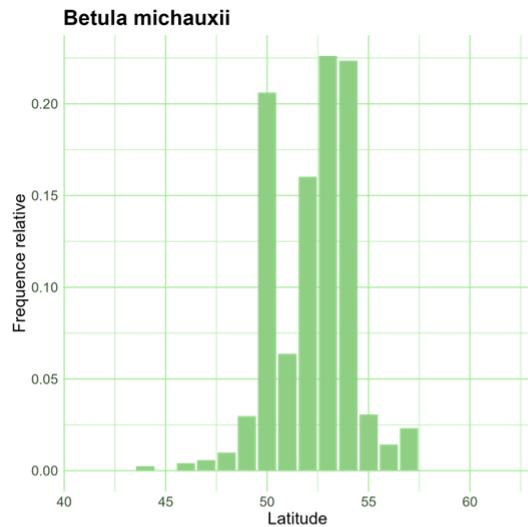


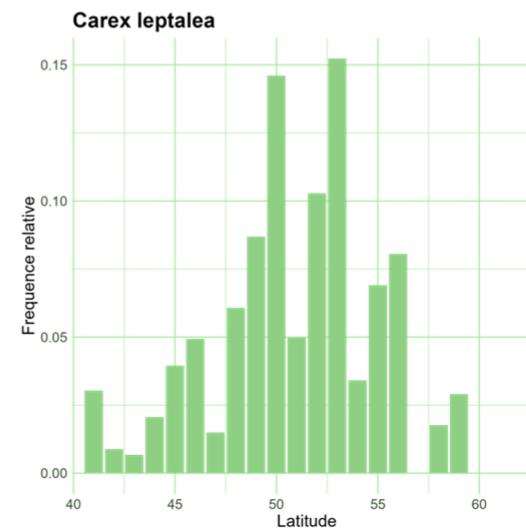
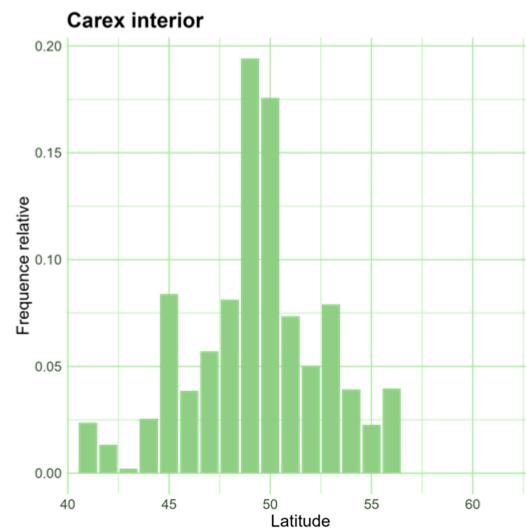
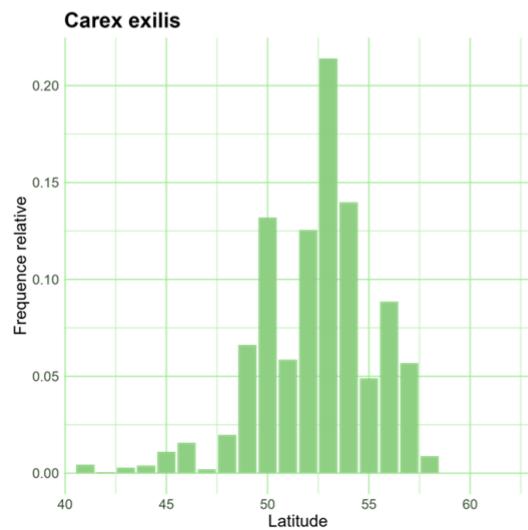
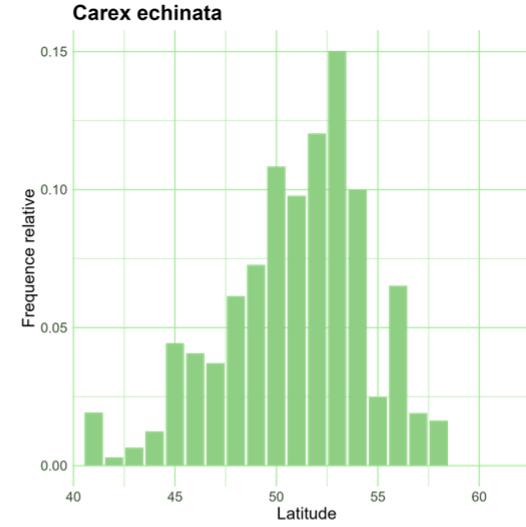
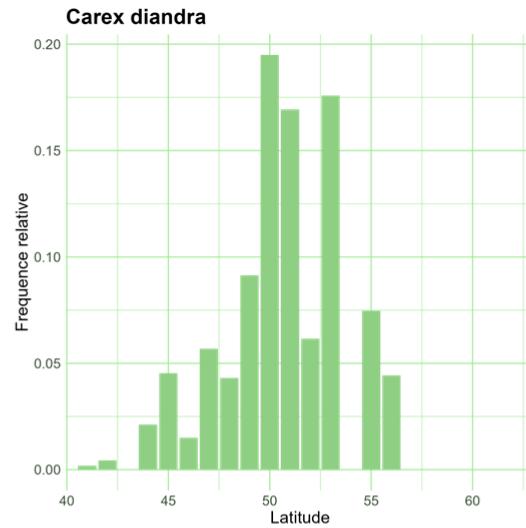
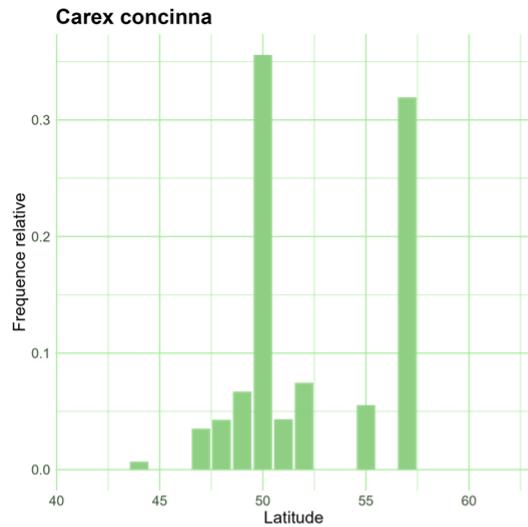
*Alnus alnobetula*

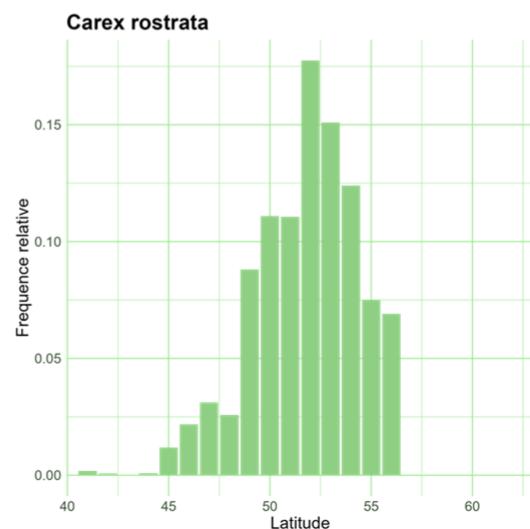
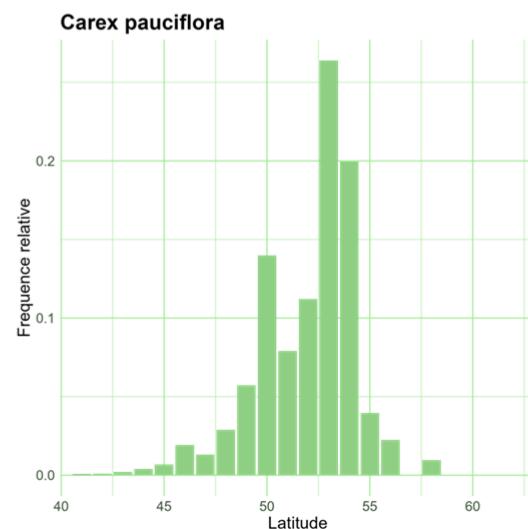
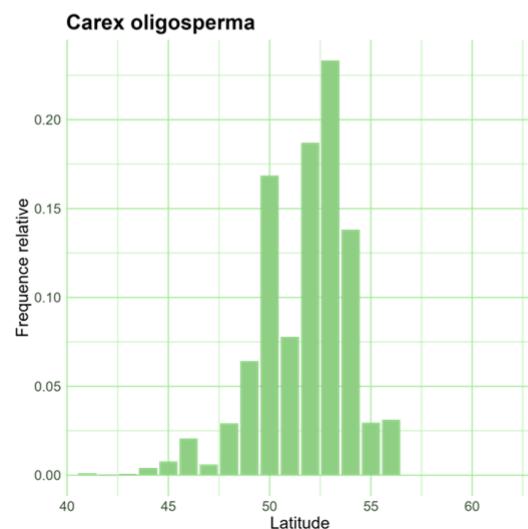
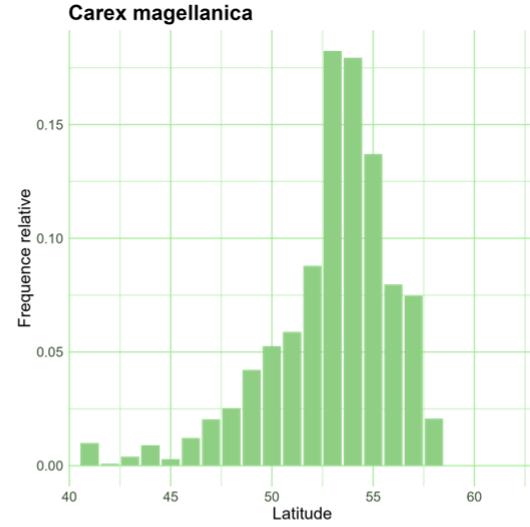
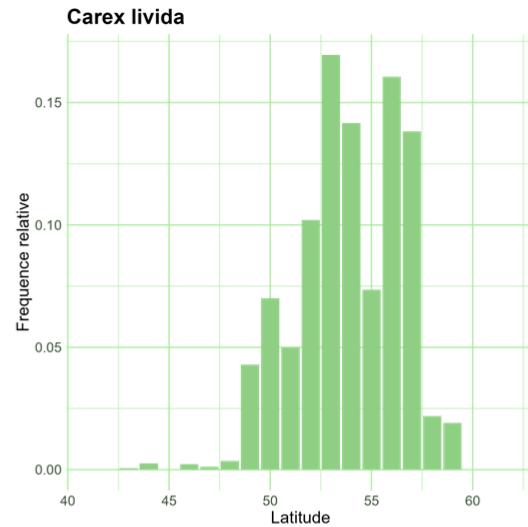
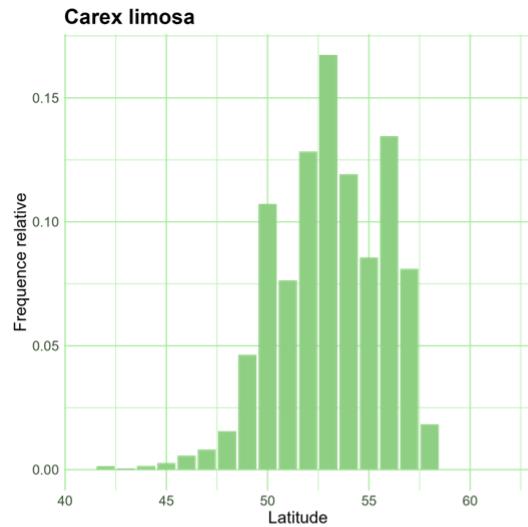


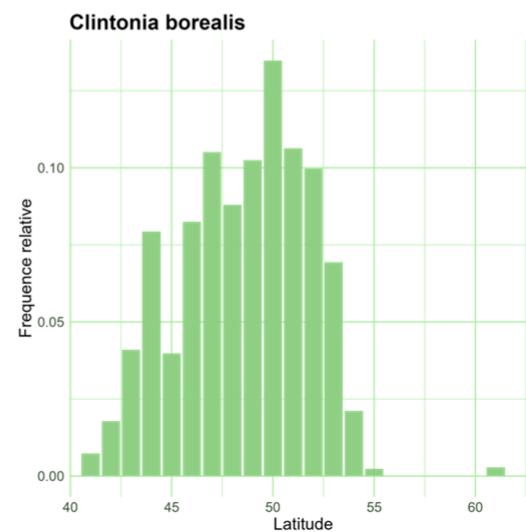
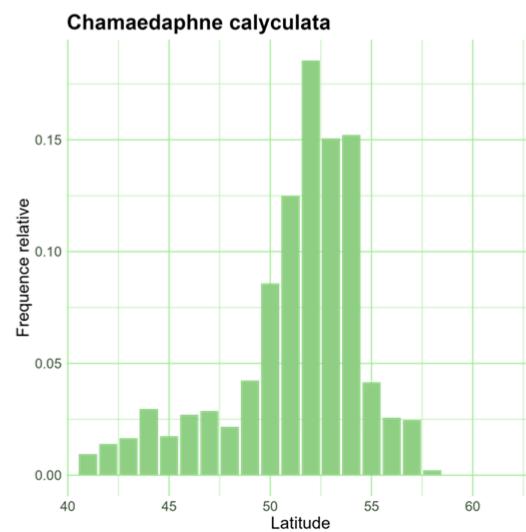
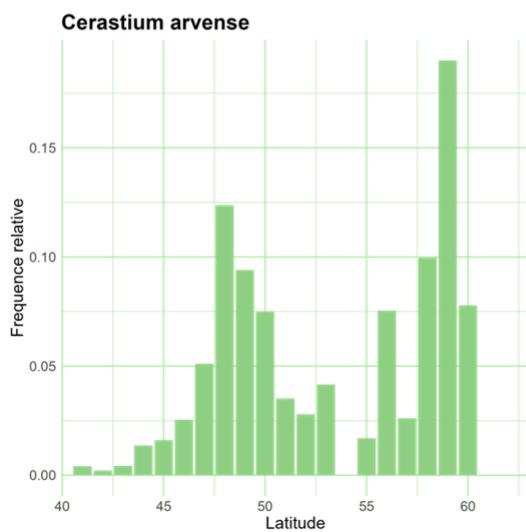
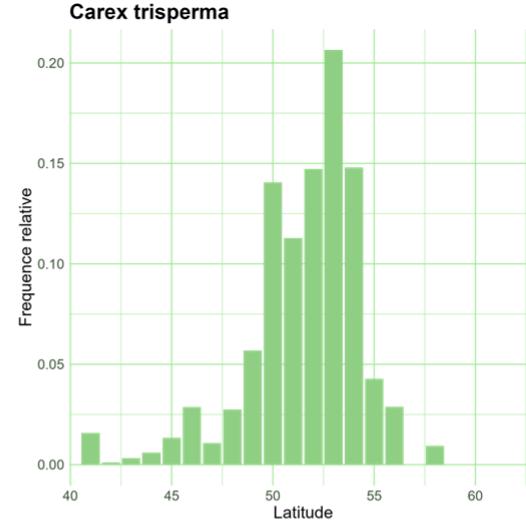
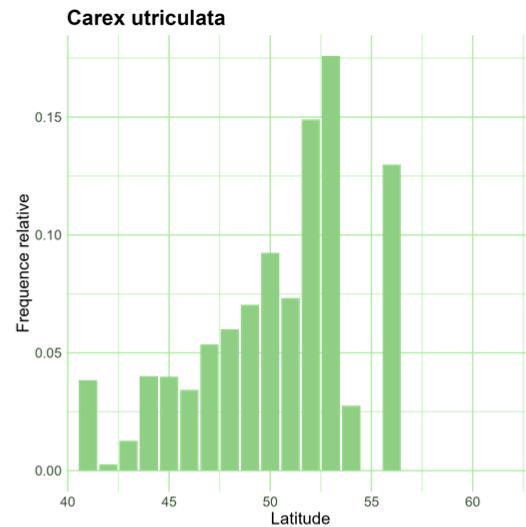
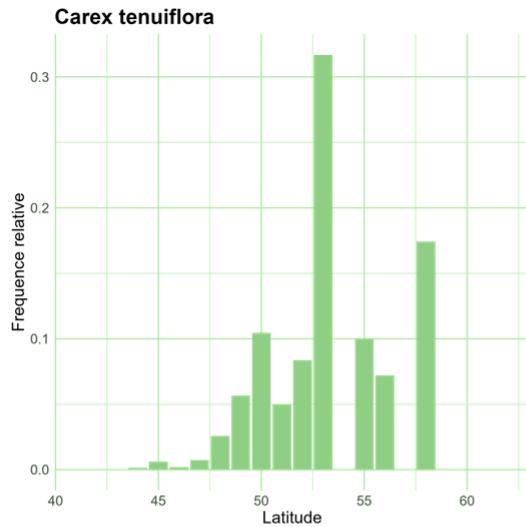
*Avenella flexuosa*

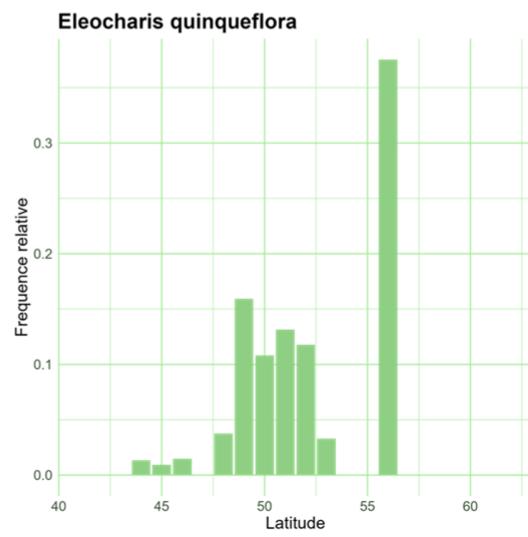
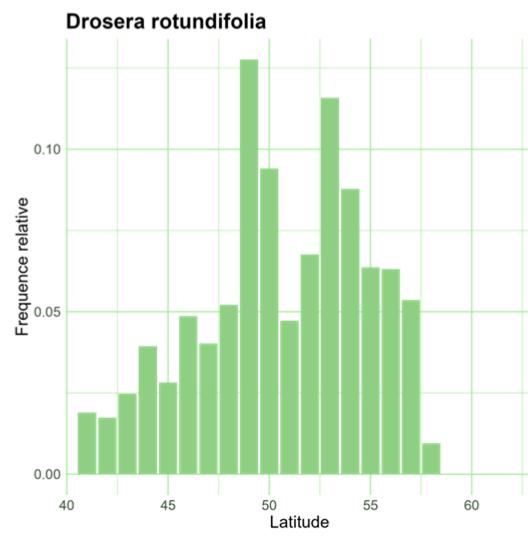
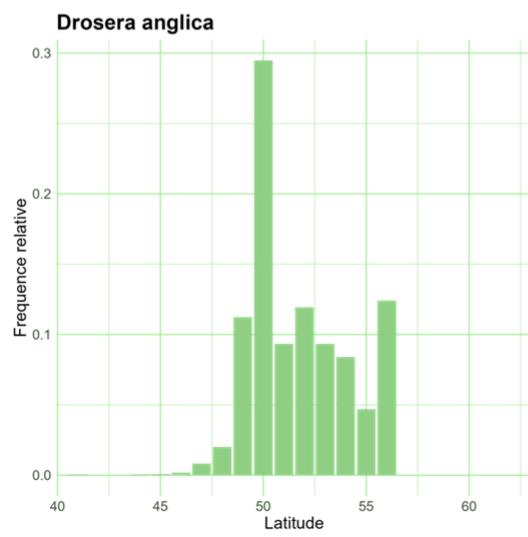
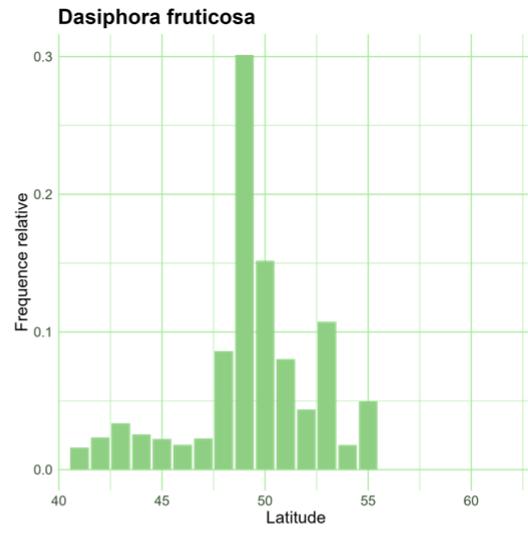
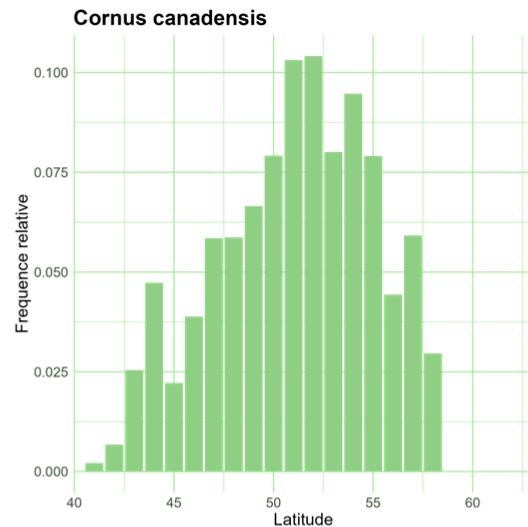
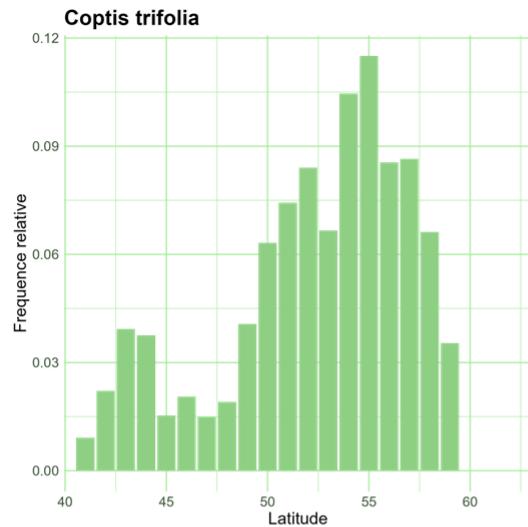


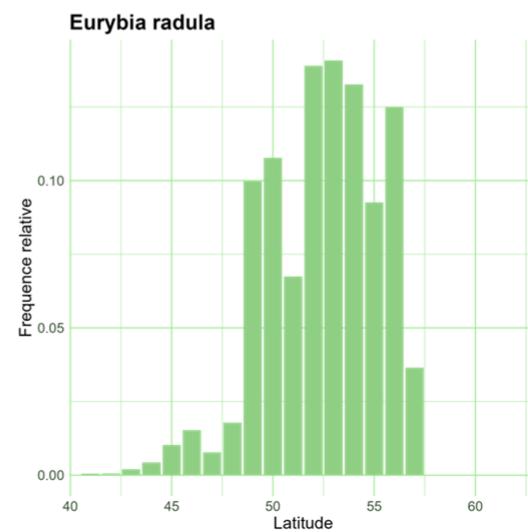
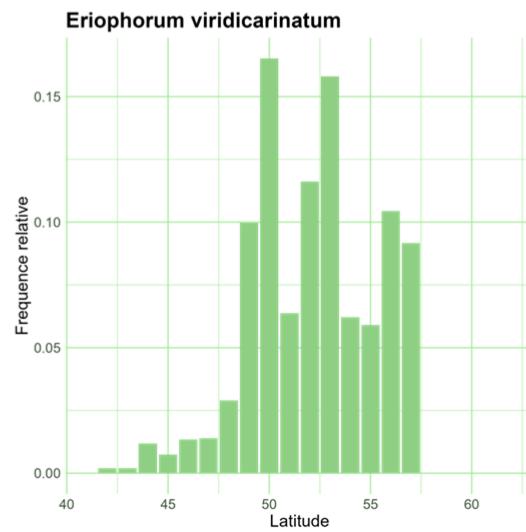
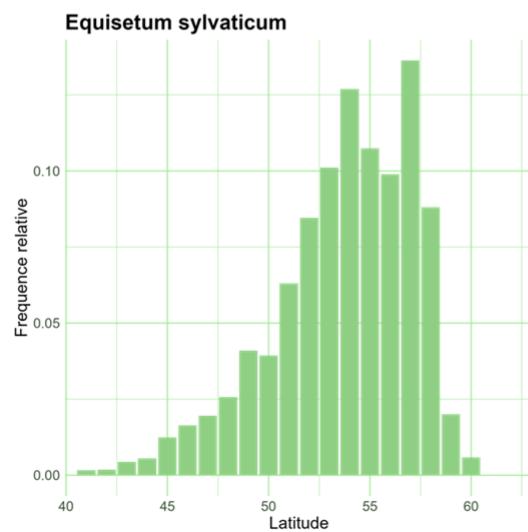
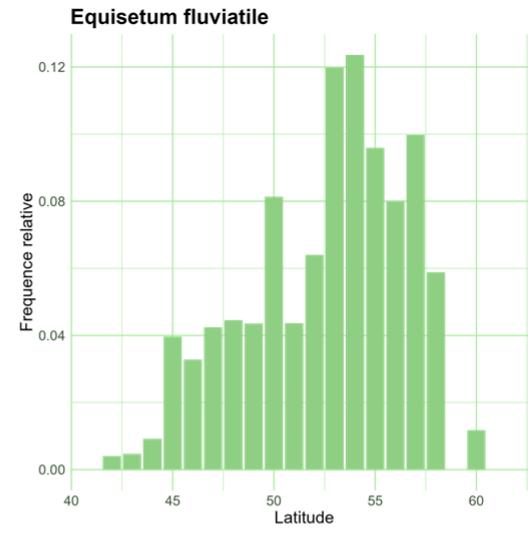
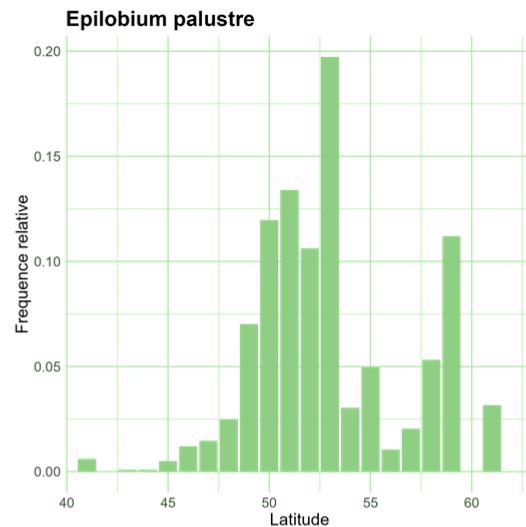
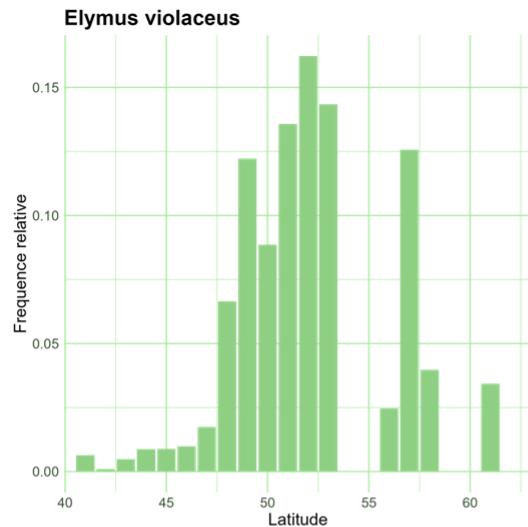


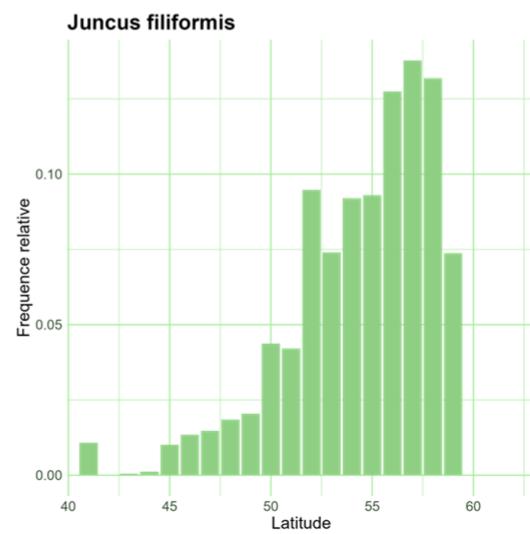
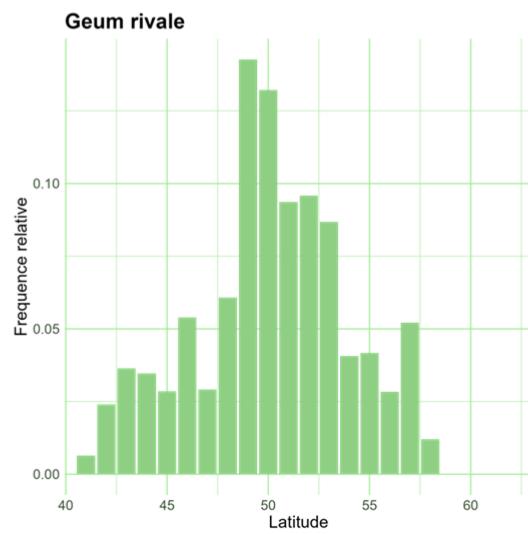
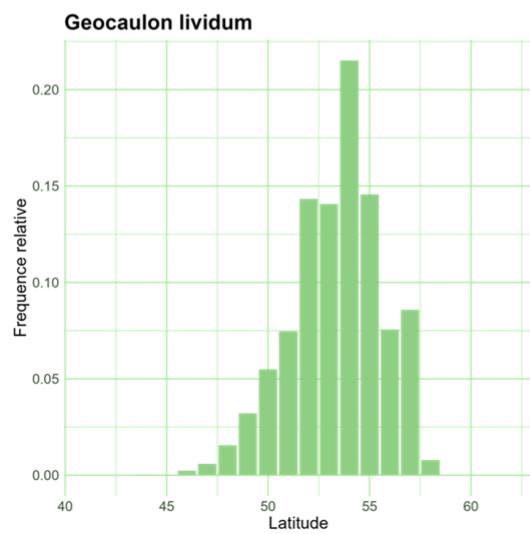
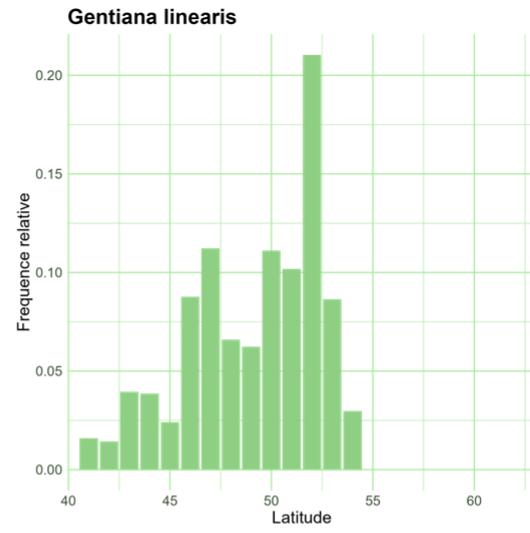
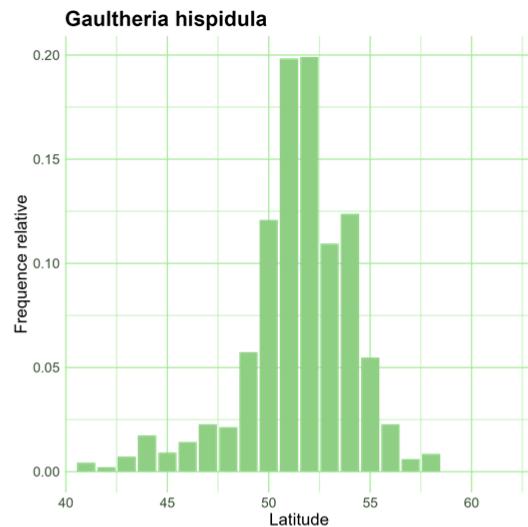
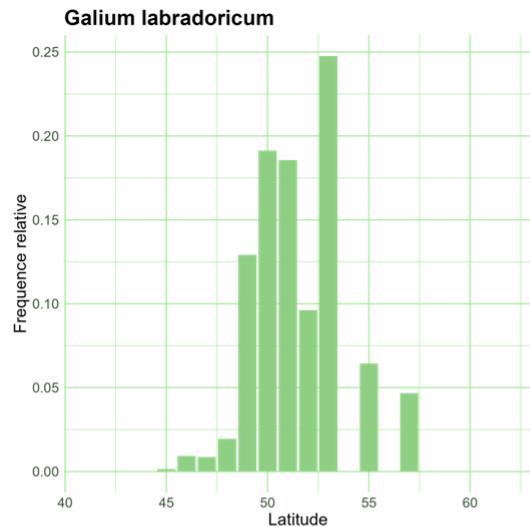


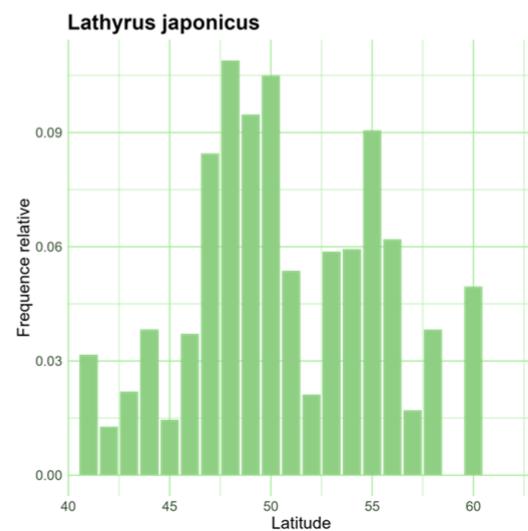
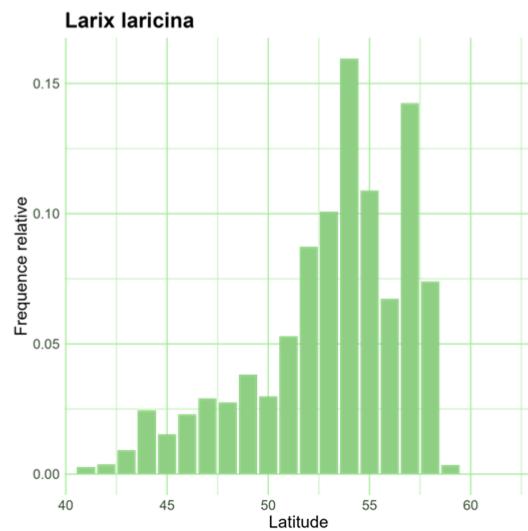
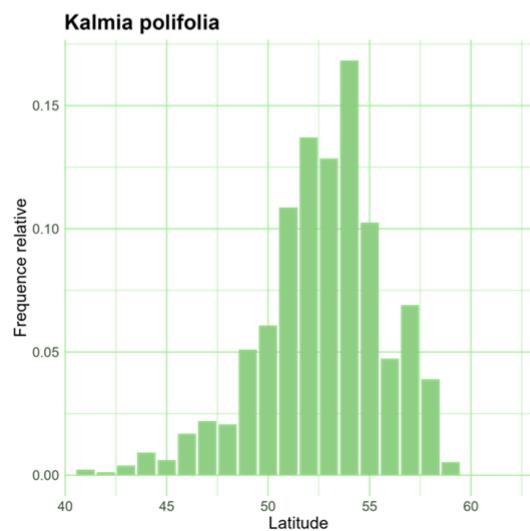
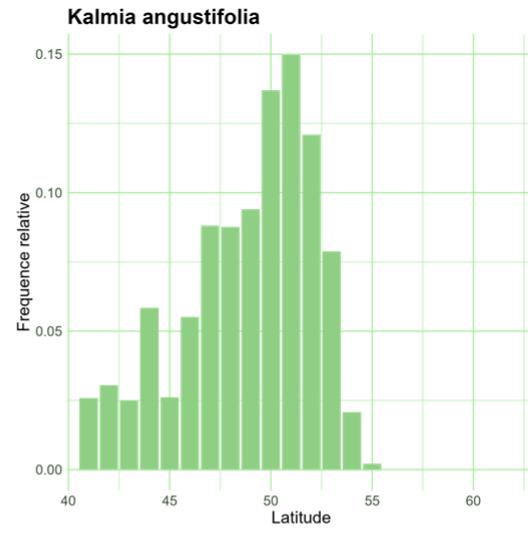
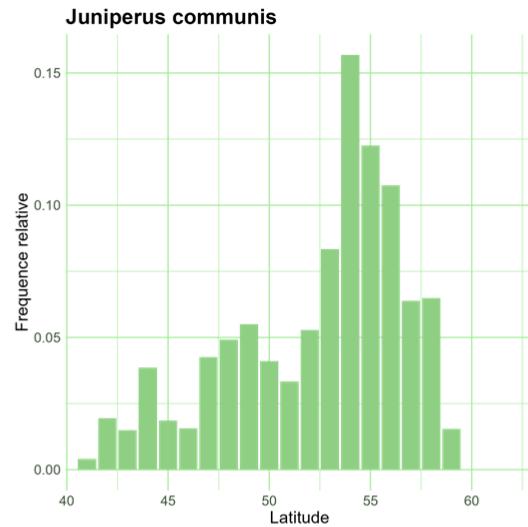
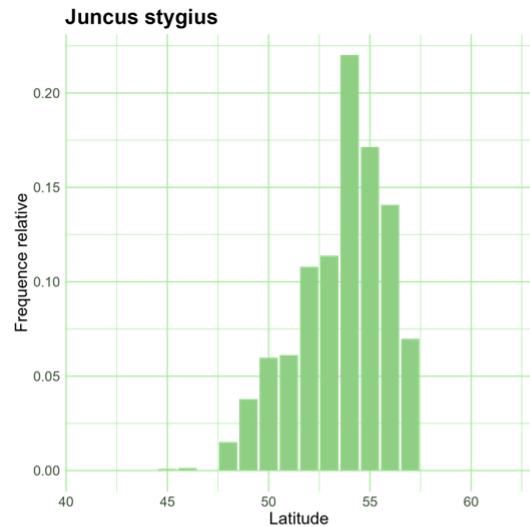


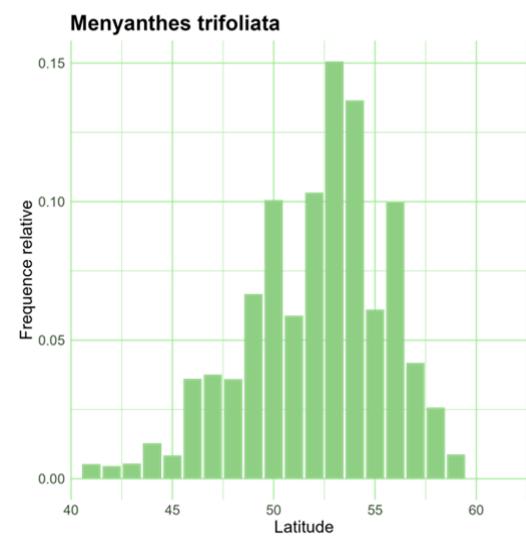
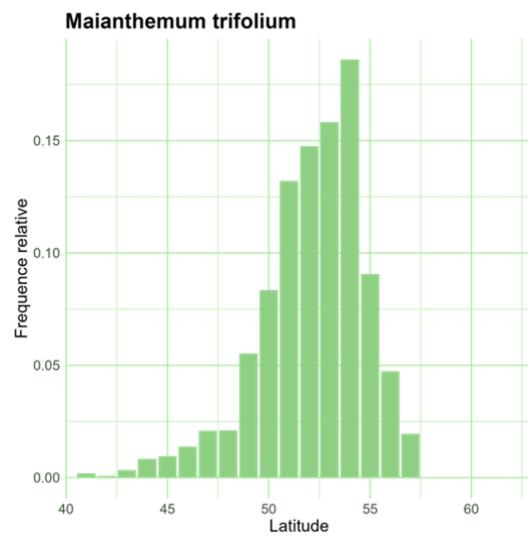
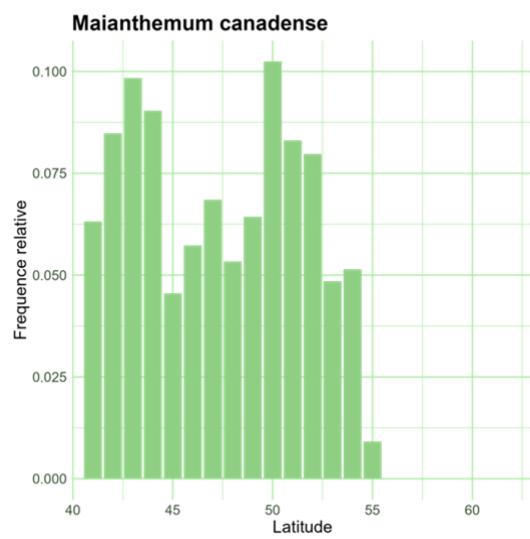
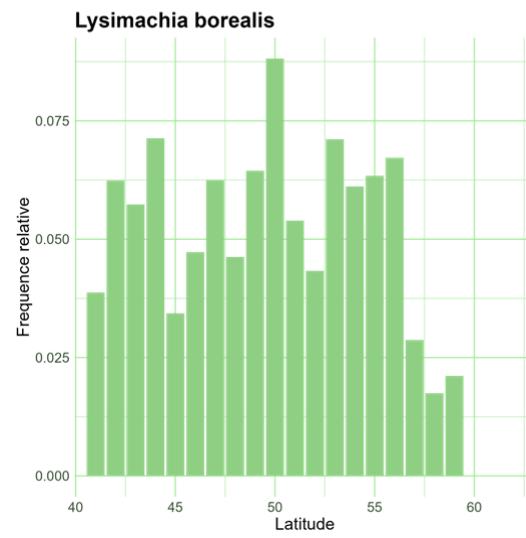
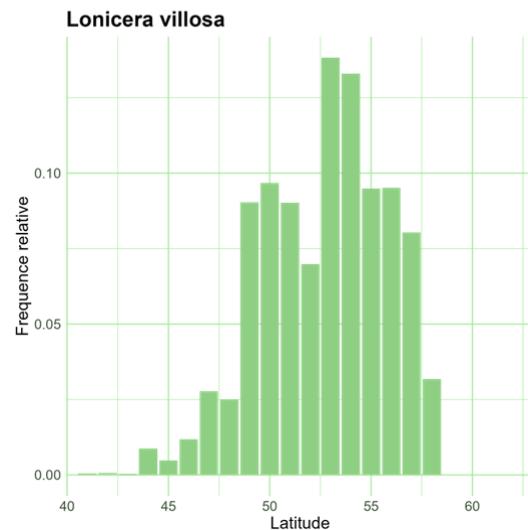
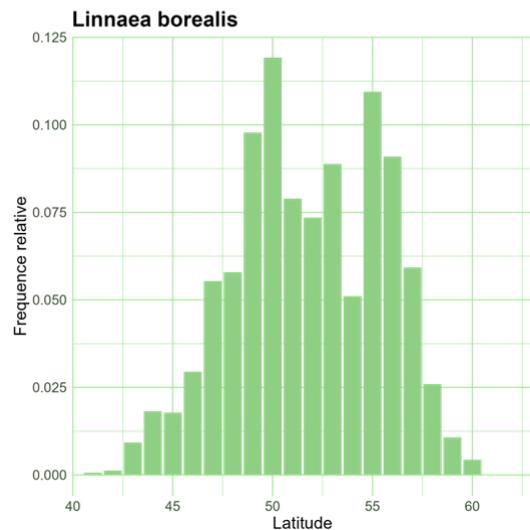


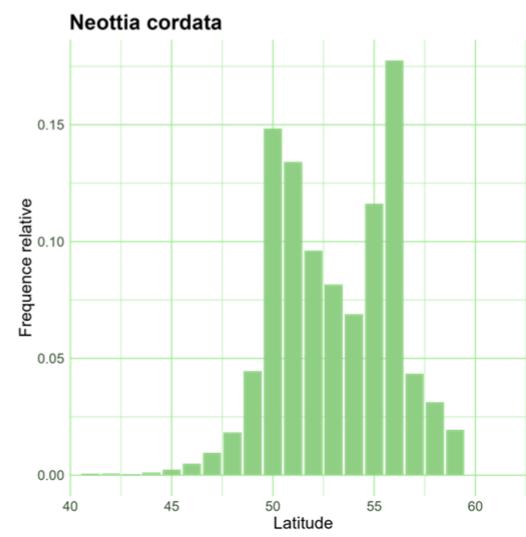
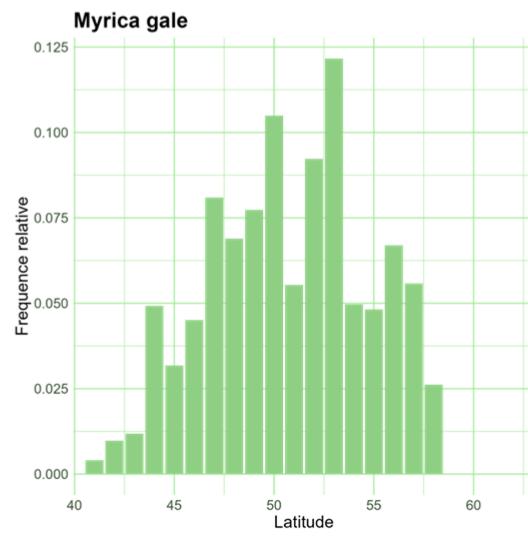
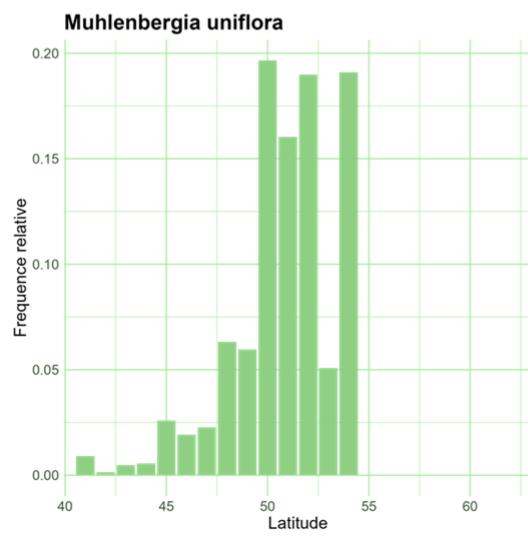
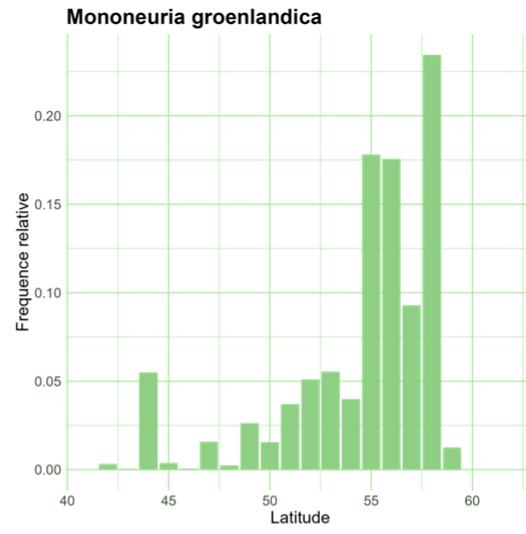
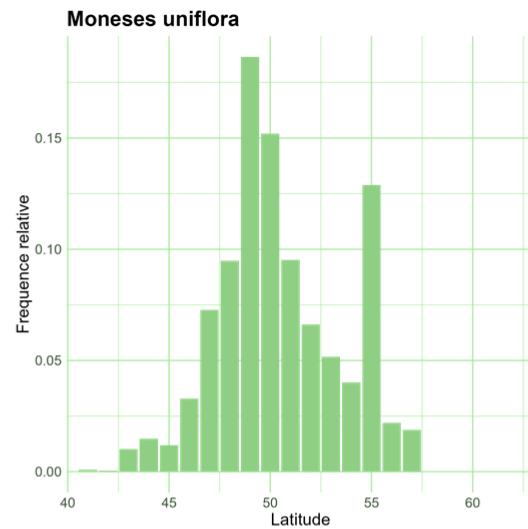
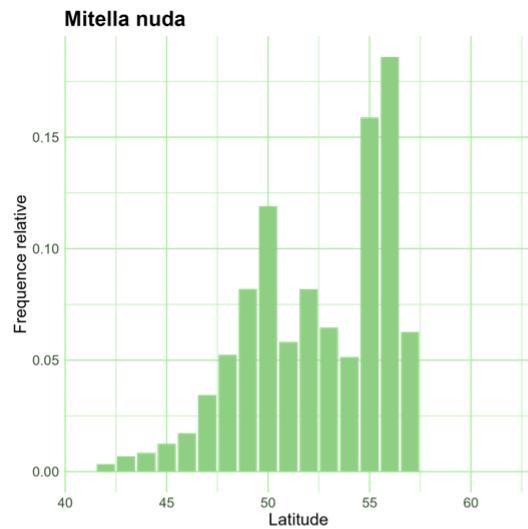


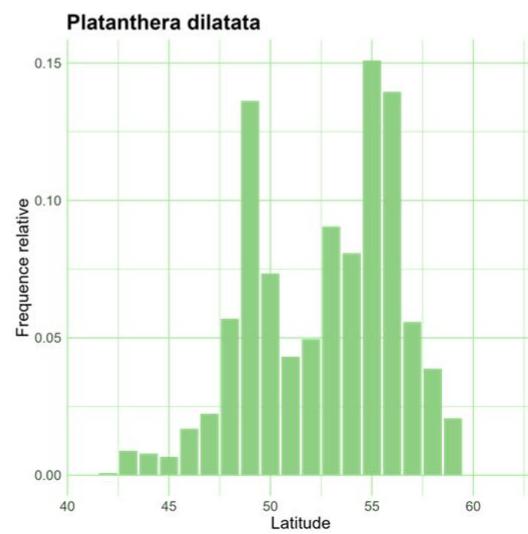
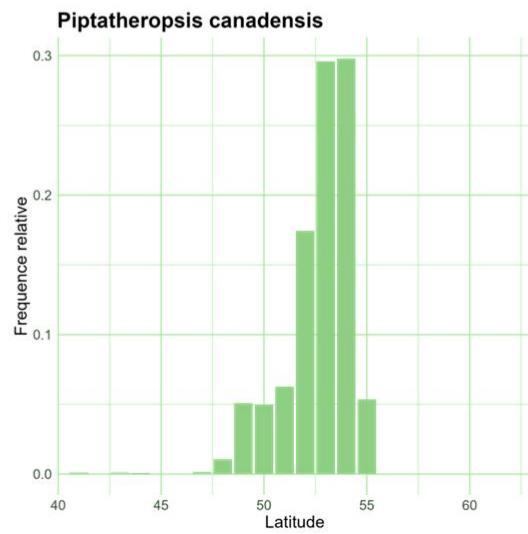
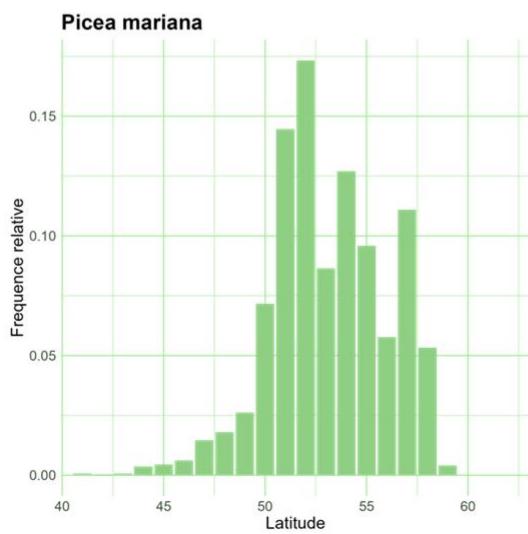
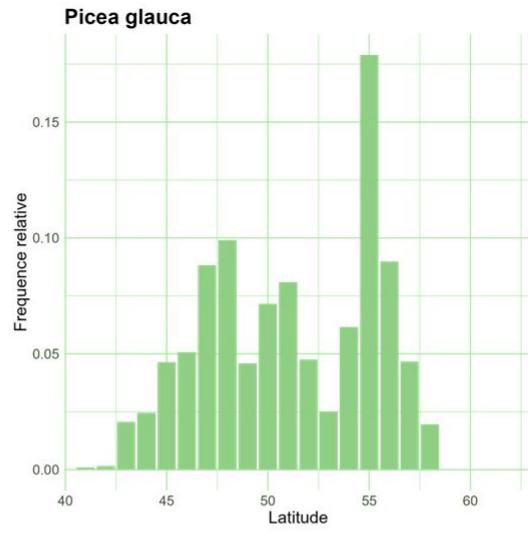
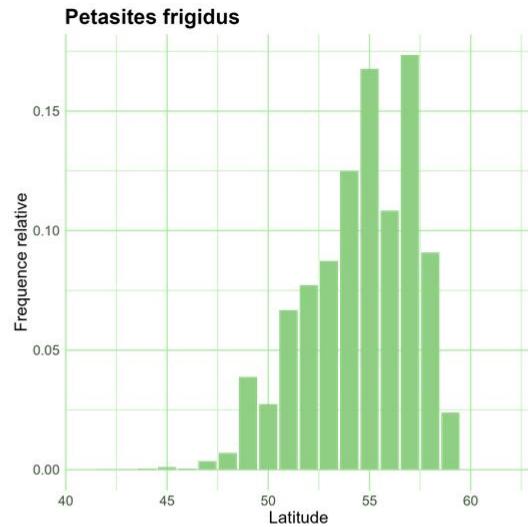
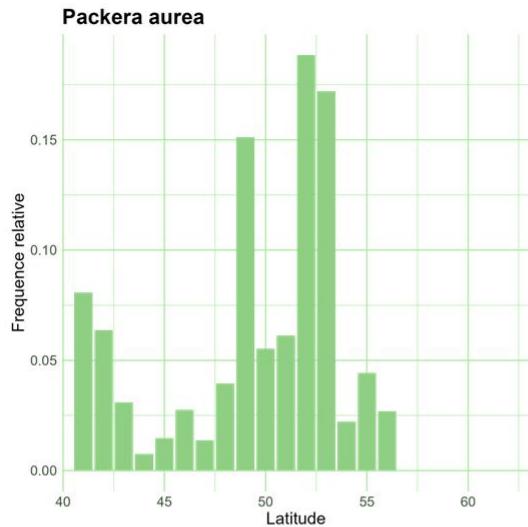


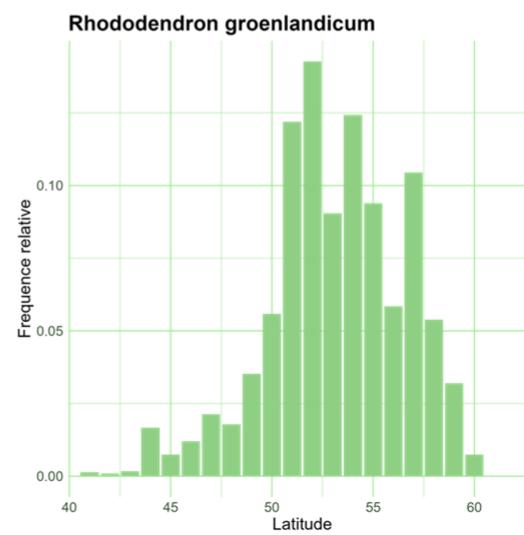
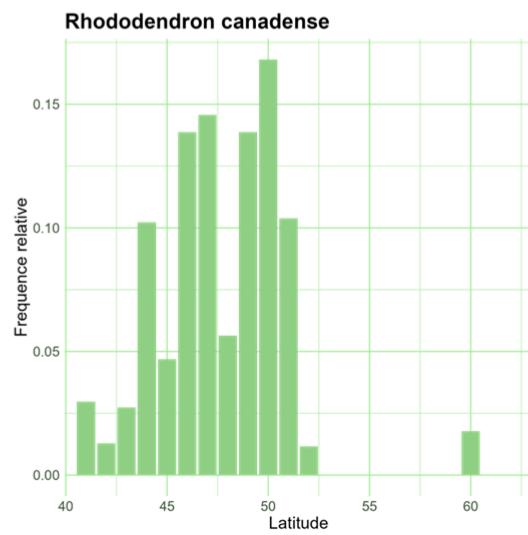
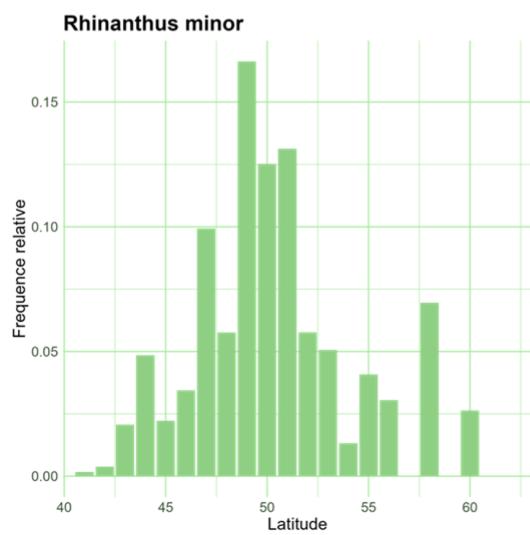
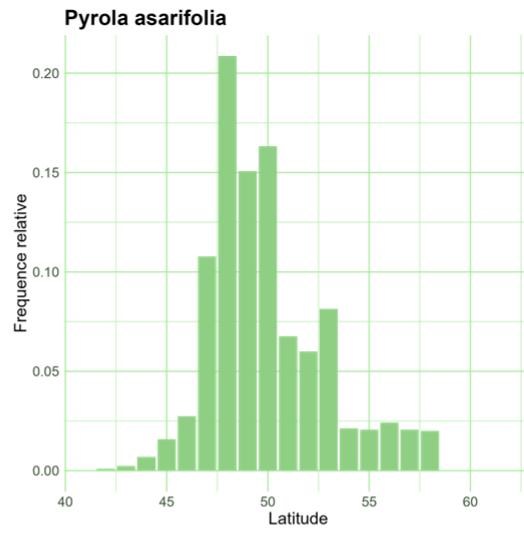
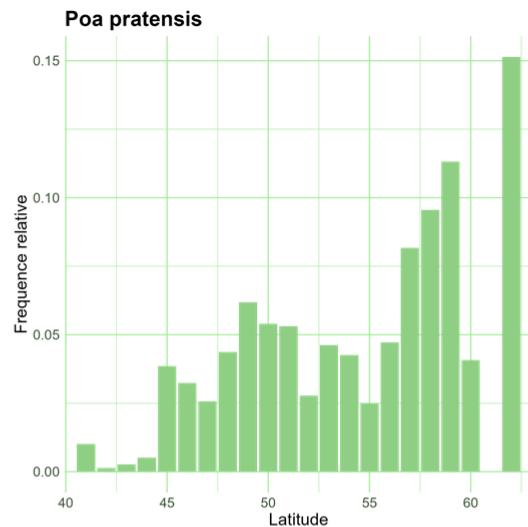
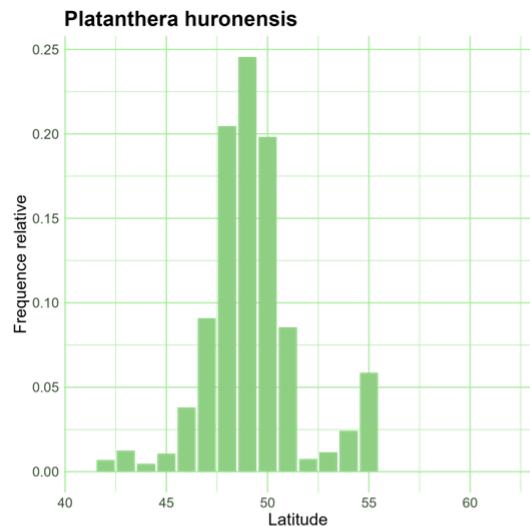


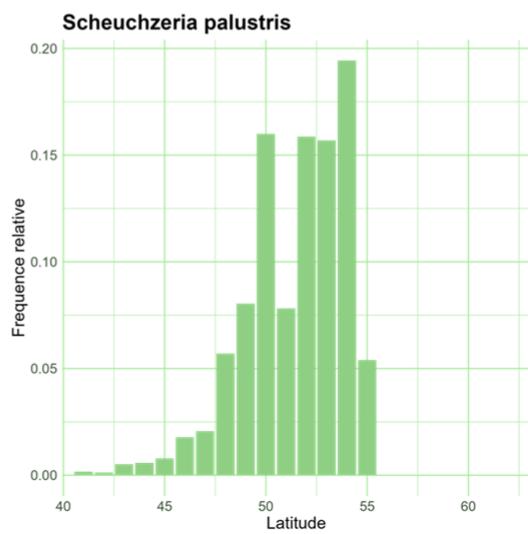
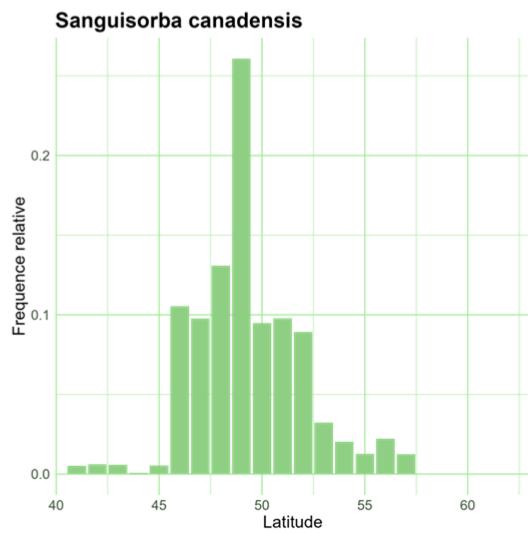
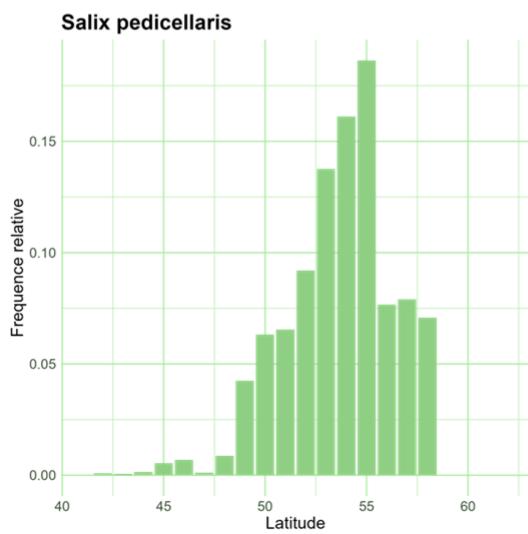
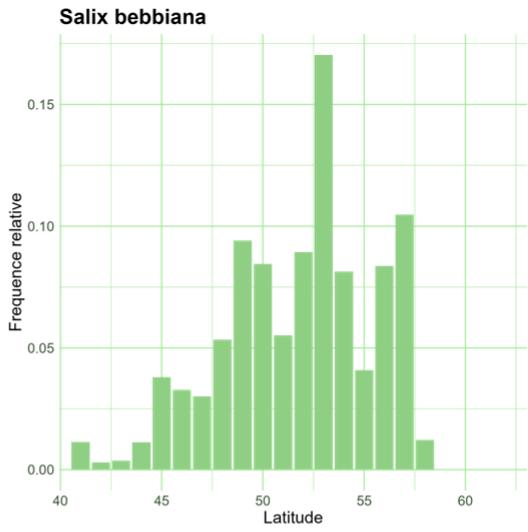
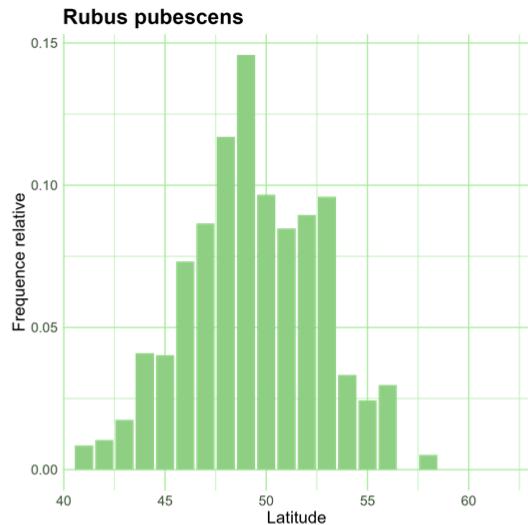
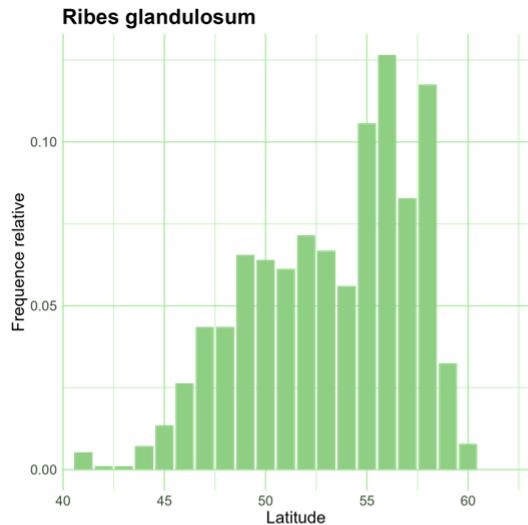


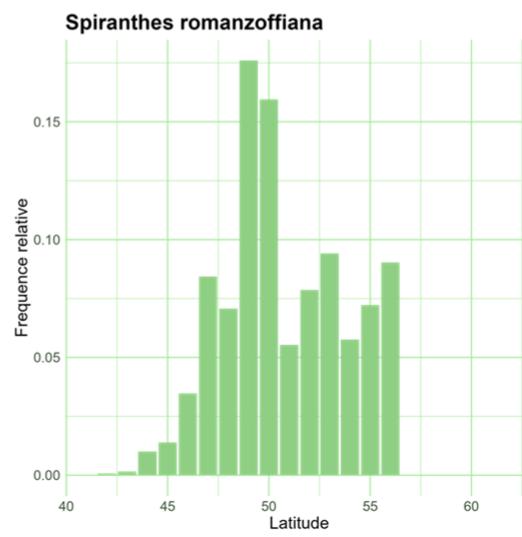
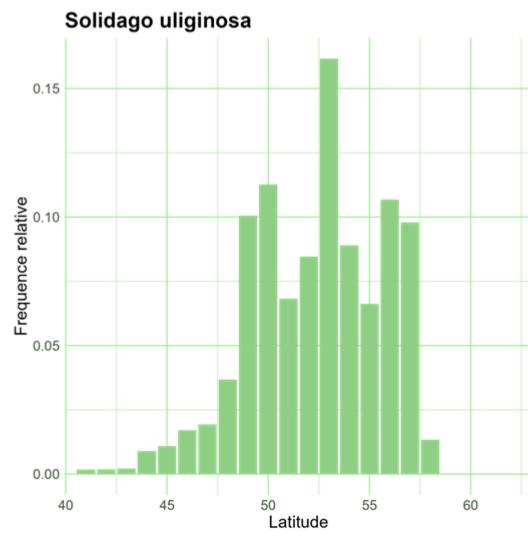
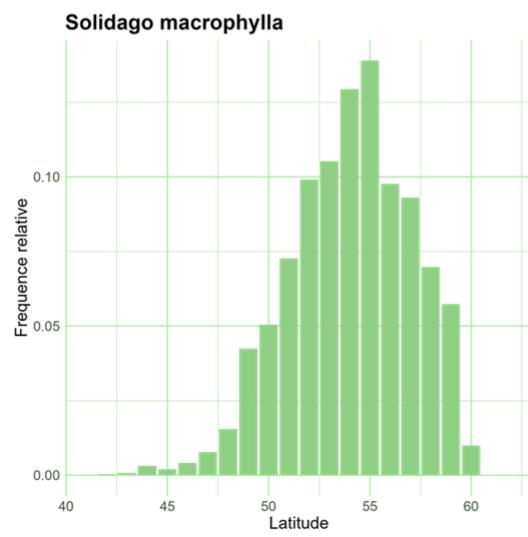
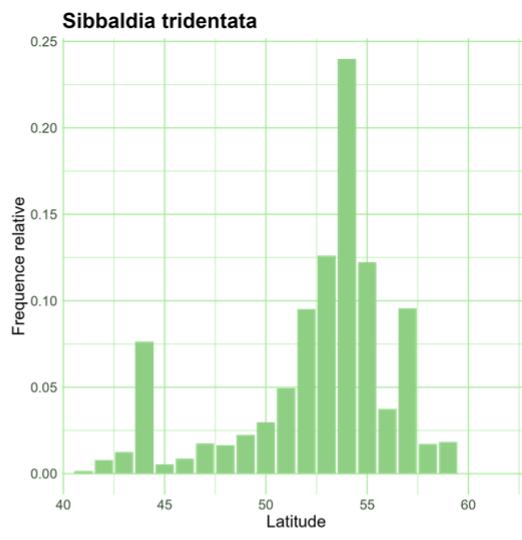
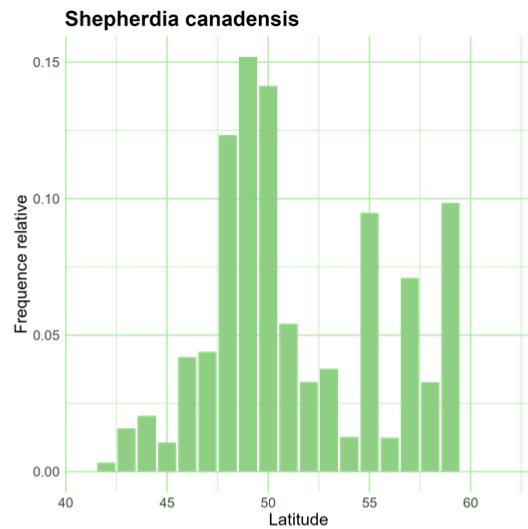
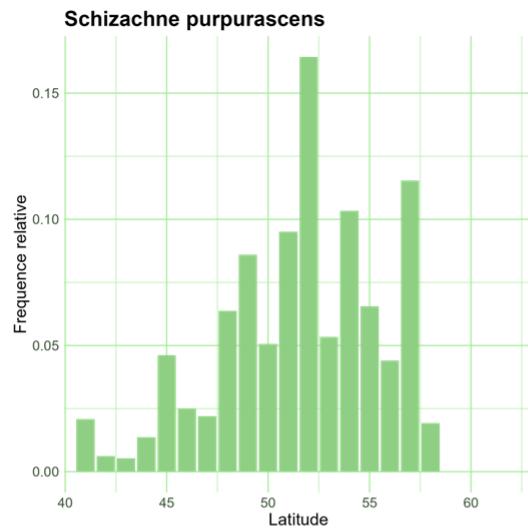


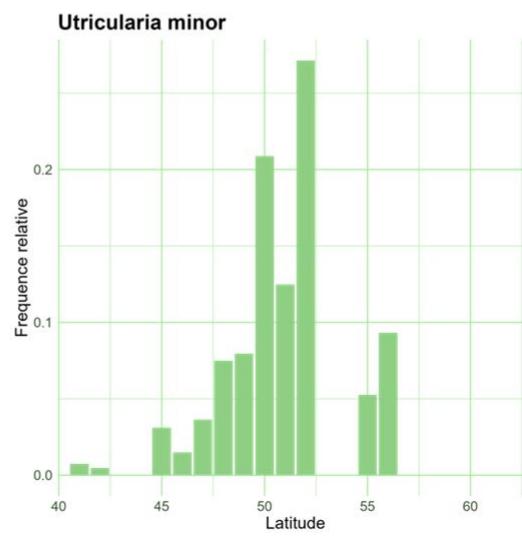
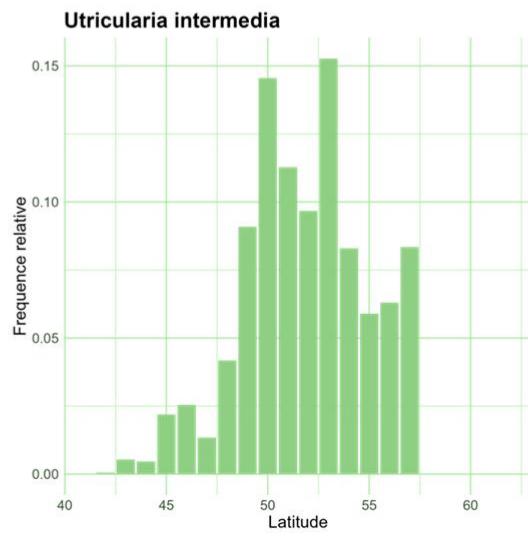
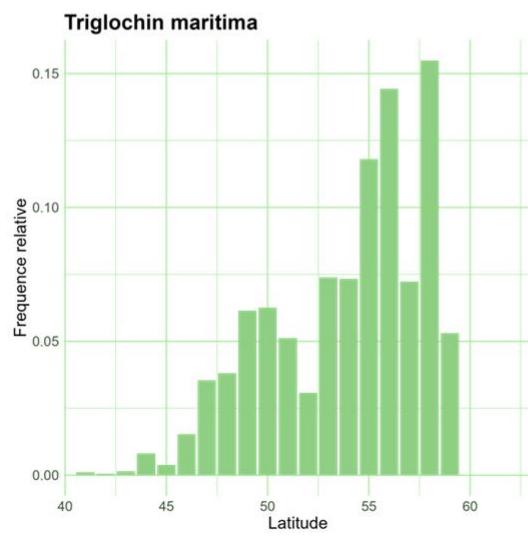
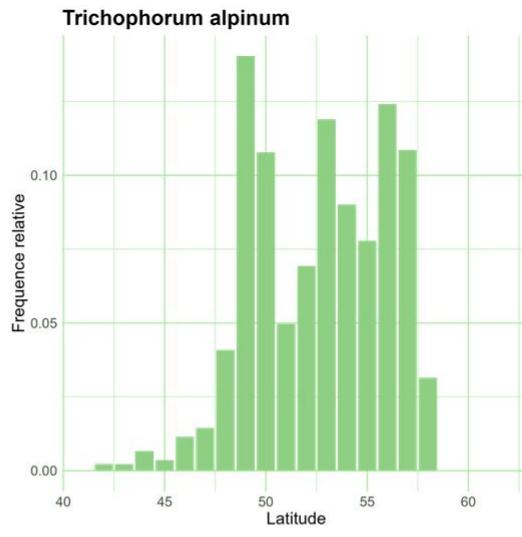
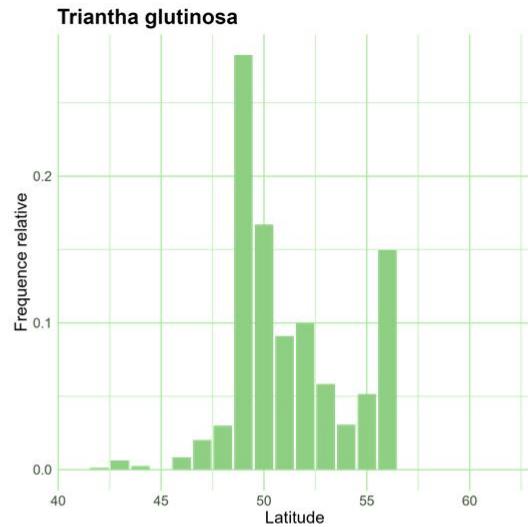
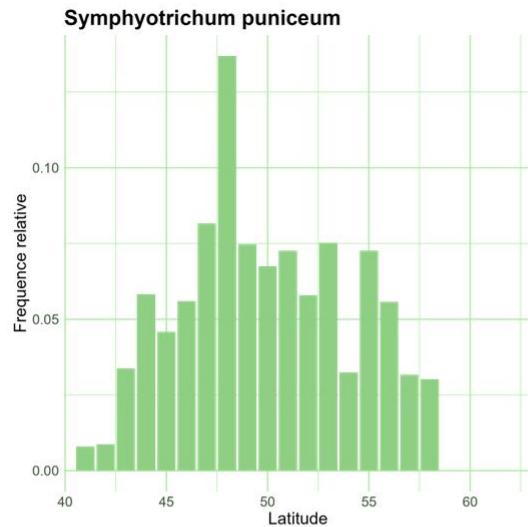


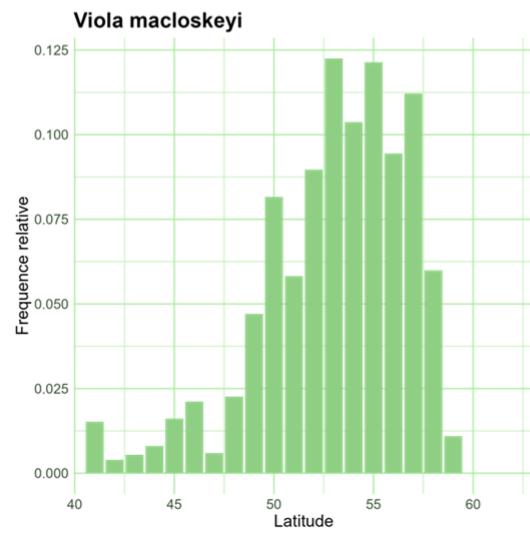
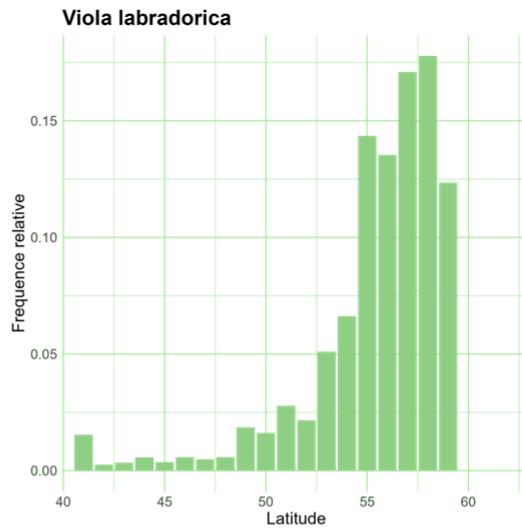
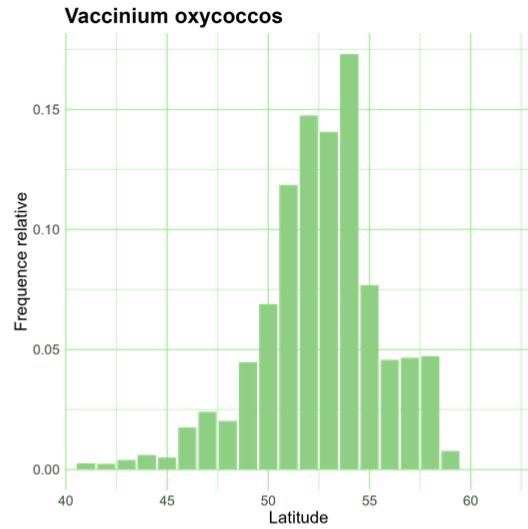
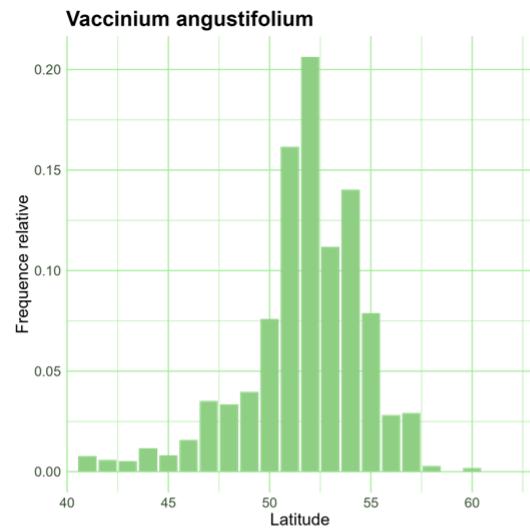






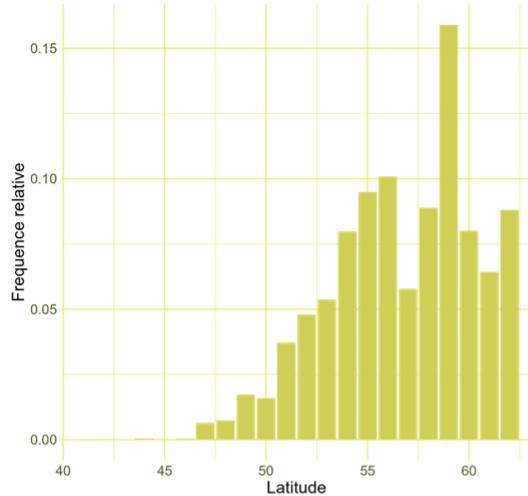




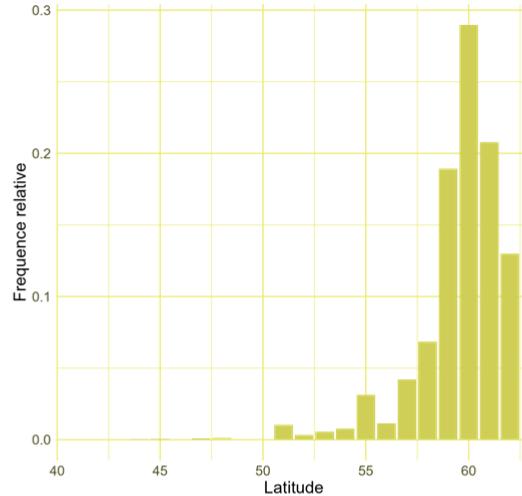


## Lande boréale

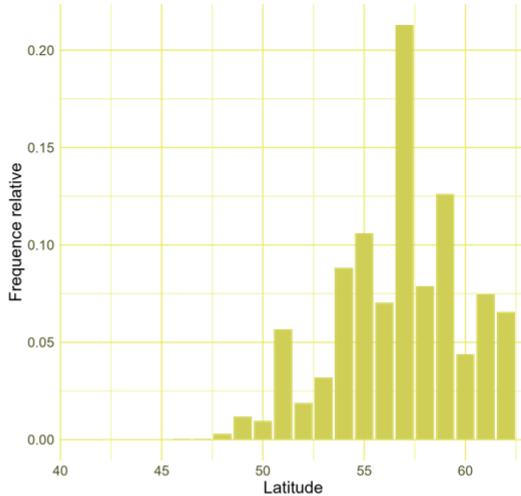
*Agrostis mertensii*



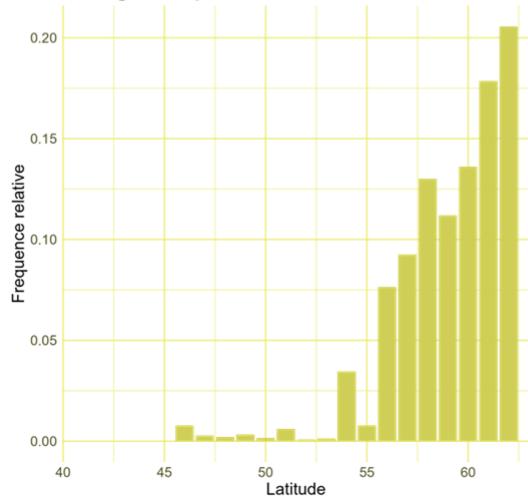
*Anthoxanthum monticola*



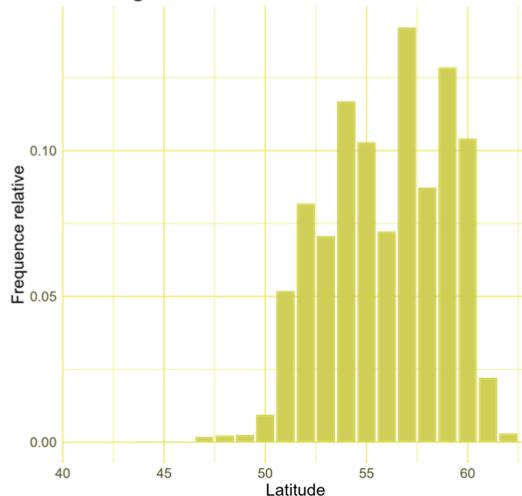
*Arctous alpina*



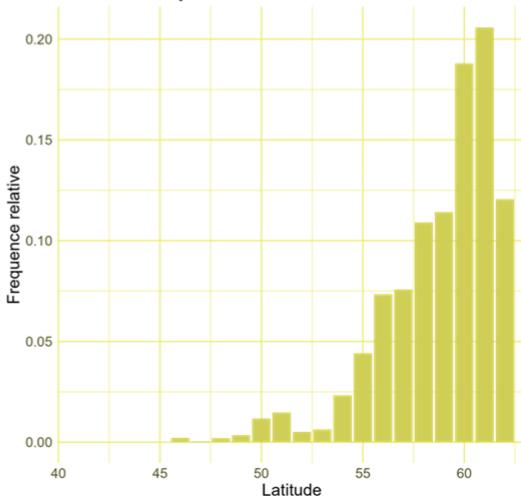
*Astragalus alpinus*

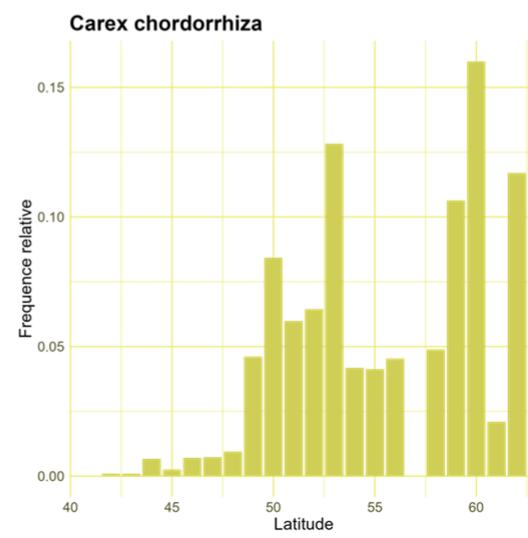
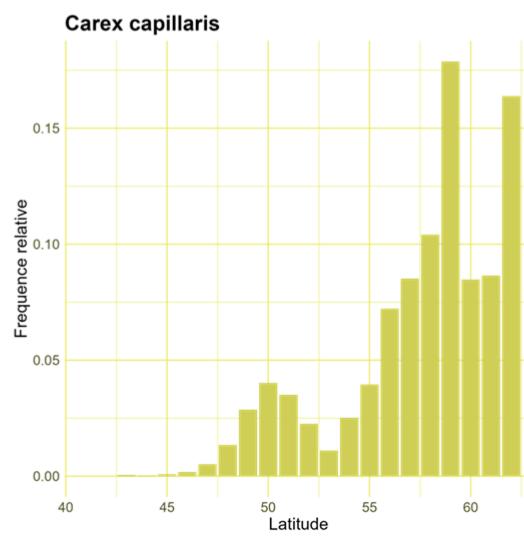
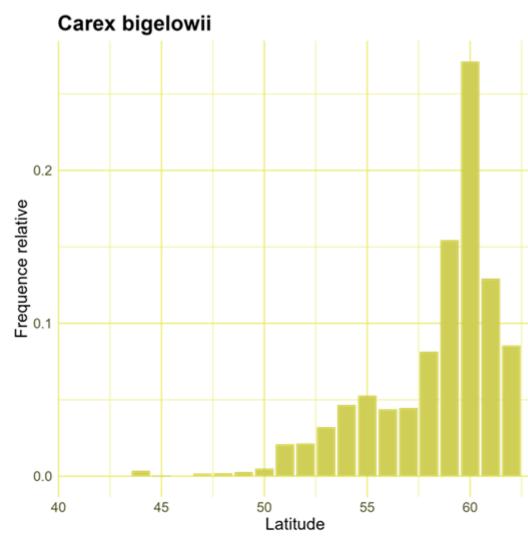
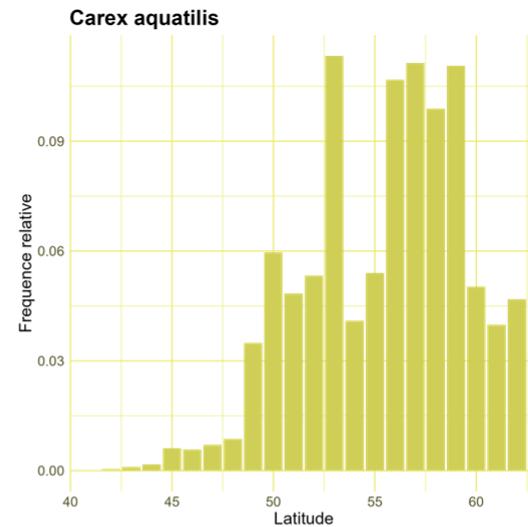
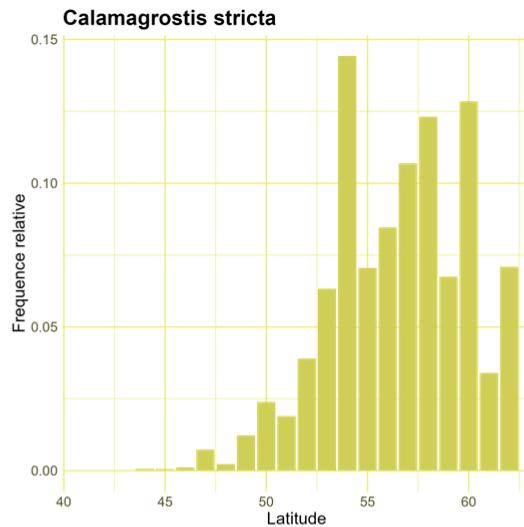
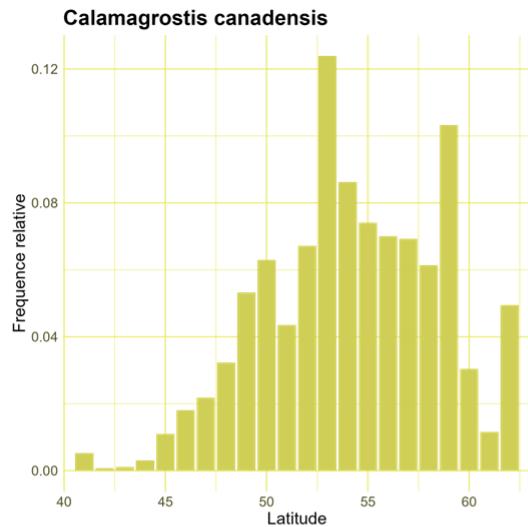


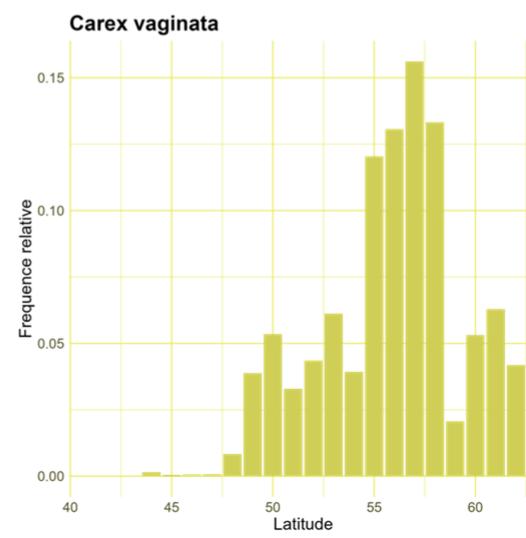
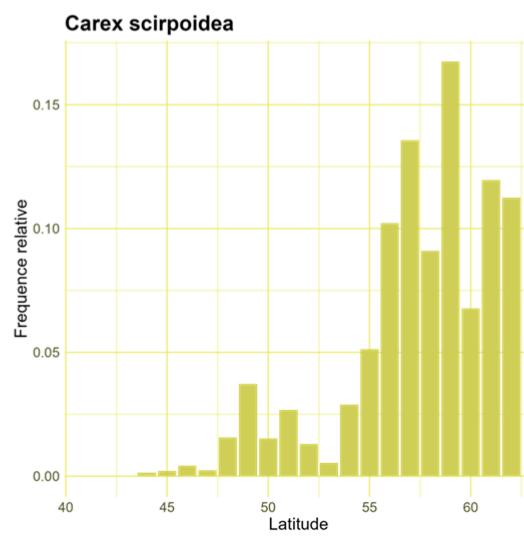
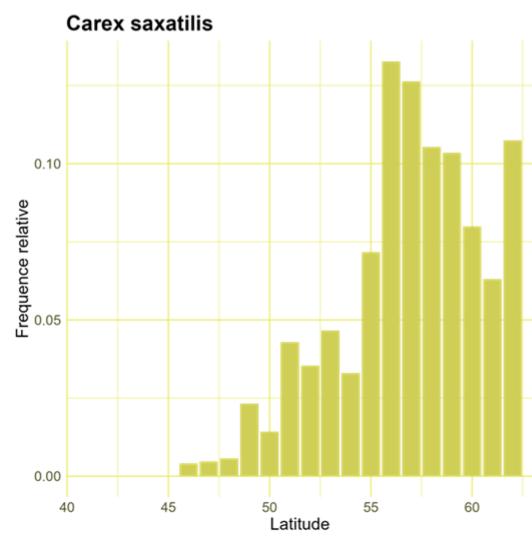
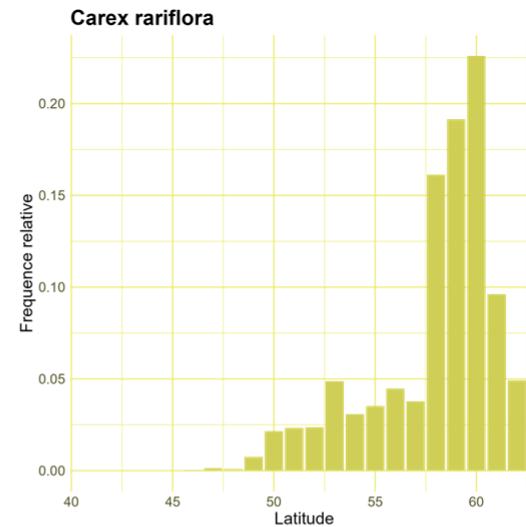
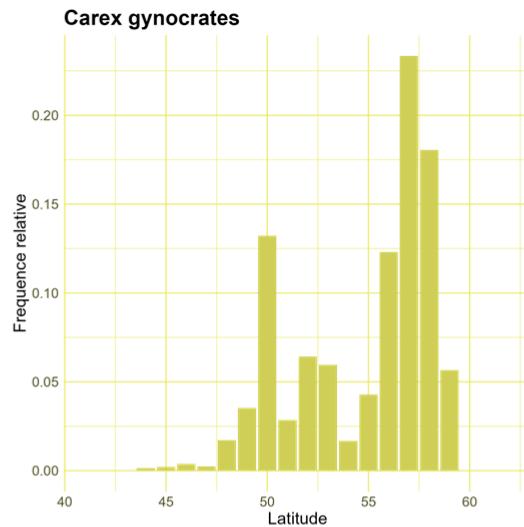
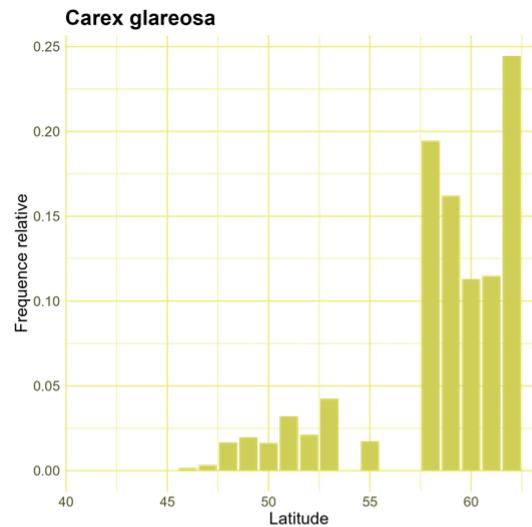
*Betula glandulosa*

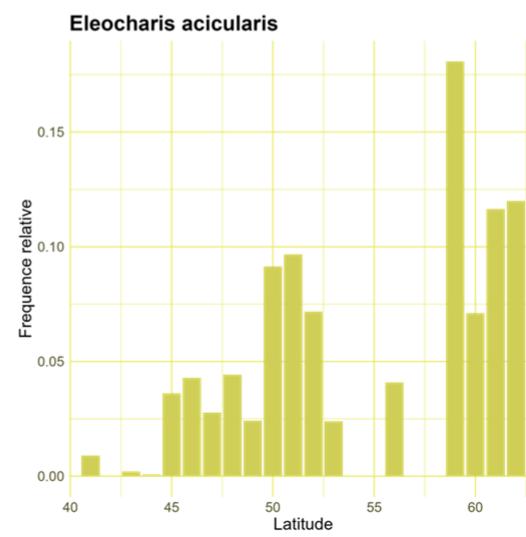
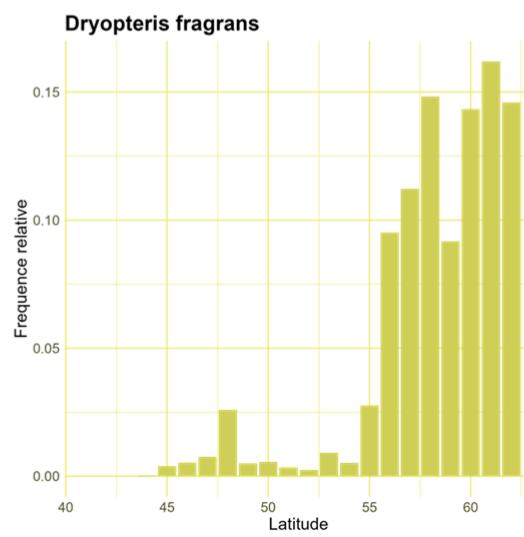
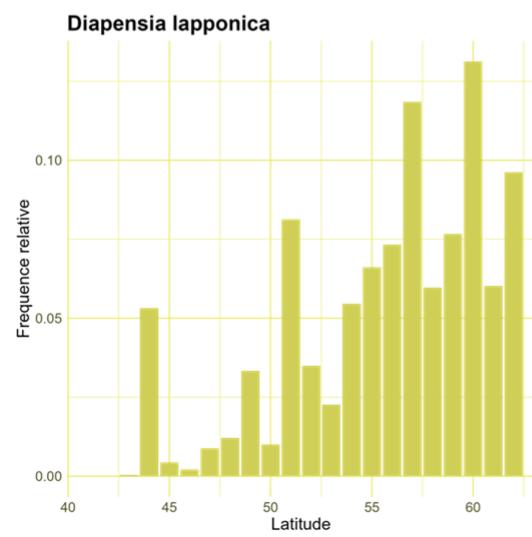
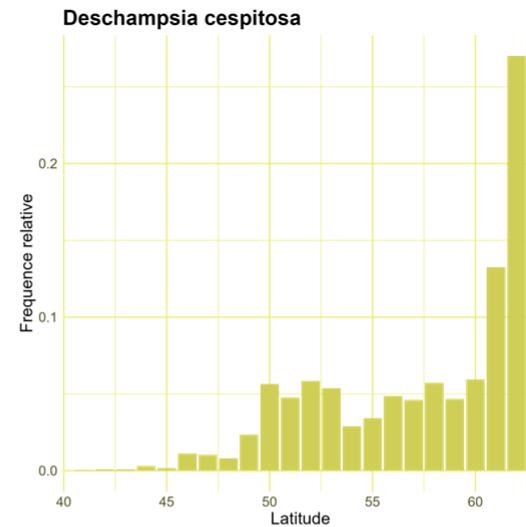
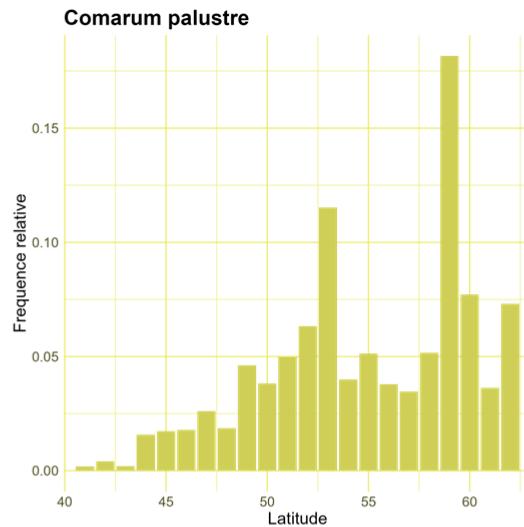
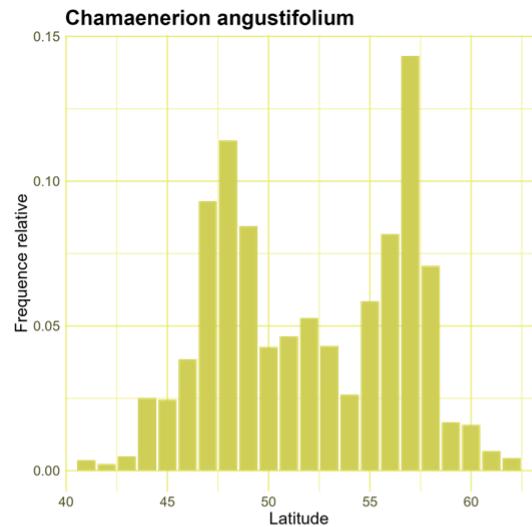


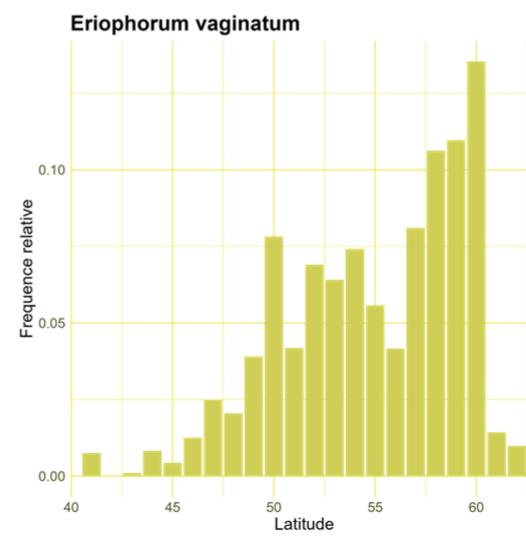
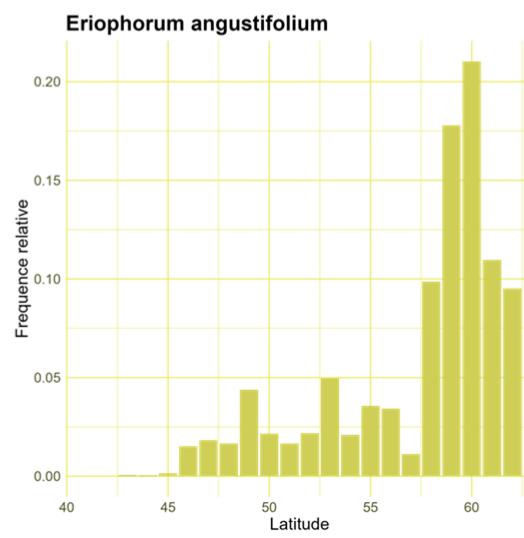
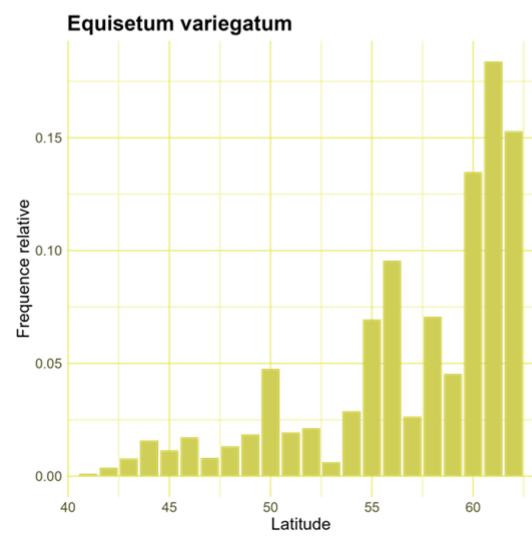
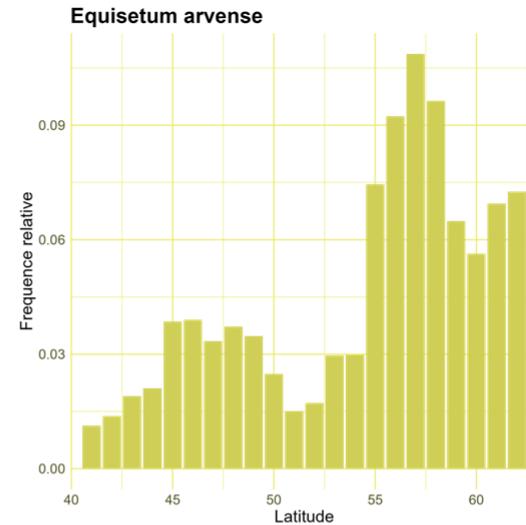
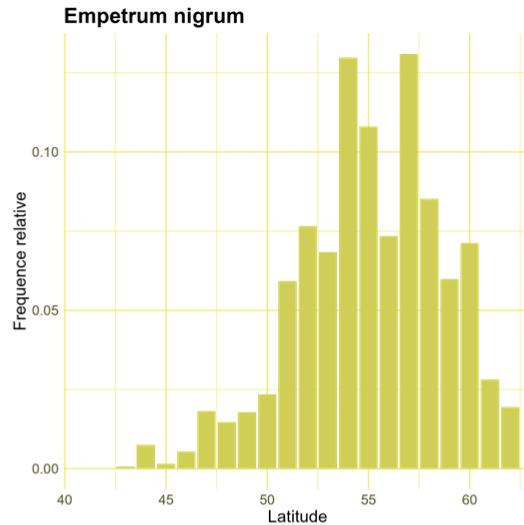
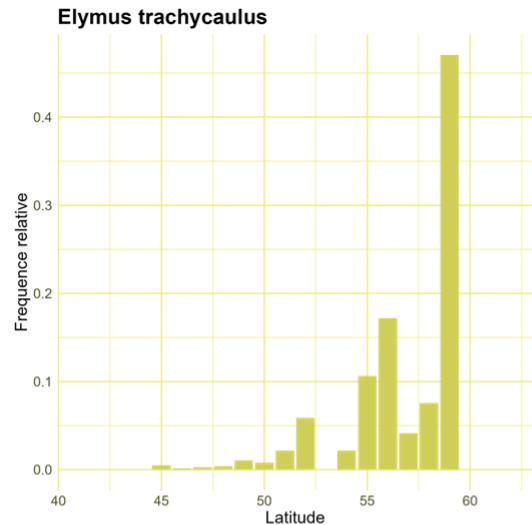
*Bistorta vivipara*

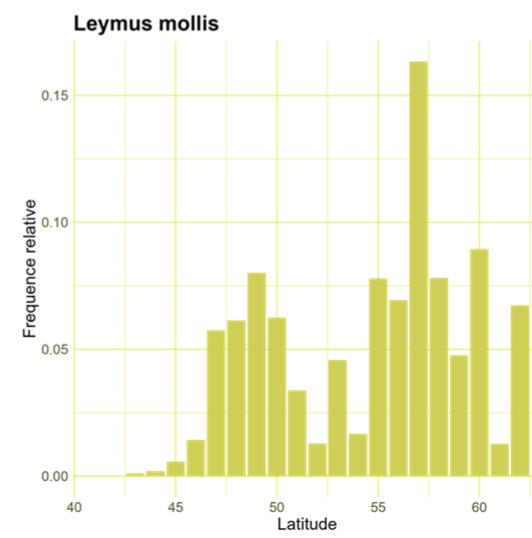
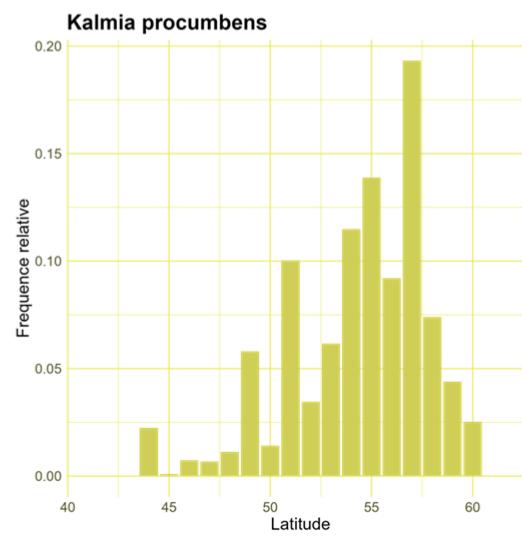
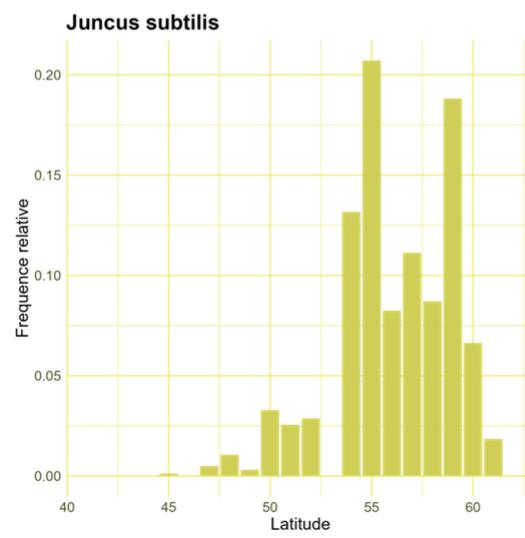
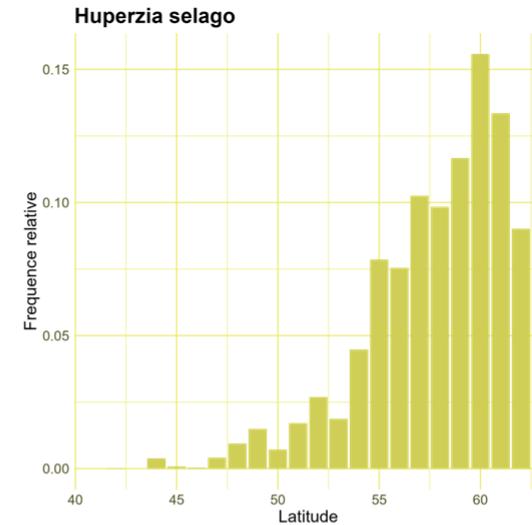
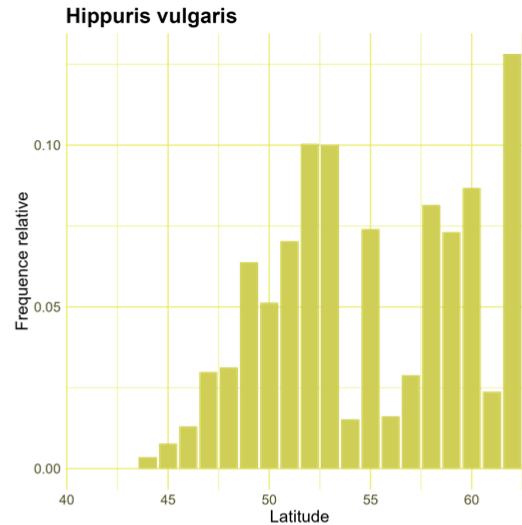
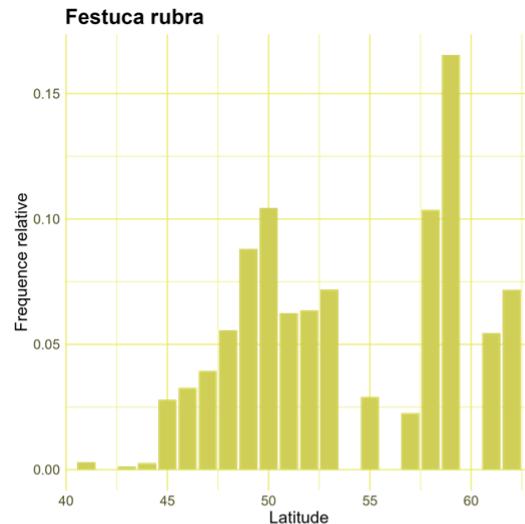


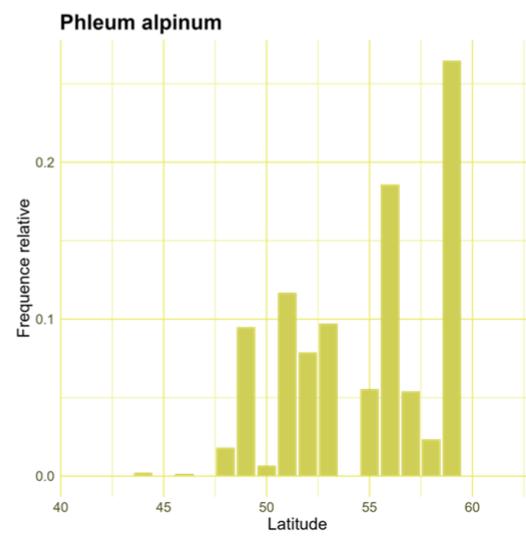
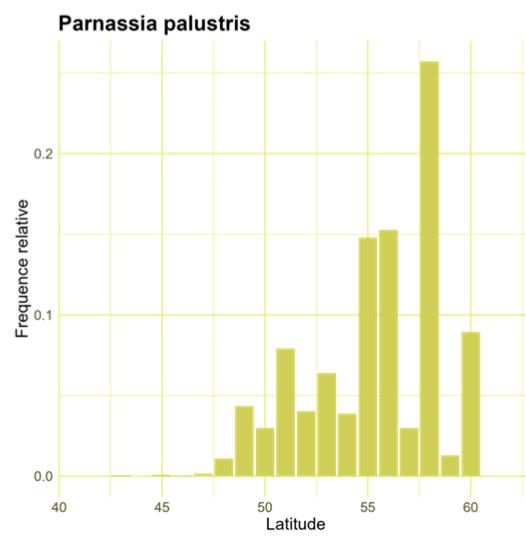
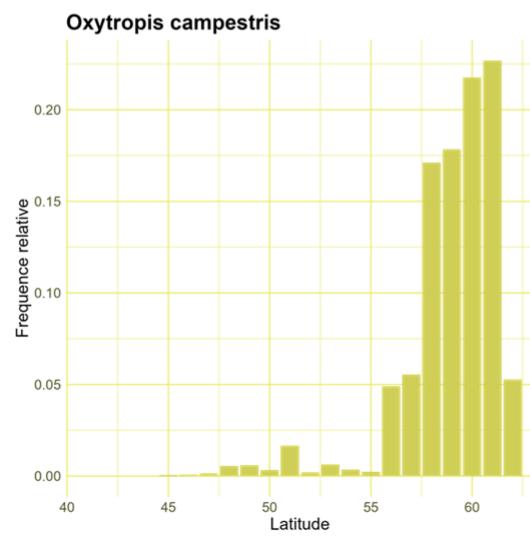
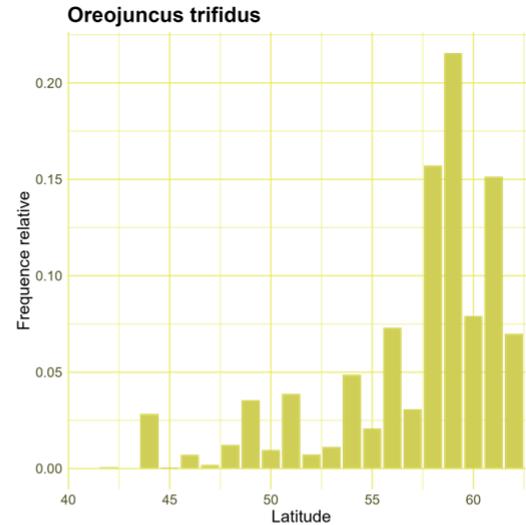
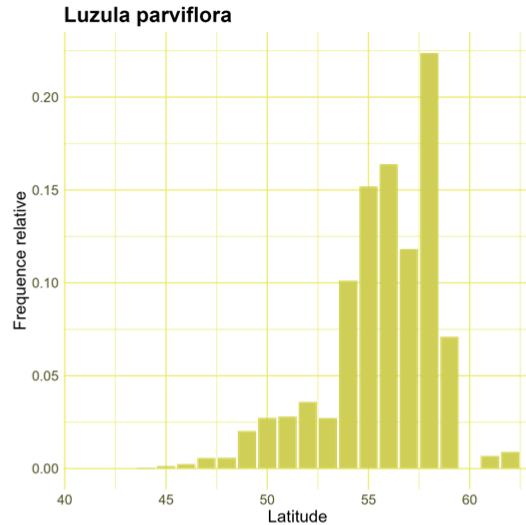
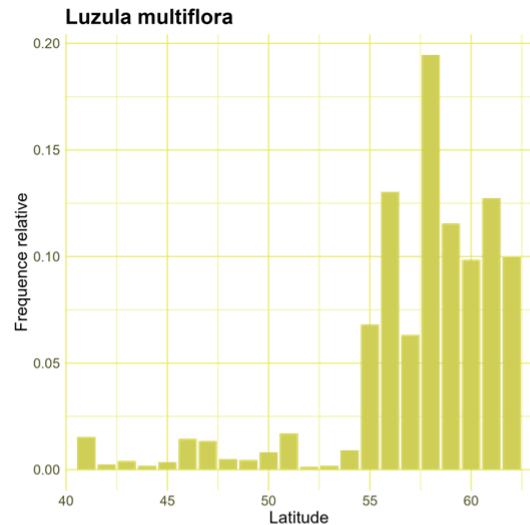


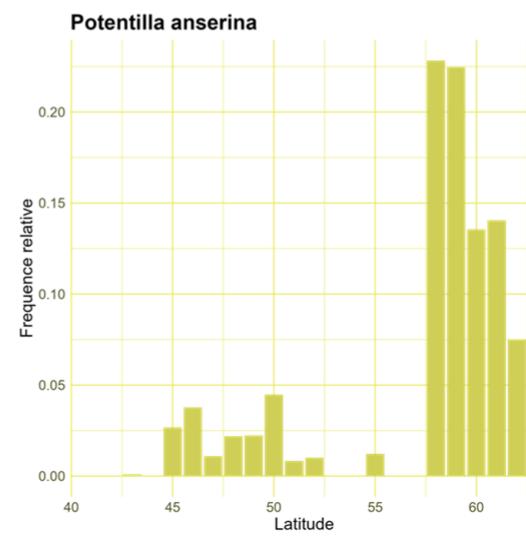
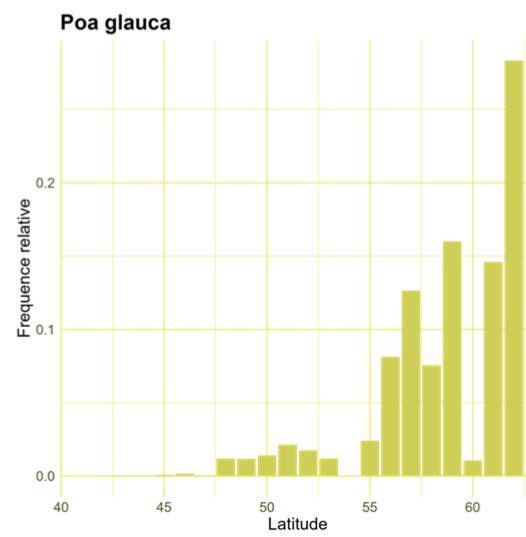
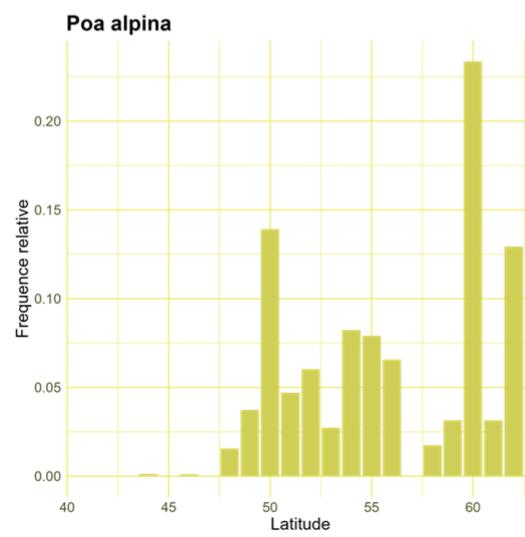
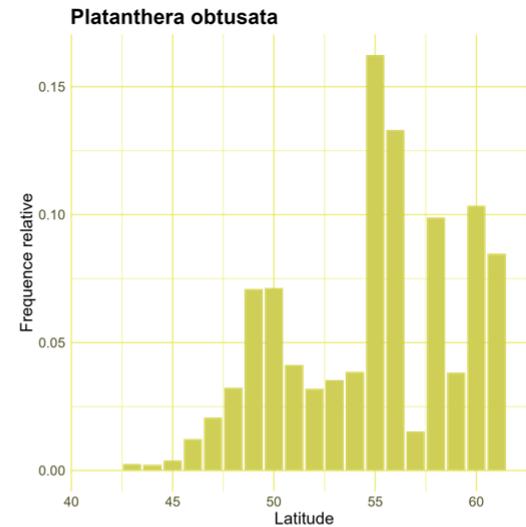
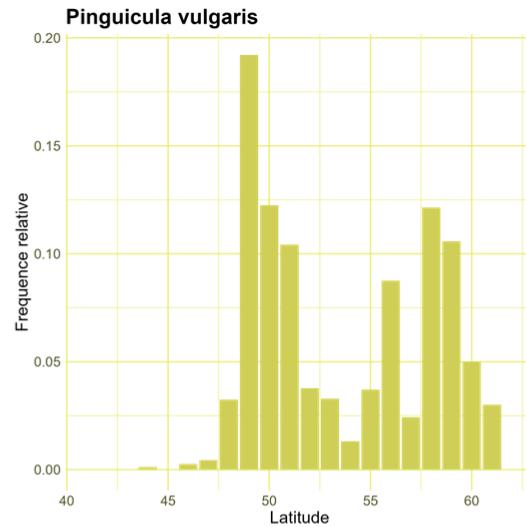
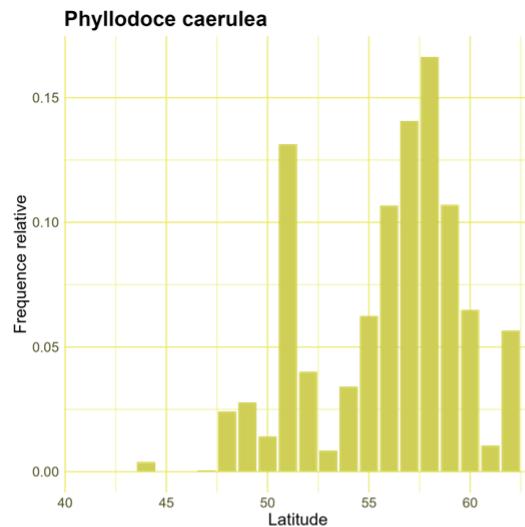


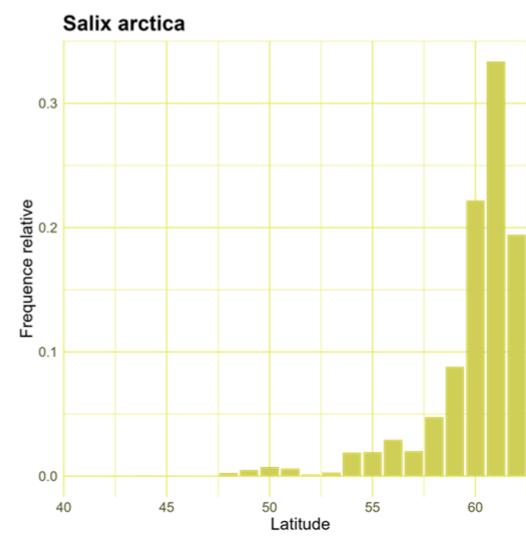
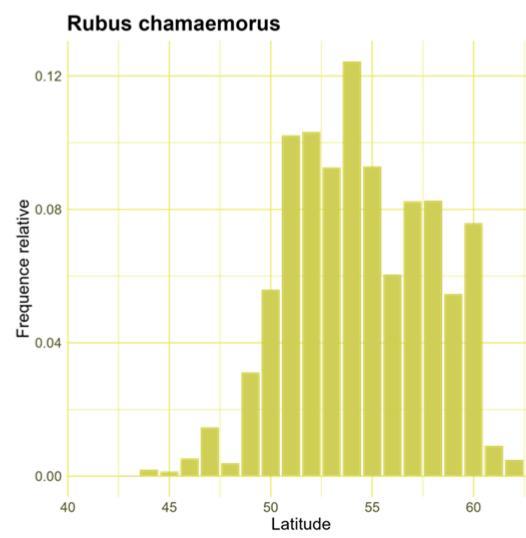
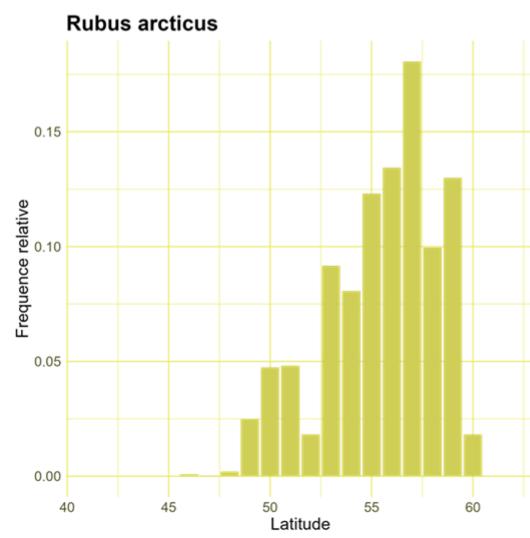
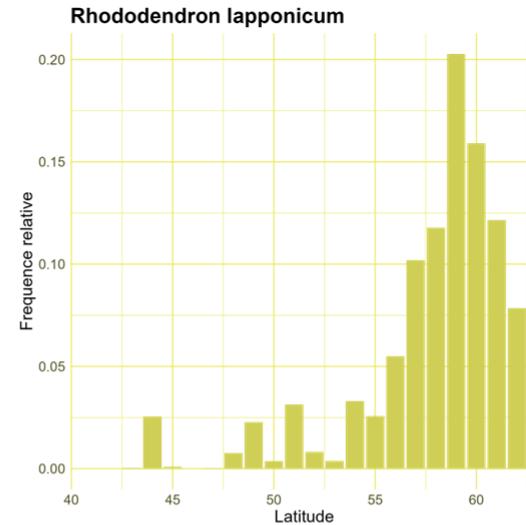
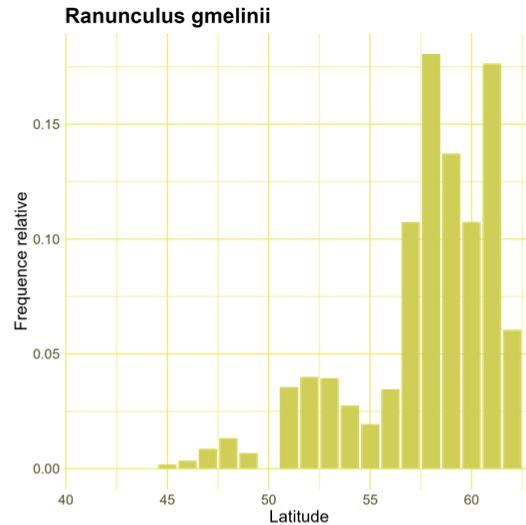
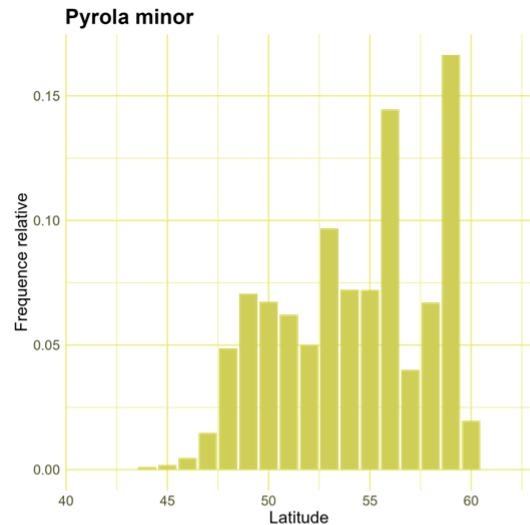


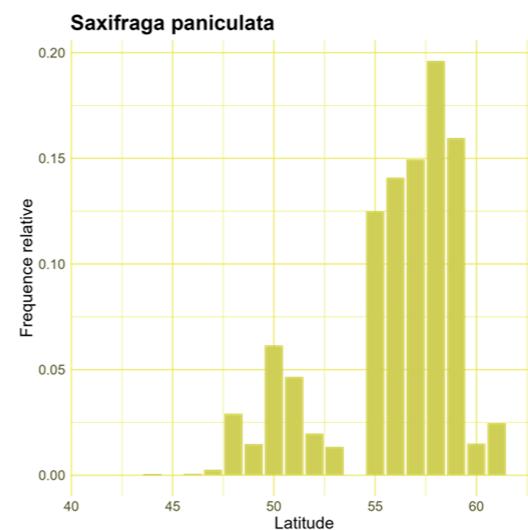
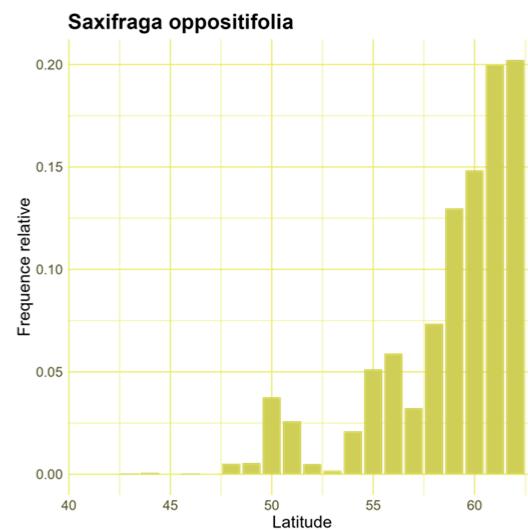
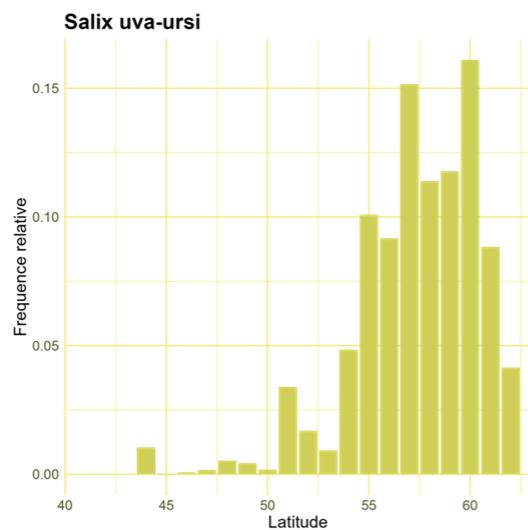
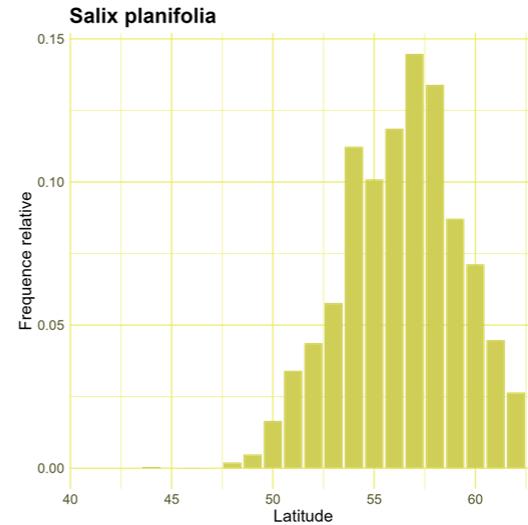
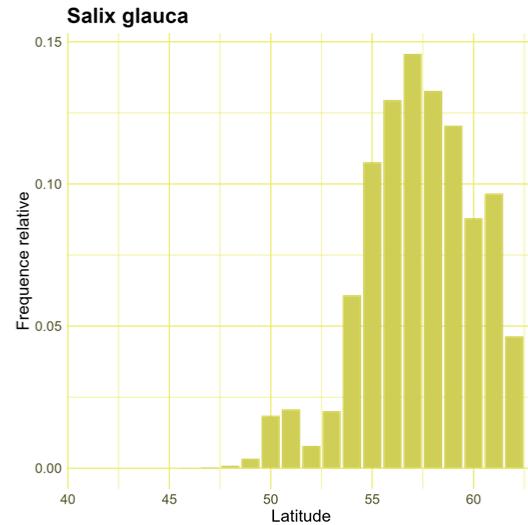
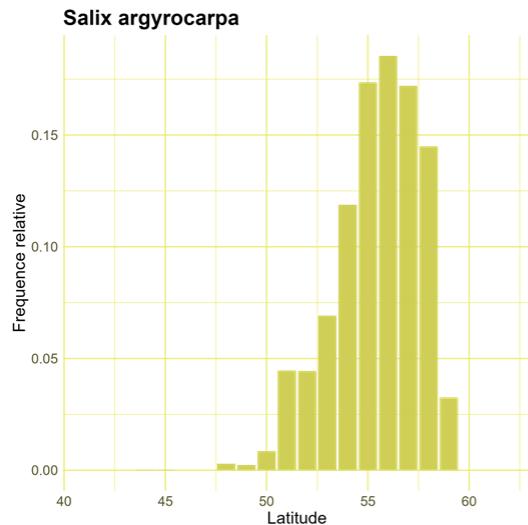


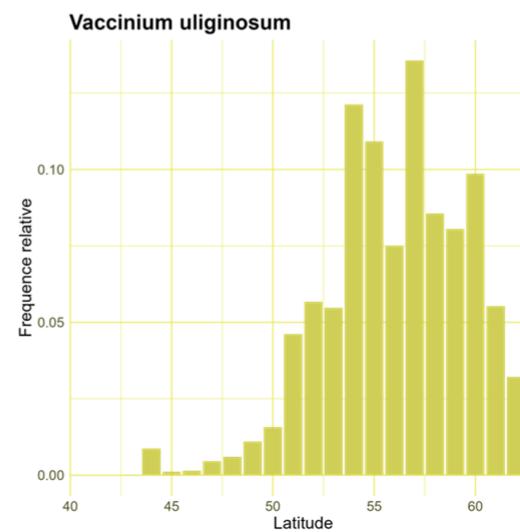
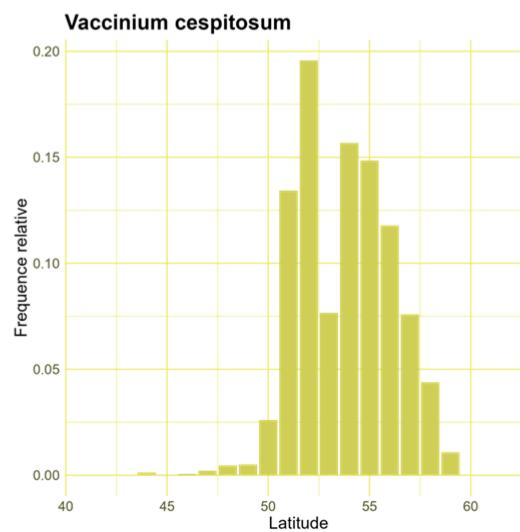
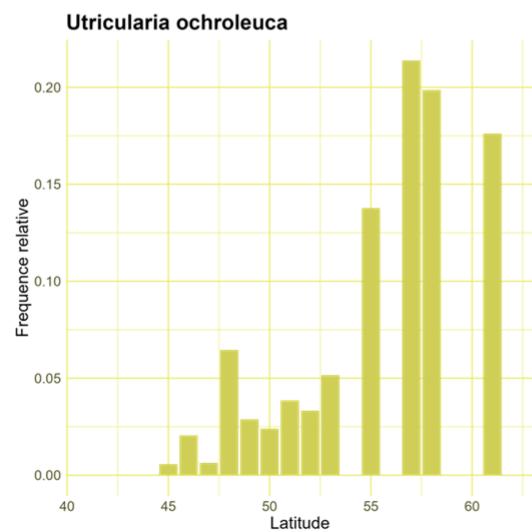
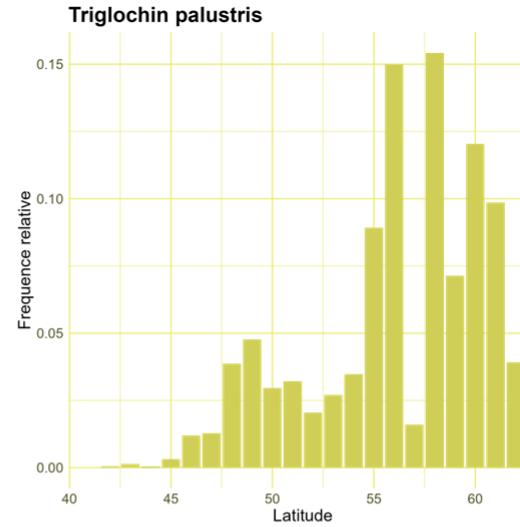
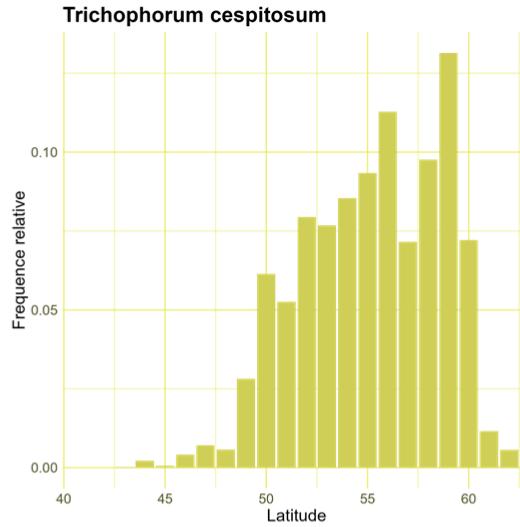
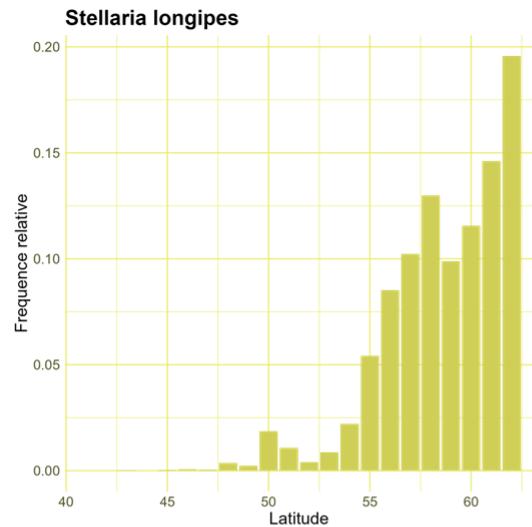


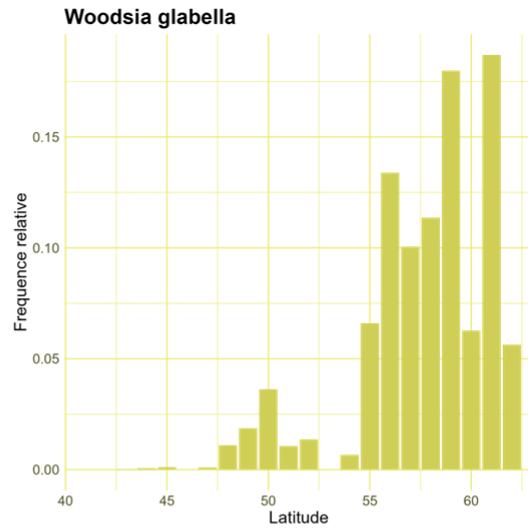
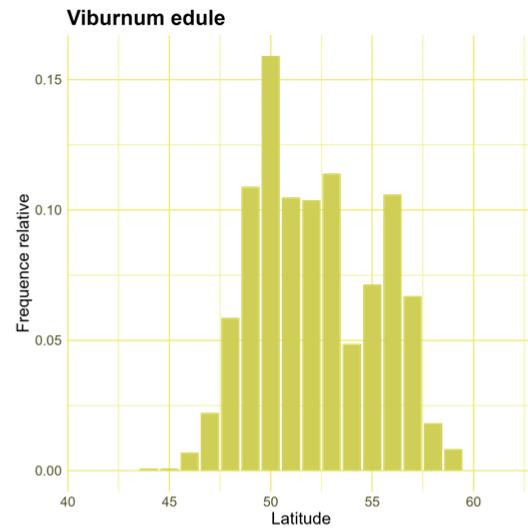
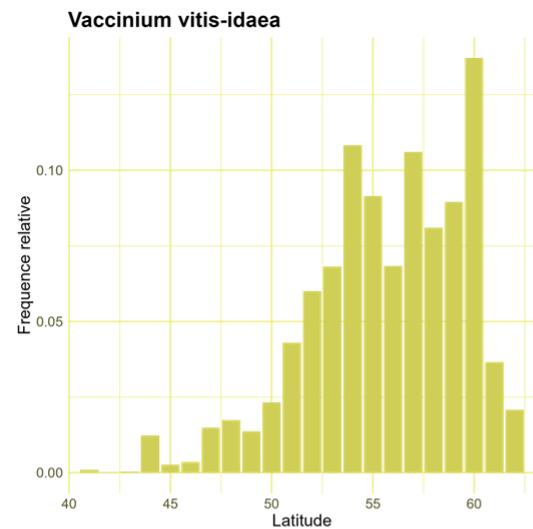






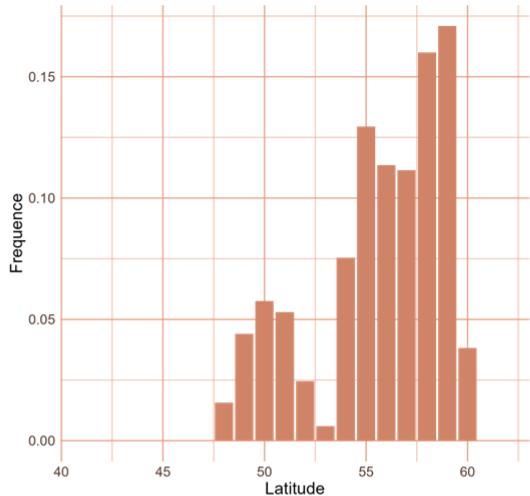




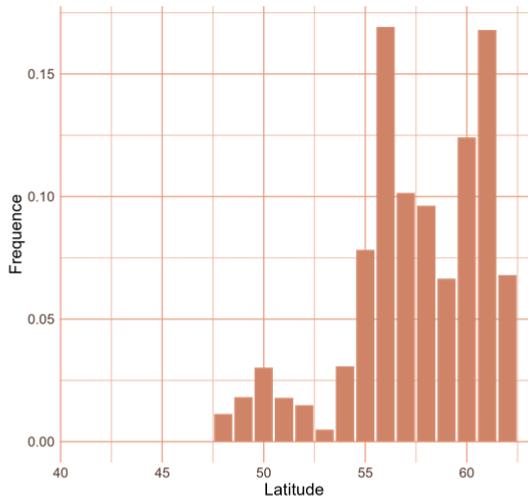


## Subarctique

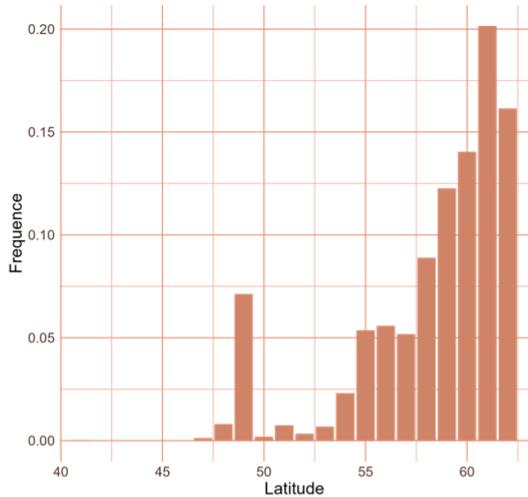
*Anemone parviflora*



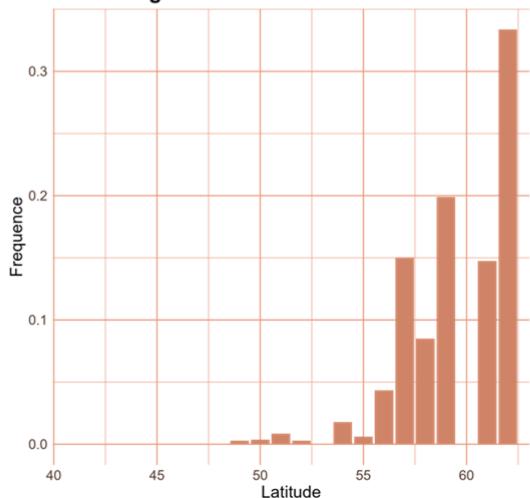
*Arenaria humifusa*



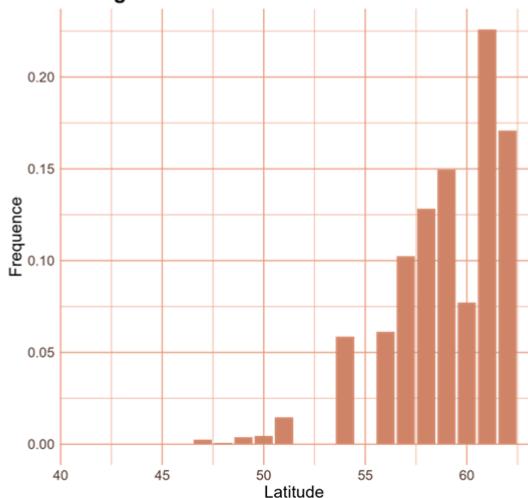
*Armeria maritima*



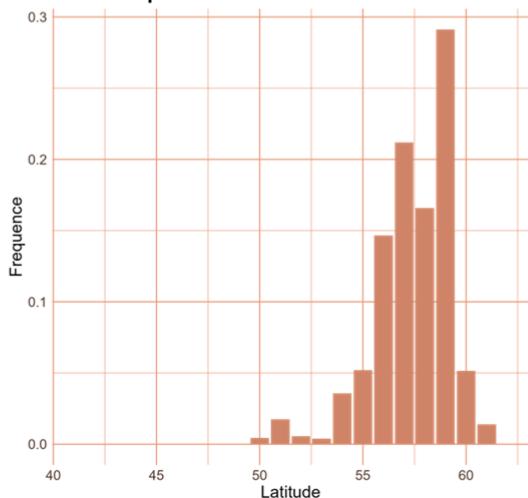
*Arnica angustifolia*

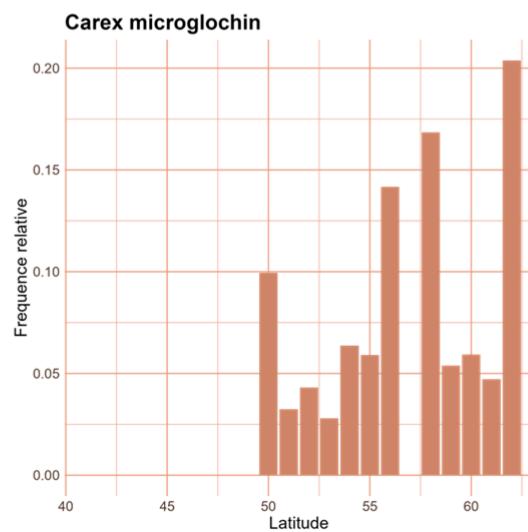
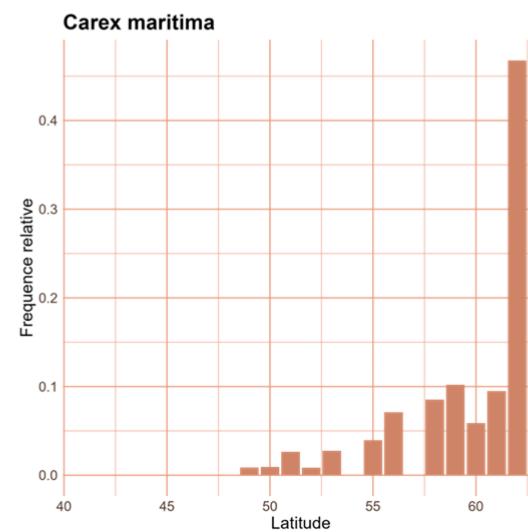
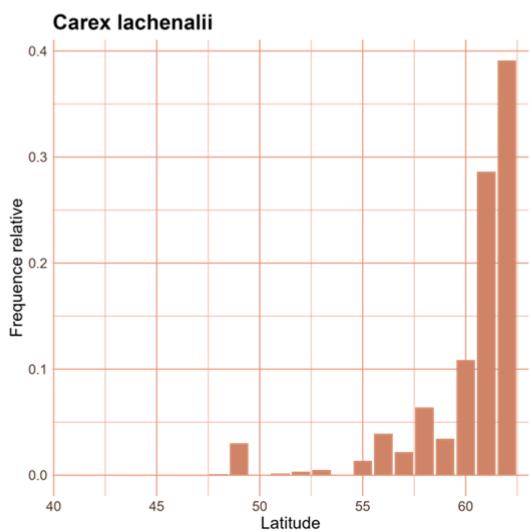
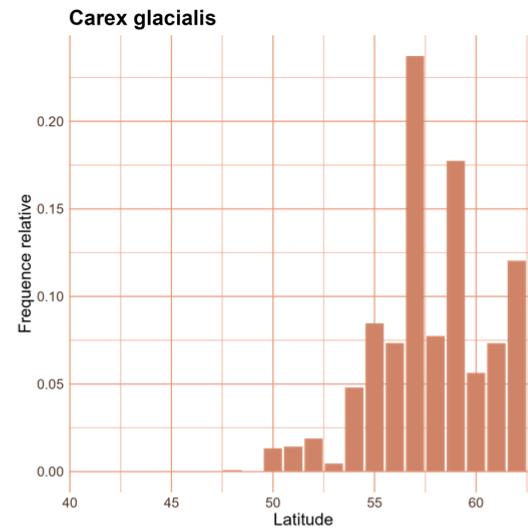
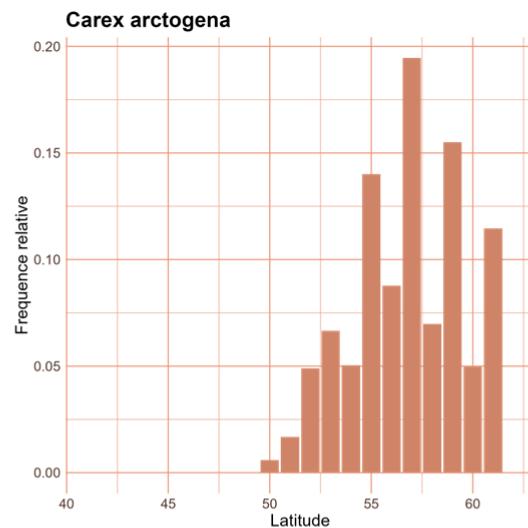
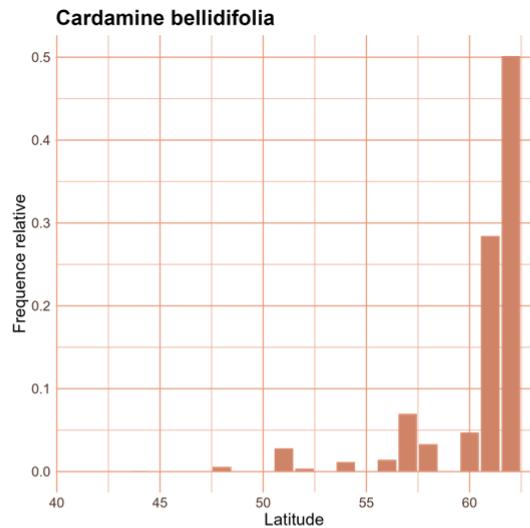


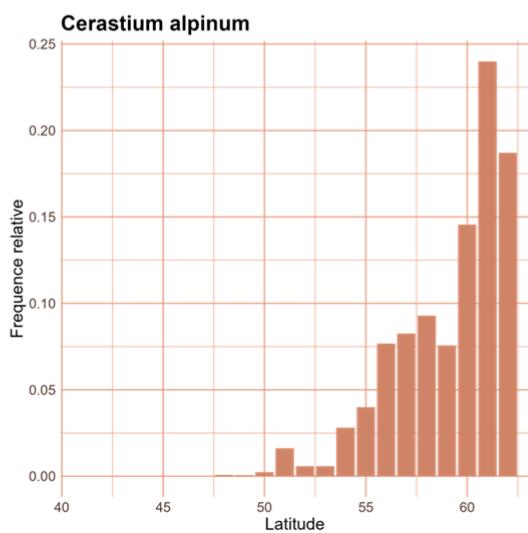
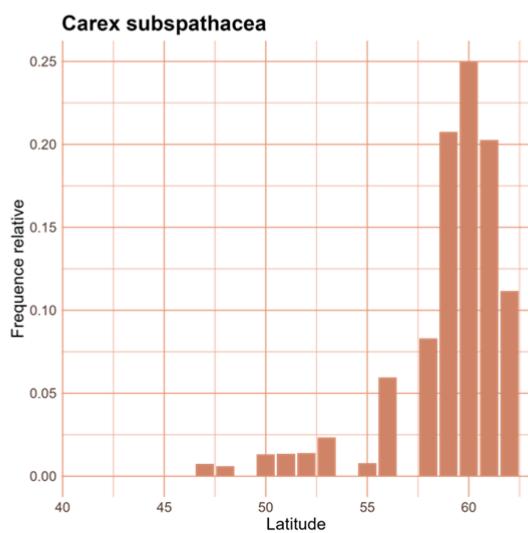
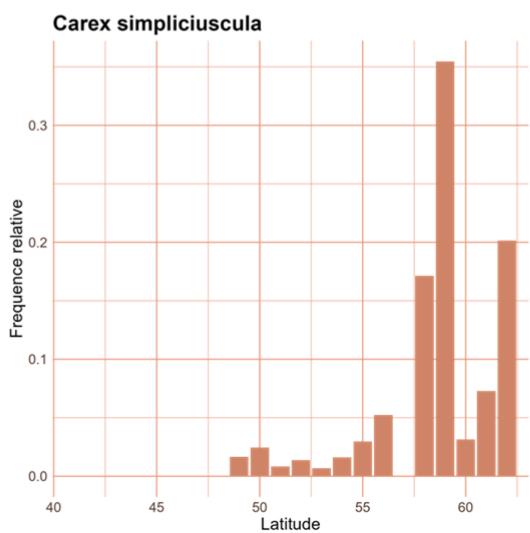
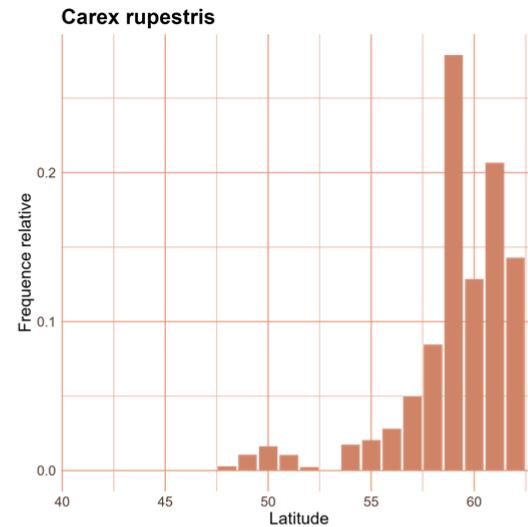
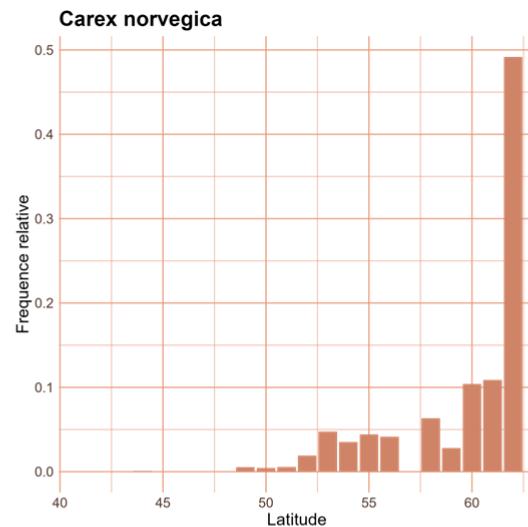
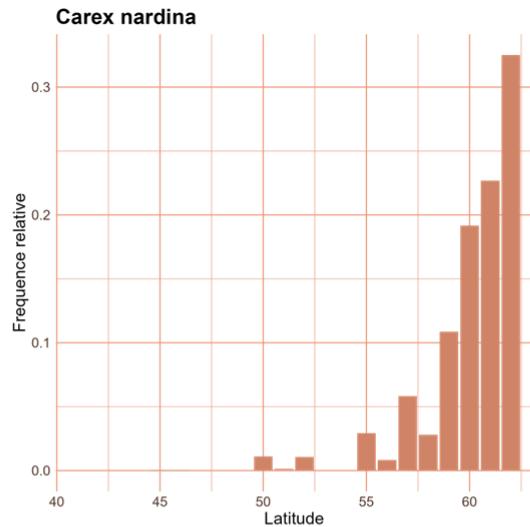
*Astragalus eucosmus*

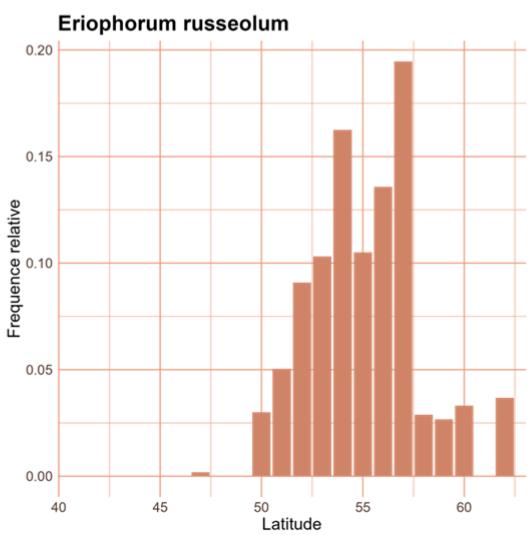
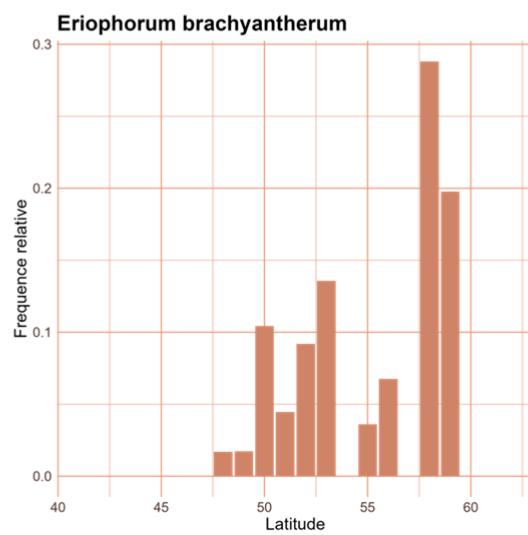
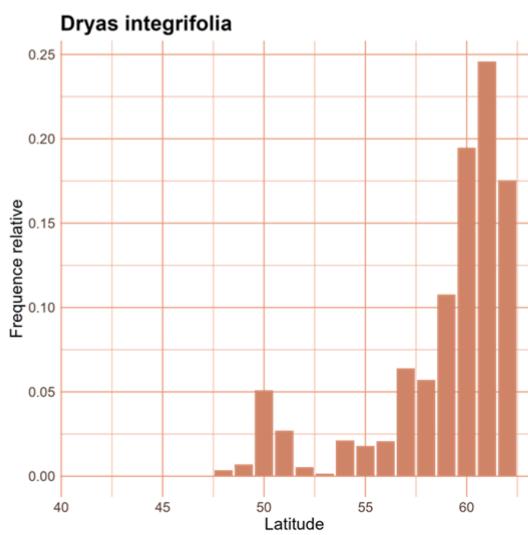
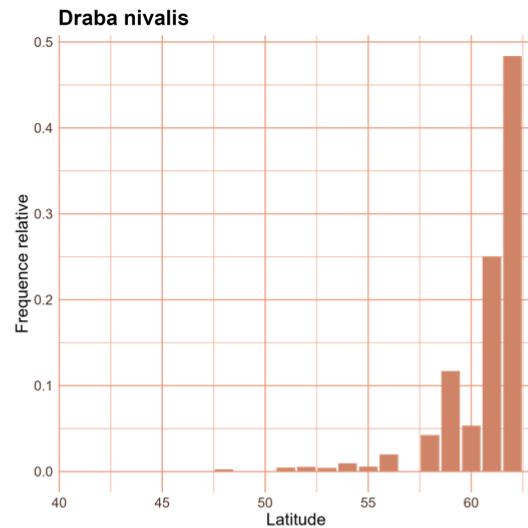
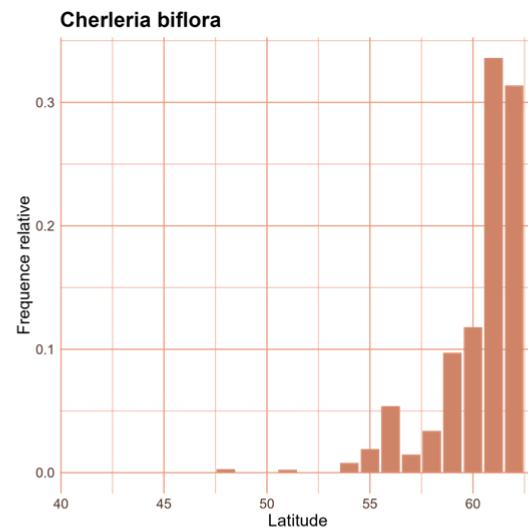
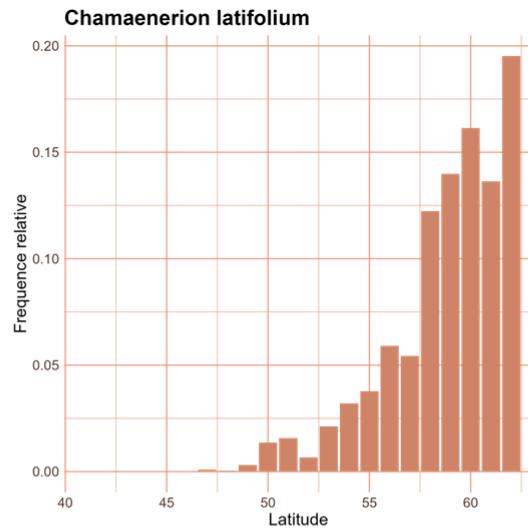


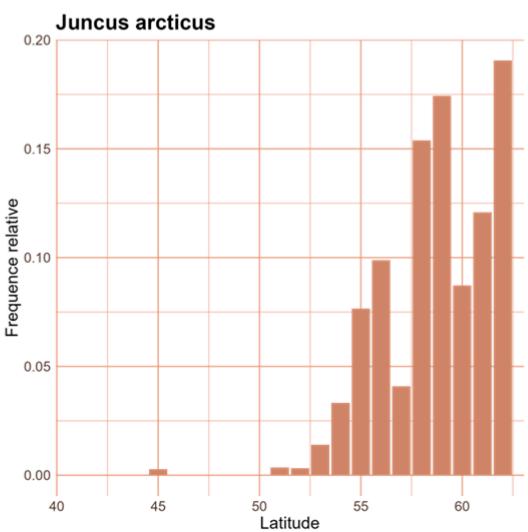
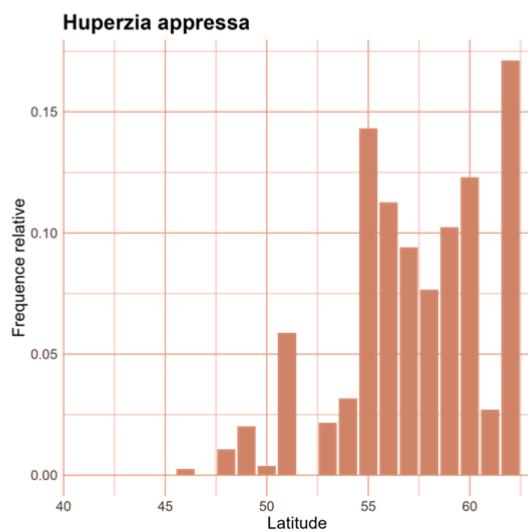
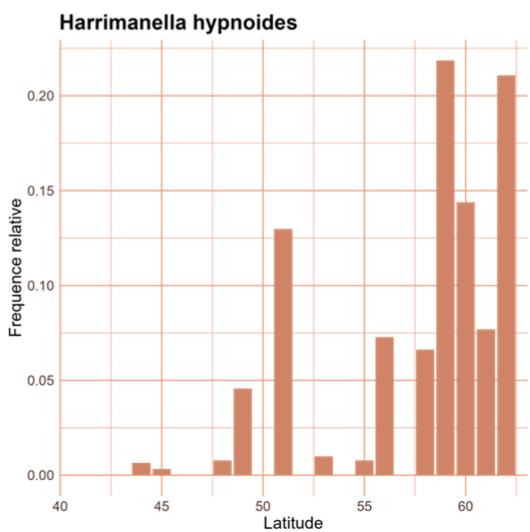
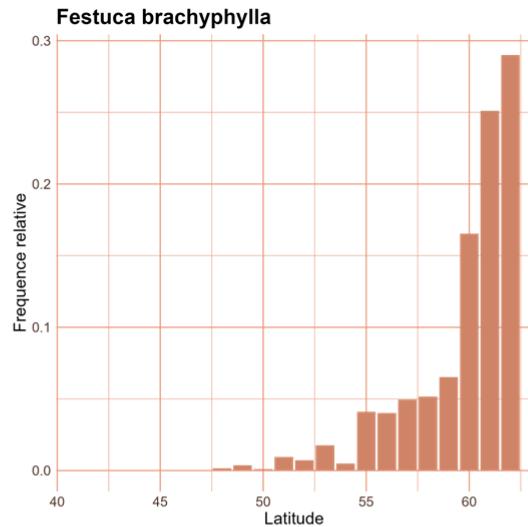
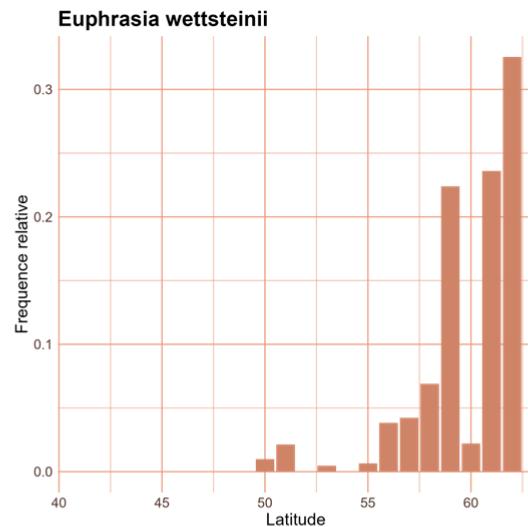
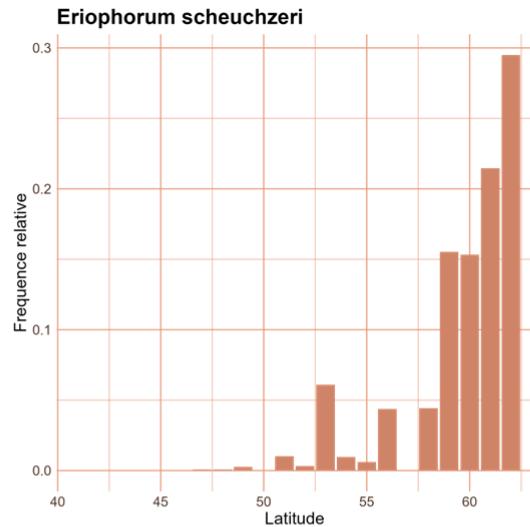
*Bartsia alpina*

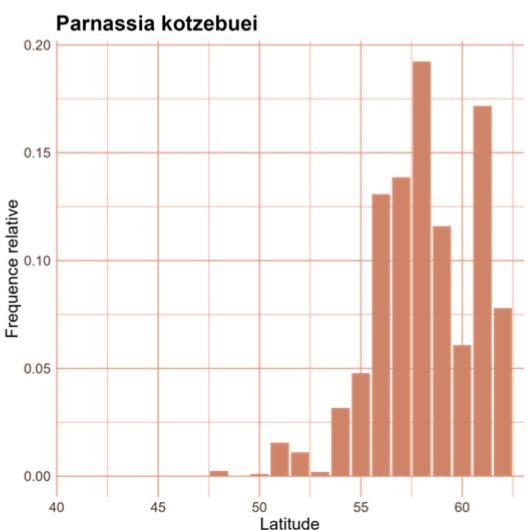
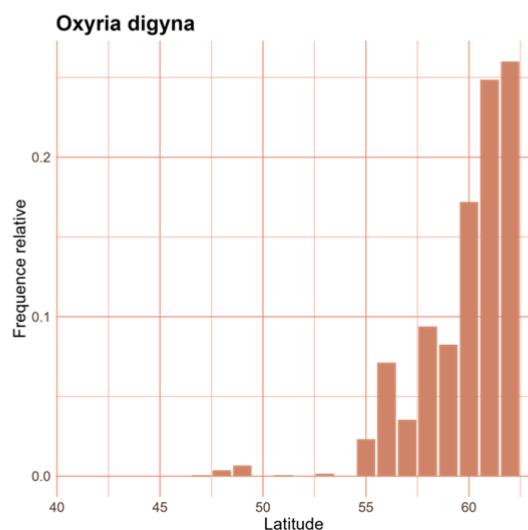
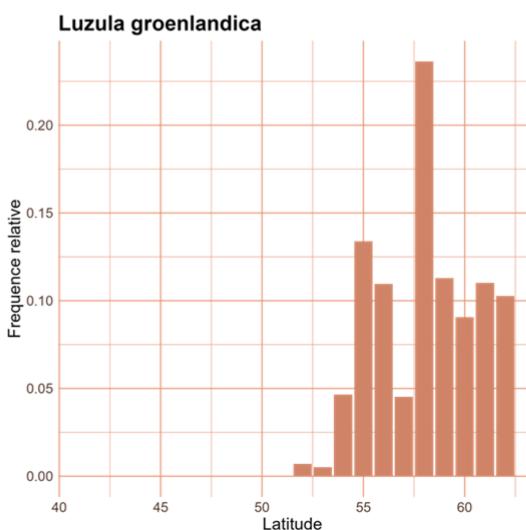
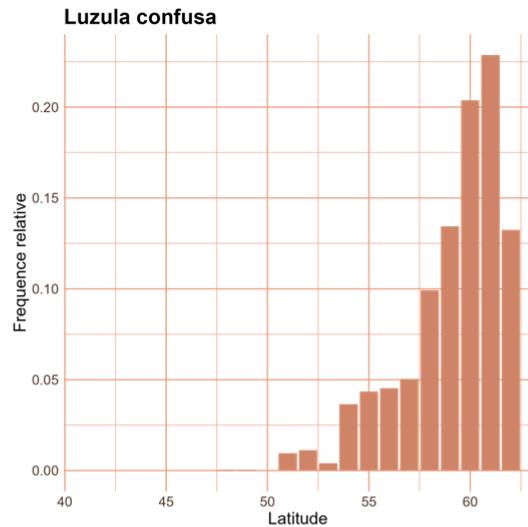
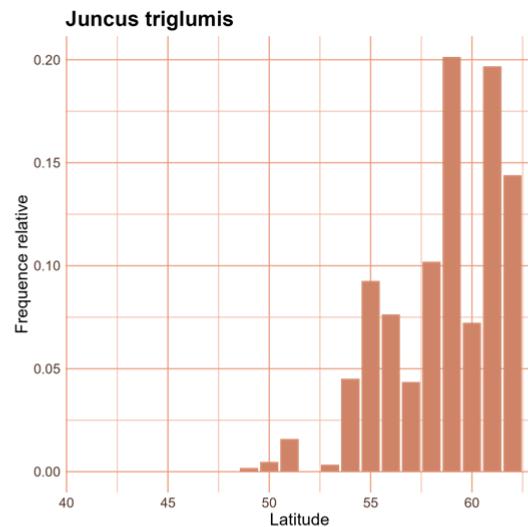
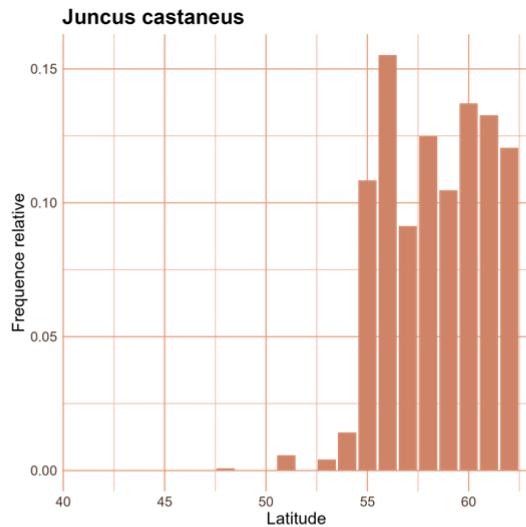


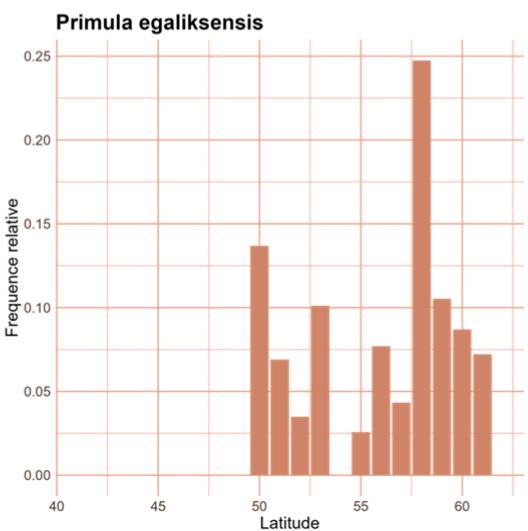
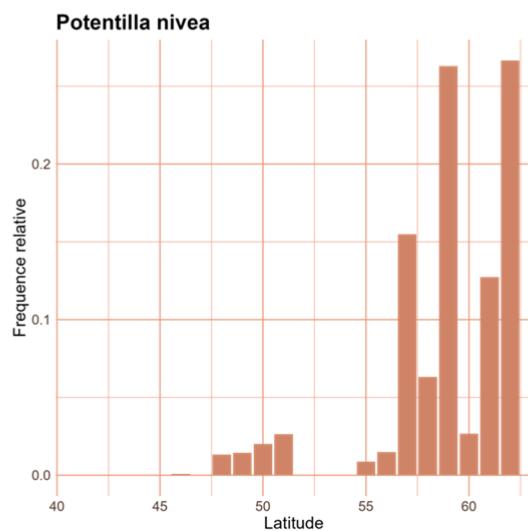
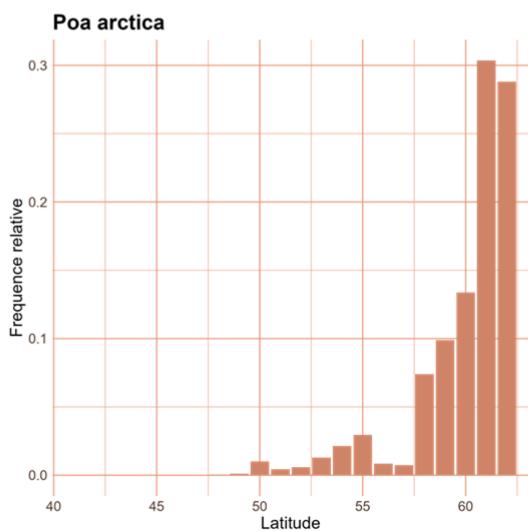
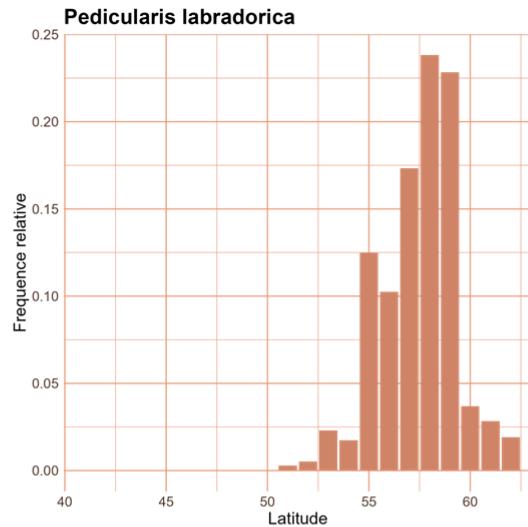
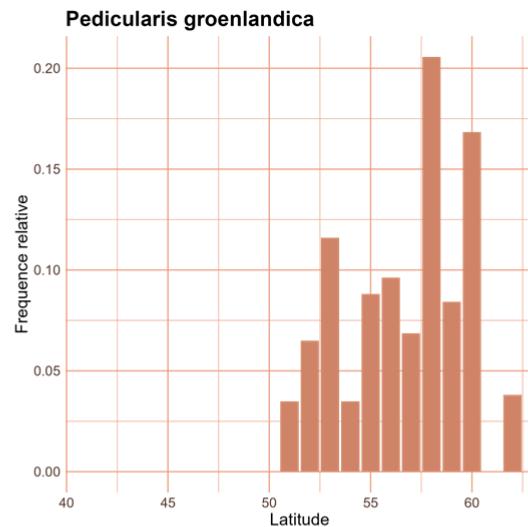
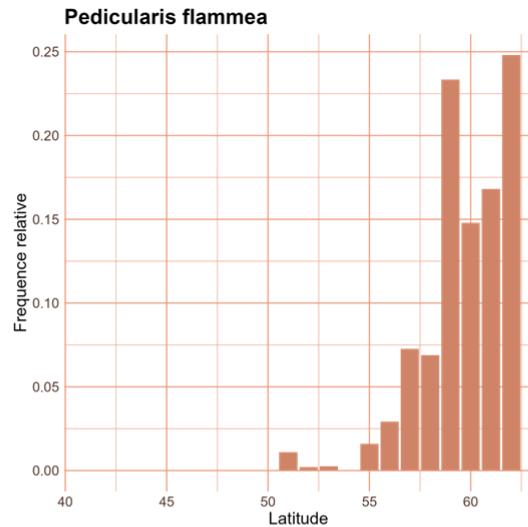


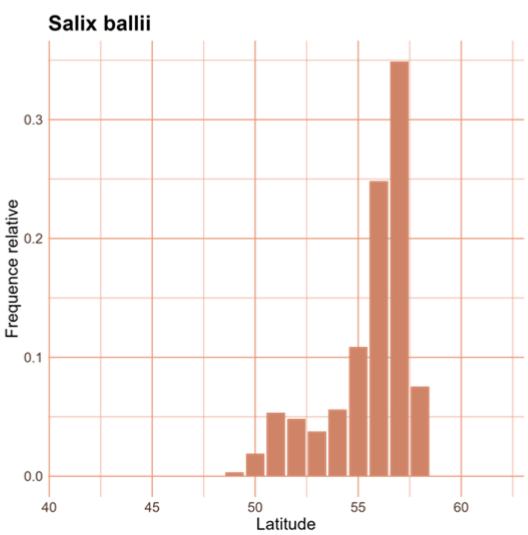
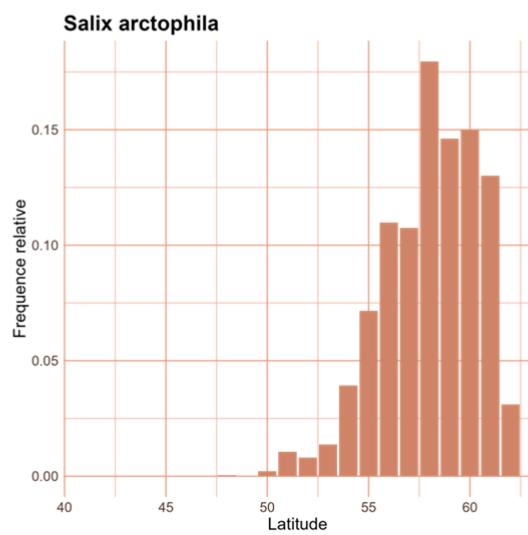
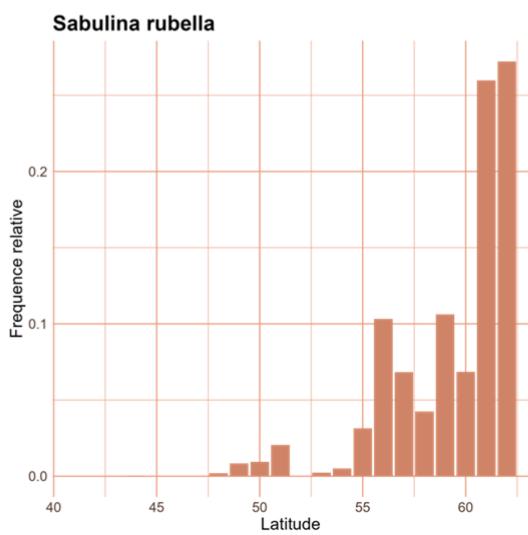
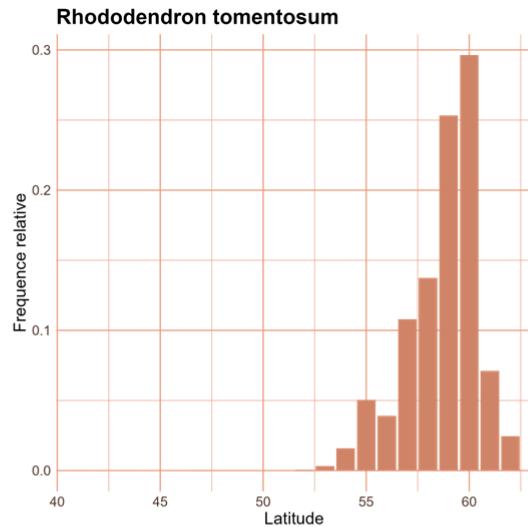
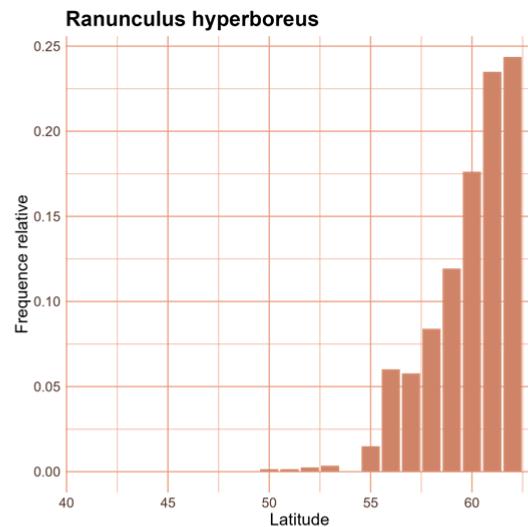
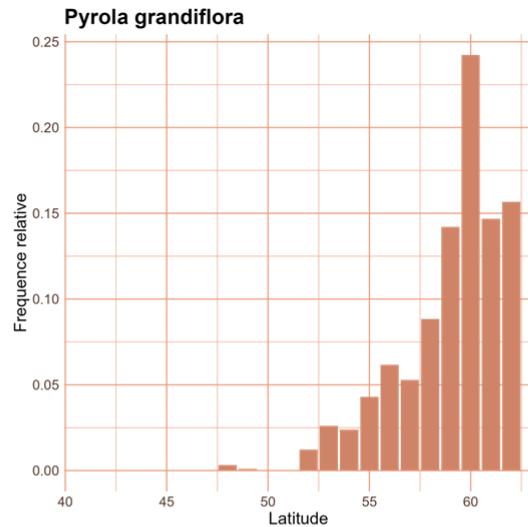


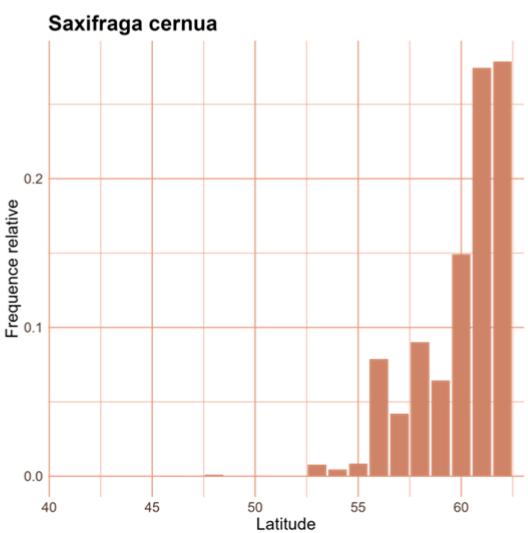
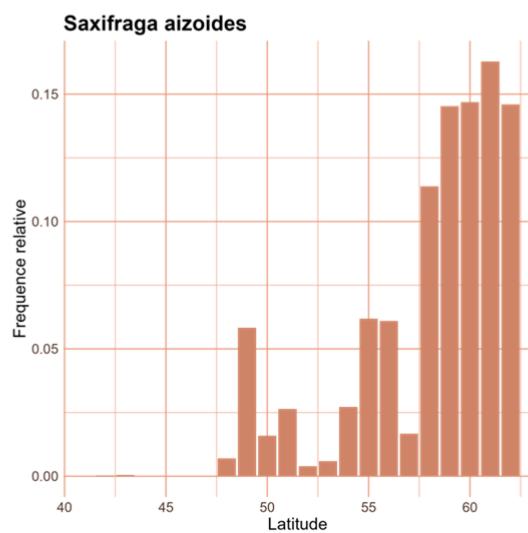
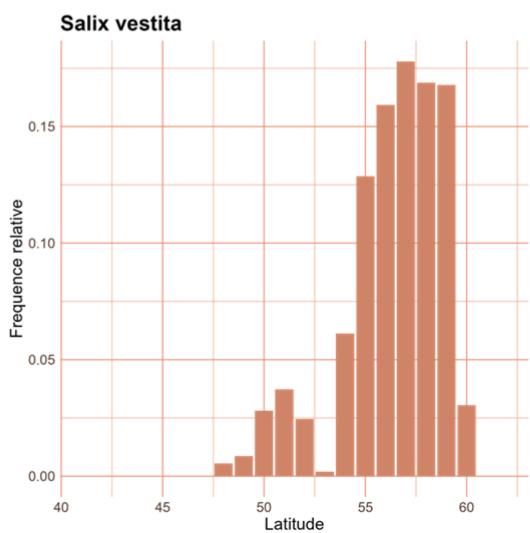
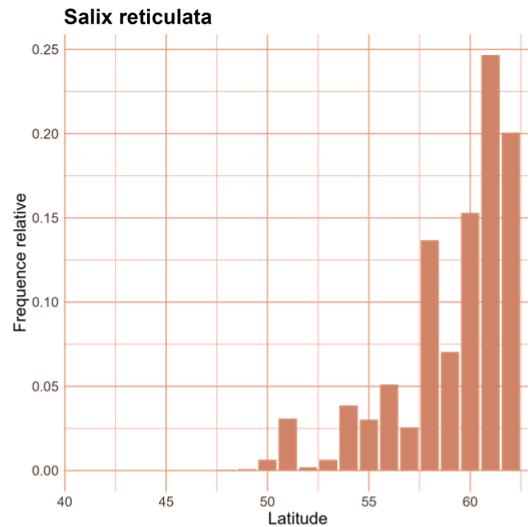
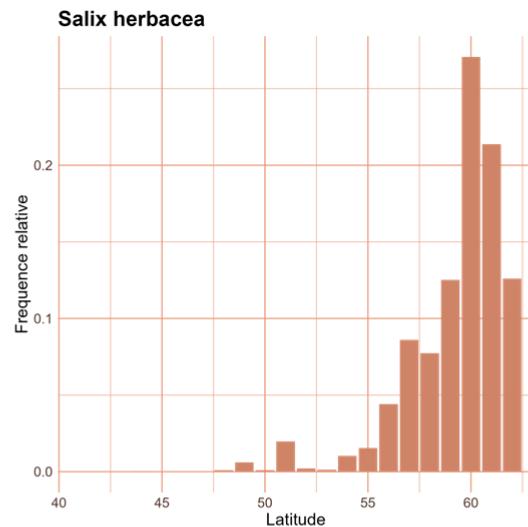
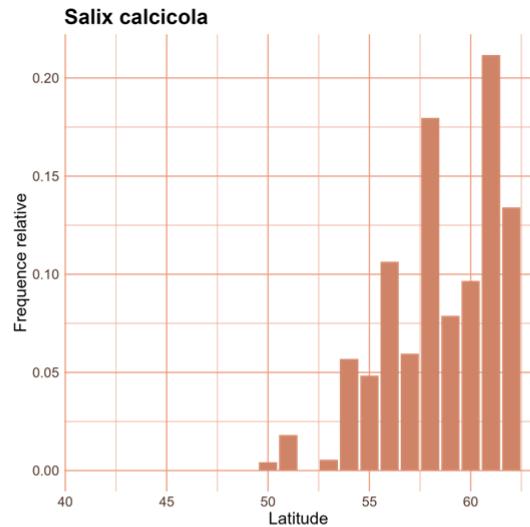


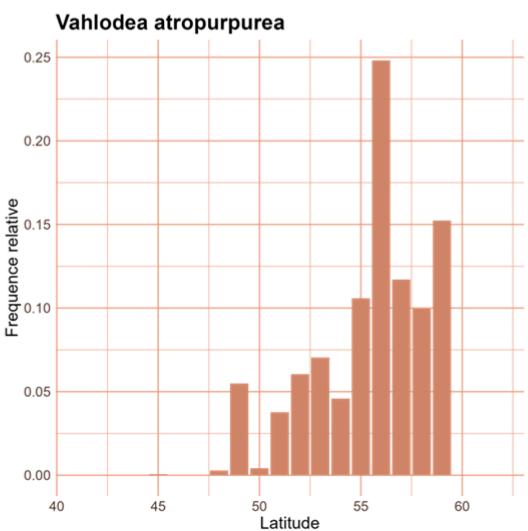
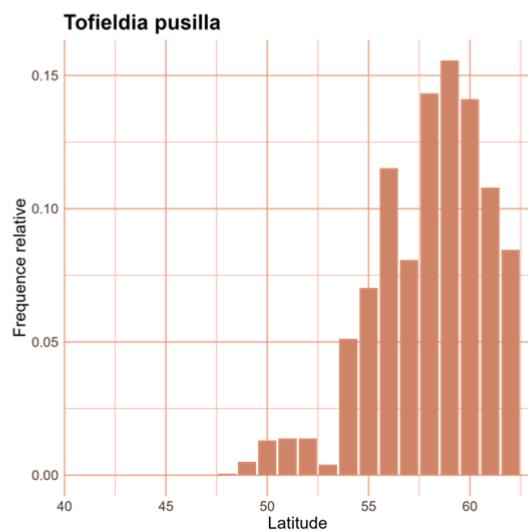
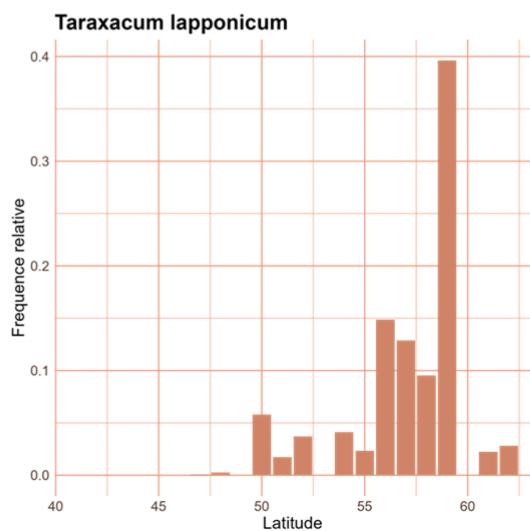
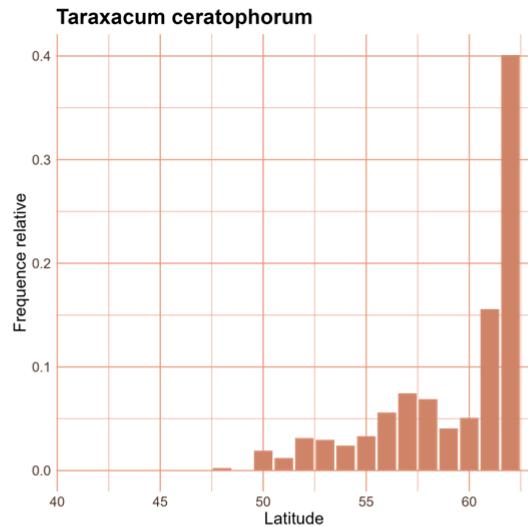
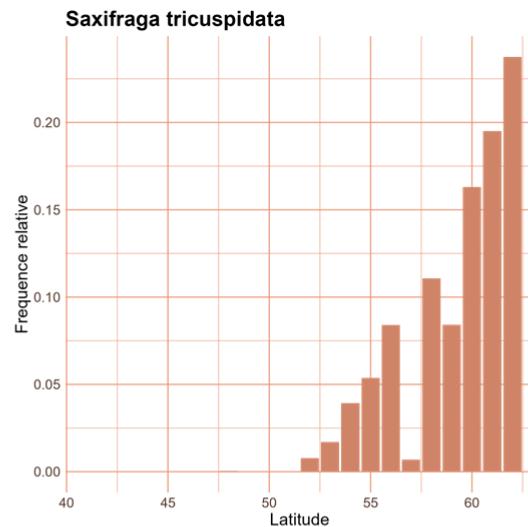
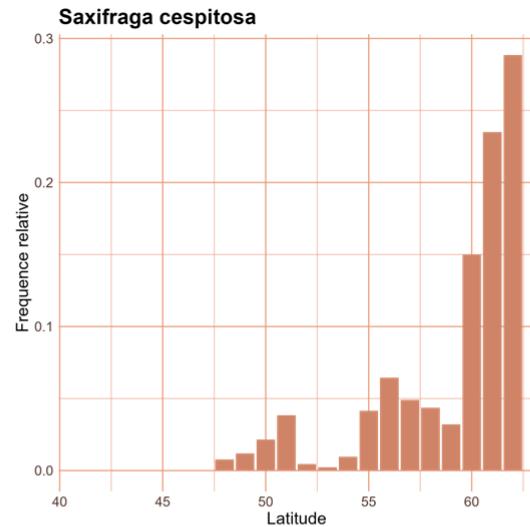


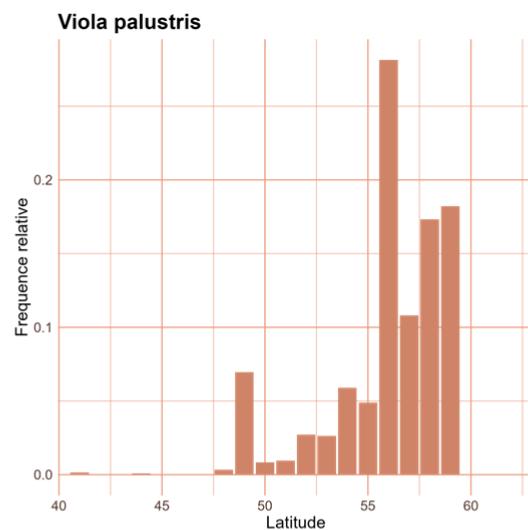
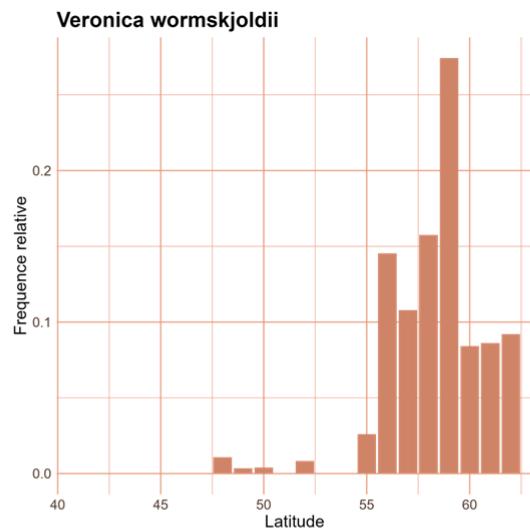




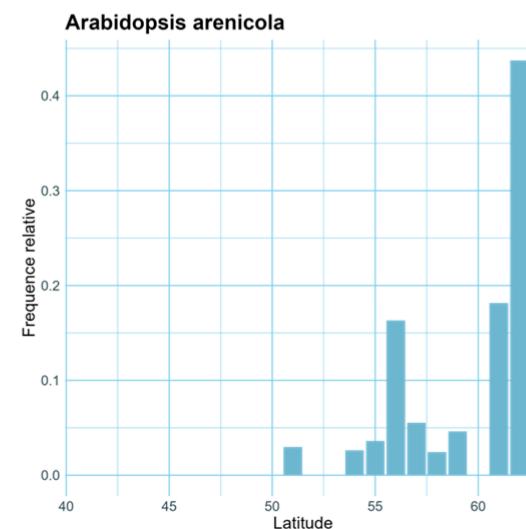
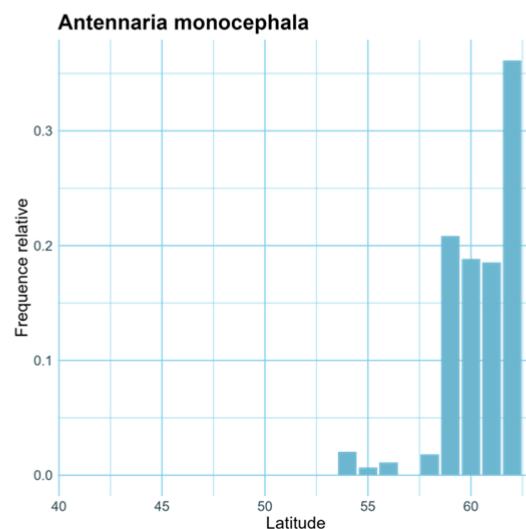
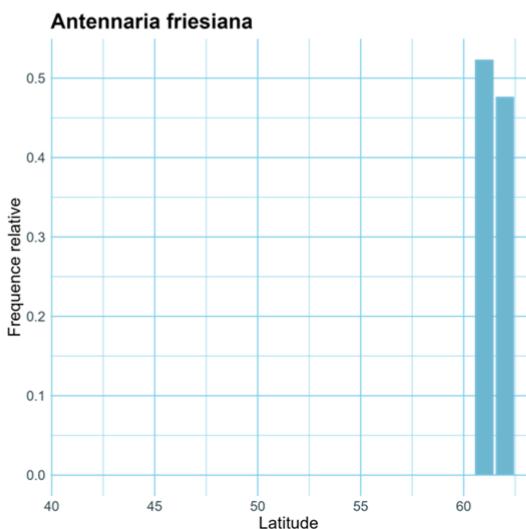
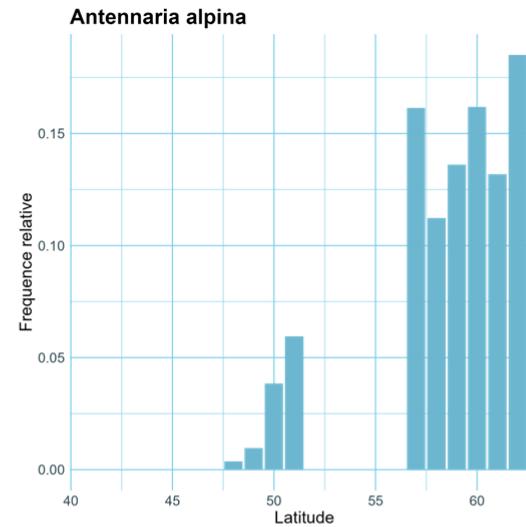
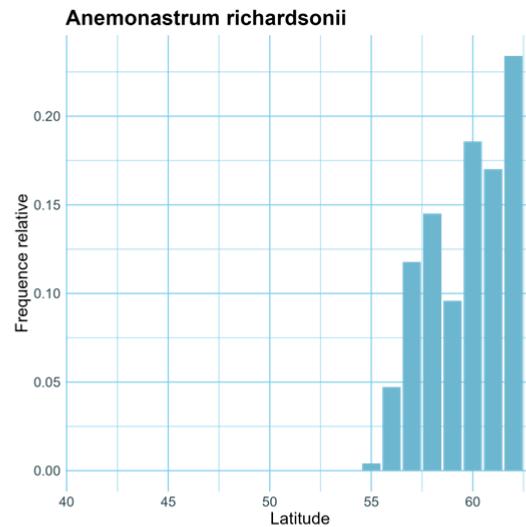
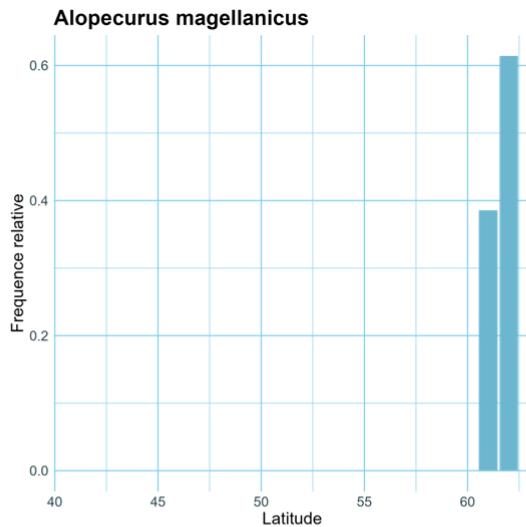


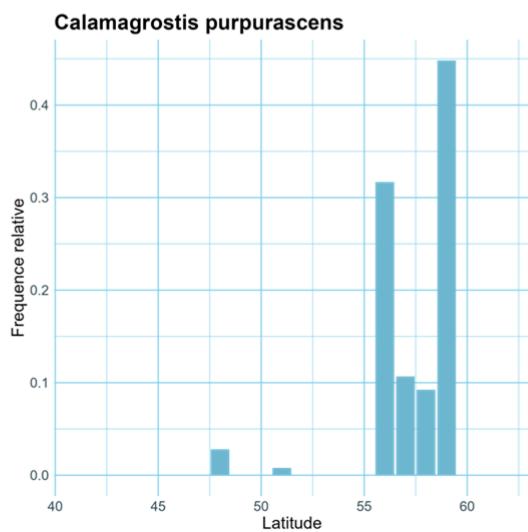
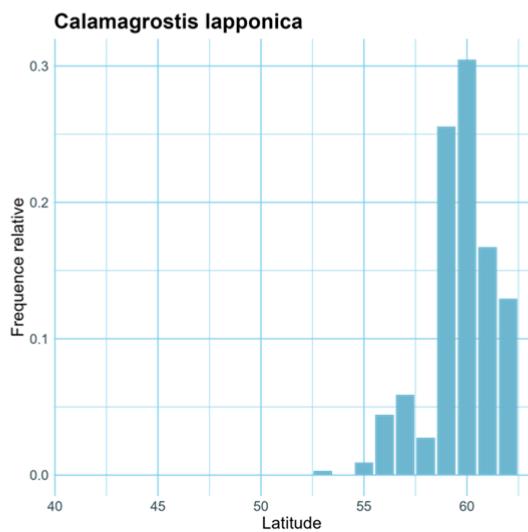
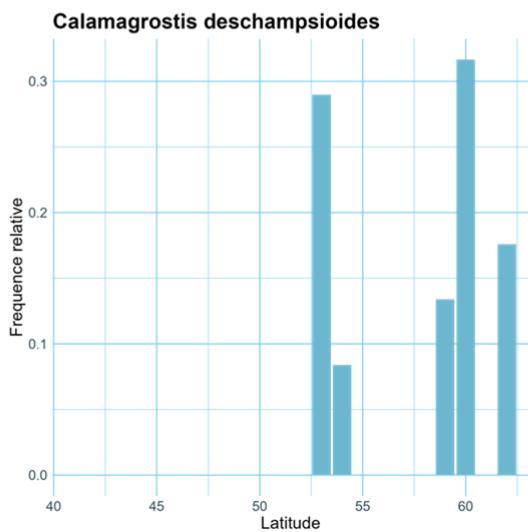
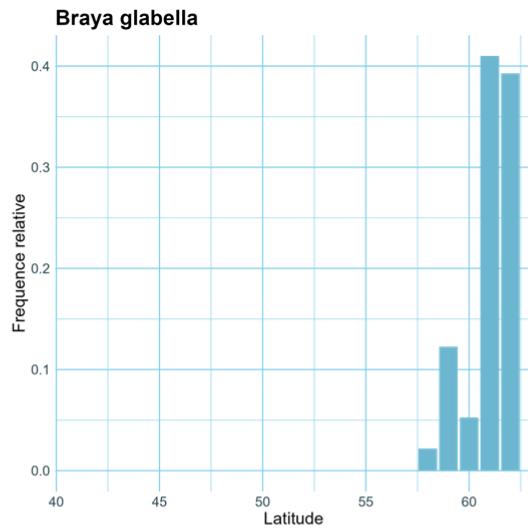
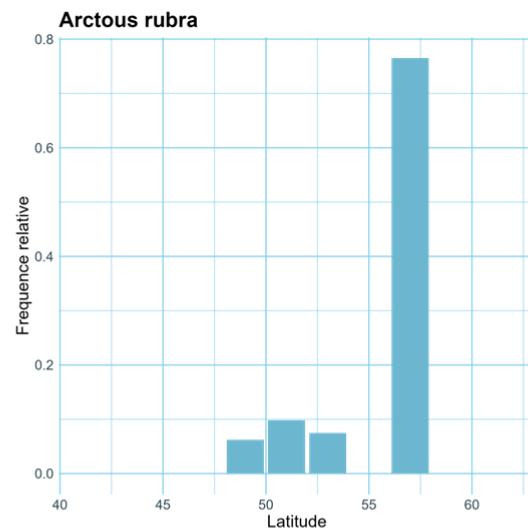
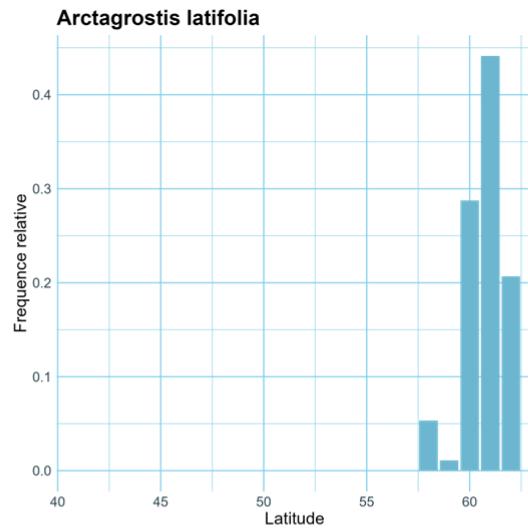


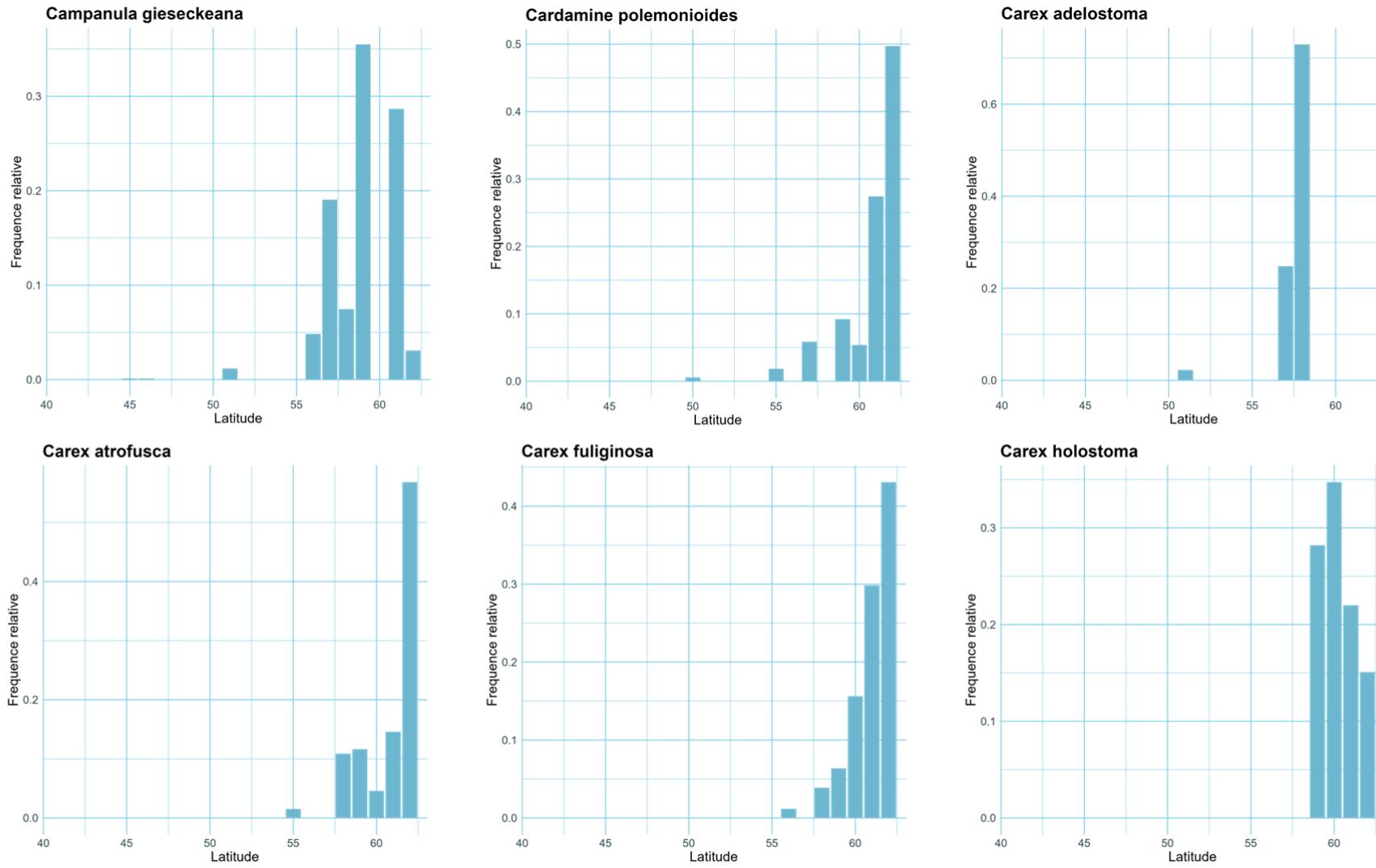


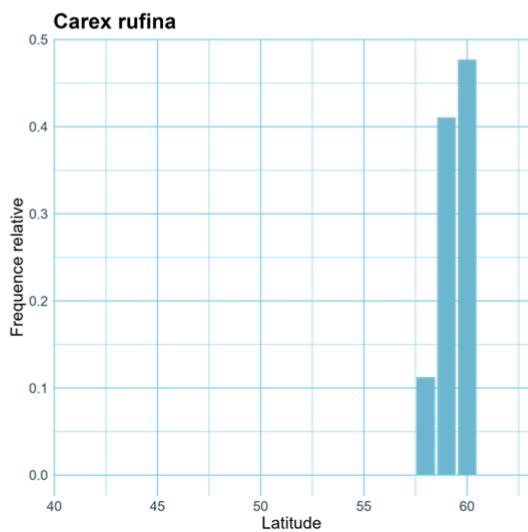
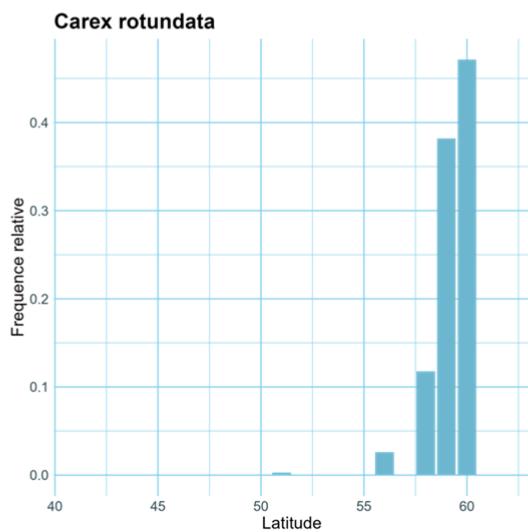
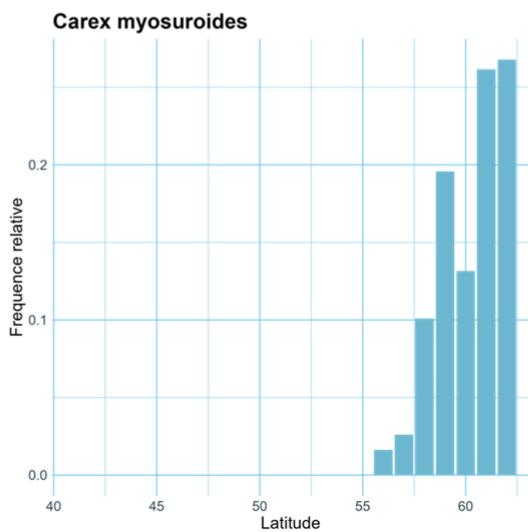
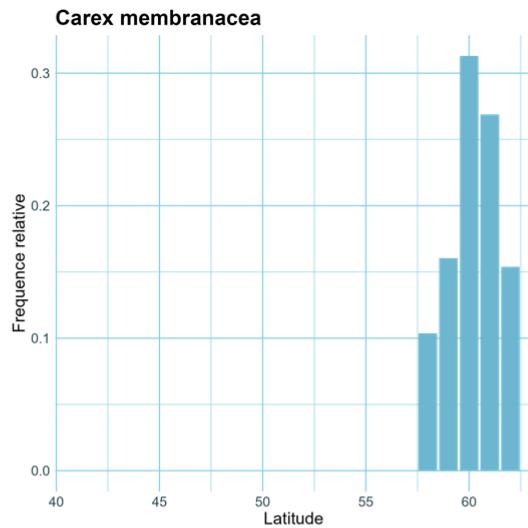
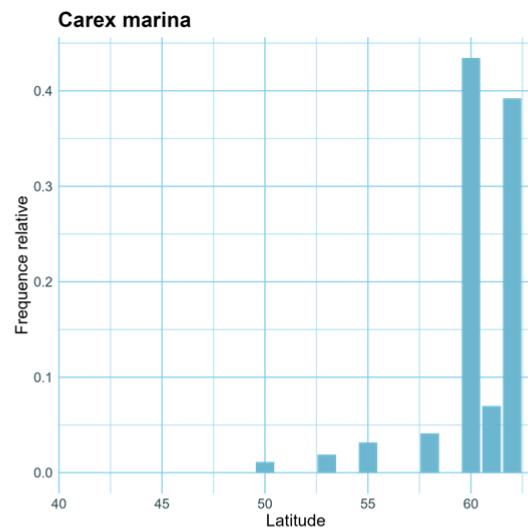
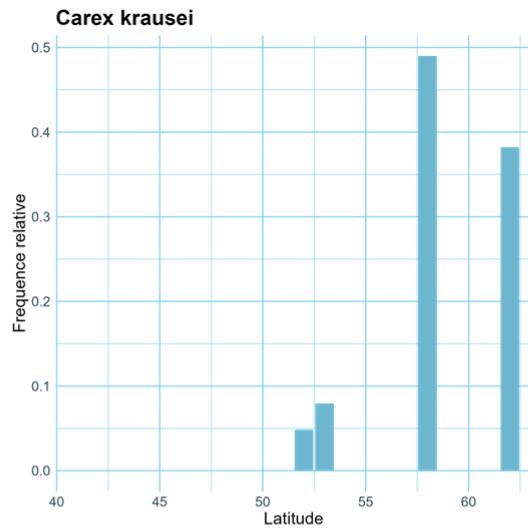


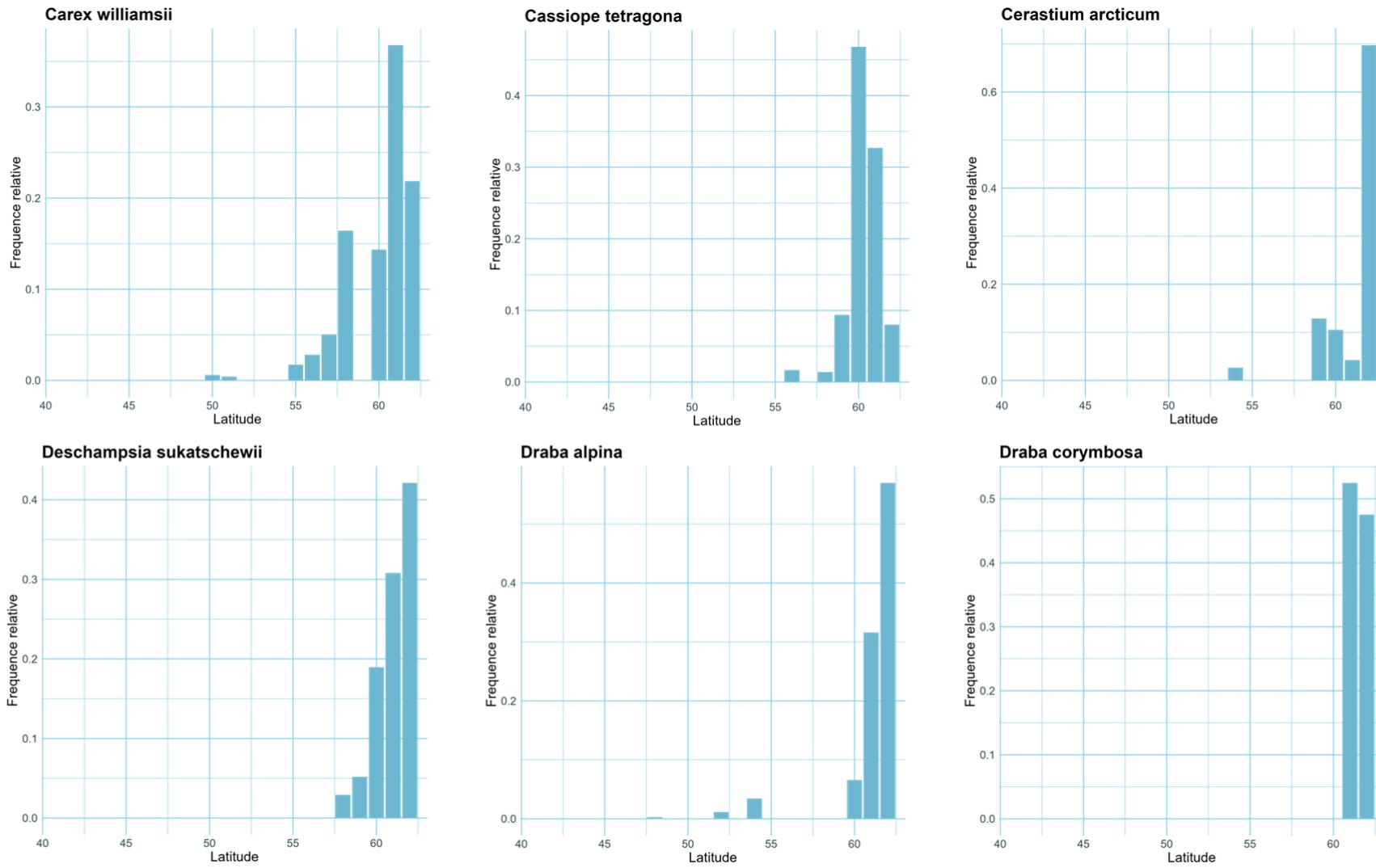
## Arctique

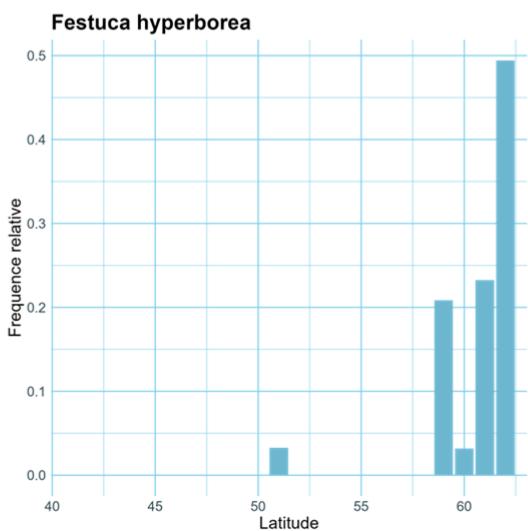
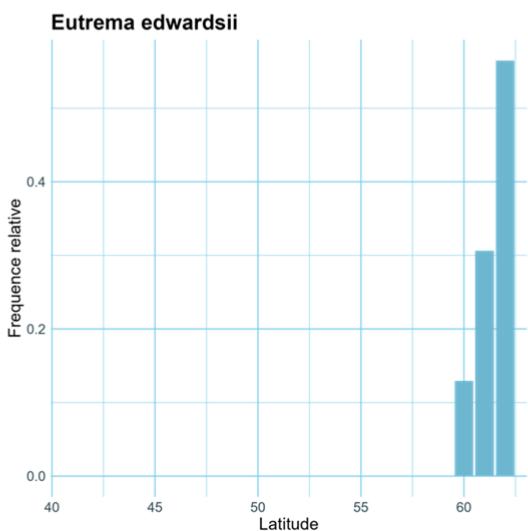
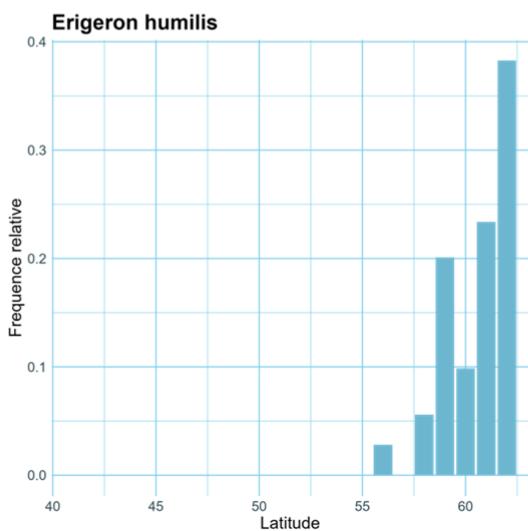
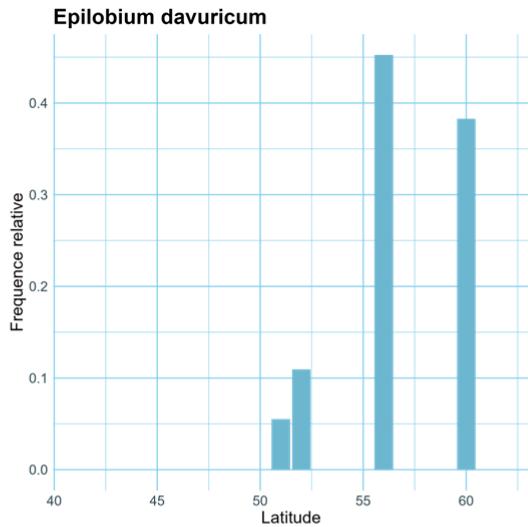
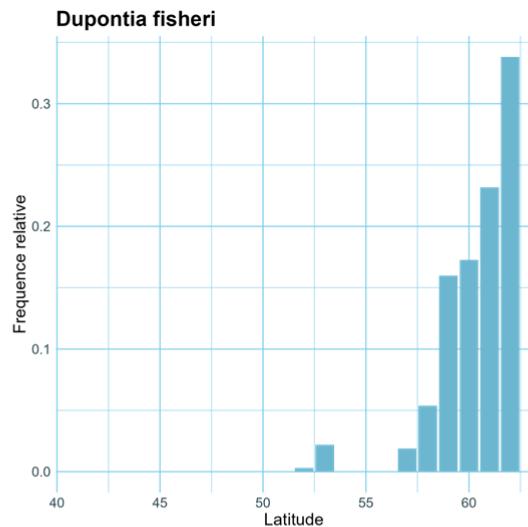
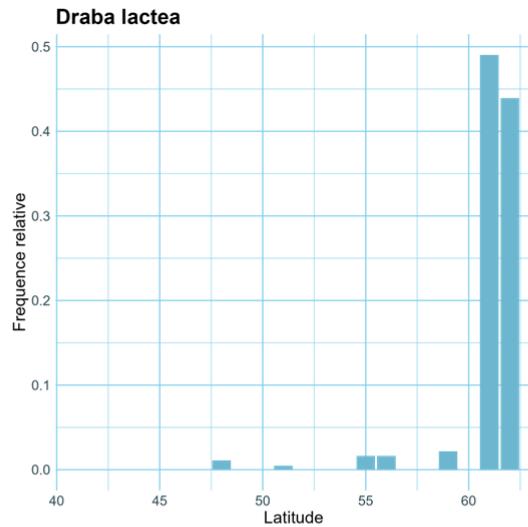


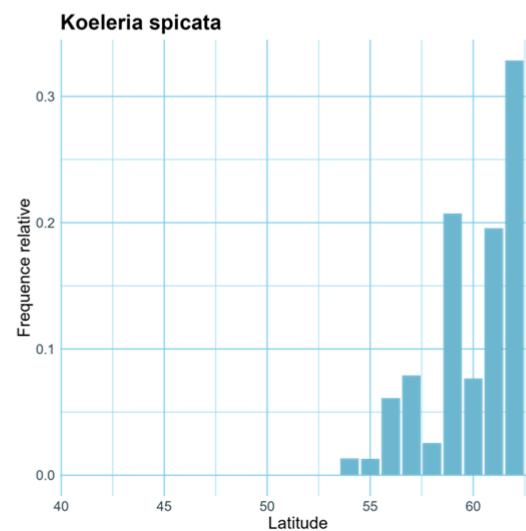
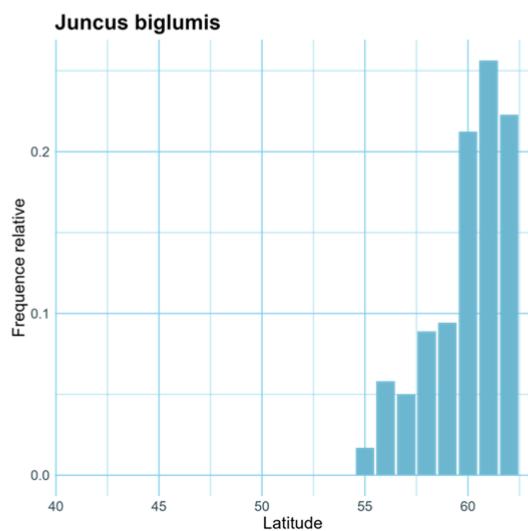
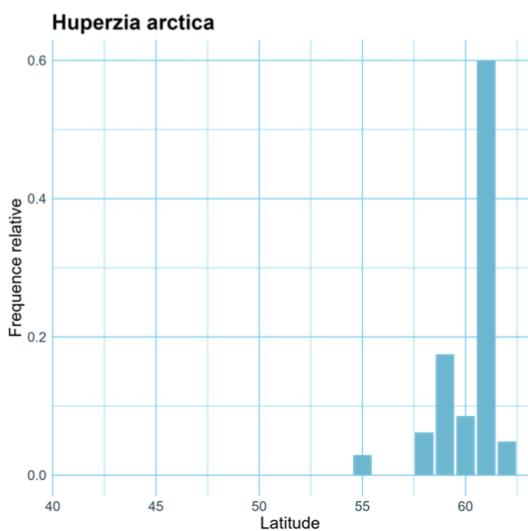
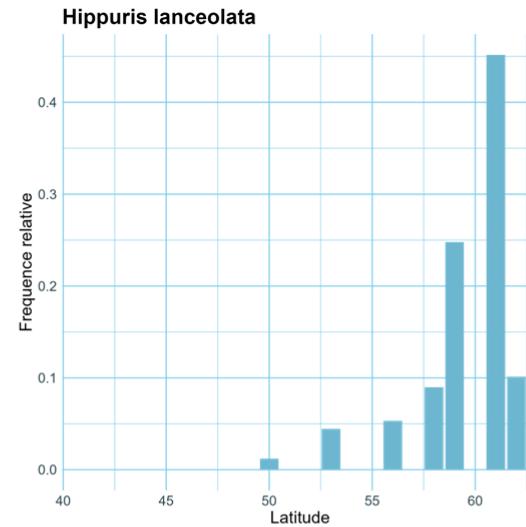
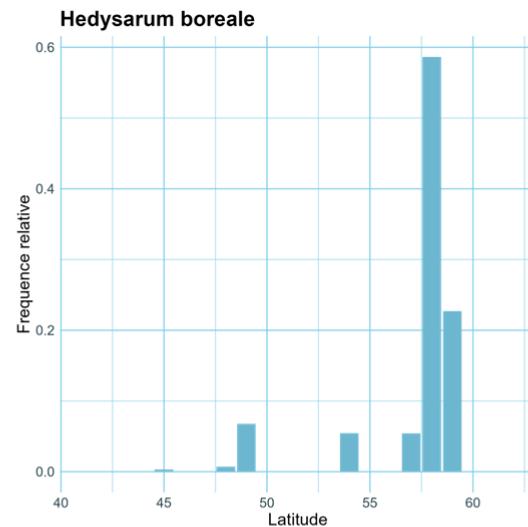
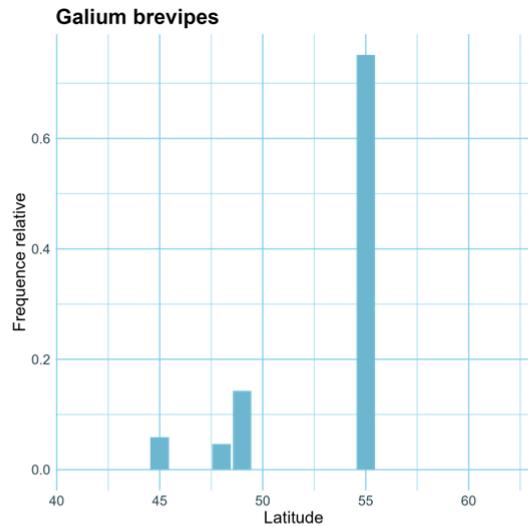


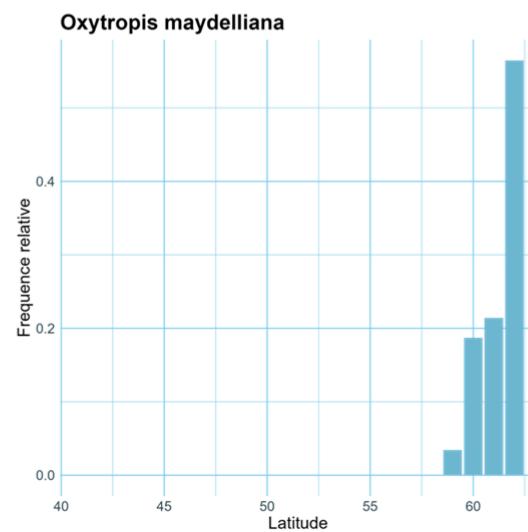
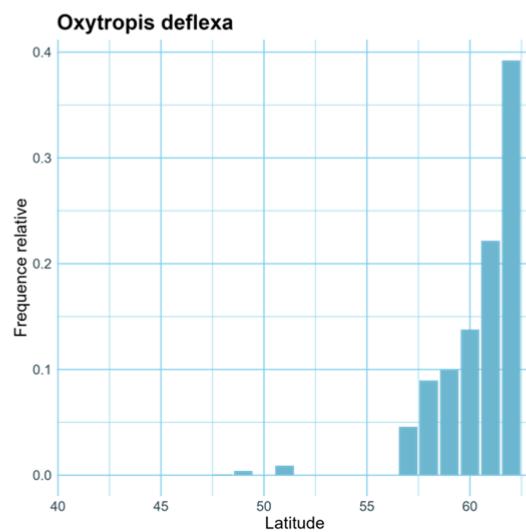
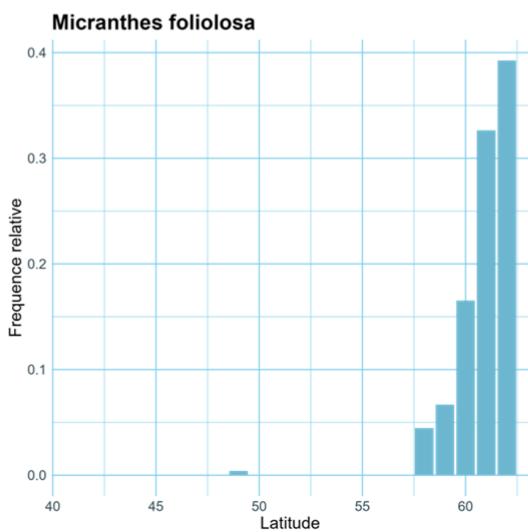
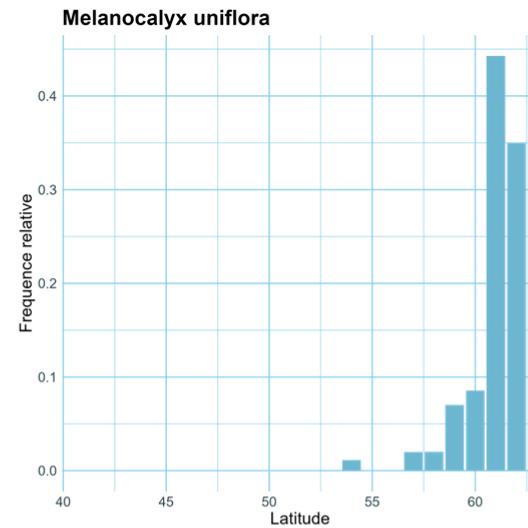
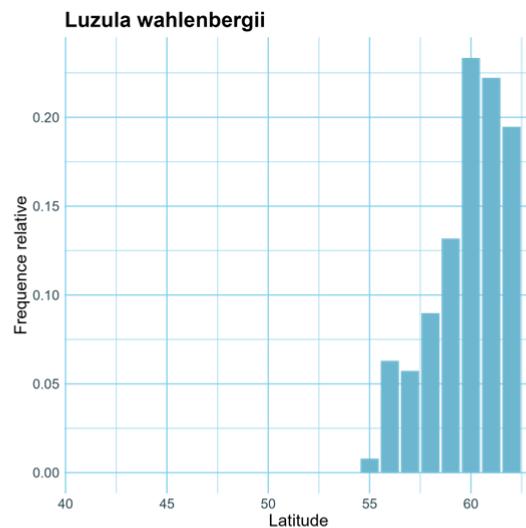
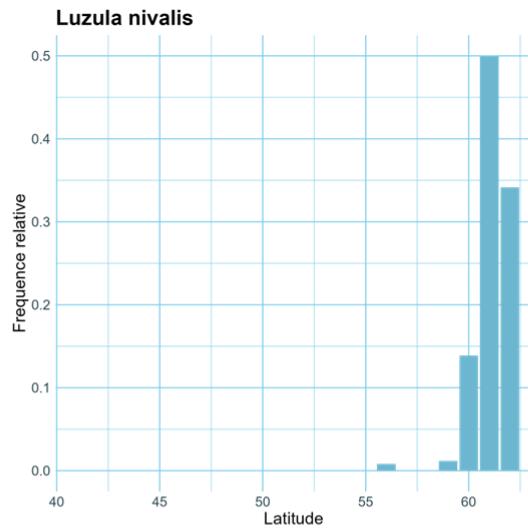


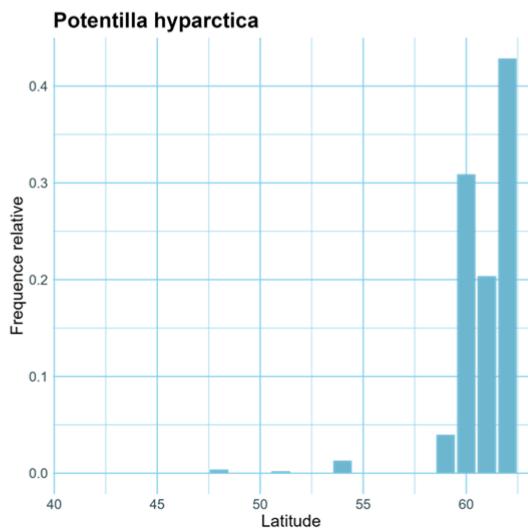
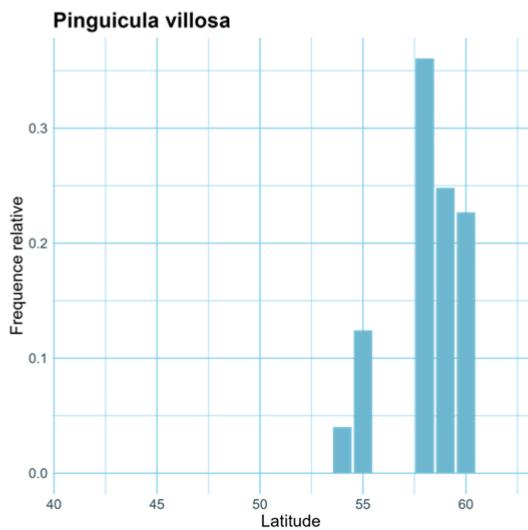
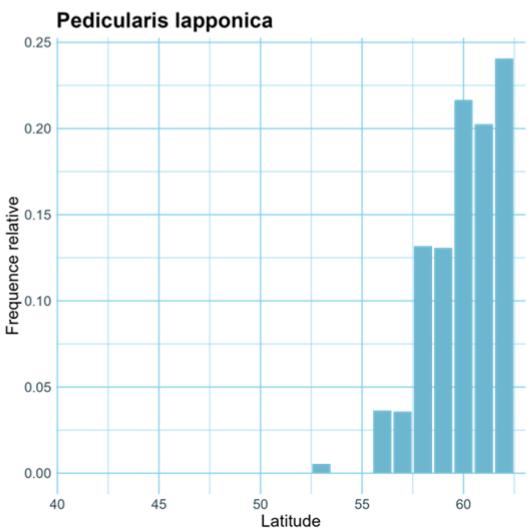
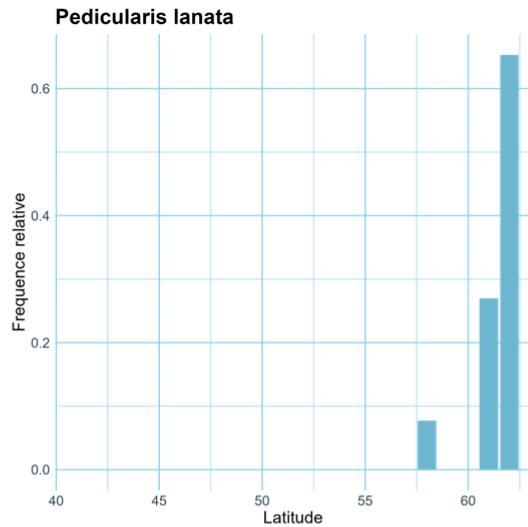
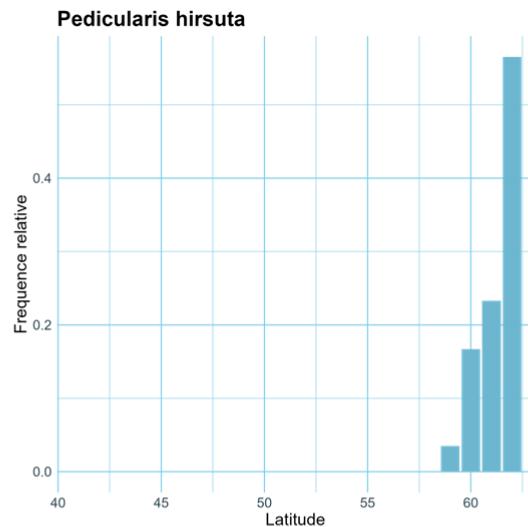
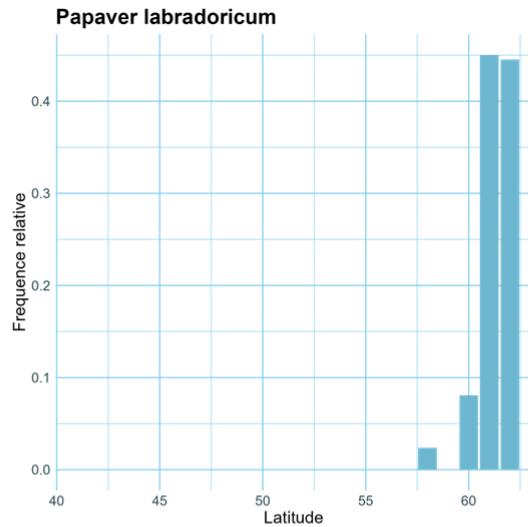


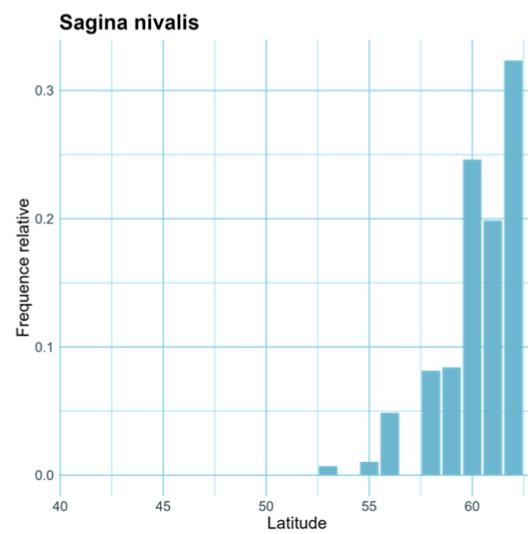
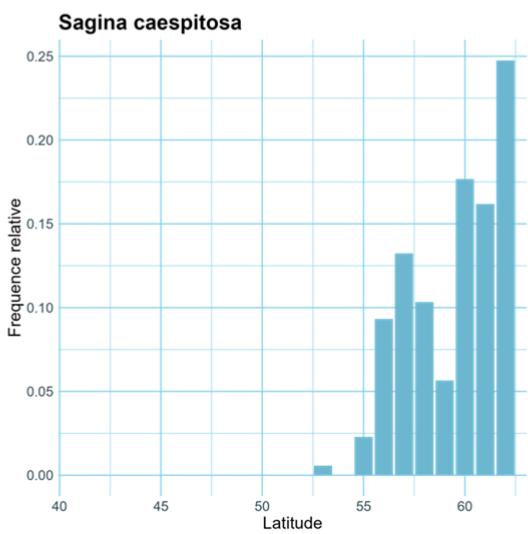
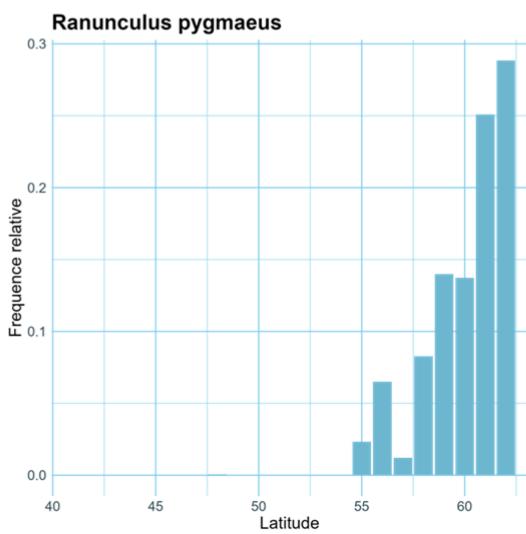
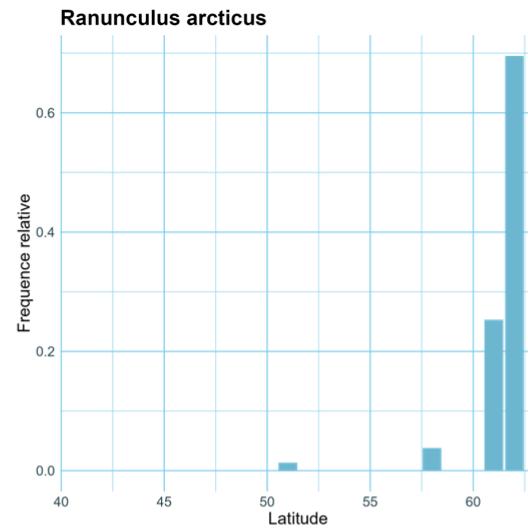
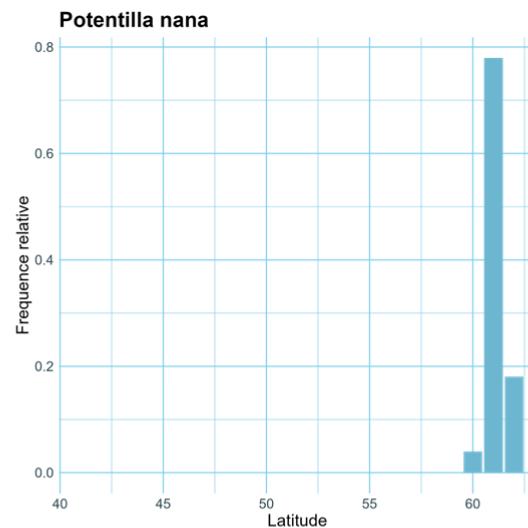
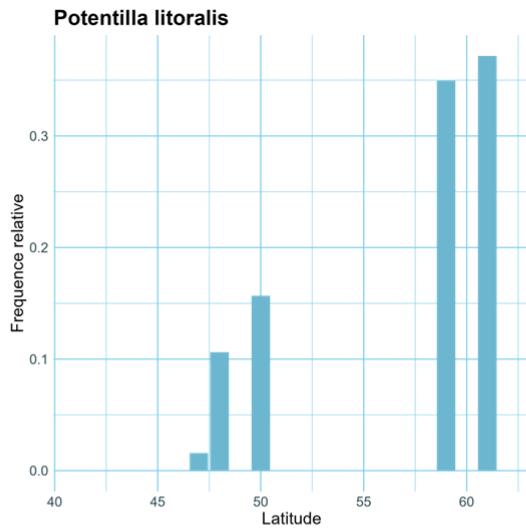


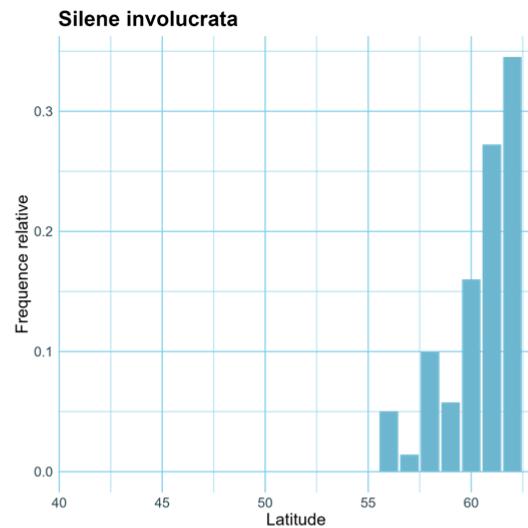
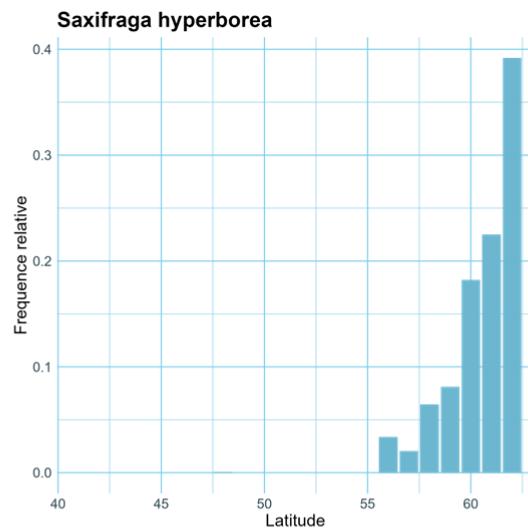
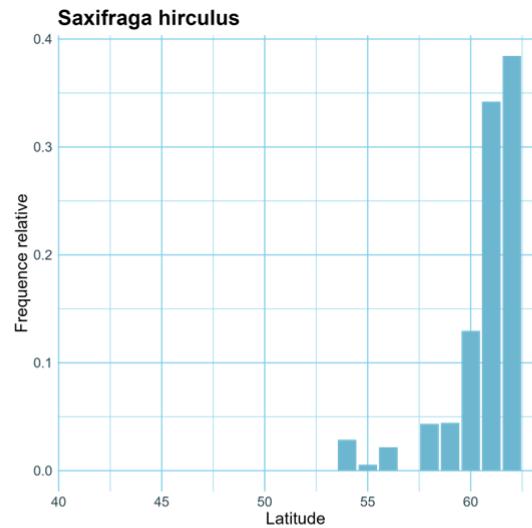














## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbott, R. J., & Brochmann, C. (2003). History and evolution of the arctic flora: In the footsteps of Eric Hultén. *Molecular Ecology*, 12(2), 299–313. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01731.x>
- Adler, P. B., & Lauenroth, W. K. (2003). The power of time: Spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6(8), 749–756. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00497.x>
- Adler, P. B., White, E. P., Lauenroth, W. K., Kaufman, D. M., Rassweiler, A., & Rusak, J. A. (2005). Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology*, 86(8), 2032–2039. <https://doi.org/10.1890/05-0067>
- Ali, 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., Gaboriau, D., Lesven, J., Girardin, M., Remy, C., Arseneault, D., de Lafontaine, G., Danneyrolles, V., Asselin, H., Gennaretti, F., Boucher, E., Grondin, P., Garneau, M., Magnan, G., Bianca, F., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2025). *Drying spring accelerates transitions toward pyrogenic vegetation in eastern boreal North America*. Preprints. <https://doi.org/10.22541/au.173868023.30825689/v1>
- Arseneault, D., & Payette, S. (1997). Reconstruction of Millennial Forest Dynamics from Tree Remains in a Subarctic Tree Line Peatland. *Ecology*, 78(6), 1873–1883. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1873:ROMFDF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1873:ROMFDF]2.0.CO;2)

Asselin, H., & Payette, S. (2005). Late Holocene opening of the forest tundra landscape in northern Québec, Canada: Late Holocene opening of the forest tundra. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), 307–313. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00157.x>

Baltzer, J. L., Day, N. J., Walker, X. J., Greene, D., Mack, M. C., Alexander, H. D., Arseneault, D., Barnes, J., Bergeron, Y., Boucher, Y., Bourgeau-Chavez, L., Brown, C. D., Carrière, S., Howard, B. K., Gauthier, S., Parisien, M.-A., Reid, K. A., Rogers, B. M., Roland, C., ... Johnstone, J. F. (2021). Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(45), e2024872118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024872118>

Birks, H. H. (2008). The Late-Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology & Diversity*, 1(2), 135–146. <https://doi.org/10.1080/17550870802328652>

Blois, J. L., Zarnetske, P. L., Fitzpatrick, M. C., & Finnegan, S. (2013). Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science*, 341(6145), 499–504. <https://doi.org/10.1126/science.1237184>

Boillard, S et de Lafontaine, G (2025). Origine des landes sommitales des monts Uapishka et Severson. [Rapport de recherche]. Université du Québec à Rimouski.

Boulanger, Y., Arseneault, D., Béliele, A. C., Bergeron, Y., Boucher, J., Boucher, Y., Danneyrolles, V., Erni, S., Gachon, P., Girardin, M. P., Grant, E., Grondin, P., Jetté, J.-P., Labadie, G., Leblond, M., Leduc, A., Puigdevall, J. P., St-Laurent, M.-H., Tremblay, J. A., & Waldron, K. (2025). The 2023 wildfire season in Québec: An overview of extreme conditions, impacts, lessons learned, and considerations for the future. *Canadian Journal of Forest Research*, 55, 1–21. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2023-0298>

Brochmann, C., Gabrielsen, T. M., Nordal, I., Landvik, J. Y., & Elven, R. (2003). Glacial Survival or tabula rasa? The History of North Atlantic Biota Revisited. *Taxon*, 52(3), 417. <https://doi.org/10.2307/3647444>

Brouillet, L., F. Coursol, S.J. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle & P. Desmet. 2010+. VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada. <http://data.canadensys.net/vascan/>

Burrell, A. L., Sun, Q., Baxter, R., Kukavskaya, E. A., Zhila, S., Shestakova, T., Rogers, B. M., Kaduk, J., & Barrett, K. (2022). Climate change, fire return intervals and the growing risk of permanent forest loss in boreal Eurasia. *Science of The Total Environment*, 831, 154885. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154885>

Bussières, B., Payette, S., & Filion, L. (1996). Déboisement et entourbement des hauts sommets de Charlevoix à l'Holocène supérieur: Origine des étages alpin et subalpin. *Géographie Physique et Quaternaire*, 50(3), 258–269. <https://doi.org/10.7202/033099ar>

Callaghan, T. V., Björn, L. O., Chernov, Y., Chapin, T., Christensen, T. R., Huntley, B., Ims, R. A., Johansson, M., Jolly, D., Jonasson, S., Matveyeva, N., Panikov, N., Oechel, W., Shaver, G., Elster, J., Henttonen, H., Laine, K., Taulavuori, K., Taulavuori, E., & Zöckler, C. (2004). Biodiversity, Distributions and Adaptations of Arctic Species in the Context of Environmental Change. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(7), 404–417. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-33.7.404>

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. *Climate Dynamics*, 16(7), 549–559. <https://doi.org/10.1007/s003820000062>

Chang, C. C., Halpern, C. B., Antos, J. A., Avolio, M. L., Biswas, A., Cook, J. E., Del Moral, R., Fischer, D. G., Holz, A., Pabst, R. J., Swanson, M. E., & Zobel, D. B. (2019). Testing

conceptual models of early plant succession across a disturbance gradient. *Journal of Ecology*, 107(2), 517–530. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13120>

Chao, A., Henderson, P. A., Chiu, C., Moyes, F., Hu, K., Dornelas, M., & Magurran, A. E. (2021). Measuring temporal change in alpha diversity: A framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT.3D standardization. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1926–1940. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13682>

Clarke, C. L., Edwards, M. E., Gielly, L., Ehrlich, D., Hughes, P. D. M., Morozova, L. M., Haflidason, H., Mangerud, J., Svendsen, J. I., & Alsos, I. G. (2019). Persistence of arctic-alpine flora during 24,000 years of environmental change in the Polar Urals. *Scientific Reports*, 9(1), 19613. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55989-9>

Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 199(4335), 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>

Crema, E. R., & Bevan, A. (2021). Inference from large sets of radiocarbon dates: Software and methods. *Radiocarbon*, 63(1), 23–39. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.95>

Dalton, A. S., Dulfer, H. E., Margold, M., Heyman, J., Clague, J. J., Froese, D. G., Gauthier, M. S., Hughes, A. L. C., Jennings, C. E., Norris, S. L., & Stoker, B. J. (2023). Deglaciation of the north American ice sheet complex in calendar years based on a comprehensive database of chronological data: NADI-1. *Quaternary Science Reviews*, 321, 108345. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108345>

Dalton, A. S., Margold, M., Stokes, C. R., Tarasov, L., Dyke, A. S., Adams, R. S., Allard, S., Arends, H. E., Atkinson, N., Attig, J. W., Barnett, P. J., Barnett, R. L., Batterson, M., Bernatchez, P., Borns, H. W., Breckenridge, A., Briner, J. P., Brouard, E., Campbell, J. E., ... Wright, H. E. (2020). An updated radiocarbon-based ice margin chronology for the last deglaciation of the North American Ice Sheet Complex. *Quaternary Science Reviews*, 234, 106223. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106223>

de Lafontaine, G., & Houle, G. (2007). Species richness along a production gradient: A multivariate approach. *American Journal of Botany*, 94(1), 79–88. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.1.79>

de Lafontaine, G., & Payette, S. (2010). The Origin and Dynamics of Subalpine White Spruce and Balsam Fir Stands in Boreal Eastern North America. *Ecosystems*, 13(6), 932–947. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9366-x>

de Lafontaine, G., & Payette, S. (2011). Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 30(7–8), 867–875. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.01.002>

de Lafontaine, G., & Payette, S. (2012). Long-term fire and forest history of subalpine balsam fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*) stands in eastern Canada inferred from soil charcoal analysis. *The Holocene*, 22(2), 191–201. <https://doi.org/10.1177/0959683611414931>

Dial, R. J., Maher, C. T., Hewitt, R. E., & Sullivan, P. F. (2022). Sufficient conditions for rapid range expansion of a boreal conifer. *Nature*, 608(7923), 546–551. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05093-2>

Dolnicar, S., Grabler, K., Mazanec, J. A., Woodside, A. G., Crouch, G. I., & Oppermann, M. (1999). *A tale of three cities: Perceptual charting for analyzing destination images* (pp. 39–62). Vienna University of Economics and Business Administration.

Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)

Filion, L., Saint-Laurent, D., Desponts, M., & Payette, S. (1991). The late Holocene record of aeolian and fire activity in northern Québec, Canada. *The Holocene*, 1(3), 201–208. <https://doi.org/10.1177/095968369100100302>

Flannigan, M. D., Amiro, B. D., Logan, K. A., Stocks, B. J., & Wotton, B. M. (2006). Forest Fires and Climate Change in the 21ST Century. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11(4), 847–859. <https://doi.org/10.1007/s11027-005-9020-7>

Frégeau, M., Payette, S., & Grondin, P. (2015). Fire history of the central boreal forest in eastern North America reveals stability since the mid-Holocene. *The Holocene*, 25(12), 1912–1922. <https://doi.org/10.1177/0959683615591361>

Gajewski, K. (2019). Environmental history of the northwestern Québec Treeline. *Quaternary Science Reviews*, 206, 29–43. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.12.025>

Gajewski, K., Garralla, S., & Milot-Roy, V. (1996). Postglacial Vegetation at the Northern Limit of Lichen Woodland in Northwestern Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 50(3), 341–350. <https://doi.org/10.7202/033104ar>

Gajewski, K., Grenier, A., & Payette, S. (2021). Climate, fire and vegetation history at treeline east of Hudson Bay, northern Québec. *Quaternary Science Reviews*, 254, 106794. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106794>

Gajewski, K., Payette, S., & Ritchie, J. C. (1993). Holocene Vegetation History at the Boreal-Forest—Shrub-Tundra Transition in North-Western Quebec. *The Journal of Ecology*, 81(3), 433. <https://doi.org/10.2307/2261522>

Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Gugger, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., Hampe, A., Hu, F. S., Ashcroft, M. B., Bartlein, P. J., Blois, J. L., Carstens, B. C., Davis, E. B., de Lafontaine, G., Edwards, M. E., Fernandez, M., Henne, P. D., Herring, E. M., Holden, Z. A., ... Williams, J. W. (2014). Climate refugia: Joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1), 37–54. <https://doi.org/10.1111/nph.12929>

Gilbert, B., & Levine, J. M. (2017). Ecological drift and the distribution of species diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), 20170507. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0507>

Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2008). Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 35(3), 529–537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01816.x>

Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2009). Origin of the lichen–spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 291–303. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00449.x>

Gouvernement du Québec. 2009. *Plan de conservation, réserve de biodiversité Uapishka*. Québec, Ministère du Développement durable, de l’Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs

Greenwood, S., & Jump, A. S. (2014). Consequences of Treeline Shifts for the Diversity and Function of High Altitude Ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 829–840. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.829>

Harning, D. J., Sacco, S., Anamthawat-Jónsson, K., Ardenghi, N., Thordarson, T., Raberg, J. H., Sepúlveda, J., Geirsdóttir, Á., Shapiro, B., & Miller, G. H. (2023). Delayed postglacial colonization of Betula in Iceland and the circum North Atlantic. *eLife*, 12, RP87749. <https://doi.org/10.7554/eLife.87749.3>

Harris, A., Ickert-Bond, S., & Rodríguez, A. (2018). Long distance dispersal in the assembly of floras: A review of progress and prospects in North America. *Journal of Systematics and Evolution*, 56(5), 430–448. <https://doi.org/10.1111/jse.12422>

Hart, S. A., & Chen, H. Y. H. (2006). Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381–397. <https://doi.org/10.1080/07352680600819286>

Hart, S. J., Henkelman, J., McLoughlin, P. D., Nielsen, S. E., Truchon-Savard, A., & Johnstone, J. F. (2019). Examining forest resilience to changing fire frequency in a fire-prone

region of boreal forest. *Global Change Biology*, 25(3), 869–884.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14550>

Hedberg, K. O. (1992). Taxonomic differentiation in *Saxifraga hirculus* L. (Saxifragaceae)—A circumpolar Arctic-Boreal species of Central Asiatic origin. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 109(3), 377–393.

Higgins, S. I., Nathan, R., & Cain, M. L. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84(8), 1945–1956.  
<https://doi.org/10.1890/01-0616>

Hoadley, R. B. (1990). *Identifying wood: Accurate results with simple tools*. Taunton Press.

Hoffmann, M. H., Von Hagen, K. B., Hörandl, E., Röser, M., & Tkach, N. V. (2010). Sources of the Arctic Flora: Origins of Arctic Species in *Ranunculus* and Related Genera. *International Journal of Plant Sciences*, 171(1), 90–106. <https://doi.org/10.1086/647918>

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.

Hultén, E. (1937). *Outline of the History of Arctic and Boreal Biota During the Quaternary Period: Their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species*. Lehre J Cramer.

Huntley, B. (1996). Late-Quaternary climate and forest history. *The Commonwealth Forestry Review*, 75(1), 6–11.

Huntley, B., & Webb III, T. (1989). Migration: Species' Response to Climatic Variations Caused by Changes in the Earth's Orbit. *Journal of Biogeography*, 16(1), 5.  
<https://doi.org/10.2307/2845307>

Jansen, F., & Dengler, J. (2010). Plant names in vegetation databases - a neglected source of bias: Plant names in vegetation databases. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), 1179–1186. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01209.x>

Jasinski, J. P. P., & Payette, S. (2005). The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Quebec, Canada. *Ecological Monographs*, 75(4), 561–583. <https://doi.org/10.1890/04-1621>

Jennings, S. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: Canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1), 59–74. <https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>

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>

Jordano, P. (2017). What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology*, 105(1), 75–84. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12690>

Kammer, A., Hagedorn, F., Shevchenko, I., Leifeld, J., Guggenberger, G., Goryacheva, T., Rigling, A., & Moiseev, P. (2009). Treeline shifts in the Ural mountains affect soil organic matter dynamics. *Global Change Biology*, 15(6), 1570–1583. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01856.x>

Keppel, G., Gillespie, T. W., Ormerod, P., & Fricker, G. A. (2016). Habitat diversity predicts orchid diversity in the tropical south-west Pacific. *Journal of Biogeography*, 43(12), 2332–2342. <https://doi.org/10.1111/jbi.12805>

Kohn, D. D., & Walsh, D. M. (1994). Plant Species Richness—The Effect of Island Size and Habitat Diversity. *The Journal of Ecology*, 82(2), 367. <https://doi.org/10.2307/2261304>

Körner, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115(4), 445–459. <https://doi.org/10.1007/s004420050540>

Körner, C. (1999). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59538-8>

Körner, C. (2023). Concepts in Alpine Plant Ecology. *Plants*, 12(14), 2666. <https://doi.org/10.3390/plants12142666>

Lavoie, C., & Payette, S. (1996). The Long-Term Stability of the Boreal Forest Limit in Subarctic Québec. *Ecology*, 77(4), 1226–1233. <https://doi.org/10.2307/2265591>

Lomolino, M. V. (2000). Ecology's Most General, Yet Protean Pattern: The Species-Area Relationship. *Journal of Biogeography*, 27(1), 17–26.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Matthews, J. V. (1979). Tertiary and Quarternary environments: Historical background for analysis of the Canadian insect fauna. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 111(S108), 31–86. <https://doi.org/10.4039/entm111108031-1>

Meunier, C., Sirois, L., & Bégin, Y. (2007). Climate and *Picea Mariana* Seed Maturation Relationships: A Multi-Scale Perspective. *Ecological Monographs*, 77(3), 361–376.

Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques. *Bilan des réalisations 2015-2020 en milieu nordique : Plan d'action 2015-2020 du Plan Nord à l'horizon 2035*, 2021, Direction générale de la conservation de la biodiversité, 35 p.

Morneau, C., & Payette, S. (1989). Postfire lichen–spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 67(9), 2770–2782. <https://doi.org/10.1139/b89-357>

- Murray, D. (1995). Causes of arctic plant diversity: Origin and evolution. In *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences* (pp. 21–32). Springer.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Nogales, M., Heleno, R., Traveset, A., & Vargas, P. (2012). Evidence for overlooked mechanisms of long-distance seed dispersal to and between oceanic islands. *New Phytologist*, 194(2), 313–317. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04051.x>
- Ohlson, M., & Tryterud, E. (2000). Interpretation of the charcoal record in forest soils: Forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene*, 10(4), 519–525. <https://doi.org/10.1191/095968300667442551>
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlinn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2024). `_vegan: Community Ecology Package_`. R package version 2.6-6.1, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- Panitsa, M., Tzanoudakis, D., Triantis, K. A., & Sfenthourakis, S. (2006). Patterns of species richness on very small islands: The plants of the Aegean archipelago. *Journal of Biogeography*, 33(7), 1223–1234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01481.x>
- Paquet, Lindy. (2025). Analyse de la distribution spatiale des milieux non boisés dans la forêt boréale de l'est du Canada. [Rapport de recherche]. Université du Québec à Montréal.
- Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565489.006>

Payette, S. (2011). Shifting zonal patterns of the southern boreal forest in eastern Canada associated with changing fire regime during the Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 30(7–8), 867–875. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.01.002>

Payette, S., & Boudreau, F. (1984). Évolution postglaciaire des hauts sommets alpins et subalpins de la Gaspésie. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 21(3), 319–335. <https://doi.org/10.1139/e84-034>

Payette, S., Couillard, P.-L., Frégeau, M., Laflamme, J., & Lavoie, M. (2022). The velocity of postglacial migration of fire-adapted boreal tree species in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(43), e2210496119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2210496119>

Payette, S., Filion, L., & Delwaide, A. (2008). Spatially explicit fire-climate history of the boreal forest-tundra (Eastern Canada) over the last 2000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1501), 2299–2314. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2201>

Payette, S., Fortin, M.-J., & Gamache, I. (2001). The Subarctic Forest–Tundra: The Structure of a Biome in a Changing Climate. *BioScience*, 51(9), 709. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0709:TSFTTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0709:TSFTTS]2.0.CO;2)

Payette, S., & Frégeau, M. (2019). Long-term succession of closed boreal forests at their range limit in eastern North America shows resilience to fire and climate disturbances. *Forest Ecology and Management*, 440, 101–112. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.015>

Payette, S., & Gagnon, R. (1985). Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest–tundra of Québec. *Nature*, 313(6003), 570–572. <https://doi.org/10.1038/313570a0>

Payette, S., & Lavoie, C. (1994). The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes. *Environmental Reviews*, 2(1), 78–90. <https://doi.org/10.1139/a94-004>

Payette, S., & Morneau, C. (1993). Holocene Relict Woodlands at the Eastern Canadian Treeline. *Quaternary Research*, 39(1), 84–89. <https://doi.org/10.1006/qres.1993.1010>

Poisson, F et C. Villeneuve, 2019. Vade-mecum des relevés écologiques terrestres. Ministère de l’Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, direction générale de la conservation de la biodiversité, direction de la connaissance écologique, 24 p.

Pothier Guerra, L., & de Lafontaine, G. (2024). Eco-evolutionary dynamics at the altitudinal limit of a transcontinental boreal conifer. *Evolutionary Ecology*, 38(6), 905–926. <https://doi.org/10.1007/s10682-024-10317-0>

Reimer, P. J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Hajdas, I., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer, B., Manning, S. W., Muscheler, R., ... Talamo, S. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, 62(4), 725–757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>

Remy, C. C., Hély, C., Blarquez, O., Magnan, G., Bergeron, Y., Lavoie, M., & Ali, A. A. (2017). Different regional climatic drivers of Holocene large wildfires in boreal forests of northeastern America. *Environmental Research Letters*, 12(3), 035005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5aff>

Richard, P. J. H., Fréchette, B., Grondin, P., & Lavoie, M. (2020). 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., Larouche, A., & Bouchard, M. A. (1980). Âge de la déglaciation finale et histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Nouveau-Québec. *Géographie Physique et Quaternaire*, 36(1–2), 63–90. <https://doi.org/10.7202/032470ar>

Ricklefs, R. E., & Lovette, I. J. (1999). The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68(6), 1142–1160. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00358.x>

Ricklefs, R. E., & Miller, G. L. (2000). *Ecology*. Macmillan.

Riebesell, J. F. (1982). Arctic-Alpine Plants on Mountaintops: Agreement with Island Biogeography Theory. *The American Naturalist*, 119(5), 657–674. <https://doi.org/10.1086/283941>

Ritchie, J. C. (1987). *Postglacial vegetation of Canada*. Cambridge University Press.

Ritchie, J. C., & MacDonald, G. M. (1986). The Patterns of Post-Glacial Spread of White Spruce. *Journal of Biogeography*, 13(6), 527. <https://doi.org/10.2307/2844816>

Saucier, J.-P., Gosselin, J., Morneau, C., & Grondin, P. (2011). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue Forestière Française*, 62, 428–438.

Savard, J., & Payette, S. (2013). Origin and plant species diversity of high-altitude tundra summits across the boreal forest zone in eastern Canada. *Écoscience*, 20(3), 283–295. <https://doi.org/10.2980/20-3-3581>

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>

Schoch, C. L., Ciufo, S., Domrachev, M., Hotton, C. L., Kannan, S., Khovanskaya, R., Leipe, D., McVeigh, R., O'Neill, K., Robbertse, B., Sharma, S., Soussov, V., Sullivan, J. P., Sun, L., Turner, S., & Karsch-Mizrachi, I. (2020). NCBI Taxonomy: A comprehensive update on curation, resources and tools. *Database*, 2020, baaa062. <https://doi.org/10.1093/database/baaa062>

Siqueira, T., Saito, V. S., Bini, L. M., Melo, A. S., Petsch, D. K., Landeiro, V. L., Tolonen, K. T., Jyrkäkallio-Mikkola, J., Soininen, J., & Heino, J. (2020). Community size can affect

the signals of ecological drift and niche selection on biodiversity. *Ecology*, 101(6), e03014. <https://doi.org/10.1002/ecy.3014>

Sirois, L., Bégin, Y., & Parent, J. (1999). Female gametophyte and embryo development of black spruce along a shore-hinterland climatic gradient of a recently created reservoir, northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 77(1), 61–69. <https://doi.org/10.1139/b98-198>

Sirois, L., & Payette, S. (1991). Reduced Postfire Tree Regeneration Along A Boreal Forest-Forest-Tundra Transect in Northern Quebec. *Ecology*, 72(2), 619–627. <https://doi.org/10.2307/2937202>

Song, X., Holt, R. D., Si, X., Christman, M. C., & Ding, P. (2018). When the species–time–area relationship meets island biogeography: Diversity patterns of avian communities over time and space in a subtropical archipelago. *Journal of Biogeography*, 45(3), 664–675. <https://doi.org/10.1111/jbi.13146>

Spear, R. W. (1989). Late-Quaternary History of High-Elevation Vegetation in the White Mountains of New Hampshire. *Ecological Monographs*, 59(2), 125–151. <https://doi.org/10.2307/2937283>

Splawinski, T. B., Cyr, D., Gauthier, S., Jetté, J.-P., & Bergeron, Y. (2019). Analyzing risk of regeneration failure in the managed boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(6), 680–691. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0278>

Thomas, H. J. D., Bjorkman, A. D., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Kattge, J., Diaz, S., Vellend, M., Blok, D., Cornelissen, J. H. C., Forbes, B. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Normand, S., Prevéy, J. S., Rixen, C., Schaeppman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W. K., ... De Vries, F. T. (2020). Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nature Communications*, 11(1), 1351. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15014-4>

Tolmachev, A. (1960). Der Autochthone Grundstock der arktischen Flora und ihre Beziehungen zu den Hochgebirgsfloren Nord und Zentralasiens. *Botanisch Tidskrift*, 55, 269–276.

Tonteri, T. (1994). Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. *Annales Zoologici Fennici*, 31(1), 53–60.

Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173–181. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00156.x>

Veilleux-Nolin, M., & Payette, S. (2012). Influence of recent fire season and severity on black spruce regeneration in spruce–moss forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7), 1316–1327. <https://doi.org/10.1139/x2012-098>

Vellend, M., Brown, C. D., Kharouba, H. M., McCune, J. L., & Myers-Smith, I. H. (2013). Historical ecology: Using unconventional data sources to test for effects of global environmental change. *American Journal of Botany*, 100(7), 1294–1305. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200503>

Wang, Q., Liu, J., Allen, G. A., Ma, Y., Yue, W., Marr, K. L., & Abbott, R. J. (2015). Arctic plant origins and early formation of circumarctic distributions: A case study of the mountain sorrel, *Oxyria digyna*. *New Phytologist*, 209(1), 343–353. <https://doi.org/10.1111/nph.13568>

Webb III, T., & Bartlein, P. J. (1992). Global Changes During the Last 3 Million Years: Climatic Controls and Biotic Responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1), 141–173. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001041>

Weber, W. A. (1965). Plant geography in the southern Rocky Mountains. In *The Quaternary of the United States* (pp. 453–468). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400876525-027>

Wheeler, E. A., & Baas, P. (1998). Wood Identification -A Review. *IAWA Journal*, 19(3), 241–264. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001528>

White, E. P., Ernest, S. K. M., Adler, P. B., Hurlbert, A. H., & Lyons, S. K. (2010). Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 365(1558,), 3633–3643.

Whitehead, D. R., & Jones, C. E. (1969). Small Islands and the Equilibrium Theory of Insular Biogeography. *Evolution*, 23(1), 171–179. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1969.tb03503.x>

Williams, C. J., Mendell, E. K., Murphy, J., Court, W. M., Johnson, A. H., & Richter, S. L. (2008). Paleoenvironmental reconstruction of a Middle Miocene forest from the western Canadian Arctic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261(1–2), 160–176. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.014>

Wilson, J. W. (1959). Notes on Wind and its Effects in Arctic-Alpine Vegetation. *The Journal of Ecology*, 47(2), 415. <https://doi.org/10.2307/2257374>

