DYNAMIQUE HOLOCÈNE DES VERSANTS DE SOMMETS NON BOISÉS EN FORÊT BORÉALE

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© JEANNE LÉGER

JUIN 2026

Composition du jury :

Dominique Arseneault, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Guillaume de Lafontaine, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Martin Lavoie, codirecteur de recherche, Université Laval

Dominique Marguerie, examinateur externe, CNRS - Université de Rennes

Dépôt initial le 27 mars 2026 Dépôt final le 18 juin 2026

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

Dans un premier temps, je tiens à remercier mon équipe de direction, Guillaume de Lafontaine et Martin Lavoie, pour leur confiance, leur disponibilité et leurs précieux conseils tout au long de cette maîtrise. Merci de m'avoir accompagnée avec bienveillance dans ce projet et de m'avoir permis d'évoluer dans un environnement scientifique stimulant et passionné. Je souhaite également remercier chaleureusement Pierre Grondin, collaborateur à la Direction de la recherche forestière du ministère des Ressources naturelles et des Forêts (MRNF), pour son expertise, son implication soutenue et sa contribution essentielle au projet.

Un merci tout particulier à Ariane Langlois, véritable collègue et amie d'exception, autant pour les moments « légendaires » partagés sur le terrain que pour son soutien précieux tout au long de cette aventure. Je tiens aussi à souligner l'apport important de Todor S. Minchev pour son aide sur le terrain, sa contribution aux analyses, ainsi que pour son rôle de mentor. Un grand merci à toutes les personnes ayant contribué aux travaux de terrain : Léa Blanchette, Frédérique Bergeron, Sarah Boilard, Kimberley Auffret, Jodi Kim-Foo et David Voyer. Votre aide et votre enthousiasme ont grandement enrichi cette aventure scientifique et humaine. Je remercie également les personnes ayant contribué au travail en laboratoire : Clémence Dorey (DRF), Olivier Fauchon, Marilou Lepage, Myriam Paquet et Jean-Christophe Pomerleau.

Merci à Guy Boudreau et Michel Denis (1943–2023) pour leur accueil chaleureux, ainsi que pour avoir partagé avec nous leur précieux savoir et leur amour pour les Monts Uapishka (Groulx), ce fut un privilège. Je remercie également Marianne Valcourt (RBMU) pour son soutien logistique et son amitié ainsi que le Conseil des Innus de Pessamit pour leur ouverture et le partage de leurs connaissances sur le Nitassinan.

Enfin, je tiens à exprimer ma reconnaissance envers mon entourage et ma famille (David, Ghislaine, Pauline, Stéphanie, Érik, Roxanne, Geneviève, Julien et Olivier) pour leurs encouragements et leur présence tout au long de ce parcours. Un merci tout spécial à mon copain, Frédéric Venne, pour son aide sur le terrain, mais également pour son soutien inconditionnel depuis toutes ces années. Encore une fois, merci à chacune et chacun d'entre vous, ainsi qu'à toutes les belles rencontres qui ont fait de ce projet une expérience aussi enrichissante qu'inoubliable.

RÉSUMÉ

Les sommets non boisés sont une composante fréquente des paysages de la zone boréale de l'est de l'Amérique du Nord et résultent de l'interaction entre le climat, les régimes de feu et les contraintes du milieu physique. Cette étude vise à préciser l'origine et la trajectoire écologique de landes sommitales en reconstituant l'histoire holocène des feux et les dynamiques forestières le long de gradients d'élévation et de latitude le suivant un transect de près de 400 km, depuis la pessière à mousses jusqu'à la toundra forestière. L'analyse repose sur l'extraction des particules macrofossiles de charbon de bois ($\geq$ 2 mm) enfouies dans les sols des versants de sommets, combinée à l'examen des structures forestières contemporaines. Cette approche permet une reconstruction *in situ* des régimes de feu à l'échelle du peuplement. Au total, 7 versants ont été échantillonnés et 133 fragments de charbon ont été datés au radiocarbone. Les résultats montrent que les sommets non boisés présentent des trajectoires écologiques contrastées. Dans les secteurs de Caniapiscau-Nord, Caniapiscau-Sud et de Fermont, la forte présence de charbons témoigne de cycles répétés de déboisement et de reboisement induits par le feu depuis l'Holocène moyen, suggérant des états ouverts transitoires à l'échelle plurimillénaire. À l'inverse, les sommets au centre du massif des Monts Uapishka se distinguent par une faible occurrence de charbons, compatible avec la persistance d'une toundra alpine vestigiale maintenue par des contraintes climatiques et topographiques ayant limité l'afforestation. Le dénivelé constitue le principal facteur géographique associé aux régimes historiques de feu, surpassant l'effet de la latitude ou de la position le long des versants. Enfin, les inventaires forestiers contemporains révèlent une dynamique d'expansion forestière le long des versants, ce qui suggère que plusieurs milieux ouverts sont engagés dans des trajectoires actives d'afforestation. L'ensemble des résultats soulignent la diversité des trajectoires des sommets non boisés boréaux et l'importance d'intégrer la dimension temporelle holocène pour interpréter leur stabilité et leur évolution future dans un contexte de réchauffement climatique.

Mots clés : déforestation subarctique, feux historiques, landes sommitales, résilience, forêt boréale, feux de forêt, toundra vestigiale, paléoécologie, latitude, dénivelé, étagement, écologie forestière

ABSTRACT

Non-forested peaks are a common feature of landscapes in the boreal zone of eastern North America and result from the interaction between climate, fire regimes, and physical environmental constraints. This study aims to clarify the origin and ecological trajectory of summit heathlands by reconstructing the Holocene history of fires and forest dynamics along elevation and latitude gradients, following a nearly 400 km transect from the spruce–moss forest to the forest tundra. The analysis is based on the extraction of macrofossil charcoal particles (≥ 2 mm) buried in soils along mountain slopes, combined with an examination of contemporary forest structures. This approach allows for an *in situ* reconstruction of fire regimes at the stand scale. A total of seven slopes were sampled and 133 charcoal fragments were radiocarbon dated. The results show that non-forested summits exhibit contrasting ecological trajectories. In the Caniapiscau-North, Caniapiscau-South, and Fermont sectors, the recurrence of charcoal indicates repeated cycles of fire-induced deforestation and reforestation since the mid-Holocene, suggesting transient open states on a multi-millennial scale. In contrast, the summits in the central part of the Uapishka mountains have a low occurrence of charcoal, consistent with the persistence of a vestigial alpine tundra maintained by climatic and topographic constraints that have limited afforestation. Analyses also indicate that topographic relief is the main geographical factor associated with historical fire regimes, surpassing the effect of latitude or position along slope. Finally, contemporary forest inventories reveal an ongoing dynamic of forest expansion along slopes, indicating that several open environments are engaged in active afforestation trajectories. Together, these results highlight the diversity of trajectories of boreal treeless summits and the importance of integrating the Holocene dimension to interpret their stability and future evolution in the context of climate warming.

Keywords: Subarctic deforestation; historical fires; summit heathlands; resilience; boreal forest; wildfires; relict tundra; paleoecology; latitude; elevational gradient; altitudinal zonation; forest ecology

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS viii

RÉSUMÉ xi

ABSTRACT xiii

TABLE DES MATIÈRES xv

LISTE DES TABLEAUX xvii

LISTE DES FIGURES xviii

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES xxi

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

CHAPITRE 1 : Dynamique holocène de versants de sommets non boisés de la forêt boréale 8

1.1 RESUME 8

1.2 INTRODUCTION 9

1.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES 13

1.3.1 Aire d'étude 13
1.3.2 Méthode d'échantillonnage 15
1.3.3 Méthodes en laboratoire 16
1.3.4 Analyses statistiques 18

1.4 RÉSULTATS 21

1.4.1 Dynamique de feux historique 21
1.4.2 Effet du dénivelé sur les régimes de feux 31
1.4.3 Dynamique forestière contemporaine 34

1.5 DISCUSSION 40

1.5.1 Dynamique cyclique de déboisement-reboisement à l'origine de landes sommitales 41
1.5.2 Origine vestigiale de la toundra alpine aux Monts Uapishka 43

1.5.3 Rôle déterminant de la topographie....44
1.5.4 Expansion démographique contemporaine le long des versants....46
1.5.5 Implications et perspectives....47

CONCLUSION GÉNÉRALE....50

ANNEXE....54

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES....60

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Datations au radiocarbone de 133 particules de charbon de bois extraites des sols de trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) sur sept sites d'études répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]). 24

Tableau 2. Estimations asymptotiques du nombre d'événements de feu pour chacun des sept sites étudiés, dérivées des courbes d'accumulation du nombre de feux en fonction du nombre de dates radiocarbone.....29

Tableau 3. Statistiques descriptives des feux agrégées par secteur et par étage. Les différentes lettres indiquent les différences statistiquement significatives entre les secteurs selon les tests HSD de Tukey.....31

Tableau 4. ANOVA du modèle linéaire réduit final pour chaque statistique descriptive du régime de feux. 34

Tableau 5. Paramètres, variance expliquée, et valeurs *P* des modèles linéaires des fonctions de puissance décrivant la structure diamétrale des peuplements. 38

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Toposéquence typique du cœur du massif des Monts Uapishka, où les bas de pente sont occupés par des pessières blanches ouvertes, tandis que les sommets sont dominés par des landes. 7

Figure 2 : Localisation des sites d'étude le long d'un gradient latitudinal dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord.. 14

Figure 3. Vue d'ensemble du dispositif de recherche structuré en trois niveaux spatiaux 16

Figure 4. Anthracomasse (a) et composition du spectre anthracologique (b). 22

Figure 5. Histoire locale des feux pour trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente). 27

Figure 6. Courbes d'accumulation asymptotique du nombre d'événements de feu détectés en fonction du nombre de particules de charbon datées au radiocarbone (a) et courbes d'estimation par noyau (CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone (b). 28

Figure 7. Statistiques descriptives des régimes de feux: Nombre de feux (a), durée du registre de feux (b) et fréquence des feux (c). 30

Figure 8. Statistiques descriptives des régimes de feux en fonction du dénivelé. Nombre de feux (a), durée du registre de feux (b) et fréquence des feux (c). 33

Figure 9. Abondance relative des espèces arborescentes dans les placettes établies en bas de pente. 35

Figure 10. Structure diamétrale des peuplements aux trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) 37

Figure 11. Comparaison des paramètres des modèles linéaires de fonctions de puissance décrivant la structure diamétrale des peuplements selon trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente). Comparaison des pentes (a) et des ordonnées à l'origine (b). Modèles linéaires composites des structures diamétrales basés sur les valeurs moyennes des paramètres par étage (c) 39

Figure 12 : Photos des placettes étudiées à chacun des étages (sommet, mi-pente, bas de pente) et secteurs (Caniapiscau-Nord, Caniapiscau-Sud, Fermont 1, Fermont 2, Monts Uapishka 1, Monts Uapishka 2, Monts Uapishka 3). Les secteurs sont positionnés du nord vers le sud (de haut en bas). 56

Figure 13 : a) Extraction d'un échantillon de sol minéral le long du périmètre de la placette, b) récolte d'échantillons de sol correspondant approximativement à une placette (n = 20), c) immersion des échantillons dans une solution de NaOH (1 %) au laboratoire, d) tamisage des sols à l'aide de mailles de 4 et 2 mm.....57

Figure 14 : Une partie de l'équipe de recherche devant l'abri-refuge de la station Uapishka située au cœur du massif des Monts-Uapishka (juillet 2022). De gauche à droite : Jeanne Léger, Pierre Grondin, Guillaume de Lafontaine et Frédérique Bergeron.....58

Figure 15: L'équipe *tout-terrain* (Jeanne Léger et Ariane Langlois) en action en vue d'une journée de récolte d'échantillons, à plusieurs kilomètres du camp de base situé au cœur du massif des Monts Uapishka (juillet 2022). 59

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AA	Avant aujourd'hui*,* aujourd'hui correspond à l'année calendaire 1950
c.	*Circa*, c.-à-d. environ
EC	Époque contemporaine
i.e.	*Id est*, « c'est-à-dire »
m a.s.l.	*Meter above sea level*, « mètre au-dessus du niveau de la mer »
p. ex.	Par exemple

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte historique et écologique de la forêt boréale

La forêt boréale est le produit d'une longue histoire postglaciaire marquée par la migration des espèces depuis leurs refuges glaciaires, les variations climatiques et les perturbations naturelles. À la suite du retrait des glaces continentales, les essences arborescentes ont progressivement colonisé les territoires nouvellement libérés, formant des paysages forestiers dont la structure et la composition ont changé au cours de l'Holocène. Dans le nord-est de l'Amérique du Nord, cette dynamique a conduit à l'établissement d'une forêt boréale dominée par des conifères (p.ex. épinettes, sapin, mélèze, pins) dont la distribution et la persistance sont étroitement liées aux conditions climatiques et aux régimes de perturbations. Dans cette partie du globe, les incendies forestiers constituent le principal agent structurant des paysages boréaux. Les régimes de feu ont contribué au fil du temps à façonner une mosaïque de forêts fermées, de forêts ouvertes et de milieux non boisés, dont la distribution spatiale résulte de l'interaction complexe entre climat, végétation et topographie (Gagnon et Payette, 1985; Arseneault et Payette, 1992; 1997; Payette et Morneau, 1993). Les patrons d'ouverture observés aujourd'hui dans la forêt boréale s'inscrivent ainsi dans une dynamique héritée de processus écologiques actifs depuis plusieurs millénaires.

Déforestation subarctique

Au cours de l'Holocène moyen (*c*. 8200 à 4200 ans AA), plus précisément lors du dernier optimum climatique (*c.* 7500 à 4000 ans AA), les conditions plus chaudes ont favorisé l'expansion maximale de la forêt vers le Nord (Richard et al., 2020). Si, au Québec, la limite nordique des arbres n'a jamais été significativement plus septentrionale qu'aujourd'hui, les paysages forestiers étaient néanmoins plus continus et plus denses qu'ils ne le sont

actuellement. Cette phase a été suivie, à partir d'environ 4000 ans AA, d'un refroidissement progressif du climat et d'une modification des régimes de feu correspondant au Néoglaciaire.

C'est dans ce contexte que s'inscrit le processus de déforestation subarctique, largement documenté dans le nord du Québec. En effet, de nombreuses études suggèrent que l'ouverture progressive du couvert forestier, observée en toundra forestière et dans la portion nord de la pessière à lichens, amorcée vers 3500 ans AA, résulte de l'interaction entre le refroidissement climatique et une activité accrue des feux (Payette et Gagnon, 1985; Gajewski et al., 1993; 2021; Asselin et Payette, 2005a; Payette et al., 2008). Les conditions plus froides auraient ainsi limité la reproduction sexuée de l'épinette noire (*Picea mariana*), espèce dominante de la forêt boréale nord-américaine, en réduisant la production de graines viables et la réussite de l'établissement après incendie (Sirois et Payette 1991; Timoney et al. 1993; Meunier et al., 2007). Ainsi, la récurrence des feux dans ce contexte aurait entraîné des échecs répétés de régénération forestière, conduisant localement à une ouverture durable du couvert, formant des paysages clairsemés, voire non boisés.

Ce cadre conceptuel est aujourd'hui largement employé pour interpréter les patrons d'ouverture et les gradients de structure forestière observés au Québec subarctique, ainsi que dans plusieurs régions à l'échelle circumboréale (MacDonald et al., 2000; Bjune et al., 2004; Kremenetski et al., 2004). Il met principalement l'accent sur les variations spatiales et temporelles de la couverture forestière au cours de l'Holocène, décrivant une transition progressive entre forêt fermée et forêt ouverte sous l'influence des contraintes climatiques. Selon ce cadre, la déforestation subarctique se traduirait par une fragmentation graduelle du couvert forestier, depuis la pessière à mousses relativement continue vers des formations de plus en plus ouvertes, jusqu'à la toundra forestière. Dans cette dernière, les arbres sont généralement confinés aux bas de pentes plus humides et moins exposés où l'accumulation de neige est généralement plus importante, tandis que les collines et les sommets demeurent largement dégagés (Payette et al., 2001; Asselin et Payette, 2006). Ce patron d'ouverture latitudinal traduirait ainsi une diminution graduelle de la résilience forestière vers le nord, sous l'effet combiné du refroidissement climatique néoglaciaire et des régimes de feu.

Problématique de recherche : continuité ou rupture des processus le long du gradient nord–sud

Si la déforestation subarctique est aujourd'hui bien documentée à la limite nordique des forêts du Québec, les mécanismes responsables de l'ouverture du couvert forestier demeurent moins bien compris plus au sud. Dans les secteurs méridionaux, le climat plus clément permet généralement la régénération des espèces boréales après feu, conférant aux peuplements une résilience apparente plus élevée. Toutefois, d'autres perturbations s'ajoutent au feu, telles que les épidémies d'insectes, les chablis et les activités forestières, pouvant engendrer des perturbations en cascade et, localement, des échecs de régénération menant à des ouvertures persistantes du couvert forestier (Payette et al., 2000; Payette et Delwaide, 2003; Jasinski et Payette, 2005; Girard et al., 2009).

En dehors de ces contextes particuliers, les ouvertures du couvert forestier observées en forêt boréale méridionale se concentrent principalement sur les hauts reliefs (Figure 1) (Pâquet, 2025). Ces ouvertures associées aux sommets et aux versants élevés soulèvent la question de leur origine et de leur trajectoire écologique. Il demeure en effet incertain si ces landes sommitales s'inscrivent dans la continuité du processus de déforestation subarctique à l'échelle du biome, ou si elles résultent plutôt de contraintes environnementales locales propres aux milieux montagnards, ayant limité, dès l'origine, l'établissement et la persistance des espèces arborescentes.

Dans ce contexte, il devient essentiel de déterminer si ces sommets ont déjà été forestiers dans le passé et d'évaluer dans quelle mesure le feu a pu contribuer à leur ouverture. Cette approche implique de replacer les épisodes récents d'ouverture du couvert forestier dans une perspective historique plus longue, intégrant l'ensemble des feux survenus depuis l'afforestation initiale des peuplements. Une telle perspective, visant à mieux comprendre la résilience de la forêt boréale face aux changements climatiques historiques et aux régimes de feu, apparaît d'autant plus nécessaire dans un contexte où les projections climatiques anticipent une augmentation de la fréquence et de l'intensité des périodes de sécheresse, ainsi

qu'une intensification de l'activité des feux dans les écosystèmes boréaux au cours des prochaines décennies (Flannigan et al., 2005; Boulanger et al., 2014; IPCC, 2023).

À ce jour, peu d'études ont intégré simultanément un gradient latitudinal, traduisant un contrôle climatique régional, et un gradient altitudinal, reflétant des contraintes locales liées à la topographie et au microclimat. Cette lacune limite notre capacité à relier les dynamiques observées à la limite nordique des forêts à celles des hauts reliefs de la forêt boréale méridionale, ainsi qu'à comprendre le rôle relatif du feu, du climat et de la topographie dans la genèse, la persistance et l'évolution future des milieux ouverts nordiques dans un contexte de changements environnementaux rapides.

Objectifs et hypothèses de recherche

Dans ce contexte, ce mémoire vise à documenter la dynamique historique, la stabilité et la trajectoire des versants de sommets non boisés de la forêt boréale, depuis la pessière à mousses jusqu'au sud de la toundra forestière dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Afin d'aborder ces questions, nous reconstituons l'histoire plurimillénaire des feux à l'échelle régionale le long d'un gradient latitudinal d'environ 400 km, ainsi qu'à l'échelle locale, le long des versants de sommets aujourd'hui non boisés.

À l'échelle régionale, nous partons de l'hypothèse que plusieurs des sommets actuellement ouverts ont été forestiers par le passé et que leur ouverture s'inscrit dans un contexte holocène marqué par le refroidissement néoglaciaire et les régimes de feu. Sur la base des modèles classiques de déforestation subarctique, nous anticipons que les processus d'ouverture aient pu s'amorcer plus tôt aux latitudes septentrionales, où le refroidissement aurait plus rapidement limité la régénération forestière après feu, tandis que des conditions plus clémentes aux latitudes méridionales auraient permis une persistance forestière plus longue.

À l'échelle locale, nous postulons que les processus d'ouverture et de maintien des milieux sommitaux sont fortement modulés par la topographie. Nous formulons l'hypothèse que les forêts situées en bas de versant ont pu agir, à différentes périodes, comme des refuges

moins affectés par les incendies, alors que l'activité des feux aurait été plus soutenue sur les sommets et les positions convexes exposées, contribuant à leur ouverture progressive. Cette approche permet d'évaluer le rôle combiné du feu et des contraintes topographiques dans la différenciation des trajectoires écologiques le long des versants.

Finalement, afin d'évaluer la stabilité des landes sommitales et leur trajectoire contemporaine, nous caractérisons l'âge minimal, la structure et la dynamique démographique des peuplements forestiers adjacents aux sommets non boisés, ainsi que les patrons de régénération observés le long des versants. Nous examinons dans quelle mesure ces milieux ouverts correspondent à des états persistants hérités de processus anciens, ou s'ils présentent des signes de recolonisation forestière, traduisant des conditions environnementales actuellement plus favorables à l'établissement des arbres.

Considérations méthodologiques et approche conceptuelle

Pour répondre aux objectifs de ce mémoire, l'approche repose principalement sur l'analyse des particules macrofossiles de charbon de bois enfouies dans les sols, un indicateur reconnu pour permettre d'inférer l'histoire des feux à l'échelle locale (Ohlson et Tryterud, 2000; Asselin et Payette, 2005b; de Lafontaine et Asselin, 2011). Contrairement aux indicateurs intégrant un signal régional, tels que les grains de pollen ou les particules de charbon extraites des sédiments lacustres, les macrocharbons de grande taille (≥ 2 mm) issus des sols reflètent des événements de feu survenu *in situ*. Ils constituent ainsi un outil privilégié pour documenter l'histoire locale des incendies et analyser la variabilité spatiale fine des régimes de feu. Cette approche est donc particulièrement propice à l'étude des sommets non boisés et des forêts adjacentes, où l'activité de feu peut varier sur de courtes distances en fonction de la topographie et des conditions microclimatiques.

L'intégration d'un gradient latitudinal dans notre dispositif de recherche permet d'évaluer le contrôle climatique régional sur la dynamique des paysages forestiers, notamment à travers les changements de température. En parallèle, l'analyse de l'étagement le long des versants de chaque sommet étudié permet de tester les contraintes climatiques

locales liées au microclimat, à l'exposition, à l'enneigement et à la propagation des incendies en contexte montagnard (Holtmeier et Broll, 2005; Savard et Payette, 2013). En altitude, l'effet combiné des vents hivernaux, du refroidissement éolien, de la dessiccation, des températures froides et d'un couvert nival réduit constitue un facteur majeur limitant l'expansion des arbres dans l'étage alpin (Boudreau, 1981; Payette et al., 1996; Ozenda, 2002; Renard et al., 2016). Ces gradients, bien que liés entre eux, opèrent à des échelles distinctes et influencent différemment la résilience forestière et les trajectoires de colonisation. Dans cette optique, le recours au dénivelé, plutôt qu'à l'altitude absolue, vise à mieux saisir l'effet du relief en tant que contrainte écologique relative. Le dénivelé permet de caractériser l'ampleur du relief par rapport à son environnement immédiat et d'intégrer les facteurs environnementaux qui conditionnent les plus hauts reliefs.

L'articulation conjointe des gradients de latitude, de l'étagement et du dénivelé s'inscrit ainsi dans une démarche multi-échelles visant à évaluer le rôle relatif du feu, du climat et de la topographie dans l'ouverture et la persistance des milieux ouverts nordiques. Cette approche permet de proposer une interprétation intégrée des trajectoires forestières holocènes et contemporaines, depuis les forêts adjacentes jusqu'aux sommets aujourd'hui ouverts, et de mieux comprendre les mécanismes contrôlant la résilience forestière dans les paysages boréaux.



Figure 1 : Toposéquence typique du cœur du massif des Monts Uapishka, où les bas de pente sont occupés par des pessières blanches ouvertes, tandis que les sommets sont dominés par des landes.

CHAPITRE 1
DYNAMIQUE HOLOCÈNE DE VERSANTS DE SOMMETS NON BOISÉS DE LA FORÊT BORÉALE

1.1 RESUME

Les sommets non boisés sont une composante fréquente des paysages de la zone boréale de l'est de l'Amérique du Nord et résultent de l'interaction entre le climat, les régimes de feu et les contraintes du milieu physique. Cette étude vise à préciser l'origine et la trajectoire écologique de landes sommitales en reconstituant l'histoire holocène des feux et les dynamiques forestières le long de gradients d'élévation et de latitude suivant un transect de près de 400 km, depuis la pessière à mousses jusqu'à la toundra forestière. L'analyse repose sur l'extraction des particules macrofossiles de charbon de bois (≥ 2 mm) enfouies dans les sols des versants de sommets, combinée à l'examen des structures forestières contemporaines. Cette approche permet une reconstruction *in situ* des régimes de feu à l'échelle du peuplement. Au total, 7 versants ont été échantillonnés et 133 fragments de charbon ont été datés au radiocarbone. Les résultats montrent que les sommets non boisés présentent des trajectoires écologiques contrastées. Dans les secteurs de Caniapiscau-Nord, Caniapiscau-Sud et de Fermont, la forte présence de charbons témoigne de cycles répétés de déboisement et de reboisement induits par le feu depuis l'Holocène moyen, suggérant des états ouverts transitoires à l'échelle plurimillénaire. À l'inverse, les sommets au centre du massif des Monts Uapishka se distinguent par une faible occurrence de charbons, compatible avec la persistance d'une toundra alpine vestigiale maintenue par des contraintes climatiques et topographiques ayant limité l'afforestation. Le dénivelé constitue le principal facteur géographique associé aux régimes historiques de feu, surpassant l'effet de la latitude ou de la position le long des versants. Enfin, les inventaires forestiers contemporains révèlent une dynamique d'expansion forestière le long des versants, ce qui suggère que plusieurs milieux ouverts sont engagés dans des trajectoires actives d'afforestation. L'ensemble des résultats soulignent la diversité des trajectoires des sommets non boisés boréaux et l'importance d'intégrer la dimension temporelle holocène pour interpréter leur stabilité et leur évolution future dans un contexte de réchauffement climatique.

Mots clés : déforestation subarctique, feux historiques, landes sommitales, résilience, forêt boréale, feux de forêt, toundra vestigiale, paléoécologie, latitude, dénivelé, étagement, écologie forestière

1.2 INTRODUCTION

L'organisation spatiale des écosystèmes terrestres contemporains reflète généralement l'influence du climat et de ses variations au fil du temps. À la suite du retrait progressif des glaces, amorcé à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène, les espèces ont colonisé le territoire, menant ultimement à la formation des écosystèmes caractéristiques des principaux biomes (Huntley et Webb, 1989; Hewitt, 1999; Ritchie, 2004). Les limites actuelles de répartition des espèces reflètent généralement celles de leur enveloppe climatique. La structure et la composition des écosystèmes terrestres se sont également organisées en réponse à l'hétérogénéité environnementale à différentes échelles géographiques, notamment via la topographie et les régimes de perturbations qui génèrent une mosaïque d'habitats à l'échelle régionale et même locale (Rousseau, 1952, 1968; Rowe, 1959; Davis and Shaw, 2001; Wiens and Donoghue, 2004; Williams et al., 2011; Occhietti et al., 2011). Les paysages reflètent ainsi un équilibre complexe entre climat, végétation, topographie et perturbations à des échelles spatiales et temporelles variées. Des altérations majeures dans ces interactions peuvent toutefois compromettre la réponse des espèces et la résilience des écosystèmes, entraînant potentiellement des transitions vers des états alternatifs stables (Scheffer et al., 2001; Beisner et al., 2003; Jasinski et Payette, 2005; de Lafontaine et Payette, 2011). Dans ce contexte, les changements globaux contemporains soulèvent des incertitudes quant à l'avenir des paysages forestiers, puisque les effets combinés du climat, des perturbations et de la réponse des écosystèmes demeurent difficiles à anticiper (Paine et al., 1998; Gauthier et al., 2015). Une compréhension approfondie du rôle du climat, de la topographie et des régimes de perturbation est donc essentielle pour interpréter la résilience des systèmes forestiers et orienter les stratégies de gestion et de conservation dans une perspective d'aménagement durable.

En Amérique du Nord, le feu constitue la principale perturbation naturelle structurant la dynamique et le renouvellement de la forêt boréale (Heinselman, 1981; Johnson, 1992; Payette, 1992). Cette dynamique repose en grande partie sur l'épinette noire (*Picea mariana*), espèce dominante et fondatrice des paysages boréaux, dont la distribution s'étend jusqu'à la

limite des arbres, à l'interface avec la toundra arctique. Bien que d'autres conifères, tels que le pin gris (*Pinus banksiana*), le sapin baumier (*Abies balsamea*) et le mélèze laricin (*Larix laricina*) soient également présents, l'épinette noire domine les assemblages forestiers et sa capacité de régénération après-feu conditionne largement la résilience de la forêt boréale de l'est nord-américain (Zasada et al. 1992; Meunier et al., 2007; Lesven et al., 2024). L'intensification anticipée des perturbations, principalement l'activité des feux, souvent en cascade avec les coupes forestières, les épidémies d'insectes ou les chablis, menace de rompre l'équilibre des écosystèmes (Girard et al., 2008; Hart et al., 2019; Corning et al., 2024). En réduisant la fenêtre des conditions favorables à la germination et en compromettant la maturation des graines, ces perturbations peuvent entraîner des échecs de régénération de l'épinette noire qui laissent entrevoir une perte progressive de résilience à l'échelle du biome (Girard et al., 2009; Côté et al., 2013; Baltzer et al., 2021; Couillard et al., 2021; Reid et al., 2023; Fortin et al., 2026). Pour mieux comprendre les mécanismes à l'origine de cette vulnérabilité potentielle, il est pertinent d'adopter une perspective rétrospective afin d'évaluer le rôle historique des régimes de feu dans le maintien ou le déclin de la résilience des peuplements d'épinette noire et, plus largement, de la forêt boréale à travers les périodes climatiques passées.

Les indicateurs paléoécologiques, tels que les grains de pollen, les macrorestes végétaux et les charbons de bois enfouis dans les sédiments lacustres, les tourbes et les sols, révèlent qu'au cours de l'Holocène, les paysages forestiers boréaux du nord-est de l'Amérique du Nord ont connu d'importantes transitions écologiques (Gajewski et al., 1993; 2021; Carcaillet et al., 2001; Asselin et Payette, 2005c; de Lafontaine et Payette, 2011; Fréchette et al., 2018). Au cours de l'optimum climatique de l'Holocène (*c*. 7500–4000 ans AA), l'épinette noire a atteint sa limite nordique actuelle relativement rapidement, soit vers 6500 ans AA (Payette et al., 2022). À la suite de cette expansion postglaciaire, les paysages du nord-est du biome boréal québécois présentaient un couvert forestier plus dense qu'aujourd'hui (Gajewski et al., 1993; 1996; Payette, 1993; Gajewski, 2019; Richard et al., 2020). Un changement majeur s'est produit au cours du Néoglaciaire, à compter de *c*. 3500 ans AA, lorsque les températures plus froides, combinées à une activité accrue des feux, ont

profondément altéré la résilience des peuplements forestiers (Payette et Gagnon, 1985; Asselin et Payette, 2005a, 2006; Gajewski et al., 2021). Ces conditions ont favorisé le développement de formes de croissance rabougries (krummholz) et compromis la régénération sexuée de l'épinette noire, entraînant une persistance clonale principalement assurée par le marcottage (Légère et Payette, 1981; Sirois et Payette, 1991; Arseneault et Payette, 1992; Payette et Morneau, 1993). Les échecs répétés de régénération ont conduit à une déforestation graduelle de la zone subarctique, menant ainsi à la formation d'une mosaïque de peuplements ouverts et de landes lichéniques correspondant aujourd'hui au domaine de la toundra forestière (Gajewski et al., 1996; Payette et al., 2001; Payette et Delwaide, 2018). Ces états alternatifs témoignent des limites de la résilience de la forêt boréale (Jasinski et Payette, 2005; Couillard et al. 2021). Les milieux déboisés par les feux tendent à se maintenir dans ce nouvel état difficilement réversible, illustrant un phénomène d'hystérèse où le retour à la forêt fermée peut être retardé sur de longues périodes, voire impossible, et ce même si les conditions macroclimatiques s'améliorent (Scheffer et al., 2001; Beisner et al., 2003).

Les feux historiques ont donc laissé une profonde empreinte sur la structure du biome boréal, façonnant un paysage où l'ouverture du couvert forestier s'exprime selon les gradients latitudinaux et altitudinaux. La proportion de milieux ouverts augmente progressivement du sud vers le nord pour culminer dans la toundra forestière, où des peuplements d'épinette noire isolés dans les vallées alternent avec des landes arbustives et lichéniques principalement sur les topographies convexes (Payette et al., 2008; MFFP, 2021). À sa marge sud, la forêt boréale présente généralement un couvert fermé, bien que des ouvertures isolées soient présentes dans certains secteurs, notamment sur les reliefs plus élevés. La topographie peut effectivement contribuer à maintenir un couvert discontinu puisque les sommets, davantage exposés aux vents, au refroidissement adiabatique et aux événements de foudre, sont plus susceptibles de favoriser l'apparition et la persistance des milieux ouverts (Körner et Paulsen, 2004; Körner, 2007). Dans l'ensemble, ces contrastes spatiaux témoignent d'une forte hétérogénéité structurelle héritée des interactions entre le climat, les perturbations et la topographie.

Les déterminants écologiques qui régissent la formation et le maintien des milieux ouverts varient selon les grands domaines bioclimatiques de la forêt boréale. Au nord, dans la toundra forestière, les ouvertures persistantes reflètent principalement les contraintes climatiques entravant la régénération post-incendie au Néoglaciaire (Payette et al., 2001, 2008; Gajewski et al., 2021). À l'inverse, dans le domaine de la pessière à mousses, au sud du biome, ces ouvertures résultent souvent d'une déplétion progressive du potentiel de régénération causée par la combinaison de perturbations récentes agissant en cascade (Payette et al., 2000; Payette et Delwaide, 2003; Girard et al., 2009; Côté et al., 2013). Entre ces deux extrêmes s'étend une vaste zone où la résilience et la vulnérabilité du couvert forestier demeurent moins bien comprises. Dans cette portion du biome, l'origine, la stabilité et la trajectoire des milieux ouverts restent incertaines. Les ouvertures pourraient correspondre à des landes historiques dites vestigiales n'ayant jamais été colonisées par la forêt (toundra alpine; Langlois, 2025), à des états transitoires au sein d'une dynamique successionnelle vers un retour à la forêt fermée, ou à des états alternatifs stables qui se maintiennent malgré le réchauffement contemporain amorcé depuis la fin du Petit Âge glaciaire (1430–1850 EC).

Cette étude vise à documenter la dynamique historique, la stabilité et la trajectoire des sommets non boisés de la forêt boréale d'altitudes variant entre 550 et 1060 m, depuis le nord de la pessière à mousses jusqu'au sud de la toundra forestière dans l'est de l'Amérique du Nord. Afin d'aborder la dynamique historique, nous reconstituons l'histoire plurimillénaire de la forêt et des feux à l'échelle régionale le long d'un gradient latitudinal d'environ 400 km, ainsi qu'à l'échelle locale, le long des versants de sommets non boisés. À l'échelle régionale, nous postulons que ces sommets étaient autrefois boisés et que leur ouverture a procédé graduellement du nord vers le sud. Dans un contexte plurimillénaire marqué par le refroidissement néoglaciaire, cette hypothèse soutient que le processus d'ouverture a débuté plus tôt aux latitudes septentrionales puisque les contraintes thermiques ont plus rapidement limité la régénération après feu, tandis que les conditions plus clémentes aux latitudes méridionales ont favorisé une persistance forestière plus longue. À l'échelle locale, nous posons l'hypothèse que les forêts situées en bas de pente ont agi comme refuges relativement

moins affectés par les incendies, alors que l'activité des feux aurait été plus soutenue sur les sommets jusqu'à leur déboisement survenu dans un contexte climatique défavorable à la régénération. Finalement, afin d'évaluer la stabilité des milieux ouverts et leur trajectoire contemporaine, nous caractérisons l'âge minimal, la structure et la dynamique démographique des peuplements forestiers adjacents aux sommets non boisés, ainsi que les patrons de régénération observés le long des versants et sur les sommets. Nous posons l'hypothèse que les sommets non boisés constituent des états alternatifs stables, hérités de processus historiques, qui ne présentent aucun signe de retour vers un état forestier malgré le réchauffement contemporain et la présence de forêts matures adjacentes.

1.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.3.1 Aire d'étude

La région d'étude s'inscrit le long d'un gradient latitudinal d'environ 400 km dans l'est de la forêt boréale nord-américaine, au Québec (Canada), et traverse trois domaines bioclimatiques : i) la pessière à mousses, ii) la pessière à lichens et iii) la toundra forestière. Ce territoire a été progressivement libéré des glaces du sud vers le nord entre 8000 et 7000 ans AA, à la suite du retrait de l'inlandsis laurentidien (Richard et al., 2020). Dans ce contexte, des sommets non boisés (i.e. landes sommitales), adjacents à des bas de versant forestiers, ont été échantillonnés dans quatre secteurs du gradient. Du sud vers le nord, il s'agit des secteurs Monts Uapishka (MU ; n = 3 sites d'étude), Fermont (FE ; n = 2 sites), Caniapiscau-Sud (CAS ; n = 1 site) et Caniapiscau-Nord (CAN ; n = 1 site) (Figures 2 et 3a). Les Monts Uapishka (51,5°N ; 61,8°O) s'élèvent jusqu'à 1104 m a.s.l. et comportent des landes sommitales présentes au-dessus de la limite altitudinale des arbres à partir de c. 900 m a.s.l. Ce massif montagneux se trouve au cœur du domaine bioclimatique de la pessière à mousses et couvre une superficie de 5000 km^2 (WWF-Canada, 2003). Le secteur de Fermont (52,7°N ; 67,1°O) se situe à l'interface entre les domaines de la pessière à mousses et de la pessière à lichens. Les landes sommitales y occupent des positions à partir de 750 m a.s.l. et culminent à 908 m a.s.l. Le secteur Caniapiscau-Sud (54,0°N; 70,0°O) est situé dans la

pessière à lichens alors que le secteur Caniapiscau-Nord (54,8°N; 70,0°O) se trouve dans le domaine de la toundra forestière. Leurs sommets atteignent 626 et 620 m a.s.l., respectivement. À chaque site d'étude, un transect composé de trois placettes-échantillons de 1000 m² (50 m × 20 m) orientées perpendiculairement à la pente a été positionné le long du versant (Figures 3b et 3c) (de Lafontaine et Asselin, 2011). Une placette est positionnée en bas de pente en milieu forestier, une autre sur le sommet en milieu non boisé, et la dernière se trouve à mi-pente, à l'interface entre la forêt de bas de pente et le sommet non boisé.

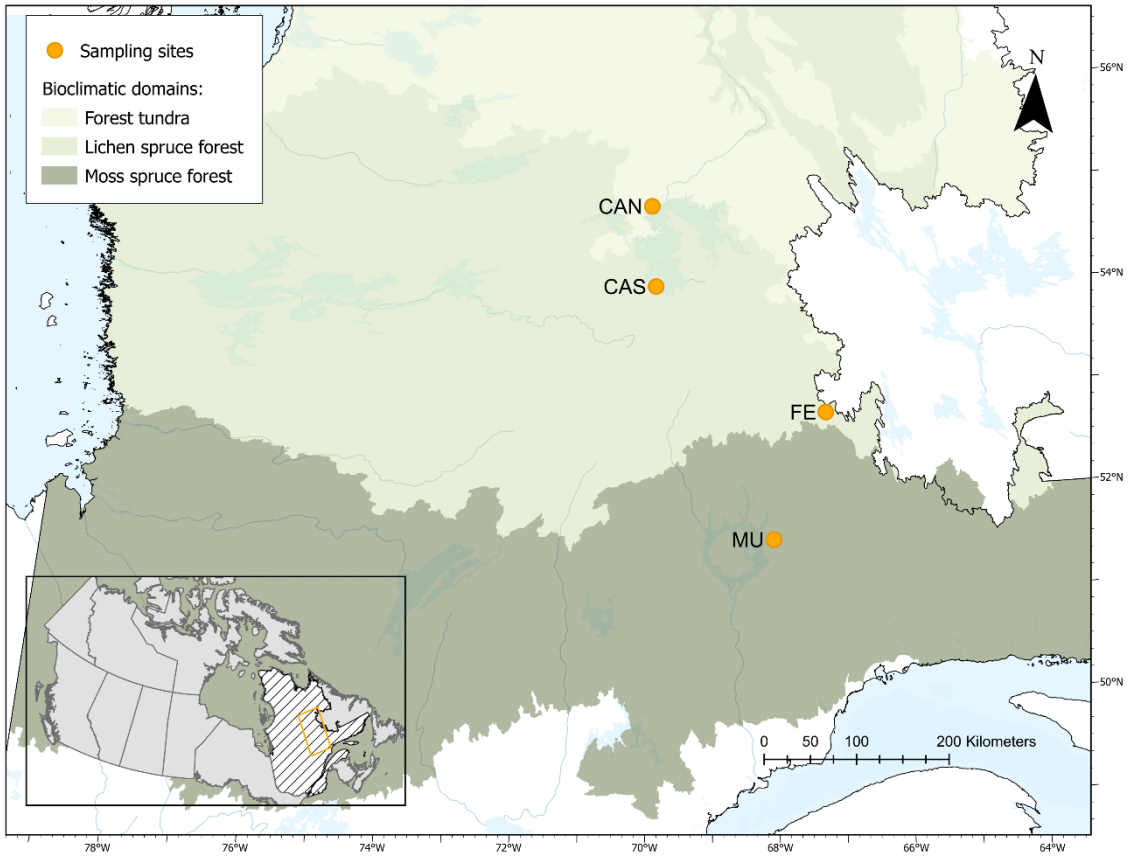


Figure 2 : Localisation des sites d'étude le long d'un gradient latitudinal dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord. Les sommets échantillonnés sont répartis dans quatre secteurs (points orange) couvrant trois domaines bioclimatiques : la pessière à mousses (MU, Monts Uapishka), la pessière à lichens - sud (FE, Fermont), la pessière à lichens – nord (CAS, Caniapiscau-Sud), ainsi que la toundra forestière - sud (Caniapiscau-Nord). L'encadré situe la zone d'étude à l'échelle du Canada. Les limites des domaines bioclimatiques ont été fournies par le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP).

1.3.2 Méthode d'échantillonnage

Volet paléoécologique - Afin de reconstituer l'histoire des feux le long des versants de chaque montagne, 10 échantillons de sol minéral (750 cm^3) ont été prélevés à l'aide d'une tarière racinaire (Eijkelkamp Agrisearch Equipment, Pays-Bas), à intervalle de 5 m le long de chacun des deux côtés de 50 m des placettes, pour un total de 20 échantillons par placette (Figure 3b et 3c). L'horizon organique situé à l'interface avec le sol minéral a également été examiné visuellement sur le terrain et récolté lorsqu'il présentait des particules de charbon de bois.

Volet contemporain - Dans le but de documenter la dynamique contemporaine des peuplements forestiers, un inventaire de la régénération des espèces arborescentes a été effectué dans chaque placette. À cette fin, la régénération arborescente, définie comme l'ensemble des individus de hauteur < 1,3 m, incluant semis et jeunes tiges, a été quantifiée. Lorsque la régénération était peu abondante, les individus ont été dénombrés de manière exhaustive à l'échelle de la placette. Lorsque la régénération était plus abondante, son abondance a été estimée par sous-échantillonnage à l'aide de 10 quadrats de 1 m^2 (1 m × 1 m) répartis aléatoirement le long du périmètre de la placette (Figure 3c). Le diamètre à hauteur de poitrine (DHP ; à 1,3 m au-dessus du sol) de tous les arbres a été mesuré avec un compas forestier afin de décrire la structure de taille du peuplement. Enfin, 10 carottes ont été récoltées à la base des arbres dominants (le plus près possible du collet) à l'aide d'une sonde de Pressler afin d'estimer l'âge minimal du peuplement. Dans les cas où l'arbre était très vieux ou qu'il présentait plusieurs irrégularités, deux carottes ont été récoltées.

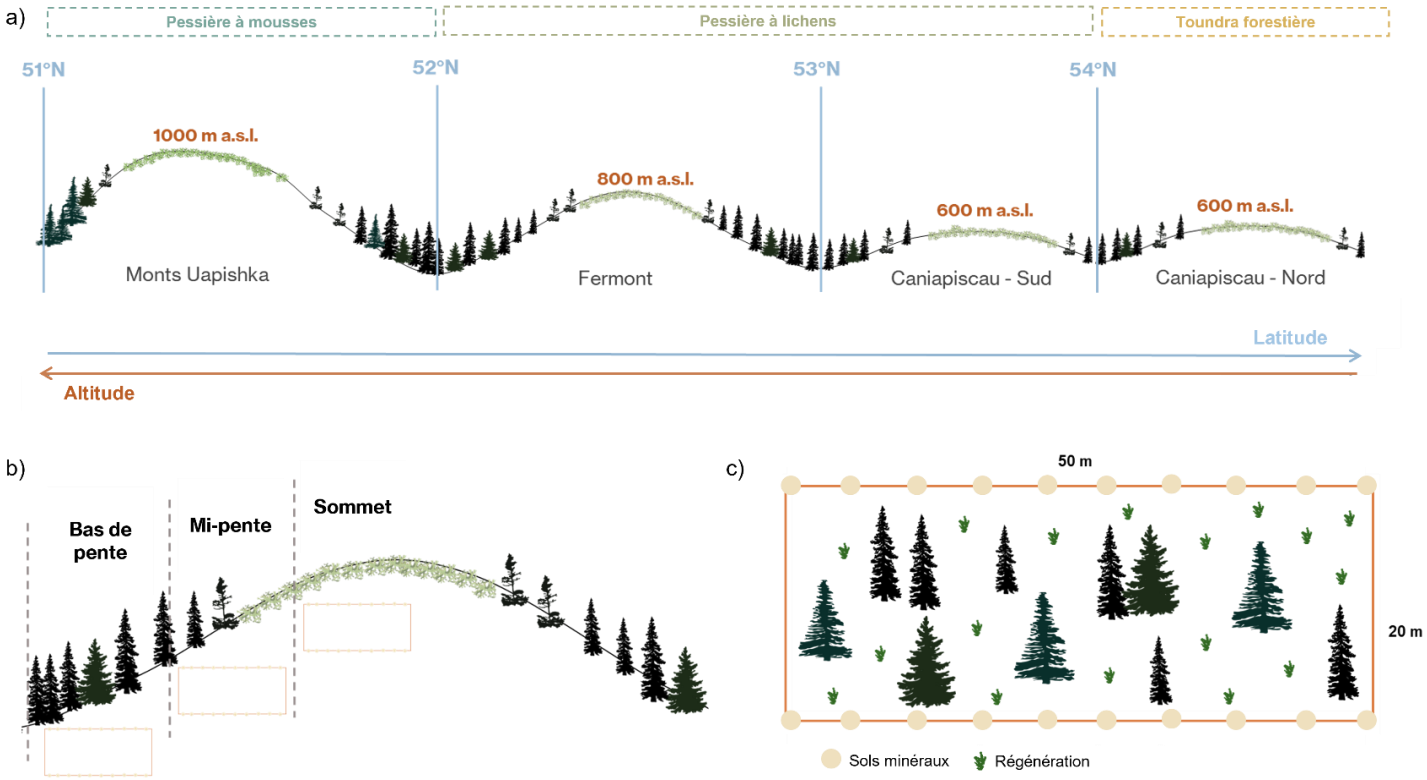


Figure 3. Vue d'ensemble du dispositif de recherche structuré en trois niveaux spatiaux. (a) Niveau régional. Les quatre secteurs d'étude sont disposés le long d'un gradient latitudinal boréal, mais leur altitude diminue progressivement du sud vers le nord, de sorte que le gradient altitudinal est inversé par rapport au gradient de latitude. (b) Niveau local. Dans chaque secteur, le gradient altitudinal est représenté par trois positions topographiques (bas de pente, mi-pente, sommet), illustrant la transition physiographique et les variations de la structure de la végétation. (c) Niveau de la placette. Chaque position topographique comporte une placette rectangulaire (50 m × 20 m) au sein de laquelle la structure forestière, la régénération et les sols minéraux.

1.3.3 Méthodes en laboratoire

Volet paléoécologique **-** Les échantillons de sols (n = 420) ont été immergés dans une solution d'hydroxyde de sodium (NaOH 1 %) entre 12 et 24 h afin de séparer les agrégats. Ils ont ensuite été nettoyés à l'eau courante à travers une colonne de tamis de mailles 4 et 2 mm. Les refus de tamis ont été triés manuellement sous la loupe binoculaire pour en extraire les particules de charbon de bois (de Lafontaine et Asselin, 2011). Les charbons ont ensuite

été séchés à l'air ambiant avant d'être pesés individuellement avec une balance analytique. Pour chaque échantillon de sol, un maximum de 10 particules de charbon de bois dont la masse est > 2 mg ont été sélectionnées aléatoirement et identifiées (conifère ou feuillu) à partir des structures microanatomiques du bois, à l'aide d'un microscope muni d'un éclairage épiscopique (Hoadley, 1990; Wheeler et Baas, 1998). Étant donné l'abondance élevée de charbons observée dans certains secteurs, ainsi que des objectifs du projet, l'identification (ID) taxonomique a été volontairement limitée à cette résolution. Lorsque cela était possible, jusqu'à 15 charbons par placette ont été sélectionnés parmi ceux identifiés pour être datés au radiocarbone. Afin d'assurer une représentativité maximale, ceux retenus pour la datation au sein d'une même placette proviennent, autant que possible, d'échantillons de sol distincts. Les particules de charbon de bois ont été préparées au laboratoire de radiochronologie du Centre d'études nordiques (Université Laval, Québec), puis datées par spectrométrie de masse par accélérateur (*Accelerator Mass Spectrometry* ; AMS) au *Keck Carbon Cycle AMS Facility* (Université de Californie, Irvine, CA, États-Unis) ou au *Woods Hole Oceanographic Institution* (Woods Hole, MA, États-Unis). Les dates radiocarbone ont été étalonnées en années calendaires avant aujourd'hui (ans AA ; soit avant l'année 1950 EC, par convention) à l'aide de la courbe de calibration IntCal20 (Reimer et al., 2020) exécutée dans la librairie R « rcarbon » (Crema et Bevan, 2021). Tous les âges étalonnés ont été agrégés par placette et par site d'étude en calculant la somme des probabilités à l'aide de la fonction spd() de la librairie R « rcarbon » (Crema et Bevan, 2021 ; R Core Team 2025), afin de reconstituer l'histoire locale des feux (*in situ*). Pour chaque site d'étude, une estimation par noyau (Composite Kernel Density Estimate ; CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone a été générée à partir de 10 000 répétitions d'échantillonnage aléatoire de la distribution de probabilités cumulées des dates ^{14}C et d'une largeur de bande de 50 ans, en utilisant les fonctions sampleDates() et ckde() de la librairie « rcarbon ». Cette procédure permet d'inférer les dynamiques de feux passées à partir des variations temporelles de fréquence des datations radiocarbones. Pour chaque site, des courbes d'accumulation asymptotiques du nombre d'évènements de feux enregistrés en fonction du nombre de charbons datés ont été produites à partir de la librairie R « iNEXT » afin de comparer les activités de feux locales entre les

sites par raréfaction et d'estimer, par extrapolation, le nombre maximal attendu d'événements d'incendie survenus à chaque site.

Volet contemporain - Après séchage à l'air libre, les carottes de bois (n = 75) ont été collées sur des supports en bois, puis sablées progressivement à l'aide de papiers abrasifs jusqu'à obtenir une surface lisse permettant une lecture nette des cernes de croissance. Les cernes ont ensuite été dénombrés sous une loupe binoculaire afin d'estimer l'âge cambial minimal des individus échantillonnés, l'objectif de l'analyse étant de documenter l'âge minimal et la structure d'âge des peuplements forestiers adjacents aux sommets non boisés.

1.3.4 Analyses statistiques

Régimes de feux historiques - Trois statistiques descriptives ont été employées pour caractériser les régimes de feux historiques à l'échelle locale. Le *nombre de feux* (n_{FEU}) correspond au nombre d'évènements de feux détectés dans la placette par les dates radiocarbones dont l'intervalle des probabilités (2σ) ne se chevauchent pas. La *durée du registre de feux* (L_{FEU}) est le temps écoulé entre le plus ancien feu enregistré et le plus récent feu détecté. La *fréquence des feux* (F_{FEU}) est une moyenne géométrique de deux estimateurs, soit l'inverse de l'intervalle moyen entre deux feux consécutifs et le rapport entre le nombre de feux dans la placette et la durée du registre Holocène considéré dans l'étude selon l'équation :

(Eqn 1)
$$F_{FEU} = \sqrt{\frac{n\,(n-1)}{L\sum_{i=1}^{n-1}(t_{i+1} - t_i)}}$$

Où n est le nombre d'évènements de feu dans la placette, t_i est la date d'un événement de feu donné et L est une constante de la durée du registre holocène considérée dans l'étude qui correspond environ à l'âge de la plus vieille date radiocarbone obtenue dans l'étude (dans ce cas, *c*. 6000 ans).

Pour chaque statistique de feu, une ANOVA de type II suivie d'un test HSD de Tukey ont été employés pour tester les effets des secteurs, des étages topographiques et de leur interaction. Puisque le dispositif s'étend le long de versants montagneux situés sur un gradient latitudinal traversant la forêt boréale, nous avons défini la *latitude* (*lat* ; °N) et l'*étage* topographique (sommet, mi-pente, bas de pente) comme des variables géographiques susceptibles d'influencer les régimes de feux historiques dans les placettes. Étant donné que les sommets étudiés présentent des altitudes variées, nous avons également pris en compte le *dénivelé* (*deniv*, m), défini comme la différence entre l'altitude d'une placette et l'altitude moyenne dans un rayon de 20 km autour de celle-ci. Cette variable géographique permet d'intégrer les effets orographiques potentiels sur les régimes de feux historiques. Pour chaque statistique de feu (n_{FEU}, L_{FEU}, F_{FEU}) nous avons d'abord construit un modèle linéaire simple [fonction lm()] initial incluant l'ensemble des variables géographiques ainsi que leurs interactions de premier ordre (interactions à deux variables) [Formule du modèle initial : lm ($STATISTIQUE_{FEU} \sim lat + etage + deniv + lat{:}etage + deniv{:}lat + deniv{:}etage$)]. Nous avons ensuite utilisé la fonction stepAIC() de la librairie R « MASS » (Venables et Ripley, 2002) afin de générer un modèle réduit final par sélection de variables, à partir du modèle linéaire initial, en utilisant le critère d'information d'Akaike (AIC). Une procédure de sélection de modèle bidirectionnel a été appliquée, combinant les approches descendantes (*backward*) et ascendantes (*forward*). Enfin, nous avons utilisé la fonction Anova() de la librairie R « car » (Fox et Weisberg, 2019) afin d'évaluer la significativité des effets principaux (tests de type II) et des interactions (tests de type III) dans le modèle réduit final.

Dynamique contemporaine – Pour chaque placette, les dénombrements des individus arborescents ont été regroupés par classes de 2 cm de DHP, puis extrapolés à l'hectare afin de représenter la structure diamétrale du peuplement. La récolte de carottes de bois visant à estimer l'âge minimal des peuplements forestiers a été réalisée uniquement dans les placettes situées en bas de pente, où les arbres étaient suffisamment développés pour permettre un échantillonnage à l'aide d'une sonde de Pressler. En l'absence d'indice de perturbation majeure (p. ex. cicatrices de feu), l'âge cambial des individus dominants a été utilisé comme

indicateur du temps écoulé depuis la dernière perturbation, et donc comme estimation de l'âge minimal du peuplement.

Pour chaque placette, la structure diamétrale du peuplement, incluant la régénération, a été modélisée à l'aide d'une fonction de puissance linéarisée, ajustée à la fréquence des tiges dans les différentes classes de DHP selon l'équation :

(Eqn 2) $$\ln(y + 1) = \beta_0 + \beta_1 \ln(x)$$

où y est le nombre de tiges par hectare, x est la valeur centrale de chaque classe de taille de 2 cm, β_1 (la pente) représente le taux de mortalité décroissant, et β_0 (l'ordonnée à l'origine) correspond au logarithme naturel de la densité de régénération (de Lafontaine et Payette, 2010). Des valeurs élevées de β_0 combinées à une pente (β_1) faiblement négative traduisent une distribution diamétrale moins abrupte, caractérisée par la présence conjointe de nombreuses petites tiges et d'individus de plus grand diamètre. Une telle structure est généralement associée à un recrutement continu et à un équilibre démographique relativement stable. À l'inverse, des valeurs plus faibles de β_0 et une pente (β_1) plus fortement négative indiquent une diminution rapide du nombre de tiges avec l'augmentation du diamètre, traduisant une dominance des tiges de petites tailles et une rareté des individus de grand diamètre, ce qui peut être typique de peuplements jeunes ou en expansion. Afin d'évaluer les différences de structure diamétrale des peuplements le long du gradient altitudinal, les paramètres β_0 et β_1 ont été comparés entre les étages topographiques (effet fixe) en considérant les différents sites comme effet aléatoire, à l'aide d'un modèle linéaire mixte. L'analyse a réalisée avec la fonction lmer() de la librairie R « lmerTest » (Kuznetsova et al., 2017), suivie de la fonction anova() pour tester les effets fixes, et de ranova() pour évaluer la significativité des effets aléatoires. Enfin, des comparaisons *post hoc* des moyennes ont été effectuées à l'aide du test HSD de Tukey grâce à la fonction emmeans() de la librairie R « emmeans » (Lenth, 2025).

1.4 RÉSULTATS

1.4.1 Dynamique de feux historique

Abondance et identification des particules de charbon de bois - Des particules de charbon de bois ont été extraites des horizons minéraux du sol de chaque placette, sauf dans deux placettes (MU2 et MU3) situées en bas de pente dans les monts Uapishka, où aucune particule n'a été détectée (Figure 4). Au total, 3411 charbons ont été extraits, représentant une masse totale de 12,8 g. Les secteurs Caniapiscau-Nord (CAS) et Caniapiscau-Sud (CAS) présentent les plus grandes accumulations (CAN, anthracomasse = 4,21 g, n = 1236 particules ; CAS, anthracomasse = 7,32 g, n = 1891 particules). Dans ces deux secteurs, la majorité des charbons ont été trouvés au sommet et en mi-pente. L'abondance de charbon est intermédiaire dans les deux sites du secteur Fermont qui totalisent ensemble une anthracomasse de 1,10 g pour 256 particules. Contrairement aux secteurs CAN et CAS, la plupart des particules extraites à Fermont proviennent des bas de pente. Le secteur des Monts Uapishka présente la plus faible abondance de charbon, avec une anthracomasse totale de 0,17 g pour 28 particules extraits dans l'ensemble des trois sites échantillonnés. Dans les trois sites de ce secteur, 6 particules (0,016 g) ont été extraites des placettes de sommet, 7 fragments (0,022 g) proviennent de la mi-pente et les 15 particules (0,135 g) trouvées en bas de pente viennent toutes du même site (MU1). De manière générale, l'identification des particules de charbon était plus ardue dans ce secteur car elles étaient majoritairement de très petite taille et fréquemment altérées (minéralisées ou vitrifiées; de Lafontaine et al., 2011). Enfin, l'identification taxonomique des charbons analysés (n = 903 particules) indique une dominance des conifères par rapport aux feuillus sur l'ensemble des secteurs étudiés (Figure 4b).

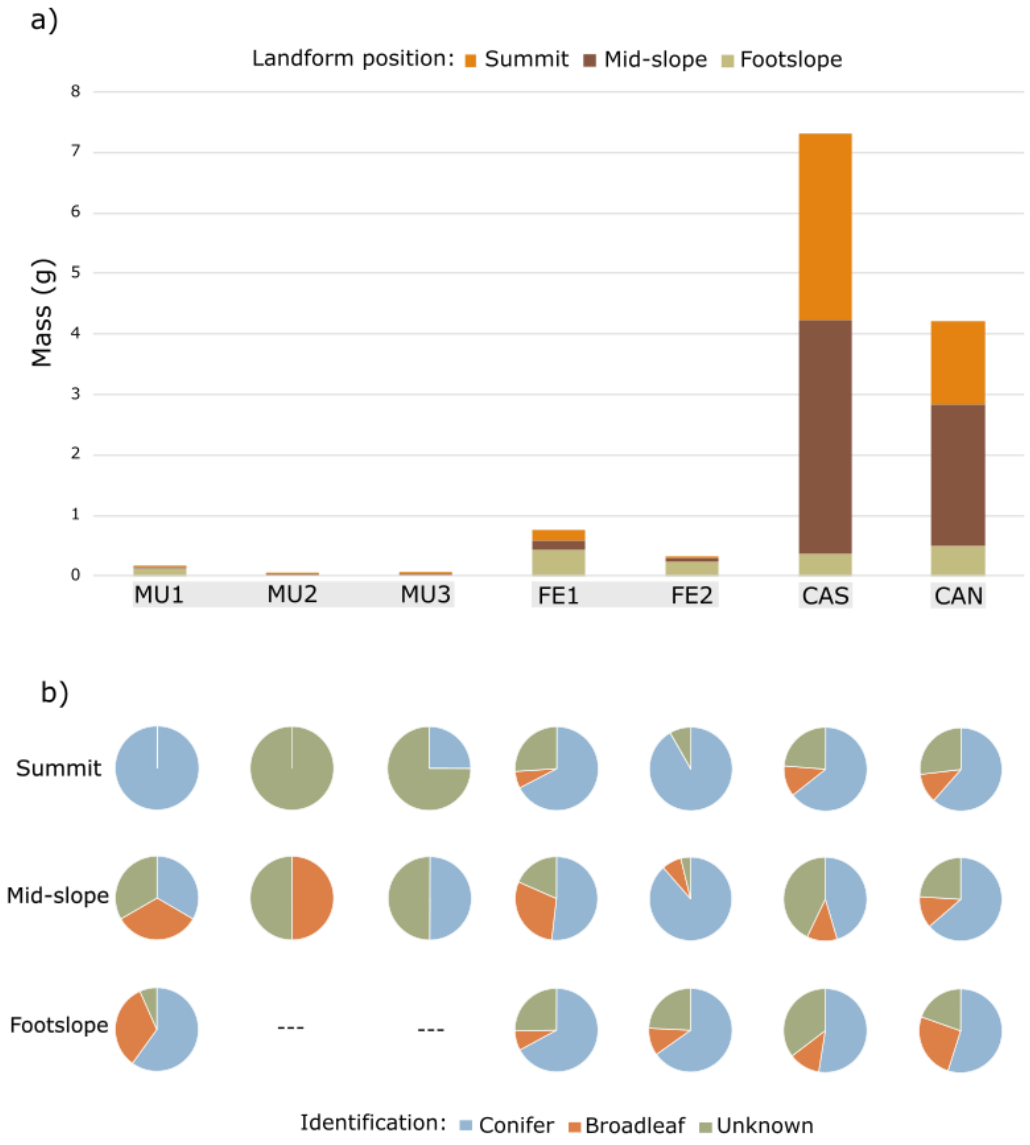


Figure 4. Anthracomasse (a) et composition du spectre anthracologique (b) mesurées dans sept sites répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]). Pour chaque site, 20 échantillons de sol de 750 cm³ ont été analysés dans trois positions topographiques : sommet, mi-pente et bas de pente. Dans (b), les proportions reflètent l'abondance relative des feuillus, conifères et taxons indéterminés dans les fragments de charbon identifiés.

Datations radiocarbones **–** Un total de 133 particules de charbon de bois ont été datées (Tableau 1). Les distributions de probabilités radiocarbones cumulées (SPD ; Figure 5) illustrent l'histoire locale des feux à l'échelle de chaque placette. Les courbes d'accumulation du nombre d'événements de feu en fonction du nombre de charbons datés diffèrent selon les secteurs, à l'exception de CAN et CAS qui présentent des profils plus similaires malgré la distance de plus de 100 km qui les sépare (Figure 6a, Tableau 2). Au site CAN, 30 dates ^{14}C révèlent 17 événements de feu alors qu'au site CAS, 30 dates indiquent 20 incendies distincts. Les extrapolations asymptotiques suggèrent que le nombre maximal de feux pourrait atteindre jusqu'à 26 événements à CAN et 38 à CAS. Les courbes d'accumulation des deux sites du secteur Fermont (FE1 et FE2) sont similaires entre elles. À FE1, 25 datations témoignent de 10 feux, et le même nombre de feux est trouvé à FE2 avec 32 fragments datés. Les extrapolations indiquent un maximum de 18 (FE1) et 13 feux (FE2). Le signal paléoécologique est insuffisant pour effectuer une extrapolation robuste des courbes d'accumulation dans les trois sites du secteur des Monts Uapishka. À MU1, 2 feux ont été identifiés à partir de 9 datations. Avec 3 datations, MU2 présente aussi 2 incendies alors qu'à MU3, ce sont 4 feux qui ont été détectés à partir de 4 datations. Bien que toutes les particules disponibles aient été datées, le petit nombre de dates reflète la pauvreté du registre anthracologique malgré un effort d'échantillonnage plus important dans ce secteur. Bien que les extrapolations demeurent approximatives, elles suggèrent un maximum de 3 feux à MU1, 2 feux à MU2 et 4 feux au site MU3.

Les courbes d'estimation par noyau (CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone indiquent que les secteurs CAN et CAS ont connu une histoire de feux similaire, caractérisée par une activité soutenue depuis *c*. 5000 ans AA à CAN et *c*. 6000 ans AA à CAS (Figure 6b). La dynamique des incendies apparaît plus épisodique à Fermont. Les sites FE1 et FE2 présentent des tendances analogues. L'activité des feux y débute plus tardivement, soit vers 4000 ans AA, mais elle est suivie d'un long intervalle marqué par peu ou pas d'incendies entre 3500 et 2000 ans AA. Une reprise de l'activité des feux survient

entre 2000 et 1500 ans AA, suivie à nouveau d'une diminution graduelle jusqu'à aujourd'hui. En comparaison, les trois sites du secteur des Monts Uapishka ne présentent aucune tendance temporelle nette en raison de la faible quantité de charbon trouvée (Figure 6b). Les quelques pics erratiques reflètent plutôt les rares datations ^{14}C effectuées sur des charbons isolés.

Tableau 1. Datations au radiocarbone de 133 particules de charbon de bois extraites des sols de trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) sur sept sites d'études répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]).

Site	Landform	ID	Laboratory number (ULA)	Laboratory number (UCIAMS/OS)	^{14}C Age (BP)	Best 2σ interval (cal BP) and probability (%)	Median age (cal BP)
CAN	Footslope	Conifer	12323	UCIAMS300394	4425 ± 20	5053-4954 (0,715)	5006
CAN	Mid-slope	Conifer	12260	OS181944	4255 ± 15	4854-4828 (0,960)	4840
CAN	Mid-slope	Conifer	12294	OS181966	4220 ± 15	4844-4815 (0,537)	4822
CAN	Mid-slope	Conifer	12285	OS181958	3680 ± 15	4085-3972 (0,901)	4040
CAN	Mid-slope	Conifer	12262	OS181947	3610 ± 15	3934-3865 (0,60)	3918
CAN	Footslope	Conifer	12327	UCIAMS300398	3200 ± 20	3452-3378 (0,955)	3418
CAN	Footslope	Conifer	12351	UCIAMS300427	3150 ± 20	3408-3339 (0,807)	3378
CAN	Summit	Unid.	12247	OS181507	3055 ± 20	3350-3209 (0,938)	3273
CAN	Summit	Conifer	12248	OS181509	3000 ± 15	3241-3143 (0,857)	3189
CAN	Mid-slope	Conifer	12263	OS181948	2970 ± 15	3183-3073 (0,876)	3136
CAN	Summit	Conifer	12258	OS181942	2895 ± 15	3074-2961 (0,927)	3025
CAN	Mid-slope	Unid.	12293	OS181965	2820 ± 15	2962-2866 (0,949)	2918
CAN	Footslope	Conifer	12296	OS181973	2730 ± 20	2864-2769 (0,958)	2815
CAN	Summit	Conifer	12307	OS181981	2500 ± 15	2598-2495 (0,615)	2578
CAN	Summit	Conifer	12243	OS181502	2375 ± 20	2464-2344 (0,960)	2381
CAN	Mid-slope	Conifer	12291	OS181962	2260 ± 20	2240-2158 (0,526)	2231
CAN	Mid-slope	Conifer	12295	OS181967	2160 ± 15	2156-2099 (0,531)	2147
CAN	Mid-slope	Conifer	12292	OS181963	2010 ± 15	1994-1920 (0,870)	1957
CAN	Summit	Conifer	12259	OS181943	1995 ± 15	1951-1881 (0,650)	1934
CAN	Footslope	Conifer	12324	UCIAMS300395	1965 ± 15	1941-1863 (0,769)	1893
CAN	Footslope	Unid.	12322	UCIAMS300393	1935 ± 20	1927-1819 (0,898)	1858
CAN	Mid-slope	Conifer	12261	OS181945	1925 ± 15	1890-1818 (0,817)	1850
CAN	Footslope	Conifer	12326	UCIAMS300397	1920 ± 20	1889-1745 (0,943)	1838
CAN	Summit	Conifer	12308	OS181983	1870 ± 15	1825-1729 (0,955)	1777
CAN	Mid-slope	Conifer	12264	OS181949	1715 ± 15	1621-1546 (0,724)	1597
CAN	Summit	Conifer	12245	OS181505	1410 ± 15	1316-1294 (0,576)	1310
CAN	Summit	Conifer	12246	OS181506	1325 ± 15	1294-1262 (0,588)	1273
CAN	Summit	Conifer	12244	OS181504	750 ± 15	689-667 (0,934)	677
CAN	Footslope	Conifer	12325	UCIAMS300396	235 ± 15	307-282 (0,603)	289
CAN	Footslope	Conifer	12297	OS181968	110 ± 15	140-32 (0,711)	108
CAS	Mid-slope	Conifer	12309	OS181984	5130 ± 20	5932-5888 (0,662)	5904
CAS	Mid-slope	Conifer	12375	UCIAMS301030	4915 ± 15	5657-5616 (0,692)	5634

CAS	Mid-slope	Conifer	12312	OS181987	4650 ± 20	5462-5374 (0,780)	5410
CAS	Summit	Conifer	12352	UCIAMS300428	4675 ± 20	5421-5321 (0,72)	5393
CAS	Summit	Conifer	12353	UCIAMS300429	4580 ± 20	5322-5283 (0,772)	5308
CAS	Summit	Conifer	12370	UCIAMS301025	4575 ± 15	5320-5286 (0,876)	5307
CAS	Summit	Conifer	12355	UCIAMS300431	4110 ± 20	4650-4526 (0,595)	4622
CAS	Mid-slope	Conifer	12373	UCIAMS301028	3600 ± 25	3976-3839 (0,957)	3905
CAS	Mid-slope	Conifer	12374	UCIAMS301029	3505 ± 15	3805-3715 (0,752)	3768
CAS	Footslope	Conifer	12384	UCIAMS301041	3465 ± 15	3732-3688 (0,384)	3747
CAS	Footslope	Conifer	12382	UCIAMS301039	3385 ± 15	3643-3572 (0,772)	3617
CAS	Mid-slope	Conifer	12306	OS181980	3370 ± 20	3644-3561 (0,798)	3608
CAS	Mid-slope	Conifer	12377	UCIAMS301032	3325 ± 15	3571-3485 (0,959)	3526
CAS	Summit	Conifer	12368	UCIAMS300439	2875 ± 20	3072-2931 (0,940)	2997
CAS	Footslope	Conifer	12385	UCIAMS301042	2580 ± 15	2748-2723 (0,957)	2735
CAS	Mid-slope	Conifer	12378	UCIAMS301033	2455 ± 15	2698-2634 (0,378)	2597
CAS	Summit	Conifer	12372	UCIAMS301027	2180 ± 15	2302-2232 (0,582)	2252
CAS	Footslope	Conifer	12386	UCIAMS301043	1820 ± 15	1745-1698 (0,866)	1719
CAS	Summit	Conifer	12354	UCIAMS300430	1455 ± 20	1371-1304 (0,956)	1333
CAS	Mid-slope	Conifer	12376	UCIAMS301031	1170 ± 15	1127-1056 (0,659)	1097
CAS	Footslope	Conifer	12380	UCIAMS301035	1035 ± 15	956-925 (0,955)	942
CAS	Footslope	Conifer	12313	OS181989	1050 ± 15	960-925 (0,954)	942
CAS	Summit	Conifer	12371	UCIAMS301026	1020 ± 15	955-919 (0,970)	936
CAS	Summit	Unid.	12369	UCIAMS301024	1000 ± 15	937-905 (0,725)	922
CAS	Mid-slope	Conifer	12287	OS181961	915 ± 15	906-864 (0,524)	871
CAS	Footslope	Conifer	12314	OS181990	980 ± 15	868-818 (0,459)	862
CAS	Footslope	Conifer	12383	UCIAMS301040	730 ± 15	682-660 (0,967)	672
CAS	Footslope	Conifer	12379	UCIAMS301034	360 ± 15	483-427 (0,493)	430
CAS	Summit	Conifer	12286	OS181959	285 ± 20	429-363 (0,581)	389
CAS	Footslope	Conifer	12381	UCIAMS301036	65 ± 15	62-41 (0,36)	122
FE1	Footslope	Broadleaf	12118	UCIAMS297241	3870 ± 15	4406-4237 (0,952)	4304
FE1	Footslope	Conifer	12144	UGAMS71651	3780 ± 25	4240-4085 (0,945)	4152
FE1	Footslope	Unid.	12140	UCIAMS298231	3745 ± 15	4152-4079 (0,748)	4114
FE1	Footlsope	Conifer	12145	UGAMS71653	3690 ± 25	4092-3967 (0,868)	4034
FE1	Footslope	Conifer	12139	UCIAMS298230	3710 ± 15	4092-3984 (0,884)	4033
FE1	Footslope	Conifer	12138	UCIAMS298229	3655 ± 15	3995-3903 (0,676)	3975
FE1	Mid-slope	Conifer	12135	UCIAMS298226	3335 ± 15	3583-3484 (0,932)	3531
FE1	Footslope	Conifer	12141	UCIAMS298232	3145 ± 15	3400-3341 (0,878)	3373
FE1	Footslope	Conifer	12142	UGAMS71649	3045 ± 25	3275-3171 (0,570)	3255
FE1	Mid-slope	Conifer	12132	UCIAMS297254	2385 ± 20	2466-2348 (0,934)	2396
FE1	Footslope	Conifer	12143	UGAMS71650	1520 ± 20	1413-1348 (0,941)	1385
FE1	Footslope	Conifer	12146	UGAMS71654	1380 ± 20	1310-1282 (0,896)	1297
FE1	Mid-slope	Conifer	12133	UCIAMS298224	1380 ± 15	1308-1284 (0,956)	1297
FE1	Summit	Conifer	12129	UCIAMS297251	1345 ± 15	1299-1270 (0,889)	1287
FE1	Footslope	Conifer	12120	UCIAMS297243	1315 ± 15	1209-1178 (0,474)	1249
FE1	Mid-slope	Conifer	12134	UCIAMS298225	1265 ± 15	1275-1199 (0,846)	1229
FE1	Footslope	Conifer	12148	UGAMS71656	1310 ± 20	1291-1245 (0,479)	1228
FE1	Footslope	Conifer	12137	UCIAMS298228	1280 ± 15	1276-1241 (0,408)	1227
FE1	Mid-slope	Conifer	12136	UCIAMS298227	1255 ± 15	1270-1206 (0,779)	1227
FE1	Footslope	Conifer	12149	UGAMS71657	1245 ± 20	1271-1206 (0,53)	1213
FE1	Summit	Conifer	12130	UCIAMS297252	1305 ± 15	1211-1178 (0,511)	1209
FE1	Summit	Conifer	12128	UCIAMS297250	1205 ± 15	1168-1069 (0,945)	1118
FE1	Footslope	Conifer	12147	UGAMS71655	785 ± 20	726-676 (0,957)	701
FE1	Summit	Conifer	12131	UCIAMS297253	715 ± 15	676-654 (0,956)	668

FE1	Summit	Conifer	12127	UCIAMS297249	280 ± 20	428-373 (0,496)	377
FE2	Footslope	Conifer	12123	UCIAMS297246	3770 ± 20	4164-4085 (0,685)	4129
FE2	Mid-slope	Conifer	12183	UGAMS71673	3725 ± 25	4103-3984 (0,706)	4063
FE2	Summit	Conifer	12157	UGAMS71665	3565 ± 25	3927-3825 (0,799)	3864
FE2	Mid-slope	Broadleaf	12119	UCIAMS297242	3530 ± 15	3796-3723 (0,574)	3786
FE2	Mid-slope	Conifer	12182	UGAMS71672	1940 ± 20	1931-1821 (0,931)	1863
FE2	Summit	Conifer	12154	UGAMS71662	1870 ± 25	1829-1715 (0,952)	1777
FE2	Footslope	Conifer	12121	UCIAMS297244	1830 ± 15	1749-1703 (0,863)	1726
FE2	Footslope	Conifer	12194	UCIAMS298233	1800 ± 15	1733-1696 (0,510)	1699
FE2	Footslope	Unid.	12193	UGAMS71683	1770 ± 20	1674-1605 (0,725)	1653
FE2	Footslope	Conifer	12122	UCIAMS297245	1740 ± 15	1643-1572 (0,542)	1628
FE2	Footslope	Conifer	12185	UGAMS71675	1710 ± 25	1625-1537 (0,731)	1594
FE2	Summit	Conifer	12155	UGAMS71663	1710 ± 20	1622-1542 (0,742)	1592
FE2	Footslope	Conifer	12189	UGAMS71679	1710 ± 20	1622-1542 (0,742)	1592
FE2	Summit	Conifer	12153	UGAMS71661	1675 ± 20	1603-1530 (0,875)	1561
FE2	Mid-slope	Conifer	12158	UGAMS71666	1670 ± 25	1613-1518 (0,858)	1559
FE2	Summit	Conifer	12152	UGAMS71660	1665 ± 25	1611-1516 (0,848)	1554
FE2	Footslope	Conifer	12195	UCIAMS298234	1670 ± 15	1589-1530 (0,901)	1551
FE2	Footslope	Conifer	12192	UGAMS71682	1655 ± 20	1590-1516 (0,846)	1539
FE2	Footslope	Conifer	12190	UGAMS71680	1650 ± 20	1588-1514 (0,794)	1535
FE2	Footslope	Conifer	12188	UGAMS71678	1540 ± 25	1422-1354 (0,617)	1406
FE2	Mid-slope	Conifer	12181	UGAMS71671	845 ± 20	785-718 (0,84)	742
FE2	Mid-slope	Conifer	12161	UGAMS71669	840 ± 25	783-688 (0,955)	735
FE2	Summit	Conifer	12156	UGAMS71664	795 ± 20	728-678 (0,961)	705
FE2	Footslope	Conifer	12184	UGAMS71674	785 ± 25	728-675 (0,955)	702
FE2	Footslope	Conifer	12186	UGAMS71676	750 ± 25	724-663 (0,964)	680
FE2	Summit	Conifer	12150	UGAMS71658	600 ± 20	645-585 (0,753)	605
FE2	Mid-slope	Conifer	12159	UGAMS71667	585 ± 20	642-588 (0,718)	605
FE2	Footslope	Conifer	12191	UGAMS71681	635 ± 20	604-555 (0,551)	593
FE2	Summit	Conifer	12151	UGAMS71659	645 ± 20	595-558 (0,545)	590
FE2	Mid-slope	Conifer	12160	UGAMS71668	545 ± 20	555-525 (0,761)	544
FE2	Footslope	Conifer	12187	UGAMS71677	240 ± 20	312-279 (0,627)	291
FE2	Mid-slope	Conifer	12180	UGAMS71670	85 ± 20	139-111 (0,261)	120
MU1	Footslope	Conifer	11976	UCIAMS293840	645 ± 15	593-560 (0,574)	587
MU1	Summit	Conifer	11965	UCIAMS293829	445 ± 20	524-490 (0,943)	505
MU1	Footslope	Conifer	11974	UCIAMS293838	210 ± 20	189-149 (0,425)	179
MU1	Mid-slope	Conifer	11963	UCIAMS293827	155 ± 20	228-169 (0,323)	162
MU1	Footslope	Broadleaf	11978	UCIAMS293847	30 ± 20	59-44 (0,389)	122
MU1	Footslope	Broadleaf	11975	UCIAMS293839	85 ± 20	73-34 (0,330)	120
MU1	Mid-slope	Conifer	11973	UCIAMS293837	85 ± 20	73-34 (0,330)	120
MU1	Footslope	Conifer	11977	UCIAMS293846	0 ± 20	0	0
MU1	Footslope	Broadleaf	11964	UCIAMS293828	0 ± 20	0	0
MU2	Summit	Unid.	11966	UCIAMS293830	1180 ± 20	1152-1057 (0,745)	1104
MU2	Mid-slope	Conifer	11968	UCIAMS293832	295 ± 20	437-360 (0,685)	395
MU2	Mid-slope	Unid.	11967	UCIAMS293831	290 ± 20	430-361 (0,636)	394
MU3	Summit	Unid.	11969	UCIAMS293833	4035 ± 20	4531-4423 (0,883)	4476
MU3	Summit	Broadleaf	11970	UCIAMS293834	2655 ± 20	2780-2743 (0,915)	2760
MU3	Mid-slope	Unid.	11971	UCIAMS293835	500 ± 20	542-509 (0,959)	525
MU3	Mid-slope	Conifer	11972	UCIAMS293836	0 ± 20	0	0

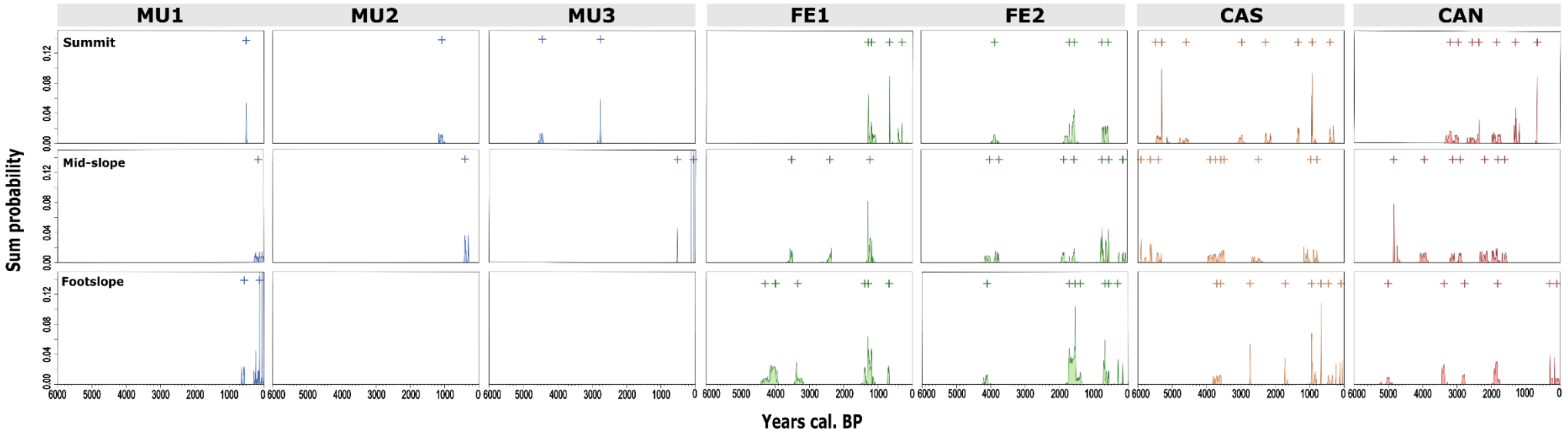


Figure 5. Histoire locale des feux pour trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) dans sept sites répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale du Québec (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]). Les courbes représentent les probabilités cumulées des âges calibrés (^{14}C) obtenus à partir de 133 particules de charbon extraites des sols. Les « + » indiquent l'occurrence d'un événement de feu centré sur la moyenne de l'intervalle de probabilité maximale d'une ou de plusieurs dates au ^{14}C.

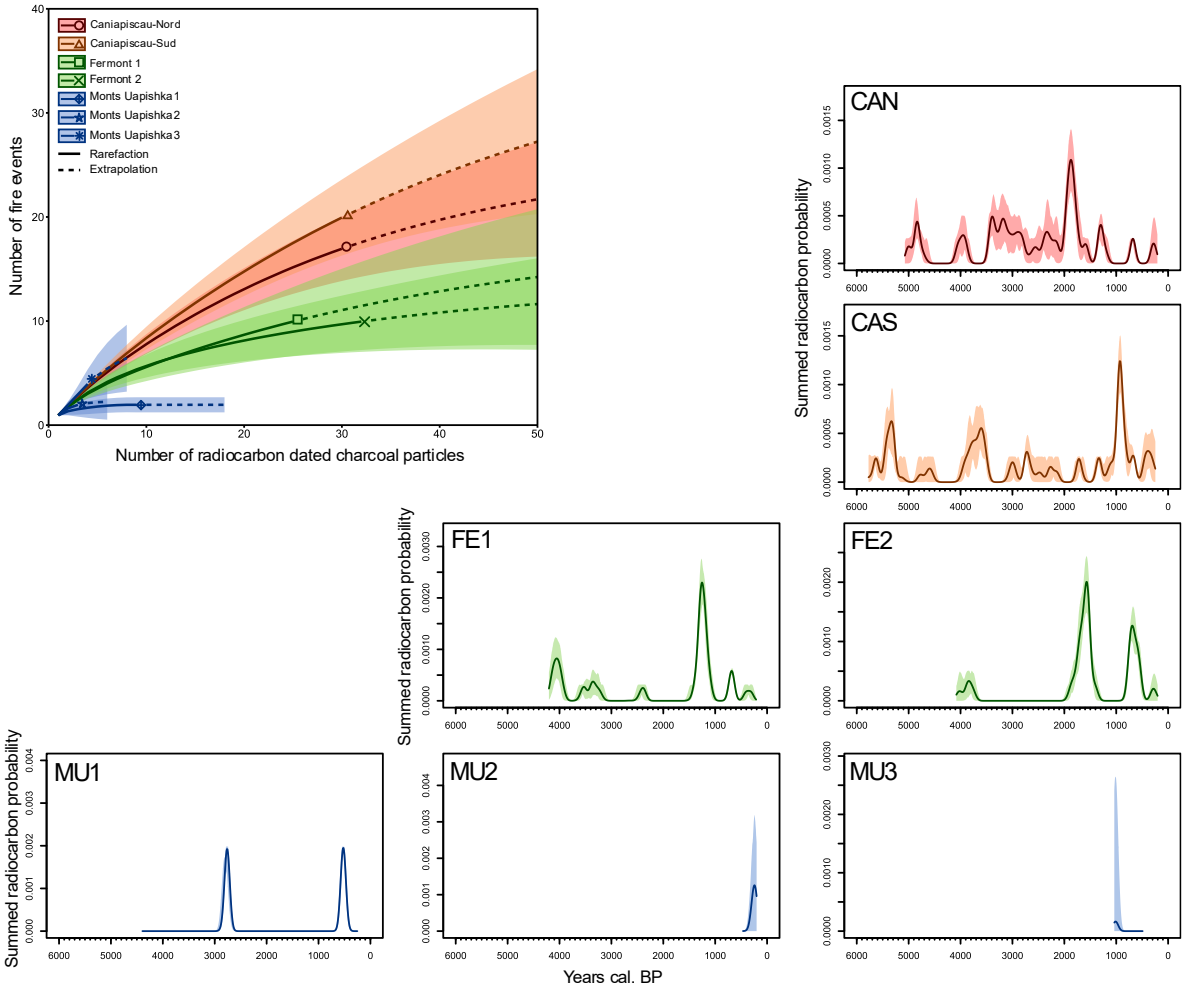


Figure 6. Courbes d'accumulation asymptotique du nombre d'événements de feu détectés en fonction du nombre de particules de charbon datées au radiocarbone (a) et courbes d'estimation par noyau (CKDE) du changement de la fréquence radiocarbone (b) dans sept sites d'études répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]). Les ombrages indiquent les intervalles de confiance à 95%.

Tableau 2. Estimations asymptotiques du nombre d'événements de feu pour chacun des sept sites étudiés, dérivées des courbes d'accumulation du nombre de feux en fonction du nombre de dates radiocarbone.

Secteur	Site	Nombre de dates ^{14}C	Nombre d'événements de feux détectés	Nombre d'événements de feux extrapolés	Erreur type	Intervalle de confiance
CAN	CAN	30	17	26,67	12,78	17 – 51,72
CAS	CAS	30	20	38,95	21,19	20 – 80,47
FE	FE1	25	10	18,64	9,77	10 – 37,78
FE	FE2	32	10	13,88	5,59	10 – 24,83
MU	MU1	9	2	2,00	0,31	2 – 2,62
MU	MU2	3	2	2,33	1,11	2 – 4,51
MU	MU3	4	4	8,50	2,55	4,00 – 13,49

Régimes de feux historiques - Les trois statistiques descriptives des feux (n_{FEU}, L_{FEU}, F_{FEU}) varient entre les secteurs ($P < 0,001$; Figure 7, Tableau 3). Les secteurs CAN et CAS présentent une activité de feux plus importante, caractérisée par un nombre supérieur d'événements de feux, des registres temporels plus longs et des fréquences de feux plus élevées. En revanche, les trois sites du secteur des Monts Uapishka affichent les valeurs les plus faibles pour ces trois variables, tandis que les deux sites du secteur de Fermont montrent des valeurs intermédiaires. Aucune différence significative n'apparaît entre les positions topographiques (étagement local) à travers les différents sites ($P > 0,96$; Figure 7, Tableau 3). De même, les interactions entre les secteurs et les étages ne sont pas statistiquement significatives ($P > 0,122$).

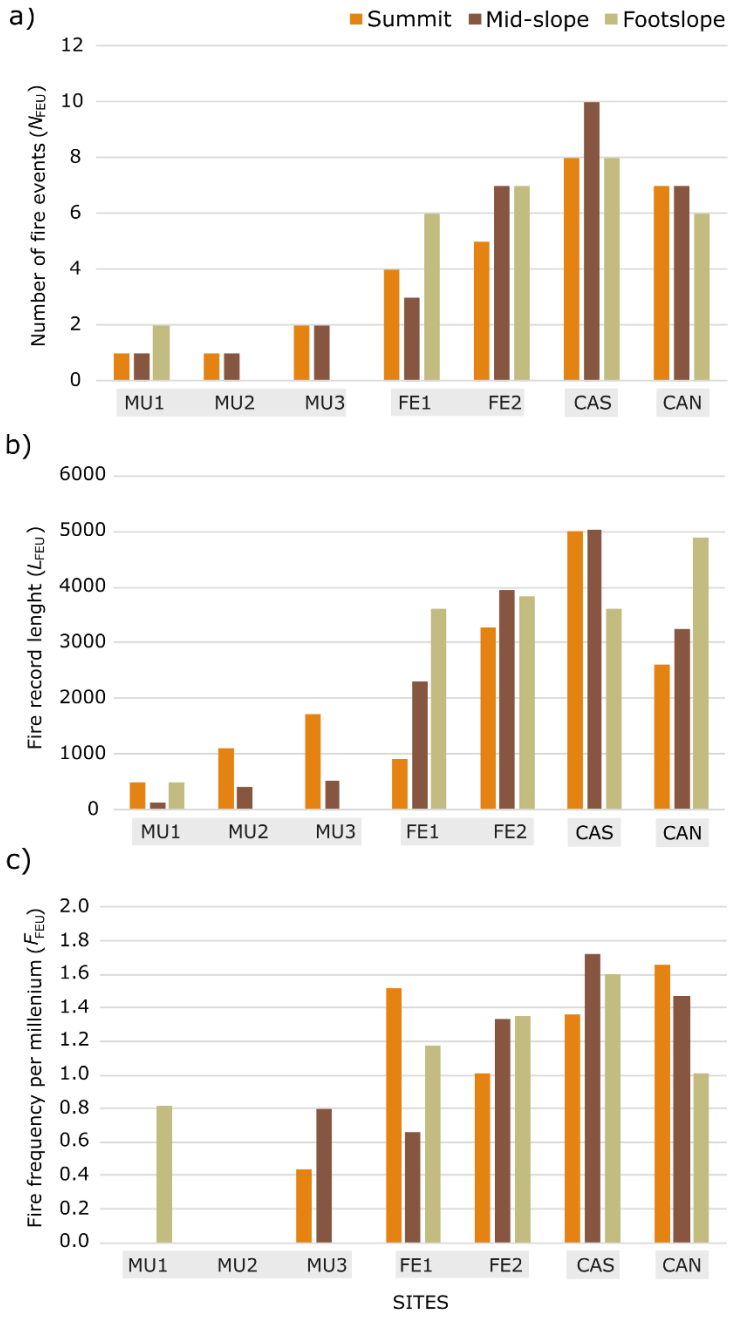


Figure 7. Statistiques descriptives des régimes de feux: Nombre de feux (a), durée du registre de feux (b) et fréquence des feux (c), dans trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) sur sept sites d'études répartis dans quatre secteurs (en gris) de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]).

Tableau 3. Statistiques descriptives des feux agrégées par secteur et par étage. Les lettres distinctes indiquent des différences statistiquement significatives entre les secteurs selon les tests HSD de Tukey. NS indique l'absence de différence significative entre les étages. Les valeurs *P* du modèle ANOVA sont rapportées entre parenthèses pour les deux effets principaux alors que leurs interactions ne sont pas statistiquement significatives ($P > 0{,}122$).

Secteur	n_{FEU} **($P < 0{,}001$)**	L_{FEU} **($P < 0{,}001$)**	F_{FEU} **($P < 0{,}001$)**	**Étage**	n_{FEU} **($P = 0{,}799$)**	L_{FEU} **($P = 0{,}877$)**	F_{FEU} **($P = 0{,}951$)**
CAN	6,7 [ab]	3579 [a]	1,38 [a]	Sommet	4,0 [NS]	2158 [NS]	0,90 [NS]
CAS	8,7 [a]	4554 [a]	1,57 [a]	Mi-pente	4,4 [NS]	2229 [NS]	0,90 [NS]
FE	5,3 [b]	2979 [a]	1,17 [a]	Bas de pente	4,1 [NS]	2364 [NS]	0,85 [NS]
MU	1,1 [c]	555 [b]	0,30 [b]	-	-	-	

1.4.2 Effet du dénivelé sur les régimes de feux

Pour chacune des trois statistiques descriptives du régime de feux, le modèle initial, incluant l'ensemble des variables géographiques et leurs interactions de premier ordre, a un support statistique ($P < 0{,}005$). Le dénivelé est toutefois la seule variable géographique significativement associée aux trois statistiques décrivant les régimes de feux. La latitude, la position topographique (étagement) et les interactions n'ont pas de support statistique dans les trois modèles initiaux. Après la procédure de sélection de variables, chaque statistique descriptive du régime de feux est expliquée avec une forte proportion de variance par un modèle réduit hautement significatif (Tableau 4). Pour le *nombre de feux* (n_{FEU}), toutes les variables géographiques, sans leurs interactions, sont retenues dans le modèle final (R^2 ajusté = 0,86, $P < 0{,}001$). Toutefois, seul le dénivelé est significativement associé avec le nombre de feux ($P < 0{,}001$). Les trois variables géographiques et l'interaction entre la latitude et l'étagement sont retenues dans le modèle pour expliquer la *durée du registre de feux* (L_{FEU} ; R^2 ajusté = 0,76, $P < 0{,}001$). Or, seul le dénivelé a un support statistique ($P < 0{,}004$). Enfin, le modèle final expliquant la *fréquence des feux* (F_{FEU}) se réduit à un modèle linéaire simple, ne conservant que le dénivelé comme variable explicative (R^2 ajusté = 0,74, $P < 0{,}001$). Ces résultats révèlent des relations négatives entre le dénivelé et chacune des statistiques descriptives du régime de feux (Figure 8). Une augmentation du dénivelé est associée à un

régime de feux plus court, caractérisé par un nombre réduit d'événements et une fréquence de feux plus faible. Cette tendance est robuste à travers les trois étages topographiques, dont les pentes de régression ne diffèrent pas significativement (Figure 8).

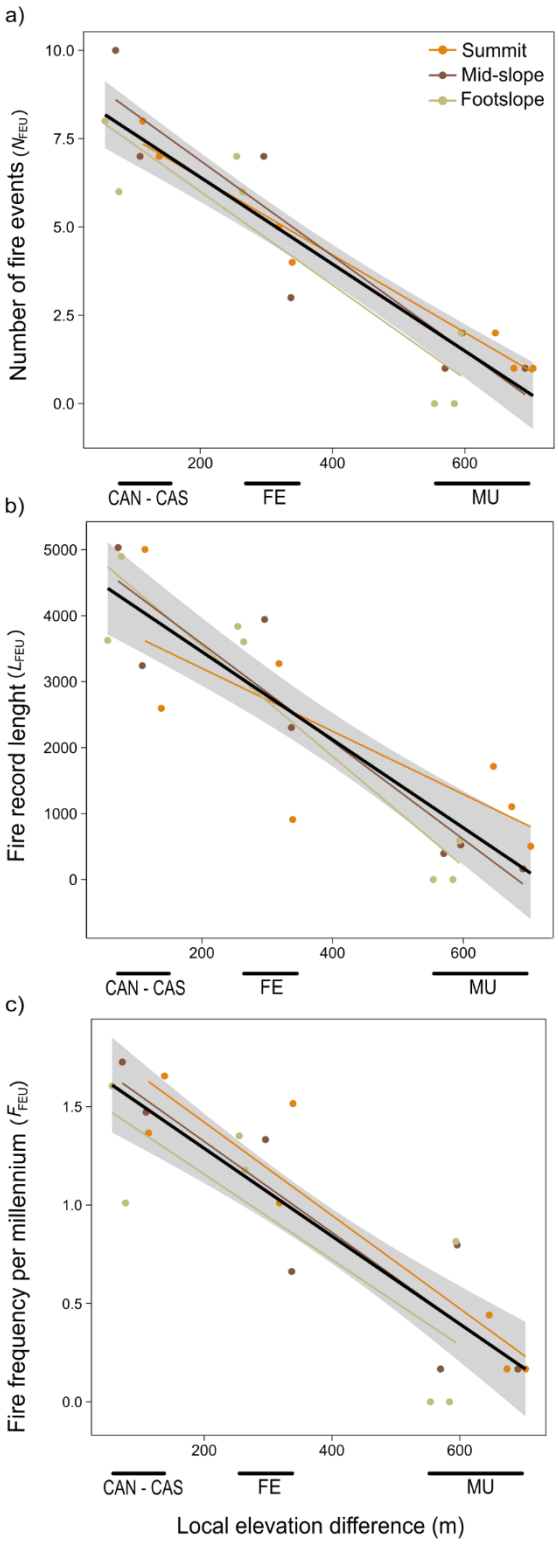


Figure 8. Statistiques descriptives des régimes de feux en fonction du dénivelé. Nombre de feux (a), durée du registre de feux (b) et fréquence des feux (c) dans trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) sur sept sites d'études répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]). Les relations linéaires sont illustrées pour l'ensemble des parcelles (droites noires) avec l'intervalle de confiance 95% (ombrage) et pour chaque étage indépendamment (droites colorées).

Tableau 4. ANOVA du modèle linéaire réduit final pour chaque statistique descriptive du régime de feux avec la somme des carrés (SS), les degrés de liberté (Df), les valeurs *F* et *P* et pour chaque variable géographique et leurs interactions de premier ordre. Les astérisques indiquent le niveau de signification statistique : *P < 0,05 ; **P < 0,01 ; ***P < 0,001.

Statistique descriptive	**Effet**	**SS**	**Df**	**F**	***P***
n_{FEU}	lat	2,28	1	1,66	0,216
***P*(modèle) < 0,001**	etage	4,83	2	1,76	0,203
R^2 ajusté = 0,858	deniv ***	27,45	1	20,04	< 0,001
	résidus	21,92	16		
L_{FEU}	lat	734166	1	0,96	0,344
***P*(modèle) < 0,001**	etage	810366	2	0,53	0,600
R^2 ajusté = 0,761	deniv **	9177393	1	12,01	0,004
	lat:etage	3018195	2	1,97	0,176
	résidus	10697775	14		
F_{FEU}	deniv ***	5,46	1	59,12	< 0,001
***P*(modèle) < 0,001**	résidus	1,76	19		
R^2 ajusté = 0,744					

1.4.3 Dynamique forestière contemporaine

Structure et composition forestière - L'âge minimal des peuplements forestiers varie considérablement entre les secteurs. Dans les secteurs CAN et CAS, les peuplements de bas de pente sont relativement jeunes, avec des âges minimaux de 85 et 98 ans, respectivement. À Fermont, les peuplements forestiers présentent des âges légèrement plus élevés, mais comparables entre les sites (115 ans à FE1 et 112 ans à FE2). Enfin, dans le secteur des Monts Uapishka, les peuplements affichent des âges minimaux nettement plus anciens, mais relativement similaires à l'échelle du secteur, soit 246 ans (MU1), 248 ans (MU2) et 230 ans (MU3).

Au-delà des différences d'âge, la composition arborescente varie également entre les secteurs (Figure 9). Le secteur CAN se caractérise par une forte dominance de l'épinette noire (96,7 %), accompagnée d'une faible proportion de mélèze laricin (3,3 %). À Caniapiscau-Sud, l'épinette noire demeure majoritaire (82,7 %), tandis que le mélèze laricin atteint

17,3 %. À Fermont, l'assemblage forestier est plus diversifié, regroupant l'épinette noire (23,1 %), le mélèze laricin (14,4 %), l'épinette blanche (*Picea glauca*; 29,7 %) et le sapin baumier (31,5 %), auxquels s'ajoute une faible proportion de bouleau à papier (*Betula papyrifera*; 1,3 %). Enfin, le secteur des Monts Uapishka se distingue par la dominance marquée de l'épinette blanche (68 %), accompagnée de l'épinette noire (21,3 %) et de sapin baumier (10,7 %). Cette composition correspond à celle typique du centre du massif des Monts Uapishka, tandis que des pessières noires à sapin sont davantage observées en périphérie de ce dernier (de Lafontaine et Payette, 2010; 2011; 2012a; 2012b; Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024).

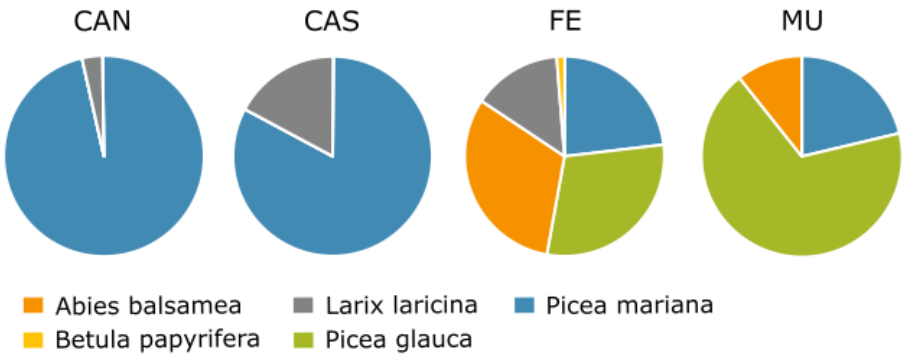


Figure 9. Abondance relative des espèces arborescentes dans les placettes établies en bas de pente dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]).

Les toposéquences présentent une configuration structurelle similaire entre les sites, avec un bas de pente occupé par un couvert forestier mature, une mi-pente incluant seulement des tiges de classes petites à intermédiaires et un sommet non boisé, où l'on trouve cependant des tiges de petites tailles en régénération. Les différences observées concernent principalement les structures diamétrales et la composition des peuplements forestiers de bas de pente. Le secteur des Monts Uapishka (MU) se distingue notamment par des peuplements présentant des distributions diamétrales continues, caractérisées par une représentation

relativement étendue et bien répartie des classes de DHP, incluant à la fois des individus de gros diamètres (vétérans) et des classes intermédiaires bien développées. Cette organisation suggère des structures irrégulières, compatibles avec un recrutement étalé dans le temps plutôt qu'avec des structures équiennes issues d'une perturbation majeure ayant généré une cohorte distincte (Figure 10). Dans les secteurs de Fermont (FE) et de Caniapiscau (CAS, CAN), les grands diamètres sont peu représentés, ce qui suggère des peuplements plus jeunes. Les modèles linéaires décrivant la fonction de puissance s'ajustent généralement bien aux données empiriques des structures diamétrales des peuplements (Tableau 5). Les régressions sont significatives pour la majorité des placettes. Dans certains cas, notamment aux sommets ou à mi-pente, la présence exclusive de la classe de régénération (0–2 cm) ne permettait pas d'ajuster un modèle significatif en raison de l'absence de variation dans les classes de diamètre. Les modèles linéaires mixtes offrent un support statistique aux observations visuelles des structures diamétrales. Ils indiquent qu'en moyenne, les pentes (β_1) et les ordonnées à l'origine (β_0) des modèles linéaires varient selon l'étage topographique (effet fixe; $\beta_1 : P = 0{,}026$, $\beta_0 : P < 0{,}001$; Figure 11), mais pas en fonction des sites (effet aléatoire; β_1 et $\beta_0 : P = 1$). Les pentes de régression (β_1) des placettes situées en bas de pente sont significativement moins abruptes que celles des placettes en mi-pente et au sommet alors que les ordonnées à l'origine (β_0) des placettes situées au sommet sont significativement inférieures à celles des placettes en mi-pente et bas de pente indiquant une progression graduelle de la structure des tiges entre le bas de pente forestier et le sommet en régénération (Figures 10 et 11, Tableau 5).

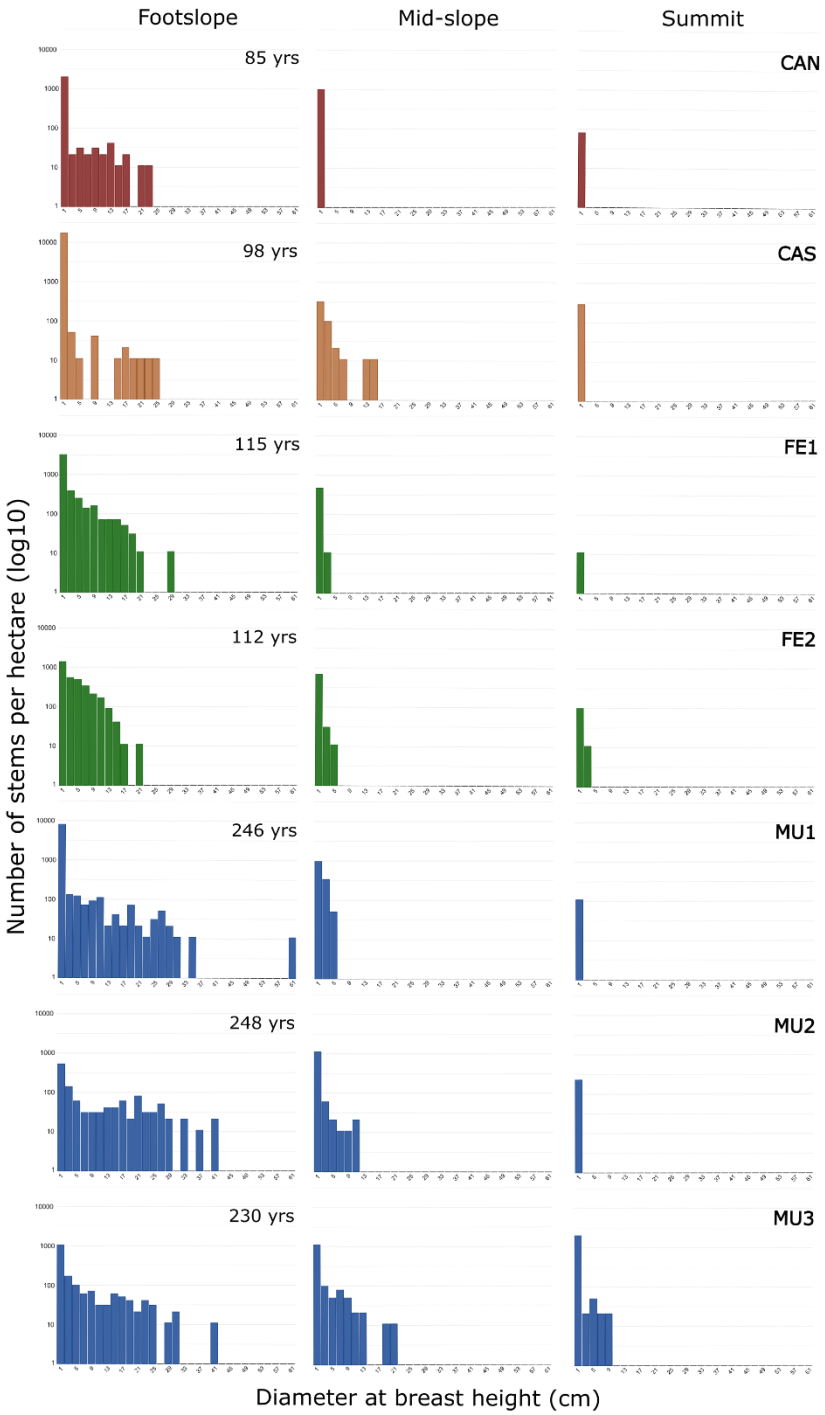


Figure 10. Structure diamétrale des peuplements aux trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) sur sept sites d'études répartis dans les quatre secteurs d'étude (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]). Les classes de diamètre à hauteur de poitrine sont nommés en fonction de la valeur centrale de la classe. La classe de 1 cm correspond à la régénération. L'âge minimal des peuplements de bas de pente figure dans le coin supérieur droit des histogrammes de bas de pente.

Tableau 5. Paramètres, variance expliquée, et valeurs *P* des modèles linéaires des fonctions de puissance décrivant la structure diamétrale des peuplements dans trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente) sur sept sites d'études répartis dans quatre secteurs de la forêt boréale au Québec, Canada (Monts Uapishka [MU], Fermont [FE], Caniapiscau-Sud [CAS] et Caniapiscau-Nord [CAN]).

Étage	Site	β_0	β_1	R^2	*P*
Sommet	CAN	4,11	-2,93	0,90	0,201
	CAS	5,31	-3,79	0,90	0,201
	FER1	4,72	-2,55	0,95	0,023
	FER2	2,24	-1,60	0,90	0,201
	MU1	4,41	-3,14	0,90	0,201
	MU2	5,09	-3,63	0,90	0,201
	MU3	7,39	-2,63	0,83	0,005
Moyenne sommet		4,75	-2,90		
Mi-pente	CAN	6,47	-4,62	0,90	0,201
	CAS	5,98	-1,93	0,73	0,002
	FER1	6,70	-3,08	0,97	0,003
	FER2	6,06	-3,37	0,97	0,013
	MU1	7,90	-3,33	0,81	0,037
	MU2	7,00	-2,34	0,87	0,001
	MU3	7,39	-2,06	0,76	< 0,001
Moyenne mi-pente		6,79	-2,96		
Bas de pente	CAN	6,72	-1,71	0,68	< 0,001
	CAS	6,93	-1,90	0,51	0,003
	FER1	9,08	-2,32	0,70	< 0,001
	FER2	9,19	-2,35	0,78	< 0,001
	MU1	8,79	-2,09	0,79	< 0,001
	MU2	6,70	-1,33	0,53	< 0,001
	MU3	7,74	-1,78	0,69	< 0,001
Moyenne bas de pente		7,88	-1,93		

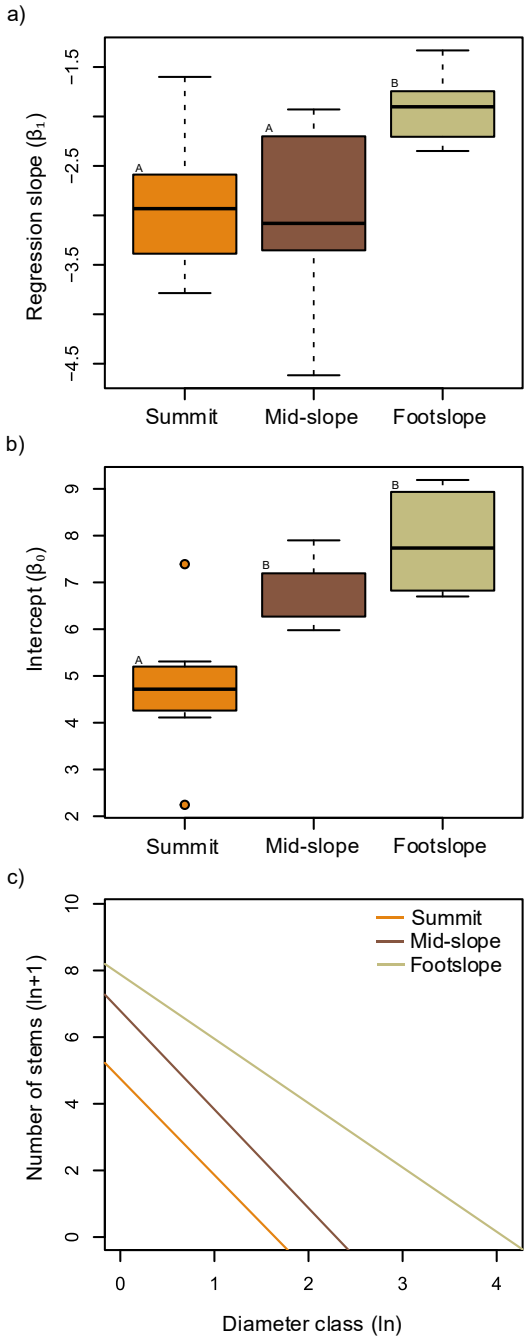


Figure 11. Comparaison des paramètres des modèles linéaires de fonctions de puissance décrivant la structure diamétrale des peuplements selon trois positions topographiques (sommet, mi-pente, bas de pente). Comparaison des pentes (a) et des ordonnées à l'origine (b). Les boîtes indiquent le quartile inférieur, la médiane et le quartile supérieur ; les moustaches correspondent à 1,5 × l'intervalle interquartile. Les lettres différentes indiquent des différences significatives (test HSD de Tukey). Modèles linéaires composites des structures diamétrales basés sur les valeurs moyennes des paramètres par étage (c).

1.5 DISCUSSION

En combinant l'analyse rétrospective des régimes de feux holocènes, l'évaluation de l'influence du contexte topographique local et l'examen de la structure forestière contemporaine, cette étude aborde la dynamique historique, la stabilité et la trajectoire des landes sommitales de la forêt boréale dans l'est de l'Amérique du Nord. Elle se distingue par une approche intégrative conciliant l'analyse anthracologique le long d'un gradient latitudinal couvrant trois domaines bioclimatiques, ainsi qu'un gradient altitudinal à l'échelle des versants. L'analyse macrofossile des charbons de bois (≥ 2 mm) enfouis dans les sols constitue un indicateur des incendies passés à l'échelle du peuplement. Nous avons exploité cette propriété afin de comparer le régime historique des incendies dans des milieux boisés et non-boisés adjacents. Cette approche offre une résolution spatiale locale distincte de celle d'autres indicateurs issus des sédiments lacustres, habituellement employés pour reconstituer l'histoire régionale des feux sur des échelles de temps plurimillénaires (Ohlson et Tryterud, 2000; Remy et al., 2018; Minchev et de Lafontaine, 2024).

Dans les milieux actuellement ouverts, tels que les landes sommitales, l'occurrence de particules macrofossiles de charbon de bois enfouies dans l'horizon de sol minéral témoigne de la présence locale d'anciens peuplements forestiers, puisque seuls les combustibles ligneux d'espèces arborescentes produisent des fragments de cette taille lors d'un incendie (Ohlson et Tryterud, 2000). Ces fragments se déposent *in situ* et se conservent virtuellement inaltérés dans les sols pendant des millénaires, offrant ainsi un indicateur fiable des feux passés (de Lafontaine et Asselin, 2011). Par ailleurs, l'abondance et la répartition spatiale des particules extraites permettent d'inférer si les charbons proviennent d'arbres isolés ou d'un couvert forestier bien établi (Asselin et Payette, 2005b). L'absence de charbon doit toutefois être interprétée avec prudence, puisqu'elle peut résulter des caractéristiques du combustible, de la sévérité du feu ou encore de processus taphonomiques influençant l'incorporation, la redistribution ou la préservation des charbons dans le sol (Clark, 1990; Pitkänen et al., 1999; Higuera et al., 2011; Oris et al., 2014). Dans notre étude, le sol de chaque placette a été rigoureusement examiné au moyen d'un échantillonnage systématique de 20 prélèvements,

assurant ainsi une couverture spatiale exhaustive du milieu étudié et maximisant la probabilité de détecter des charbons lorsqu'ils sont présents. Ainsi, l'absence de charbons peut être considérée comme un signal écologique robuste, pourvu qu'il soit interprété à la lumière des conditions écologiques et topographiques propres à chaque site.

À partir de 420 échantillons de sol prélevés sur 7 sommets et de la datation radiocarbone de 133 fragments de charbon, nous avons reconstitué l'histoire des régimes de feux et inféré la dynamique holocène des forêts aux échelles régionale et locale. En combinant ces informations avec les inventaires forestiers contemporains, nous avons évalué les trajectoires démographiques actuelles et la stabilité des milieux ouverts. Notre première hypothèse postulait que les sommets ont été historiquement boisés puis déboisés progressivement du nord vers le sud sous l'effet du refroidissement du Néoglaciaire. Toutefois, nos résultats indiquent que l'ouverture sommitale ne résulte pas d'un même processus irréversible, mais d'une pluralité de trajectoires écologiques. Certains sommets présentent des épisodes répétés de déboisement et de reboisement induits par le feu, dans des contextes où les conditions climatiques limitaient la régénération forestière sans toutefois montrer d'évidence de déforestation permanente. D'autres sommets témoignent plutôt de la persistance vestigiale d'une toundra alpine dans des secteurs peu perturbés, où les contraintes topographiques ont empêché l'afforestation et ce, même lors des périodes climatiques plus clémentes. Par ailleurs, contrairement à notre seconde hypothèse qui postulait une activité de feu accrue en position sommitale, l'analyse macrofossile ne met en évidence aucune différence significative entre les étages topographiques; elle souligne plutôt le rôle du dénivelé comme déterminant majeur modulant l'afforestation, la probabilité d'incendie, la résilience des peuplements et la colonisation le long des versants.

1.5.1 Dynamique cyclique de déboisement-reboisement à l'origine de landes sommitales

Les patrons d'activité de feu indiquent que les incendies ont été un facteur clé de la dynamique écologique dans les secteurs de Caniapiscau et de Fermont, en interaction avec les conditions climatiques modulant la capacité de régénération forestière après perturbation.

Nos résultats révèlent toutefois d'importantes disparités spatiales dans les régimes de feu. Trois patrons se distinguent : une activité soutenue à Caniapiscau-Nord (CAN) et Caniapiscau-Sud (CAS), une activité modérée et plus sporadique à Fermont (FER) et une quasi-absence d'incendies aux Monts Uapishka (MU). Dans les secteurs CAN et CAS, l'abondance des charbons et la récurrence des dates radiocarbone indiquent une activité de feu soutenue depuis *c.* 6000 ans AA (CAS) et *c*. 5000 ans AA (CAN). L'omniprésence des particules de charbon trouvées sur les sommets au cours des derniers millénaires suggère que ces milieux ont été régulièrement boisés depuis leur afforestation initiale. Plus spécifiquement, la reconstitution des événements de feu suggère une alternance entre des phases boisées, marquées par une activité de feu élevée, et de phases non boisées associées à une diminution de l'activité de feu.

À Fermont, les deux sites étudiés cumulent un total de 20 événements de feu (10 par site), dont 9 en position sommitale, indiquant une présence ancienne de forêts dans des milieux aujourd'hui non boisés. L'activité de feu y débute plus tardivement que dans les secteurs situés au nord (CAN et CAS), soit vers 4000 ans AA, et semble modulée par les oscillations climatiques. Les périodes plus froides, notamment au début du Néoglaciaire et durant le Petit Âge glaciaire, semblent avoir limité la régénération de l'épinette noire après feu, entraînant un éclaircissement du couvert forestier favorisant le maintien de milieux ouverts ou à faible densité pendant des périodes prolongées. Cette dynamique a pu contribuer à maintenir des intervalles sans feu atteignant plus de 1000 ans. À l'inverse, les périodes plus chaudes, telles que l'Hypsithermique, l'Optimum climatique romain et l'Optimum climatique médiéval, auraient favorisé la recolonisation des versants et la reprise des feux lorsque le combustible redevenait suffisant (Delwaide et al., 2021). Cette hétérogénéité temporelle suggère que les landes sommitales de Fermont résultent d'échecs de régénération suivant le passage de feux lors de phases de refroidissement climatique, alors que les périodes plus clémentes favorisent le reboisement, selon une dynamique semblable mais plus lente que dans les secteurs CAN et CAS. Ainsi, dans les secteurs septentrionaux de notre dispositif (CAN, CAS et FER), les landes sommitales représentent des états transitoires au sein de cycles répétés de déboisement et de reboisement, plutôt que d'une perte de résilience unique

et irréversible associée au processus graduel de déforestation subarctique. Ces résultats ne soutiennent donc pas l'hypothèse voulant que l'ouverture sommitale dans ces secteurs corresponde à un état alternatif stable (hystérèse), mais indiquent plutôt des trajectoires écologiques réversibles sur des échelles de temps millénaires.

1.5.2 Origine vestigiale de la toundra alpine aux Monts Uapishka

Alors que les secteurs de Caniapiscau et de Fermont sont caractérisés par des dynamiques de déboisement et de reboisement induites par le feu, les Monts Uapishka présentent une histoire écologique distincte. Bien qu'un effort d'échantillonnage plus important ait été réalisé au centre du massif, peu de charbons de bois y ont été trouvés. La découverte sporadique de quelques particules pourrait témoigner de l'occurrence d'individus isolés (p.ex., krummholz) frappés par la foudre, sans propagation du feu dans le milieu environnant. L'absence quasi totale de traces d'incendie suggère que les sommets des hauts plateaux n'ont probablement jamais été afforestés depuis la déglaciation, même lors des phases climatiques clémentes. En revanche, plusieurs événements de feu ont déjà été documentés à la marge ouest du massif (monts Harfang, Jauffret et Provencher), indiquant que des incendies sont survenus de manière récurrente à la périphérie du massif, sans toutefois atteindre les sommets centraux (de Lafontaine et Payette, 2010; 2011; 2012a; 2012b; Pothier Guerra et de Lafontaine, 2024; Langlois, 2025). Cette dissociation spatiale du régime de feux aux Monts Uapishka suggère la persistance d'une toundra alpine vestigiale sur les sommets au centre du massif, maintenue par des contraintes climatiques et topographiques ayant empêché leur afforestation. Ce scénario est d'ailleurs appuyé par la composition floristique des sommets au centre du massif où les communautés végétales, plus diversifiées et davantage apparentées à la flore arctique et subarctique, contrastent avec celles des secteurs de Fermont et de Caniapiscau (Sud et Nord), exclusivement composée d'espèces d'affinités aux forêts boréales et landes boréales (Langlois, 2025).

La présence contemporaine de vieux peuplements ouverts dominés par l'épinette blanche au bas des versants au centre des Monts Uapishka, combinée à la faible abondance

de charbons, appuient l'argumentaire voulant que ces écosystèmes forestiers aient été historiquement peu dynamisés par les incendies. Ce constat contraste avec les bas de versants en périphérie du massif ainsi qu'avec ceux des secteurs CAN–CAS et FER dominés par l'épinette noire, une espèce bien adaptée aux feux récurrents. L'épinette blanche, intolérante aux feux, est généralement associée aux vieilles sapinières où les incendies sont relativement peu fréquents (de Lafontaine et al., 2010; 2011; 2012a; 2012b). Ainsi, les hauts plateaux au centre du massif abriteraient des pessières blanches relictuelles ayant persisté dans des vallées subalpines naturellement protégées des incendies par les effets orographiques (i.e. précipitations abondantes), et soumises à des contraintes climatiques (p.ex., enneigement, température, vents) qui auraient limité leur expansion sur les sommets. Alors que le régime des feux contribue à expliquer la position de la limite altitudinale des arbres en périphérie du massif, l'établissement d'une limite altitudinale strictement climatique au centre du massif des Monts Uapishka s'apparente plutôt à la dynamique observée dans les hauts sommets de la péninsule gaspésienne, où aucune trace de feux n'a été détectée dans la ceinture subalpine dominée par l'épinette blanche (de Lafontaine et al., 2010; 2011; 2012a; 2012b).

1.5.3 Rôle déterminant de la topographie

Les régimes des feux au cours de l'Holocène varient entre les secteurs étudiés. Or, les modèles linéaires indiquent que le dénivelé topographique est le seul facteur géographique significativement associé aux statistiques descriptives des régimes de feux, soit le nombre, la fréquence et la durée du registre de feux. Ainsi, ni la latitude, ni l'étagement le long du versant, ni l'interaction statistique entre ces derniers ne permettent d'expliquer les différents régimes des feux et, par conséquent, la dynamique d'ouverture des sommets. Ces résultats invalident donc l'hypothèse d'une progression graduelle du déboisement le long du gradient latitudinal et celle d'une activité de feu systématiquement plus élevée en position sommitale par rapport aux bas de versant. En revanche, des relations négatives robustes (R^2 ajustés > 0,74), indiquent que les sites caractérisés par un fort dénivelé présentent moins d'événements de feux, une fréquence d'incendies plus faible et un registre temporel plus court. Ces résultats soulignent le rôle prépondérant du relief sur les régimes historiques de

feu et, par extension, sur la dynamique forestière le long des versants et sur les trajectoires écologiques. L'augmentation du dénivelé accentue les effets orographiques et microclimatiques associés aux environnements montagnards, notamment le refroidissement adiabatique, l'augmentation des précipitations, l'exposition accrue aux vents et des conditions nivales plus contraignantes (Körner et Paulsen, 2004; Roe, 2005). Par exemple, l'action des vents, combinée à des températures froides, favorise le refroidissement éolien, la dessiccation et l'érosion hivernales, tout en limitant l'accumulation et la persistance du couvert de neige, réduisant ainsi la protection des semis contre le gel (Körner, 2012; Smith et al., 2003; Renard et al., 2016; MRNF, 2022). Ensemble, ces contraintes environnementales restreignent la fenêtre écologique favorable à l'établissement, à la survie et à la croissance des arbres, ralentissant les processus de colonisation en altitude et favorisant le maintien de milieux ouverts. La faible continuité du combustible ligneux qui en résulte limite par ailleurs la disponibilité de matière inflammable, réduisant ainsi la probabilité et la propagation des incendies dans les milieux sommitaux fortement exposés. Cette probabilité est également diminuée par les conditions humides associées à l'augmentation des précipitations orographiques avec le dénivelé.

Le dénivelé pourrait aussi contribuer à expliquer les différences temporelles de colonisation forestière observées entre les secteurs étudiés. Ceux de Caniapiscau-Nord et de Caniapiscau-Sud, caractérisés par des dénivelés faibles et comparables, présentent des histoires de feu similaires et plus anciennes qu'à Fermont, où le dénivelé plus élevé est susceptible d'accentuer les contraintes microclimatiques et orographiques, limitant temporairement l'établissement des arbres aux plus hautes élévations lors des périodes climatiques plus froides. Cette configuration pourrait avoir retardé l'afforestation à Fermont où l'histoire des feux débute plus tard que dans les secteurs Caniapiscau. En revanche, la différence de près d'un millénaire entre les premières occurrences de feu à Caniapiscau-Sud et à Caniapiscau-Nord suggère que d'autres facteurs ont également modulé la vitesse de colonisation initiale. À relief comparable, des conditions légèrement plus clémentes au sud auraient pu favoriser une installation plus précoce des arbres, entraînant une disponibilité plus rapide du combustible nécessaire au déclenchement des premiers incendies locaux.

1.5.4 Expansion démographique contemporaine le long des versants

Les inventaires forestiers permettent d'évaluer les dynamiques actuelles le long des versants et de les placer dans le contexte des trajectoires inférées à partir des régimes de feu historiques. Dans l'ensemble, ces inventaires révèlent une dynamique contemporaine de colonisation ascendante. Les bas de versant présentent des peuplements matures bien établis (≥ 85 ans), caractérisés par une structure diamétrale diversifiée indiquant un recrutement continu (Hett et Loucks, 1976; Oliver et Larson, 1996). Les mi-pentes montrent pour leur part des structures dominées par de petites et moyennes tiges, typiques de peuplements en expansion démographique, tandis que les sommets sont composés presque exclusivement de petites classes de diamètre en régénération. La présence de régénération d'espèces arborescentes à tous les étages du versant suggère que les conditions climatiques actuelles sont propices à l'établissement des arbres, y compris en position sommitale. Ce patron est appuyé par les modèles linéaires mixtes, qui indiquent que la structure diamétrale varie significativement selon la position topographique, indépendamment du site d'étude. Ceci suggère que la dynamique de recrutement et l'expansion des populations sont essentiellement modulées par le gradient d'étagement local. Dans l'ensemble, ces résultats indiquent que la colonisation forestière progresse actuellement vers les sommets. Le contexte actuel de réchauffement climatique devrait continuer de favoriser la survie et la croissance des jeunes individus déjà présents jusqu'aux plus hautes élévations, y compris au sommet des Monts Uapishka qui n'ont jamais été afforestés. Ces observations ne supportent donc pas l'hypothèse voulant que les ouvertures sommitales correspondent à un état alternatif stable irréversible, mais indiquent plutôt un système en transition, caractérisé par une capacité actuelle de recolonisation ascendante.

1.5.5 Implications et perspectives

Les résultats mettent en évidence une continuité entre les dynamiques historique, contemporaine et future des sommets non boisés le long des gradients locaux et régionaux. Les signaux de déboisement et de reboisement identifiés au cours de l'Holocène dans les secteurs de Caniapiscau et de Fermont indiquent que les milieux actuellement ouverts ont déjà connu des phases répétées de colonisation forestière et d'ouverture, sans que ces ouvertures ne se traduisent par une déforestation permanente. Les inventaires forestiers contemporains révèlent par ailleurs une dynamique de colonisation ascendante, suggérant que les conditions d'établissement sont actuellement réunies, mais que la transition vers des stades arborescents demeure modulée par le dénivelé et les contraintes climatiques, particulièrement en position sommitale. Dans ce contexte, le réchauffement climatique en cours pourrait favoriser, à moyen ou long terme, une densification progressive du couvert forestier dans certains milieux ouverts, à des rythmes variables selon le contexte topographique. À l'inverse, dans les secteurs où les milieux ouverts correspondent à une limite climatique des arbres, comme aux Monts Uapishka, nos résultats suggèrent que la dynamique plurimillénaire observée pourrait être modifiée pour la première fois par la possibilité d'une afforestation sous l'effet du réchauffement climatique d'origine anthropique. Ce constat met en évidence la diversité des trajectoires possibles des milieux ouverts nordiques.

Plus largement, nos résultats invitent à reconsidérer certains paradigmes dominants relatifs à la déforestation subarctique, à la résilience des écosystèmes nordiques et à la stabilité des milieux ouverts dans un contexte de changements globaux. Une part importante de la littérature en zone boréale interprète les landes sommitales et autres milieux ouverts, autrefois forestiers, comme des états alternatifs stables, incapables de retourner vers des états forestiers, même lors de périodes climatiques plus favorables (Mallik, 2003; Jasinski et Payette, 2005; Hofgaard et al., 2013; Savard et Payette, 2013; Payette et Delwaide, 2018). Aussi, plusieurs études documentent l'âge de l'ouverture du couvert forestier boréal suivant le dernier feu, sans toutefois contextualiser cet événement par rapport à l'ensemble des feux

survenus depuis l'afforestation initiale du peuplement. L'intégration explicite de la dimension spatio-temporelle, rendue possible par la reconstruction *in situ* des feux holocènes à partir des charbons enfouis dans les sols, permet de replacer les ouvertures observées aujourd'hui dans le contexte de trajectoires écologiques marquées par des épisodes de déboisement et de reboisement, plutôt que comme des états irréversibles résultant d'une perte permanente de résilience (hystérèse).

En apportant un éclairage nouveau sur la dynamique holocène le long de gradients aux échelles régionale (latitude) et locale (dénivelé et étagement), cette étude montre que les milieux ouverts boréaux ne partagent ni la même origine, ni la même trajectoire, ni le même degré de stabilité. Certains écosystèmes ouverts après feu sont potentiellement réversibles et s'inscrivent dans des dynamiques cycliques à l'échelle plurimillénaire, tandis que d'autres correspondent plutôt à des états historiquement stables, davantage contrôlés par le climat et le dénivelé topographique que par le régime de feu. Cette diversité de trajectoires invite à reconsidérer la déforestation subarctique comme seul responsable de l'ouverture et souligne la nécessité d'intégrer explicitement la dimension temporelle holocène pour évaluer la résilience, la stabilité et les trajectoires futures des écosystèmes nordiques dans un climat en réchauffement (Price et al., 2013; IPCC, 2023). Il apparaît par ailleurs essentiel de distinguer les processus associés à la déforestation subarctique historique de ceux des échecs de régénération liés à des perturbations en cascade, notamment les épidémies d'insectes, les chablis, les feux ou les coupes forestières, documentés plus au sud du biome boréal (Paine et al., 1998; Jasinski et Payette, 2005; Girard et al., 2008; 2009; Buma et Wessman, 2011). Étant donné le climat plus clément dans ces contextes méridionaux, l'ouverture persistante du couvert forestier résulte davantage d'une perte soudaine de résilience induite par la succession de perturbations abiotiques et biotiques, où le feu agit souvent comme déclencheur ou amplificateur plutôt que comme cause unique du déboisement. Cette distinction est cruciale dans un climat en réchauffement, car elle conditionne l'évaluation de la résilience des écosystèmes nordiques et la validité des projections portant sur la trajectoire future de la couverture forestière (Johnstone et al., 2010; Gauthier et al., 2015; Hart et al.,

2019; Baltzer et al., 2021). Ainsi, le réchauffement climatique en forêt boréale ne constitue pas en soi une garantie d'augmentation de la résilience forestière.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis d'aborder la dynamique des sommets non boisés de la forêt boréale québécoise à partir d'une perspective intégrée, combinant l'analyse d'archives de feu holocènes et l'étude de structures forestières contemporaines. En mobilisant l'analyse macrofossile des particules de charbons de bois enfouies dans les sols comme indicateurs directs de la présence passée de forêts et de l'occurrence d'incendies, cette approche a offert une reconstitution locale et empirique des régimes de feux historiques, rarement possible à partir d'indicateurs paléoécologiques à plus large échelle. L'intégration explicite de la latitude, du dénivelé et de l'étagement topographique a également permis d'évaluer comment les contraintes physiques modulent, à différentes échelles, l'interaction entre climat, feu et régénération forestière.

Plus largement, cette étude a contribué à replacer les paysages ouverts boréaux dans une dynamique temporelle plurimillénaire, en montrant que leur état actuel ne peut être interprété sans tenir compte des héritages passés et des contraintes environnementales locales. Cette démarche s'inscrit dans la continuité des travaux ayant démontré l'importance de l'histoire écologique dans la compréhension de la résilience des écosystèmes forestiers tout en apportant une résolution spatiale fine à l'interface entre les milieux forestiers et les landes sommitales (Arseneault et Payette, 1997; Payette et al., 2001; Asselin et Payette, 2005b; 2005c; de Lafontaine et Payette, 2010; 2012a; 2012b, Payette et Frégeau, 2019).

Principaux résultats

Nos résultats ont permis de démontrer que les sommets non boisés de la forêt boréale québécoise ne correspondent pas à une trajectoire écologique unique, mais résultent de dynamiques contrastées selon les contextes régionaux et topographiques. Les analyses anthracologiques indiquent que la majorité des sommets actuellement ouverts ont

déjà été boisés au cours de l'Holocène, attestant d'un héritage forestier ancien dans des milieux aujourd'hui dominés par des landes. Dans les secteurs nordiques de notre dispositif de recherche, notamment à Caniapiscau Nord, Caniapiscau Sud et Fermont, l'ouverture des paysages est principalement associée à des déboisements répétés induits par le feu, survenus lors de périodes climatiques défavorables à la régénération post-incendie de l'épinette noire. Ces feux, en interagissant avec des conditions climatiques limitant la reproduction sexuée et la croissance arborescente, ont conduit à des échecs de régénération, favorisant une transition vers des milieux ouverts. Nos résultats suggèrent que l'ouverture des sommets dans ces secteurs correspond davantage à des états transitoires à long terme, maintenus par la récurrence des perturbations et/ou par une capacité de régénération forestière temporairement limitée dans un contexte climatique particulier, plutôt qu'à une déforestation permanente des sommets.

À l'inverse, une dynamique fondamentalement différente caractérise les Monts Uapishka. L'absence quasi totale de particules de charbon de bois sur les sommets suggère que ces milieux ouverts n'ont vraisemblablement jamais été forestiers au cours de l'Holocène, y compris durant des phases climatiques plus favorables. Ces sommets correspondent ainsi à une toundra vestigiale, maintenue par des contraintes climatiques et topographiques locales, et largement dissociée de l'influence du feu. La distinction marquée entre les dynamiques observées dans les secteurs plus nordiques et celles des Monts Uapishka souligne le caractère exceptionnel de ces paysages de toundra et de leur flore associée, rarement présents à une latitude aussi basse.

Dans l'ensemble des secteurs étudiés, le dénivelé s'est avéré être un facteur structurant des trajectoires écologiques le long des versants. En modulant les effets orographiques à l'échelle locale, notamment l'accumulation et la persistance du couvert nival, l'exposition aux vents dominants, le drainage et l'épaisseur des sols, le relief semble influencer à la fois la disponibilité du combustible et l'activité de feu le long des versants de montagne. Nos résultats montrent que le gradient thermique latitudinal à lui seul ne suffit pas à expliquer la distribution et la persistance des milieux ouverts, et que les contraintes physiques locales et,

par conséquent, microclimatiques jouent un rôle déterminant dans l'organisation des paysages boréaux. Enfin, les structures forestières contemporaines indiquent que ces paysages ne sont pas nécessairement stables dans le temps, et qu'une dynamique de colonisation forestière est actuellement en cours le long des versants. Les ouvertures sommitales doivent ainsi être envisagées comme des systèmes en transition, dont l'évolution résulte à la fois de l'héritage des perturbations passées et des conditions environnementales actuelles.

Portée de l'étude

Sur le plan conceptuel, cette étude contribue à montrer que les paysages non boisés de la forêt boréale ne relèvent pas d'un processus unique de déforestation subarctique, mais d'une diversité de trajectoires écologiques complexes, façonnées par l'interaction entre régimes de perturbations, contraintes physiques et conditions climatiques locales. En mobilisant des archives holocènes à différentes échelles spatiales, elle inscrit ces paysages dans une profondeur temporelle essentielle, permettant de dépasser les interprétations simplificatrices et de nuancer les lectures généralisatrices de la déforestation. Les résultats soulignent notamment la nécessité de distinguer les ouvertures associées à des régimes de feu récurrents de celles qui correspondent à des limites climatiques et topographiques, responsables du maintien de formations de type toundra à des latitudes inhabituellement méridionales.

Cette distinction revêt une importance particulière dans le contexte actuel de changements climatiques, où la trajectoire écologique du couvert forestier est souvent interprétée comme une réponse directe aux conditions thermiques contemporaines. Les résultats de ce mémoire montrent toutefois que le réchauffement climatique ne constitue pas, en soi, une garantie de recolonisation forestière des sommets, les trajectoires futures demeurant fortement conditionnées par les contraintes physiques propres à chaque site et par l'héritage des perturbations passées. Ces connaissances offrent ainsi un cadre conceptuel essentiel pour interpréter la résilience, la stabilité et les seuils de transition écologiques de la

forêt boréale, et peuvent contribuer à orienter les stratégies de gestion et de conservation dans un contexte d'incertitude climatique.

Limites de l'étude et perspectives de recherche

Cette étude comporte néanmoins certaines limites. L'approche fondée sur les particules macrofossiles de charbon de bois permet de documenter la présence passée d'espèces ligneuses et l'occurrence d'incendies, mais elle repose sur des archives ponctuelles dont la résolution spatiale et temporelle demeure contrainte par la distribution hétérogène des particules et par les processus de remobilisation dans les sols. Les différences observées dans les quantités de charbons doivent ainsi être interprétées avec prudence, puisqu'elles reflètent à la fois l'histoire des perturbations et les caractéristiques propres aux peuplements et aux conditions édaphiques locales.

Par ailleurs, l'analyse conjointe des variables géographiques (latitude, dénivelé et étagement) a permis d'explorer les interactions entre échelles régionales et locales, mais ces gradients complexes peuvent atténuer ou moduler certains signaux écologiques. Des recherches futures pourraient approfondir cette approche en isolant plus finement chacune de ces dimensions spatiales ou en renforçant l'échantillonnage à une échelle donnée, afin de préciser les mécanismes sous-jacents à la résilience forestière. L'intégration de ces données historiques à d'autres méthodes complémentaires, tels que l'analyse pollinique à haute résolution, la dendrochronologie ou la télédétection, ainsi qu'à des modèles de dynamique du paysage permettrait de mieux évaluer la stabilité relative des sommets non boisés et d'anticiper leurs trajectoires futures dans un contexte de changements climatiques et de régimes de perturbations en transformation.

ANNEXE

CANIAPISCAU-NORD



Sommet



Mi-pente



Bas de pente

CANIAPISCAU-SUD



Sommet



Mi-pente



Bas de pente

FERMONT - 1



Sommet



Mi-pente



Bas de pente

FERMONT - 2



Sommet



Mi-pente



Bas de pente

MONTS UAPISHKA - 1



Sommet



Mi-pente



Bas de pente

MONTS UAPISHKA - 2



Sommet | Mi-pente | Bas de pente

MONTS UAPISHKA - 3



Sommet | Mi-pente | Bas de pente

Figure 12 : Photos des placettes étudiées à chacun des étages (sommet, mi-pente, bas de pente) et secteurs (Caniapiscau-Nord, Caniapiscau-Sud, Fermont 1, Fermont 2, Monts Uapishka 1, Monts Uapishka 2, Monts Uapishka 3). Les secteurs sont positionnés du nord vers le sud (de haut en bas).

a)



c)



b)



d)



Figure 13 : a) Extraction d'un échantillon de sol minéral le long du périmètre de la placette, b) récolte d'échantillons de sol correspondant approximativement à une placette (n = 20), c) immersion des échantillons dans une solution de NaOH (1 %) au laboratoire, d) tamisage des sols à l'aide de mailles de 4 et 2 mm.



Figure 14 : Une partie de l'équipe de recherche devant l'abri-refuge de la station Uapishka située au cœur du massif des Monts-Uapishka (juillet 2022). De gauche à droite : Jeanne Léger, Pierre Grondin, Guillaume de Lafontaine et Frédérique Bergeron.



Figure 15: L'équipe *tout-terrain* (Jeanne Léger et Ariane Langlois) en action en vue d'une journée de récolte d'échantillons, à plusieurs kilomètres du camp de base situé au cœur du massif des Monts Uapishka (juillet 2022).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arseneault, D., et Payette, S. (1992). A postfire shift from lichen-spruce to lichen-tundra vegetation at tree line. *Ecology*, *73*(3), 1067-1081. https://doi.org/10.2307/1940181

Arseneault, D., et Payette, S. (1997). Landscape change following deforestation at the arctic tree line in québec, canada. *Ecology*, *78*(3), 693-706. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078%255B0693:LCFDAT%255D2.0.CO;2

Asselin, H., et Payette, S. (2005c). Detecting local-scale fire episodes on pollen slides. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *137*(1-2), 31-40. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2005.08.002

Asselin, H., et Payette, S. (2005b). Late Holocene deforestation of a tree line site : Estimation of pre-fire vegetation composition and black spruce cover using soil charcoal. *Ecography*, *28*(6), 801-805. https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04216.x

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

Asselin, H., et Payette, S. (2006). Origin and long-term dynamics of a subarctic tree line. *Écoscience*, *13*(2), 135-142. https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-135.1

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

Beisner, B., Haydon, D., et Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *1*(7), 376-382. https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001%255B0376:ASSIE%255D2.0.CO;2

Bjune, A., Birks, H. J. B., et Seppä, H. (2004). Holocene vegetation and climate history on a continental-oceanic transect in northern Fennoscandia based on pollen and plant macrofossils. *Boreas*, *33*(3), 211-223. https://doi.org/10.1080/03009480410001244

Boulanger, Y., Gauthier, S., et Burton, P. J. (2014). A refinement of models projecting future Canadian fire regimes using homogeneous fire regime zones. *Canadian Journal of Forest Research*, *44*(4), 365-376. https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0372

Buma, B., et Wessman, C. A. (2011). Disturbance interactions can impact resilience mechanisms of forests. *Ecosphere*, *2*(5), art64. https://doi.org/10.1890/ES11-00038.1

Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P. J. H., Fréchette, B., Gauthier, S., et Prairie, Y. T. (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene : Does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, *89*(6), 930-946. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00614.x

Clark, J. S. (1990). Fire and Climate Change During the Last 750 Yr in Northwestern Minnesota. *Ecological Monographs*, *60*(2), 135-159. https://doi.org/10.2307/1943042

Corning, S., Krasovskiy, A., Kiparisov, P., Pedro, J. S., Viana, C. M., et Kraxner, F. (2024). Anticipating Future Risks of Climate-Driven Wildfires in Boreal Forests. *Fire*, *7*(4). https://doi.org/10.3390/fire7040144

Côté, D., Girard, F., Hébert, F., Bouchard, S., Gagnon, R., et Lord, D. (2013). Is the closed-crown boreal forest resilient after successive stand disturbances? A quantitative demonstration from a case study. *Journal of Vegetation Science*, *24*(4), 664-674. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01488.x

Couillard, P.-L., Payette, S., Lavoie, M., et Frégeau, M. (2021). Precarious resilience of the boreal forest of eastern North America during the Holocene. *Forest Ecology and Management*, *485*, 118954. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118954

Crema, E. R., et 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

Davis, M.B., Shaw, R.G., (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. Science 292, 673–678.

de Lafontaine, G., et Asselin, H. (2011). Soil charcoal stability over the Holocene across boreal northeastern North America. *Quaternary Research*, *76*(2), 196-200. https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.06.006

de Lafontaine, G., et 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., et 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., et Payette, S. (2012a). 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

de Lafontaine, G., et Payette, S. (2012b). How Climate and Fire Disturbances Influence Contrasted Dynamics of Picea glauca Ecotones at Alpine Tree Lines in Atlantic and Continental Eastern North America. In R. W. Myster (Éd.), *Ecotones Between Forest and Grassland* (p. 299-312). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3797-0_13

Flannigan, M. D., Logan, K. A., Amiro, B. D., Skinner, W. R., et Stocks, B. J. (2005). Future area burned in Canada. *Climatic Change*, *72*(1), 1-16. https://doi.org/10.1007/s10584-005-5935-y

Fox J., Weisberg S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA.

Fréchette, B., Richard, P. J. H., Grondin, P. et Lavoie, M. (2018). Histoire postglaciaire de la végétation et du climat des pessières et des sapinières d l'ouest du Québec. Gouvernement du Québec, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.

Gagnon, R., et Payette, S. (1985). Régression holocène du couvert conifériен à la limite des forêts (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany*, *63*(7), 1213-1225. https://doi.org/10.1139/b85-168

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., Grenier, A., et 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., et 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

Gajewski, K., Garralla, S., et Milot-Roy, V. (1996). Postglacial vegetation at the northern limit of lichen woodland in northwestern Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, *50*, 341. https://doi.org/10.7202/033104ar

Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., et Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, *349*(6250), 819-822. https://doi.org/10.1126/science.aaa9092

Girard, F., Payette, S., et 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., et 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

Hart, S. J., Henkelman, J., McLoughlin, P. D., Nielsen, S. E., Truchon-Savard, A., et 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

Hart, S. J., Henkelman, J., McLoughlin, P. D., Nielsen, S. E., Truchon-Savard, A., et 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

Heinselman, M. L. (1981). Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In D. C. West, H. H. Shugart, et D. B. Botkin (Éds.), *Forest Succession* (p. 374-405). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5950-3_23

Hett, J. M., et Loucks, O. L. (1976). Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, *64*(3), 1029-1044. https://doi.org/10.2307/2258822

Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of european biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, *68*(1-2), 87-112. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x

Higuera, P. E., Whitlock, C., et Gage, J. A. (2011). Linking tree-ring and sediment-charcoal records to reconstruct fire occurrence and area burned in subalpine forests of Yellowstone National Park, USA. *The Holocene*, *21*(2), 327-341. https://doi.org/10.1177/0959683610374882

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

Hofgaard, A., Tømmervik, H., Rees, G., et Hanssen, F. (2013). Latitudinal forest advance in northernmost Norway since the early 20th century. *Journal of Biogeography*, *40*(5), 938-949. https://doi.org/10.1111/jbi.12053

Holtmeier, F., et Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, *14*(5), 395-410. https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00168.x

Huntley, B., et Webb, 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

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2023). *Climate change 2023: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC.

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

Johnson, E. A. (1992). *Fire and vegetation dynamics : Studies fromthe North American boreal forest*. Cambridge University Press.

Johnstone, J. F., McIntire, E. J. B., Pedersen, E. J., King, G., et Pisaric, M. J. F. (2010). A sensitive slope : Estimating landscape patterns of forest resilience in a changing climate. *Ecosphere*, *1*(6), art14. https://doi.org/10.1890/ES10-00102.1

Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*(11), 569-574. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006

Körner, C. (2012). Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits, Springer, 220 p.

Körner, C., et Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, *31*(5), 713-732. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x

Kremenetski, K. V., MacDonald, G. M., Gervais, B. R., Borisova, O. K., et Snyder, J. A. (2004). Holocene vegetation history and climate change on the northern Kola Peninsula, Russia : A case study from a small tundra lake. *Quaternary International*, *122*(1), 57-68. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.01.031

Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., et Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package : Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, *82*, 1-26. https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13

Langlois, A. (2025). *Origine et diversité floristique des landes sommitales de la zone boréale* [Mémoire de maîtrise]. du Québec à Rimouski.

Légère, A., et Payette, S. (1981). Ecology of a black spruce (Picea mariana) clonal population in the hemiarctic zone, northern Quebec: Population dynamics and

spatial development. *Arctic and Alpine Research*, *13*(3), 261-276. https://doi.org/10.2307/1551033

Lenth, R. (2025). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.10.7

Lesven, J. A., Druguet Dayras, M., Cazabonne, J., Gillet, F., Arsenault, A., Rius, D., et Bergeron, Y. (2024). Future impacts of climate change on black spruce growth and mortality : Review and challenges. *Environmental Reviews*, *32*(2), 214-230. https://doi.org/10.1139/er-2023-0075

MacDonald, G. M., Velichko, A. A., Kremenetski, C. V., Borisova, O. K., Goleva, A. A., Andreev, A. A., Cwynar, L. C., Riding, R. T., Forman, S. L., Edwards, T. W. D., Aravena, R., Hammarlund, D., Szeicz, J. M., et Gattaulin, V. N. (2000). Holocene treeline history and climate change across Northern Eurasia. *Quaternary Research*, *53*(3), 302-311. https://doi.org/10.1006/qres.1999.2123

Mallik, A. U. (2003). Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory : Role of disturbance, seedbed limitation, and keytsone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *22*(3-4), 341-366. https://doi.org/10.1080/713610860

Meunier, C., Sirois, L., et Bégin, Y. (2007). Climate and *picea mariana* seed maturation relationships : a multi-scale perspective. *Ecological Monographs*, *77*(3), 361-376. https://doi.org/10.1890/06-1543.1

Minchev, T. S., et de Lafontaine, G. D. (2024). Lakes cannot burn and buried charcoals cannot fly : Reconciling lake- versus soil-based reconstructions of past forest dynamics. *The Holocene*, *34*(4), 504-506. https://doi.org/10.1177/09596836231219459

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2021). *Classification écologique du territoire québécois* (2e éd.). Gouvernement du Québec.

Ministère des Ressources naturelles et des Forêts (2022). *Étages de végétation du Québec méridional* (1re éd.). Gouvernement du Québec.

Occhietti, S., Parent, M., Lajeunesse, P., Robert, F., Govare, É. (2011). Late Pleistocene–Early Holocene decay of the Laurentide Ice Sheet in Québec–Labrador. Quaternary Glaciations. Extent and Chronology. Developments in Quaternary Science (eds J. Ehlers, P.L. Gibbard and P.D.), pp. 601–630. Vol. 15. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

Ohlson, M., et 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

Oliver, C. D., et Larson, B. C. (1996). *Forest stand dynamics* (J. Wiley and Sons, Inc.).

Oris, F., Ali, A. A., Asselin, H., Paradis, L., Bergeron, Y., et Finsinger, W. (2014). Charcoal dispersion and deposition in boreal lakes from 3 years of monitoring : Differences between local and regional fires. *Geophysical Research Letters*, *41*(19), 6743-6752. https://doi.org/10.1002/2014GL060984

Paine, R. T., Tegner, M. J., et Johnson, E. A. (1998). Compounded perturbations yield ecological surprises. *Ecosystems*, *1*(6), 535-545. https://doi.org/10.1007/s100219900049

Pâquet, L. (2025). Analyse de la distribution spatiale des milieux non boisés dans la forêt boréale de l'est du Canada. *Université du Québec à Montréal*.

Payette, S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In *A systems analysis of the global boreal forest* (Cambridge University Press, p. 169). https://doi.org/10.1017/CBO9780511565489.006

Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., et Simard, M. (2000). *Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada : The catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce–moss forest*.

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

Payette, S., et Delwaide, A. (2003). Shift of conifer boreal forest to lichen? Heath Parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*, *6*(6), 540-550. https://doi.org/10.1007/s10021-002-0182-9

Payette, S., et Delwaide, A. (2018). Tamm review : The North-American lichen woodland. *Forest Ecology and Management*, *417*, 167-183. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.043

Payette, S., Filion, L., et 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., et 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%255B0709:TSFTTS%255D2.0.CO;2

Payette, S., et 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., et 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., et Morneau, C. (1993). Holocene relict woodlands at the eastern canadian treeline. *Quaternary Research*, *39*, 84-89.

Pitkänen, A., Lehtonen, H., et Huttunen, P. (1999). Comparison of sedimentary microscopic charcoal particle records in a small lake with dendrochronological data : Evidence for the local origin of microscopic charcoal produced by forest fires of low intensity in eastern Finland. *The Holocene*, *9*(5), 559-567. https://doi.org/10.1191/095968399670319510

Pothier Guerra, L., et 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

Price, D. T., Alfaro, R. I., Brown, K. J., Flannigan, M. D., Fleming, R. A., Hogg, E. H., Girardin, M. P., Lakusta, T., Johnston, M., McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Stratton, T., Sturrock, R. N., Thompson, I. D., Trofymow, J. A., et Venier, L. A. (2013). Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. *Environmental Reviews*, *21*(4), 322-365. https://doi.org/10.1139/er-2013-0042

Reid, K. A., Day, N. J., Alfaro-Sánchez, R., Johnstone, J. F., Cumming, S. G., Mack, M. C., Turetsky, M. R., Walker, X. J., et Baltzer, J. L. (2023). Black spruce (Picea mariana) seed availability and viability in boreal forests after large wildfires. *Annals of Forest Science*, *80*(1), 4. https://doi.org/10.1186/s13595-022-01166-4

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

Remy, C. C., Fouquemberg, C., Asselin, H., Andrieux, B., Magnan, G., Brossier, B., Grondin, P., Bergeron, Y., Talon, B., Girardin, M. P., Blarquez, O., Bajolle, L., et Ali, A. A. (2018). Guidelines for the use and interpretation of palaeofire reconstructions based on various archives and proxies. *Quaternary Science Reviews*, *193*, 312-322. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.06.010

Renard, S. M., McIntire, E. J. B., et Fajardo, A. (2016). Winter conditions, not summer temperature- influence establishment of seedlings at white spruce alpine treeline in Eastern Quebec. *Journal of Vegetation Science*, *27*(1), 29-39.

Richard, P., Fréchette, B., Grondin, P., et Lavoie, M. (2020). Histoire postglaciaire de la végétation de la forêt boréale du Québec et du Labrador. *Le Naturaliste canadien*, *144*(1), 63-76. https://doi.org/10.7202/1070086ar

Ritchie, J. C. (2004). *Postglacial vegetation of Canada*. Cambridge University Press.

Roe, G. H. (2005). Orographic precipitation. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *33*(1), 645-671. https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.092203.122541

Rousseau, J. (1952). Les zones biologiques de la péninsule Québec-Labrador et l'hémiarctique. Can. J. Bot. 30, 436–474.

Rousseau, J. (1968). The vegetation of the Québec-Labrador Peninsula between 55° and 60° N. Naturaliste canadien 95, 469–563.

Rowe, S.J. (1959). Forest Regions of Canada. Canada Department of Northern Affairs and Natural Resources, Forestry Branch, Bulletin 123. Ottawa, Ontario, Canada.

Savard, J., et 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., et Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, *413*(6856), 591-596. https://doi.org/10.1038/35098000

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., et Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, *7*(6), 395-402. https://doi.org/10.1038/nclimate3303

Sirois, L., et 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

Smith, W. K., Germino, M. J., Hancock, T. E., et Johnson, D. M. (2003). Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiology*, *23*(16), 1101-1112. https://doi.org/10.1093/treephys/23.16.1101

Timoney, K. P., La Roi, G. H., et Dale, M. R. T. (1993). Subarctic Forest-Tundra Vegetation Gradients : The Sigmoid Wave Hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, *4*(3), 387-394. https://doi.org/10.2307/3235597

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) *Modern Applied Statistics with S.* Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

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

Wiens, J.J., Donoghue, M.J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. Trends Ecol. Evol. 19, 639–644.

Williams, J.W., Tarasov, P., Brewer, S., Notaro, M. (2011). Late Quaternary variations in tree cover at the northern forest-tundra ecotone. J. Geophys. Res. 116, G01017.

Woodward, F. I. (1987). *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press.

WWF-Canada. (2003). *Monts Groulx—Île René-Levasseur* [Mémoire sur les réserves de biodiversité projetées présenté au BAPE]. Fonds mondial pour la nature Canada.

Zasada, J. c., Sharik, T. L., et Nygren, M. (1992). The reproductive process in boreal forest trees. In A systems analysis of the global boreal forest. In *A systems analysis of theglobal boreal forest* (Cambridge University Press, p. 85-125).