

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RÉGIME DES FEUX, DYNAMIQUE FORESTIÈRE ET AMÉNAGEMENT DE LA
PESSIÈRE AU NORD DU LAC ST-JEAN

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ANNIE CLAUDE BÉLISLE

SEPTEMBRE 2012

REMERCIEMENTS

Mon passage à la maîtrise représente pour moi un accomplissement dont je serai fière toute ma vie. Ce sont les gens qui ont fait ce parcours à mes côtés, qui m'ont soutenue et épaulée, encouragée et inspirée, qui en ont fait une expérience exceptionnelle. Je remercie en premier lieu mes directeurs pour leur soutien et leur confiance. Sylvie Gauthier, ton dévouement, ton implication et ta générosité ont fait de ma maîtrise une expérience dont je ne retire que du positif. Yves Bergeron, tu as su mettre sur pied un environnement stimulant et motivant qui a donné un sens à mon travail. Je me considère privilégiée d'avoir eu la chance de travailler avec toi. Merci aussi à Hubert Morin, qui a tout mis en place pour la réalisation du projet qui m'a été confié.

Aux professionnels du CEF, Mélanie Desrochers, Daniel Lesieur, Stéphane Daigle, Marc Mazerolle, Luc Lauzon, merci pour vos conseils si formateurs, il y a beaucoup de vous dans ce mémoire. Alain Leduc, merci de m'avoir adoptée quand mes directeurs étaient loin! Ton implication au CEF est d'une grande valeur pour tous. Danielle Charron, ta présence au quotidien fait que tout ça fonctionne. Dominic Cyr, c'est en discutant avec toi, autour d'un feu il y a quelques années, que j'ai eu des envies d'écologie forestière! Tu représentes un exemple pour moi, tes conseils m'ont été précieux.

Je souligne aussi le travail de tous ceux qui ont mis la main à la pâte dans cette recherche. Sur le terrain: Dave, Nicolas, Jean-Guy et les membres du labo d'écologie végétale de l'UQAC. Nous avons accompli une tâche colossale et je vous en suis reconnaissante. Le travail au labo qui s'en est suivi n'a pas été une mince tâche non plus. Élisabeth, Alex, Léa, Dave, Myriam: sans vous, tout cela n'aurait pas été possible, merci pour votre bon travail.

Je remercie ma famille. Marjolaine, Jean Luc, Roxane et Guillaume, vous êtes toujours là ! Pour le meilleur et pour le pire! Je vous aime. Merci aussi à tous mes amis du CEF, pour

l'amitié tout simplement. Albanie, Sandrine, Jean-Bastien, Aurélie, Simon, Popo, Krystelle, Luana, Dave, Maryse, Julie, Myriam, Élizabeth, Max, Jenna, Evan, Jo, Igor, Amar, Nicolas et... c'est votre présence qui m'a permis d'arriver au bout et qui a rendu le chemin si agréable. Enfin, merci à mes amis Éric, Véro, Myriam, Karine, Jessica, Richard, Isabelle, Geneviève, Louise et toute la gang du Balcon Vert, pour m'avoir rappelé qu'il y a une vie à l'extérieur de l'Université. Merci aussi à Christine, Félix et aux *Vulgaires scientifiques*. Je suis très fière de ce que nous avons accompli ensemble.

Ce projet n'aurait pu avoir lieu sans la contribution financière des *Fonds de la recherche forestière du Saguenay Lac St-Jean* et des *Fonds de recherche nature et Technologies du Québec*. Nous avons utilisé des données gracieusement fournies par le *Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec*. Je souligne également la contribution financière du *Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada*. Je remercie *Produits Forestiers Résolu* pour leur partenariat et pour le logement sur le terrain.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Problématique	1
État des connaissances	4
Les régimes de feux	4
La dynamique de la végétation	6
Le paysage boréal	9
L'aménagement écosystémique.....	10
CHAPITRE I	
FIRE REGIME AND OLD-GROWTH BOREAL FORESTS IN CENTRAL QUEBEC, CANADA: AN ECOSYSTEM MANAGEMENT PERSPECTIVE	13
1.1 Abstract.....	14
1.2 Introduction.....	15
1.3 Methods	17
1.3.1 Study area	17
1.3.2 Experimental design	19
1.3.3 Fire frequency estimation	24
1.3.4 Fire size	25
1.3.5 Age-class distribution and management targets	25
1.4 Results.....	27
1.5 Discussion.....	34
1.5.1 Historical fire regime.....	34
1.5.2 Management strategies	37
1.6 Conclusion	39
1.7 References.....	40

CHAPITRE II	
CLIMAT, ENVIRONNEMENT ET RÉGIME DES FEUX, UNE ÉTROITE INTÉRACTION POUR EXPLIQUER LA SUCCESSION FORESTIÈRE DANS LA PESSIÈRE À MOUSSES DU QUÉBEC BORÉAL CENTRAL.	51
2.1 Résumé.....	53
2.2 Introduction.....	55
2.3 Description du territoire étudié	57
2.4 Méthodologie	60
2.4.1 Considérations méthodologiques.....	60
2.4.2 Collecte des données.....	63
2.4.3 Analyses statistiques.....	74
2.5 Résultats.....	84
2.5.1 Distribution des variables explicatives	84
2.5.2 Analyses de survie et variabilité du risque de feu selon les conditions locales ..	86
2.6.1 Régime des feux	109
2.6.2 Composition du couvert forestier et séries évolutives	111
2.7 Conclusion.....	119
2.8 Références.....	120
APPENDICE A	134
APPENDICE C	139
APPENDICE D	141
CONCLUSION GÉNÉRALE	143
RÉFÉRENCES.....	143

LISTE DES FIGURES

Figure		page
1.1	Sampling design and fire map created from Government databases (1949-2009) and photointerpretation (~1900-1948). For each 3700 ha cell, a fire year (real or minimum) was attributed using different sources (points).....	28
1.2	a) Fire hazard variation from 1734 to 2009 grouped into 10 year classes, estimated by the Cox hazard model. The dotted line represents the mean burned area per year (0.4%), or the inverse of the fire cycle (247 yr). Peaks over this line indicate high fire frequency decades while troughs indicate low fire frequency decades. b) For the distribution of stand initiation (or fire) year (real and minimum), each cell of the grid presented in Fig. 1 accounts for one unit of the landscape ($n = 146$). The shaded rectangles were identified by Girardin et al. (2006) as periods where the occurrence of years with fire-prone weather patterns was high.	28
1.3	Fire size distribution (> 2 ha), from fire data recorded by the Government of Quebec between 1949 and 2009. For the a) absolute and b) cumulative relative frequencies, only fires for which the ignition point was located inside the enlarged study area were considered ($n = 161$). For the c) absolute and d) cumulative relative burned areas, the size of all fires that intersect the enlarged study area was considered, but the associated burned area was limited to the boundaries of the enlarged study area ($n = 176$). For b) and d), the mean fire size (10,113 ha) is represented by the vertical lines and the 95% confidence intervals by the shaded areas.....	31
1.4	a) Spatial distribution of stand origin years, grouped in 50-year classes. Fire years were determined with a precision of about 10 years and are illustrated by the fully colored squares, while the minimum time-since-fires are represented by the hatched cells. The same grid is presented in b) but time-since-fire is grouped into structural age-classes: regeneration (0-30 yr), young (31-80 yr), mature (81-150) and over-mature (>150 yr). 1 cell = 3700 ha.....	32

- 2.1 Localisation de l'aire d'étude (et des sous-domaines bioclimatiques), feux récents (~1900-2010) et design d'échantillonnage du temps depuis feu et de la végétation. Les contours des feux antérieurs à 1948 proviennent de l'interprétation de photos aériennes de 1948, ceux des feux récents proviennent des inventaires de la Direction de la protection de l'environnement forestier du MRNF. Les données de végétation et de temps depuis feu proviennent d'un échantillonnage mené en 2009 et des placettes-échantillons temporaires du Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec.67
- 2.2 Distribution des variables continues incluses dans les analyses de survie. Les histogrammes présentent a) le temps depuis feu, réel lorsque l'âge des arbres permet de déterminer l'année du dernier feu (plus ou moins 10 ans), ou censuré lorsque le temps depuis feu excède la longévité de la cohorte post-feu, b) l'orientation longitudinale de la pente sur une échelle de -1 (ouest) à 1(est), c) l'orientation latitudinale de la pente sur une échelle de -1 (sud) à 1 (nord) et d) l'altitude (m).....67
- 2.3 Distribution des variables continues incluses dans la chronoséquence. Les histogrammes présentent a) le temps depuis feu, réel lorsque l'âge des arbres permet de déterminer l'année du dernier feu (plus ou moins 10 ans), ou censuré (minimum) lorsque le temps depuis feu excède la longévité de la cohorte post-feu, b) l'orientation longitudinale de la pente sur une échelle de -1 (ouest) à 1(est), c) l'orientation latitudinale de la pente sur une échelle de -1 (sud) à 1 (nord), d) l'épaisseur de la couche de matière organique (cm) qui recouvre le sol, e) l'inclinaison de la pente (%), f) l'altitude (m), g) la longitude et h) la latitude.....73
- 2.4 Diagrammes à moustaches illustrant la distribution a) de la surface terrière (m^2/ha) des arbres et b) de la densité (nombre de tiges /ha) des gaules par classes de temps depuis feu. Les lignes pleines correspondent aux médianes, les extrémités des boîtes aux 1^{er} et 3^e quartiles et les moustaches aux limites de la distribution. Les valeurs situées à une distance de la médiane supérieure à 1,5 fois la distance entre le 1^{er} et le 3^e quartile sont illustrées par un point. Les moyennes sont représentées par les lignes pointillées et le score de l'analyse de variance par la valeur de P (différence significative si $P \leq 0,05$). Des lettres différentes indiquent la localisation des différences significatives selon un test de Tukey.....90
- 2.5 Diagrammes à moustaches de la proportion de l'abondance relative (proportion de la surface terrière des arbres de DHP>9cm) a) de l'épinette noire, b) du sapin baumier, c) du

- pin gris, d) des feuillus intolérants (bouleau à papier et peuplier faux-tremble) et de la densité relative de la régénération avancée (proportion du nombre de gaules, DHP entre 1 et 9 cm) e) de l'épinette noire et f) du sapin baumier. Les moyennes sont représentées par les lignes pointillées et le score au test de Kruskal-Wallis par la valeur de P (significatif si $P \leq 0,01$). Des lettres différentes indiquent la localisation des différences significatives selon un test de Tukey. EPN=épinette noire;SAB=sapin baumier;PIG=pin gris.92
- 2.6 Arbre de régression multivarié qui classe l'abondance relative des espèces d'arbres (proportion de la surface terrière) en réponse aux stades de succession et aux variables environnementales locales (Tableau 2.2). L'erreur relative (Error) correspond à la partie de la variance de la composition qui n'est pas expliquée par l'arbre. L'erreur associée à la validation croisée (CV Error) confirme la valeur prédictive de l'arbre lorsque inférieure à 1.94
- 2.7 Diagrammes à moustaches de la distribution de la proportion de l'abondance relative des espèces compagnes de l'épinette noire selon le stade de succession et la série évolutive. La figure a) présente la proportion de la surface terrière occupée par le pin gris (PIG) dans les forêts de moins de 150 ans en fonction de la texture de l'horizon B du sol minéral, grossière (gro), ou moyenne ou organique (moy_org). La figure b) présente la proportion de la surface terrière occupée par le sapin baumier (SAB) dans les forêts de 100 ans et plus en fonction d'une association entre l'épaisseur de la couche de matière organique et l'inclinaison de la pente, *défavorable* (matière organique $\geq 4,5$ cm et pente $< 16,7\%$), ou *favorable* (matière organique $< 14,5$ cm et pente $\geq 16,7\%$) au sapin baumier. La figure c) présente la proportion de la régénération avancée (tiges de DHP entre 1cm et 9cm) de sapin baumier selon la même classification. Les moyennes sont représentées par les lignes pointillées et le score au test de Kruskal-Wallis par la valeur de P (significatif si $P \leq 0,01$). Des lettres différentes indiquent la localisation des différences significatives selon un test de Tukey.....100
- 2.8 Arbre de régression multivarié qui classe l'abondance relative des espèces d'arbres en réponse au stade de la succession, aux variables environnementales locales (tableau 2.2) et aux variables spatiales (tableau 2.3). L'erreur relative (Error) correspond à la partie de la variance de la composition qui n'est pas expliquée par l'arbre. L'erreur croisée (CV Error) confirme la valeur prédictive de l'arbre lorsque inférieur à 1.....102

- 2.9 Ordination construite à partir des deux premiers axes d'une analyse canonique de redondance (RDA) qui inclut les abondances relatives (proportion de la surface terrière) de chaque espèce d'arbres (DHP ≥ 9 cm) et les variables environnementales locales et spatiales qui se sont révélées importantes dans les analyses de survie ou la chronoséquence. Les peuplements échantillonnés sont représentés en gris, les espèces en rouge et les variables environnementales en noir..... 103
- 2.10 Représentation spatiale des variables environnementales déterminantes pour la dynamique forestière et carte des feux récents (~1900-2010). La carte a) présente les valeurs prédites du risque de feu relatif selon le modèle de Cox (A) (tableau 2.5) pour chaque peuplement de la carte écoforestière. Les risques de feu positifs (supérieurs à la moyenne de 0), sont illustrés en gris et en noir et correspondent aux dépôts secs et aux tills xériques. La carte b) présente le relief avec les valeurs d'altitudes du modèle numérique d'élévation Canada 3D. La carte c) présente les classes d'inclinaison de la pente pour chaque peuplement de la carte écoforestière..... 106
- 2.11 Représentation spatiale des séries évolutives et des feux récents (~1900-2010). La carte a) présente la présence/absence de pin gris PIG et de bouleau à papier (BOP) dans les forêts de première cohorte. Les forêts de moins de 100 ans ont été identifiées grâce à la carte des feux récents et au code d'âge fourni par la carte écoforestière (photointerprétation). Les données de présence/absence de pin gris dans les espèces (co)dominantes des peuplements proviennent aussi de la carte écoforestière. Les triangles à l'extérieur des polygones de feu représentent des peuplements visités sur le terrain où les arbres de la cohorte post-feu ont été échantillonnés et où le pin gris était présent. La carte b) présente un gradient d'abondance relative (proportion de la surface terrière) du sapin baumier (SAB) parmi les placettes échantillonnées pour les ARM qui ont un temps depuis feu supérieur à 150 ans..... 107

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	page
1.1	Count of individual trees collected during the field sampling campaign and analysed with dendrochronology, and counts of trees analysed from the Government inventory plots databases, selected to complete the determination of time-since-fire for all the grid cells. 23
1.2	Fire cycles of the entire period covered (1734-2009), the pre-management period (1734-1948), and the management period (1949-2009). Fire cycles were calculated with the Cox regression model when involving censored data and using the inverse of the burn rate when complete fire records were available. The 95% confidence intervals were then calculated by bootstrapping. Fire cycle for 1949-2009 was derived from the effective burned area and, hence, does not have a confidence interval. 29
1.3	Theoretical age-class distribution in the landscape (% of the landscape), modelled with the negative exponential distribution associated with a fire cycle of 247 years and its 95% confidence interval (CI) i.e., 187 yrs to 309 yrs. Values for 2009 would represent the age-class distribution if the territory had remained un-managed. 33
2.1	Modèles de Cox candidats à la sélection de modèles sur la base de l'AIC _c , hypothèses testées par chaque modèle et effectifs des classes des variables catégoriques (n). Les modèles sont groupés selon s'ils testent une hypothèse d'une variabilité locale ou régionale du risque de feu. 66
2.2	Description, classification et effectif des variables environnementales locales a) catégoriques et b) continues incluses dans l'analyse des séries évolutives (chronoséquence). 71
2.3	Description, classification et effectif des variables spatiales incluses dans les arbres de régression multivariés (ARM). 72
2.4	Sélection du meilleur modèle de survie (régression de Cox) parmi les modèles présentés dans le tableau 2.1. Les modèles sont comparés sur la base du critère d'information d'Akaike de second ordre AIC _c , de la différence entre les AIC _c (Δ_i) et du poids d'Akaike (w_i), calculés à partir du maximum de

	vraisemblance (loglik) et du nombre de paramètres considérés dans le modèle (k).	87
2.5	Risque de feu relatif selon le modèle de Cox A (prédicteurs linéaires) pour les différentes combinaisons de dépôts de surface et de classes de drainage, par rapport à une moyenne de 0. La représentation dans le territoire (%) de chaque combinaison dépôt/drainage, d'après la carte écoforestière est présentée entre parenthèses.	88
2.6	Cycles de feu (CF) historiques (1734-2010) et intervalles de confiance (95%) associés aux risques de feu supérieurs à la moyenne (dépôts secs et tills xériques) et inférieurs à la moyenne (tills mésiques et hydriques et dépôts organiques). Les intervalles de confiance à 95% ont été calculés par bootstrap (1000 tirages avec remise). Les effectifs n associés à des risques de feux positifs (+) et négatifs (-) qui ont servi au calcul des cycles de feu sont accompagnés de leur représentation (%) dans l'ensemble du territoire (entre parenthèses).....	88
2.7	Abondance relative moyenne (proportion de la surface terrière) et fréquence d'occurrence (présence) des espèces d'arbres et densité relative de la régénération préétablie de chaque espèce (proportion du nombre de gaules) dans les peuplements de 1 ^{ère} cohorte groupés selon le stade de succession et la texture de l'horizon B du sol minéral, grossière ou moyenne. Les forêts de 100 à 150 ans après feu où le pin gris est présent ont été isolées pour former une 3 ^e classe *PIG*. La dominance d'une espèce (abondance relative > 0,5) est identifiée par la trame de fond rose, la codominance (abondance relative entre 0,1 et 0,5) par la trame gris foncé et la présence (abondance relative entre 0,05 et 0,1) par la trame gris pâle.	96
2.8	Abondance relative moyenne (proportion de la surface terrière) et fréquence d'occurrence (présence) des espèces d'arbres et densité relative de la régénération préétablie de chaque espèce (proportion du nombre de gaules) dans les peuplements plus de 100 ans après feu groupés selon le stade de succession et les conditions environnementales <i>défavorables</i> (épaisseur de la couche de matière organique $\geq 14,5$ cm et inclinaison de la pente > 16,7 cm) ou <i>favorables</i> (épaisseur de la couche de matière organique < 15,5 cm ou inclinaison de la pente $\geq 16,7\%$) au sapin baumier. La dominance d'une espèce (abondance relative > 0,5) est identifiée par la trame de fond rose, la codominance (abondance relative entre 0,1 et 0,5) par la trame gris foncé et la présence (abondance relative entre 0,05 et 0,1) par la trame gris pâle.	97

RÉSUMÉ

La dynamique de la forêt boréale est étroitement liée à ses régimes de perturbations, principalement les feux de forêts. Ils y initient un processus de succession secondaire et limitent les assemblages de végétation à des espèces qui y sont adaptées. L'aménagement forestier, qui s'est ajouté aux feux comme agent de perturbation, altère aussi les paysages forestiers et soulève des enjeux quant à la durabilité de la ressource et au maintien de la diversité. Une approche écosystémique de l'aménagement propose de réduire l'écart entre les paysages naturels et aménagés afin d'assurer à la fois un apport ligneux durable et le maintien d'écosystèmes sains et résilients. Cette approche nécessite des connaissances scientifiques sur le fonctionnement et la variabilité naturelle de la forêt. Dans cette optique, le projet de maîtrise présenté dans ce mémoire avait pour objectif d'étudier le régime historique des feux et la dynamique forestière de la pessière à mousses au nord du Lac St-Jean. Le paysage étudié revêt un intérêt particulier du fait qu'il se situe à la frontière entre des zones contrastées par leurs fréquences de feu; élevée à l'ouest et modérée à l'est. La stratégie adoptée repose sur la reconstitution d'une carte du temps depuis feu à partir de données d'archives, de photos aériennes anciennes et d'analyses dendrochronologiques. Cette carte a ensuite été échantillonnée afin d'y quantifier la fréquence historique des feux et de reconstituer une chronoséquence qui relate les changements de la végétation en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

Le premier chapitre a pour objectif de décrire l'historique des feux des 300 dernières années afin d'en déduire la proportion et la distribution des vieilles forêts. La carte du temps depuis feu soumise à une analyse de survie (régression de Cox) a permis de calculer un cycle de feu de 247 ans pour la période 1734-2009. La majorité de l'aire brûlée était attribuable à des feux de plus de 10 000 ha, avec une taille moyenne de 10 113 ha. Une modélisation de la distribution des classes d'âge dans le paysage à partir du cycle de feu indique qu'au cours des 275 dernières années, les vieilles forêts ont occupé en moyenne 55% du paysage et formaient des massifs de centaines de km². Des stratégies et cibles d'aménagement écosystémique sont proposées à la lumière de ces nouvelles connaissances.

Le second chapitre, plus ancré dans l'écologie fondamentale, porte sur le régime des feux et la dynamique de la végétation. L'objectif était de distinguer l'importance relative des facteurs environnementaux, successionnels et relatifs au régime des feux pour la composition et la structure du couvert forestier. La variabilité du risque de feu en fonction des facteurs environnementaux a été étudiée par des analyses de survie. Celles-ci ont permis de calculer un cycle de feu historique de 299 ans pour les tills mésiques et hydriques et pour les dépôts organiques (65% du paysage). Un cycle de feu historique de 115 ans est plutôt associé aux dépôts secs et aux tills xériques (35% du paysage). En parallèle, la composition du couvert forestier a été décrite d'après l'abondance relative des espèces dans la canopée puis

superposée à la carte des feux afin de reconstituer une chronoséquence. L'épinette noire est dominante sur l'ensemble du territoire à tous les stades de la succession. Le pin gris est présent en début de succession (70-100 ans après feu) sur les sols de texture grossière. L'abondance relative du sapin baumier est croissante avec le temps depuis feu mais est limitée par l'épaisseur de la couche organique et les pentes faibles. Nos résultats indiquent que la configuration spatiale particulière des dépôts secs et bien drainés dans les vallées des rivières permet une variabilité de la fréquence des feux à l'intérieur du paysage. Cette complexité se traduit en une diversité d'assemblages de végétation, certains typiques des fréquences de feux modérées, d'autres des fréquences de feux élevées.

Les résultats issus de cette recherche ont permis d'accroître la compréhension du régime des feux, de la dynamique de la végétation et de l'écologie du paysage de la forêt boréale. Les nouvelles connaissances pourront servir d'assise scientifique à l'implantation de l'aménagement écosystémique au nord du Lac St-Jean.

MOTS-CLÉS: FORÊT BORÉALE; PESSIÈRE À MOUSSES; HISTORIQUE DES FEUX; ANALYSES DE SURVIE; AMÉNAGEMENT ÉCOSYSTÉMIQUE; CHRONOSÉQUENCE; DYNAMIQUE FORESTIÈRE; SUCCESSION

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

La forêt boréale forme une couronne nordique qui occupe le tiers de la surface forestière mondiale (CCMF,2012). Ce biome est défini par deux traits fondamentaux. D'abord, le climat froid qui y règne en ralentit le fonctionnement et représente une contrainte à l'établissement et au maintien des espèces. En hiver, la croissance des arbres est presque arrêtée, le recyclage des nutriments est presque interrompu, la reproduction est impossible (Bonan et Shugart, 1989). Ensuite, la forêt boréale est un biome perturbé. La récurrence des feux (Heinselman, 1981 ; Johnson, 1992 ; Rowe et Scotter, 1973 ; Zackrisson, 1977) et d'épidémies d'insectes (Blais, 1983) dynamisent les paysages forestiers (Pickett et White, 1985). Dans les régions affectées par des feux sévères, comme c'est le cas en Amérique du Nord, les espèces doivent disposer d'adaptations qui leur permettent de survivre au feu ou de coloniser les brûlis.

En Amérique du Nord, il y a eu un gain d'intérêt pour la forêt boréale dans les années 1970, alors qu'on commençait à y faire un aménagement extensif planifié (Boucher, Arseneault et Sirois, 2009 ; Coulombe, 2004). La recherche scientifique, qui a connu un essor à la même époque, s'est alors orientée vers l'étude des feux de forêts, principale menace à la ressource (Stocks et al, 1989, Foster, 1983 ; Van Wagner, 1978 Heinselman, 1973 ; Rowe et Scotter, 1973). Cet intérêt pour les feux a ouvert la voie à des recherches plus fondamentales sur la dynamique forestière qui avaient pour objectif de documenter les interactions entre les écosystèmes, les paysages et les régimes de perturbation (Dix et Swan, 1971 ; Heinselman, 1981 ; Oliver, 1981 ; ; Zackrisson, 1977 ; Cogbill, 1985; Pickett et White, 1985).

De 1986 à tout récemment, la loi sur les forêts prévoyait une normalisation de la structure d'âge des paysages forestiers dans l'optique d'un rendement soutenu (Coulombe,

2004). Or, les recherches menées au cours des dernières années ont remis en question les suppositions qui avaient alors justifié un aménagement extensif de la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du Nord (Bergeron *et al.*, 2006 ; Bergeron *et al.*, 1999 ; Gauthier, Leduc et Bergeron, 1996). Les intervalles entre les feux se sont avérés plus longs que ce qui avait été assumé à partir de recherches menées dans le Canada continental (Bergeron *et al.*, 2006 ; Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Gauthier, Leduc et Bergeron, 1996). Il en résulte aujourd'hui un paysage significativement plus jeune que tout ce qui a été observé au cours des 8000 dernières années (Cyr *et al.*, 2009).

L'altération des paysages forestiers par l'aménagement a soulevé des enjeux quant au maintien de la diversité biologique, à la résilience des forêts aménagées et à de la durabilité de la ressource forestière (Conseil canadien des ministres des forêts (CCMF, 2003 ; Coulombe, 2004 ; Jetté *et al.*, 2008). Du côté européen, l'aménagement intensif de la forêt boréale qui s'opère depuis une centaine d'années en a effectivement profondément changé la dynamique, ce qui a eu pour effet une diminution importante de la diversité (Berg *et al.*, 1994 ; Ostlund, Zackrisson et Axelsson, 1997 ; Rassi *et al.*, 2001). Dans la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du Nord, la simplification des paysages forestiers par l'aménagement et la raréfaction des vieilles forêts sont identifiées comme des menaces importantes au maintien de plusieurs espèces (Cyr *et al.*, 2009 ; Jetté *et al.*, 2008). Le contexte de changements climatiques dans lequel s'inscrivent les décisions d'aménagement accentue l'importance d'une conservation de la diversité biologique, élément clé de la résilience des écosystèmes (Walker, Kinzig et Langridge, 1999).

Le Gouvernement du Québec a entrepris de changer ses paradigmes dans la réglementation de l'aménagement forestier en incluant l'obligation de faire un aménagement *écosystémique* du territoire au sein de la Loi (Québec, 2011). L'approche écosystémique est une partie de la réponse à la crise actuelle de l'industrie forestière (Kimmins, 2002). Elle a pour objectif la conciliation du maintien d'écosystèmes sains et résilients et de la durabilité de la ressource ligneuse et de l'industrie forestière. Pour ce faire, l'aménagement écosystémique mise sur une réduction des écarts entre les paysages naturels et aménagés (Christensen *et al.*, 1996 ; Gauthier *et al.*, 2008 ; Grumbine, 1994 ; Kimmins, 1995). Le concept, à l'origine développé pour l'aménagement des forêts de la Côte-Ouest de l'Amérique du Nord, a été

adapté pour répondre aux besoins de divers environnements. Il est devenu un incontournable dans la gestion durable des ressources naturelles (Lindenmayer *et al.*, 2008). La mise en œuvre de l'aménagement écosystémique est intrinsèquement liée à une connaissance et à une compréhension des écosystèmes aménagés et donc à la recherche scientifique (Christensen *et al.*, 1996). Le développement de connaissances sur la variabilité historique des paysages est ainsi essentiel à l'élaboration d'états de référence sur lesquels s'appuient les plans d'aménagement (Kuuluvainen, 2002 ; Landres, Morgan et Swanson, 1999).

État des connaissances

Cette revue de littérature se décline en trois sections. Une première partie décrit les régimes de feux en forêt boréale et leur variabilité temporelle et spatiale. Une vue d'ensemble des grands principes de la dynamique forestière dans l'Est de l'Amérique du Nord est ensuite présentée. La dernière partie décrit les principes généraux de l'aménagement écosystémique.

Les régimes de feux

Un régime des feux est un système multivarié caractérisé par (1) la nature des feux, (2) leur configuration spatiale, (3) leur sévérité (4) leur intensité et (5) leur saisonnalité (Johnson, 1992). La forêt boréale de l'Amérique du nord est soumise à un régime des feux de cimes qui laissent peu de survivants et qui consomment une partie importante du sol forestier (Rowe et Scotter, 1973). La fréquence des feux, ou taux de brûlage, y est variable dans le temps et dans l'espace (Ali, Carcaillet et Bergeron, 2009 ; Carcaillet *et al.*, 2001 ; Kasichke et Turetsky, 2006 ; Stocks *et al.*, 2003). Bien que les petits feux soient plus nombreux, la majorité de l'aire brûlée est attribuable à un nombre restreint de grands feux, pouvant atteindre plus de 100 000 ha (Cumming, 2001 ; Stocks *et al.*, 2003).

Le climat et la météo sont les facteurs principaux qui déterminent la fréquence des feux (Bessie et Johnson, 1995 ; Carcaillet *et al.*, 2001 ; Flannigan et Harrington, 1988 ; Flannigan *et al.*, 2009 ; Flannigan *et al.*, 2005 ; Van Wagner, 1987). L'occurrence d'épisodes de sécheresse extrême est associée à l'occurrence de grands feux (Van Wagner, 1987; Flannigan et Harrington, 1988 ; Girardin et Wotton, 2009). Le taux de brûlage a donc varié au cours de l'holocène au gré des changements climatiques. Dans un passé récent, le petit âge glaciaire (~1570-1850) (Bradley et Jones, 1993) correspond à une période de faible activité causée par un climat plus froid (Bergeron et Archambault, 1993 ; Carcaillet *et al.*, 2001 ; Larsen, 1997). À l'échelle de l'holocène, la période allant de 6800 à 3200 ans avant aujourd'hui (*bp*) ainsi que les 1000 dernières années sont associées à des intervalles de feux longs par rapport à la période allant de 3200 *bp* à 1000 *bp* associée à une plus grande activité des feux (Cyr *et al.*, 2009). Dans le futur, les changements climatiques causés par une augmentation des émissions de gaz à effet de serre vont moduler l'activité des feux (Weber et Flannigan, 1997). Une

augmentation de l'aire brûlée, passant de 0,24% à entre 0,32% et 0,59% est prévue au cours du 21^e siècle pour la région de l'Abitibi (Bergeron *et al.*, 2011)

L'activité des feux varie aussi dans l'espace. On peut classer les facteurs qui influencent le risque de feu selon l'échelle à laquelle ils s'expriment (Heyerdahl, Brubaker et Agee, 2001 ; Lertzman, Fall et Dorner, 1998). Les facteurs dits *top-down*, par exemple le climat, ont une influence sur le risque de feu qui s'observe à des échelles régionales et continentales (Girardin *et al.*, 2004 ; Kasichke et Turetsky, 2006 ; Le Goff *et al.*, 2007). À l'échelle du continent, le taux de brûlage en forêt boréale diminue ainsi d'ouest en est. Une transition est également observée entre la forêt fermée au sud, où la fréquence des feux est plus importante que dans la forêt ouverte au nord. (Johnson, 1992 ; Stocks *et al.*, 2003). Les facteurs dits *bottom-up* altèrent le régime des feux à l'intérieur de ces grands gradients en agissant à des échelles plus fines. L'interaction complexe entre ces facteurs locaux et les déterminants climatiques du régime des feux rend difficile une généralisation de ces facteurs (Bergeron *et al.*, 2004 ; Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007 ; Mansuy *et al.*, 2010 ; Parisien *et al.*, 2011 ; Turner *et al.*, 1998). Lorsque les facteurs *top-down* sont modérés, une variabilité à plus fine échelle peut être observée. Selon le contexte, les dépôts de surface grossiers et bien drainés (Bergeron *et al.*, 2004 ; Drever *et al.*, 2008 ; Harden *et al.*, 2001 ; Hellberg, Niklasson et Granatröm, 2004 ; Mansuy *et al.*, 2010), les hautes altitudes (Beaty et Taylor, 2001 ; de Lafontaine et Payette, 2010 ; Kasichke et Turetsky, 2006 ; Kasichke, Williams et Barry, 2002), les pentes exposées au sud (Beaty et Taylor, 2001 ; Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007) et les sites éloignés d'un potentiel coupe-feu (Senici *et al.*, 2010) ont un risque de feu plus élevé.

Au cours des dernières décennies, les régimes de feux de la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du Nord font l'objet de nombreuses études scientifiques. Les connaissances acquises sur la fréquence et la distribution des feux récents ont permis de grouper le territoire selon le régime de feu (Lefort, Gauthier et Bergeron, 2003 ; Mansuy *et al.*, 2010 ; MRNQ, 2000). Essentiellement, quatre grandes zones se distinguent. Le Nord-Ouest de la forêt boréale du Québec a un cycle de feu très court, le Centre-Nord, un cycle de feu court, selon l'altitude, le Sud-Ouest a un cycle long et la Côte-Nord un cycle très long (Ministère des Ressources Naturelles du Québec, 2000).

La fréquence des feux historique peut être mathématiquement inférée à partir de la structure d'âge des paysages (Van Wagner, 1978). Une profondeur temporelle d'environ 300 ans peut être obtenue en étudiant l'âge des arbres de la cohorte post-feu (Bergeron *et al.*, 2006; Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Grenier *et al.*, 2005 ; Senici *et al.*, 2010). Les régions ainsi documentées peuvent être comparées sur la base du cycle de feu, c'est-à-dire le temps nécessaire pour brûler une surface équivalent à l'aire d'étude (Johnson, 1992). Avec un cycle de feu historique de plus de 300 ans, la Côte-Nord et le Labrador sont ainsi considérés comme des régions qui ont un taux de brûlage peu élevé (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008; Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007 ; Foster, 1983). À l'opposé, la zone du triangle de feu au nord-ouest du Québec est associée à un cycle de feu historique de 128 ans (Le Goff *et al.*, 2007). L'historique des feux entre ces deux zones n'avait jusqu'à présent pas été documenté.

La dynamique de la végétation

La dynamique de la végétation en forêt boréale est étroitement associée au régime des feux. (Johnson, 1992 ; Pickett et White, 1985 ; Zackrisson, 1977). Les feux y initient un processus de succession secondaire en libérant l'espace dans la canopée pour de nouveaux individus et en créant un lit de germination de prédilection pour l'installation de nouveaux individus (Pickett, Collins et Armesto, 1987). En Amérique du Nord, les changements en composition et en structure des peuplements en l'absence de feu sont décrits en trois ou quatre stades, selon les systèmes et la précision recherchée. Nous présentons ici un portrait de la succession selon les modèles développés par Frelich et Reich (1995), Chen et Popadiouk (2002), Oliver (1981) et Bergeron *et al.*, (1999).

A) Initiation du peuplement et exclusion des tiges (1^{ère} cohorte)

Le premier stade de la succession après le feu est caractérisé par la dominance d'espèces intolérantes à l'ombre qui ont une croissance rapide leur permettant d'occuper rapidement la canopée (Claveau *et al.*, 2002). Les arbres y ont tous un âge, un diamètre et une hauteur relativement similaires; le peuplement est dit équié. Une compétition pour l'occupation de la canopée s'installe et empêche le recrutement de nouvelles tiges (Chen et Popadiouk, 2002). Il est estimé que ce type forestier peut se maintenir jusqu'à 100 ans après feu en forêt boréale mixte (Harvey *et al.*, 2002). En pessière, les espèces en mesure d'occuper la canopée des peuplements de première cohorte sont l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.

B.S.P.), le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx) et le mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K.Koch) (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Gauthier, De Grandpré et Bergeron, 2000 ; Harper *et al.*, 2002 ; Lecomte et Bergeron, 2005).

La composition et la structure de la cohorte post-feu dépendent de plusieurs facteurs.

(1) La composition de la forêt avant le passage du feu détermine la disponibilité locale des graines (Greene *et al.*, 1999). Le pin gris et l'épinette noire sont en mesure de produire une certaine proportion de cônes (semi-) sérotineux qui ne s'ouvrent qu'en présence d'une chaleur intense, ce qui leur permet de coloniser rapidement et efficacement un brûlis (Gauthier, Bergeron et Simon, 1993 ; Johnson et Gutsell, 1993 ; Rudolph et Laidly, 1990 ; Uchytel, 1991b). Les feuillus intolérants, bien que moins abondants en pessière, sont performants pour coloniser les brûlis grâce à leurs racines survivantes au feu. En plus d'avoir une reproduction par semis efficace (Johnstone *et al.*, 2010), le bouleau à papier est en mesure de se régénérer par des rejets de souches (Uchytel, 1991a). Le peuplier faux-tremble est particulièrement avantage par sa capacité à produire des drageons (Schier, 1973).

(2) Les préférences environnementales de chaque espèce leur confèrent aussi un avantage compétitif dans des milieux contraignants (Bergeron et Bouchard, 1984). Le pin gris et le bouleau à papier performant sur des sols bien drainés (Chrosciewicz, 1990 ; Foster et King, 1986 ; Johnstone *et al.*, 2010). Le peuplier faux-tremble est au contraire favorisé sur les sols argileux, mais bien drainés (Harvey *et al.*, 2002 ; Perala, 1990). L'épinette noire est compétitive sur une large gamme de conditions. Elle a le dessus sur le pin gris lorsque le sol minéral n'a pas été mis à nu et qu'une couche de matière organique constitue le lit de germination (Greene *et al.*, 2007 ; St-Pierre, Gagnon et Bellefleur, 1991).

(3) Finalement, la composition et la structure de la cohorte post-feu dépendent directement et indirectement des régimes de perturbation. Directement parce que la sévérité des feux est déterminante pour la qualité du lit de germination (Lecomte *et al.*, 2005 ; Greene *et al.*, 2007 ; St-Pierre, Gagnon et Bellefleur, 1991 ; Johnstone *et al.*, 2010) et parce que la configuration des feux modifie la disponibilité des graines en provenance de forêts non

brûlées (Bergeron *et al.*, 2004). Indirectement, parce que les espèces ont développé des adaptations à une récurrence plus ou moins importante des perturbations. Ainsi, une succession d'intervalles de feu courts favorise le pin gris qui est en mesure de produire des graines viables dès l'âge de 10 ans et qui est un colonisateur post-feu très performant (Despouts et Payette, 1992 ; Le Goff *et al.*, 2007 ; Rudolph et Laidly, 1990 ; Critchfield, 1985). Par contre, une succession de longs intervalles de feu peut exclure le pin gris, qui est incapable de se régénérer en l'absence de feu (Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993 ; Le Goff et Sirois, 2004 ; Yarranton et Yarranton, 1975). Aussi, lorsque des perturbations (feux, épidémies d'insectes, coupes) se produisent dans un laps de temps trop court pour assurer le rétablissement d'une banque de graines suffisante, des peuplements d'épinettes noires qui étaient denses par le passé acquièrent une structure ouverte permanente (Girard, Payette et Gagnon, 2008 ; Payette *et al.*, 2000 ; Payette et Delwaide, 2003).

B) Transition dans la canopée (2^e cohorte)

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) sont des espèces à croissance lente tolérantes à l'ombre (Claveau *et al.*, 2002; Morin et Laprise, 1997). Après un feu, elles s'installent en sous-couvert et y demeurent jusqu'à ce que des ouvertures se produisent dans la canopée (Bergeron, 2000 ; Bergeron et Charron, 1994). L'épinette noire peut elle aussi croître en sous-couvert et assurer une transition dans la canopée lorsque les individus de la cohorte post-feu commencent à mourir (De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Lecomte et Bergeron, 2005). En pessière, cette période de transition subvient entre environ 60 ans et 164 ans après feu (Harper *et al.*, 2005).

C) Une dynamique de trouées (3^e cohorte)

Les forêts en fin de succession sont définies par l'absence des individus de la première cohorte (Kneeshaw et Gauthier, 2003). Ces vieilles forêts sont soumises à une dynamique de trouée générée par les épidémies d'insectes, le chablis et la sénescence (Kneeshaw et Bergeron, 1998 ; Pham *et al.*, 2004 ; St-Denis, Kneeshaw et Bergeron, 2010). Ces forêts ont une structure d'âge inéquienne et la canopée s'y trouve multi-étagée avec des ouvertures dispersées qui créent une hétérogénéité horizontale et verticale (Harper *et al.*, 2003 ; Lecomte et Bergeron, 2005) (Kuuluvainen *et al.*, 2002 ; McCarthy, 2001 ; Rossi *et al.*, 2009).

L'abondance de bois mort sur pied et au sol est un autre caractère distinctif des vieilles forêts (Ekbohm, Schroeder et Larsson, 2006 ; Siitonen, 2001).

En pessière, les espèces présentes dans les vieilles forêts sont l'épinette noire, le sapin baumier et dans une moindre mesure les feuillus intolérants et l'épinette blanche. Sur la ceinture d'argile, le drainage déficient et le relief plat entraînent une accumulation de matière organique au sol en l'absence de feu qui limite la régénération par semis (Fenton *et al.*, 2005 ; Greene *et al.*, 1999). On y observe une succession convergente vers des peuplement mono spécifiques d'épinette noire (Lecomte et Bergeron, 2005) qui est favorisée par sa capacité à se reproduire par marcottage (Stanek, 1961). Sur la Côte-Nord, le cycle de feu est plus long et l'accumulation de matière organique au sol est modérée (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008). Les vieilles forêts y sont plutôt caractérisées par une codominance entre l'épinette noire et le sapin baumier. Les feuillus intolérants sont également présents, surtout dans les sites où le sapin est bien représenté (De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000, de Lafontaine et Payette, 2010 ; Gauthier *et al.*, 2010). L'équilibre entre ces espèces est maintenu par une dynamique de perturbations secondaires qui limitent la dominance du sapin baumier (Blais, 1983 ; Gauthier *et al.*, 2010 ; Pham *et al.*, 2004).

Les vieilles forêts au nord du Lac St-Jean sont surtout composées d'épinettes noires, parfois accompagnées du sapin baumier (Morin et Laprise, 1990; Rossi *et al.*, 2009). Les changements de composition et de structure dans le temps n'y ont toutefois pas été spécifiquement étudiés.

Le paysage boréal

Le paysage boréal apparaît comme une mosaïque de peuplements dont la diversité est étroitement liée aux régimes de perturbations (Dix et Swan, 1971 ; Major, 1951). La proportion de chaque stade de succession dépend de la fréquence des feux (Gauthier, Leduc et Bergeron, 1996 ; Johnson et Gutsell, 1994 ; Van Wagner, 1978). Lorsque le cycle de feu est long, comme sur la Côte-Nord, la majorité du paysage naturel est constitué de vieilles forêts. Lorsque le cycle de feu est court, comme dans l'Ouest de la Province, ce sont plutôt les forêts de première cohorte qui sont les plus représentées.

Les régimes de perturbations, de concert avec les facteurs environnementaux et climatiques, ont aussi une fonction dans les transitions entre les grands domaines de végétation (Turner et Romme, 1994). Par exemple, des intervalles de feu courts couplés à un climat qui s'est refroidi sont responsables de l'ouverture de la pessière qui a généré la toundra forestière (Payette *et al.*, 2000 ; Payette, Fortin et Gamache, 2001). Plus au sud, la transition entre la forêt boréale mixte et coniférienne serait elle aussi attribuable à une différence dans les régimes de feux (Bergeron *et al.*, 2004 ; Gauthier, De Grandpré et Bergeron, 2000).

L'aménagement écosystémique

L'aménagement écosytémique a pour principe la réduction des écarts entre les paysages naturels et aménagés. La détermination d'un état de référence est toutefois complexe du fait que l'état *naturel* d'une forêt est un concept difficile à définir (*eg* Haila *et al.*, 1997 ; Hunter, 1996). Dans la forêt boréale du Québec, l'impact humain direct est récent (Boucher, Arseneault et Sirois, 2009). Les traces de la forêt primaire, ou vierge sont encore présentes dans de nombreuses régions. De plus, les populations autochtones étaient peu denses et nomades. Contrairement aux populations de l'Ouest du Canada, elles ne pratiquaient pas, selon les données archéologiques disponibles, de brûlage dirigé (Helm, 1981 ; Laliberté, 1987 ; Moreau et Langevin, 1991). L'état de référence est donc défini selon le concept de variabilité naturelle, évaluée pour la forêt préindustrielle (Kuuluvainen, 2002 ; Landres, Morgan et Swanson, 1999).

D'un point de vue plus opérationnel, en forêt boréale, un parallèle est établi entre l'action du feu et la coupe totale, qui initient tous deux un processus de succession secondaire (Bergeron *et al.*, 1999 ; Gauthier, Leduc et Bergeron, 1996 ; Hunter, 1993 ; Vaillancourt *et al.*, 2008). De la même manière, les perturbations secondaires, notamment les épidémies d'insectes et les chablis, créent une dynamique de trouées qui peut être reproduite par des traitements sylvicoles particuliers, notamment les coupes partielles et les coupes de jardinage (Harvey et Brais, 2007 ; Harvey *et al.*, 2002 ; Kneeshaw *et al.*, 2011). Les projets expérimentaux d'aménagement forestier mis en place au Québec font l'objet de suivis scientifiques serrés qui en mesurent l'efficacité pour la conservation de la diversité et les retombées (Drapeau *et al.*, 2008). L'aménagement écosytémique est par définition une

approche en constant changement qui s'améliore continuellement grâce l'émergence de nouvelles connaissances scientifiques.

Objectifs

Le projet de maîtrise dont est issu ce mémoire avait pour objectif de documenter le régime des feux et la dynamique de la végétation d'un territoire forestier situé à la frontière entre des régions de la pessière qui ont des fréquences de feux élevées et modérées. Trouvant un intérêt à la fois en écologie fondamentale et appliquée, le projet visait plus spécifiquement à (1) documenter la variabilité historique de la fréquence des feux dans la région, (2) y caractériser la distribution de la taille et la répartition spatiale des feux, 3) étudier la dynamique de la végétation sur le territoire et 4) convertir les nouvelles connaissances en cibles d'aménagement écosystémique.

Rédigé sous la forme d'articles scientifiques, le mémoire présenté ici se décline en quatre sections:

- (1) Une revue de littérature (section précédente) fait état des connaissances sur les régimes de feux, la dynamique de la végétation et l'aménagement écosystémique dans la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du Nord.
- (2) Un premier chapitre, rédigé en anglais, présente une manière simple de transformer des données de variabilité historique de la fréquence des feux en cibles d'aménagement écosystémique concrètes. L'article apparaît dans le numéro spécial de la revue *Silva Fennica* voué à la publication des travaux présentés au congrès PRIFOR 2010 sur les forêts boréales primaires (Primeval Forests). Pour cet article, j'ai assumé les responsabilités du premier auteur, c'est-à-dire, l'élaboration de la structure, les analyses et la rédaction. Les co-auteurs m'ont supervisé dans les analyses et ont relu, commenté et approuvé le manuscrit.

- (3) Un second chapitre, rédigé en français, porte sur l'interaction entre le régime des feux, le contexte physique et spatial et la dynamique de la végétation, à l'échelle du paysage. L'article sera adapté, traduit et soumis pour publication après le dépôt du mémoire.
- (4) Une conclusion générale fait le bilan des apports scientifiques appliqués et fondamentaux en intégrant les résultats des deux chapitres.

CHAPITRE I

FIRE REGIME AND OLD-GROWTH BOREAL FORESTS IN CENTRAL QUEBEC, CANADA: AN ECOSYSTEM MANAGEMENT PERSPECTIVE

Annie Claude Bélisle¹, Sylvie Gauthier², Dominic Cyr³, Yves Bergeron^{1,4}, Hubert Morin⁵

1. Centre for Forest Research, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada
2. Laurentian Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, Sainte-Foy, Québec, Canada
3. Institut Québécois d'Aménagement de la Forêt Feuillue, Université du Québec en Outaouais, Ripon, Québec, Canada
4. NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada
5. Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec, Canada

Contributions

Le projet a été pensé et mis en oeuvre par Hubert Morin, Sylvie Gauthier et Yves Bergeron, en collaboration avec *Produits forestiers Résolu*. Le design d'échantillonnage a été conçu par Annie Claude Bélisle, Sylvie Gauthier, Yves Bergeron, Hubert Morin et Alain Leduc. La campagne d'échantillonnage a été coordonnée par Annie Claude Bélisle. Les analyses ont été réalisées par Annie Claude Bélisle, sous la supervision de Sylvie Gauthier, Yves Bergeron et Dominic Cyr, avec l'aide d'Alain Leduc. L'article a été rédigé par Annie Claude Bélisle et révisé à plusieurs reprises par tous les co-auteurs ainsi que par deux réviseurs anonymes. William Parsons et David Gervais ont assuré la révision linguistique de l'article, rédigé en anglais.

1.1 Abstract

Boreal forest management in Eastern Canada has caused depletion and fragmentation of old-growth ecosystems, with growing impacts on the associated biodiversity. To mitigate impacts of management while maintaining timber supplies, ecosystem management aims to narrow the gap between natural and managed landscapes. Our study describes the fire history and associated natural old-growth forest proportions and distribution of a 5,000 km² area located in the black spruce-feather moss forest of central Quebec. We reconstructed a stand-origin map using archival data, aerial photos and dendrochronology. According to survival analysis (Cox hazard model), the mean fire cycle length was 247 years for the 1734-2009 period. Age-class distribution modelling showed that old-growth forests were present on an average of 55% of the landscape over the last 275 years. The mean fire size was 10 113 ha, while most of the burned area was attributable to fires larger than 10 000 ha, leading to old-growth agglomerations of hundreds of square kilometres. In regards to our findings, we propose ecosystem management targets and strategies to preserve forest diversity and resilience.

KEY WORDS: BLACK SPRUCE-FEATHER MOSS, FIRE HISTORY, ECOSYSTEM MANAGEMENT, DENDROCHRONOLOGY

Résumé

L'aménagement de la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du nord a causé une diminution et une fragmentation des vieilles forêts, avec un impact grandissant sur la biodiversité qui y est associée. Afin de mitiger les conséquences de l'aménagement sur la diversité tout en maintenant un apport ligneux constant, l'aménagement écosystémique tente de diminuer l'écart entre les paysages naturels et aménagés. Notre étude décrit l'historique des feux et la distribution naturelle des vieilles forêts d'un paysage de 5000 km² dans la pessière à mousses au nord du Lac St-Jean (Québec, Canada). D'après des analyses de survie (régressions de Cox), le cycle de feu moyen pour la période 1734-2009 était de 247 ans. Une modélisation de la proportion des classes d'âge dans le paysage indique que les vieilles forêts ont occupé en moyenne 55 % du territoire au cours des 275 dernières années. La taille moyenne des feux y est de 10 113 ha, la majorité de l'aire brûlée étant attribuable à des feux de plus de 10 000 ha. Le régime historique des feux s'est traduit par une agglomération des vieilles forêts en massifs de centaines de km². À la lumière de nos résultats, nous proposons des cibles et stratégies pour l'aménagement écosystémique.

1.2 Introduction

Boreal landscapes are shaped by disturbance regimes (Van Wagner 1978; Johnson and Gutsell 1994; Wu and Loucks 1995; Angelstam and Kuuluvainen 2004). In North America, stand-initiating fires create a mosaic of forest patches which differ in their age, internal structure, and composition (Dix and Swan 1971; Rowe and Scotter 1973; Johnson 1992). Young forests form a dense and uniform canopy composed of shade-intolerant or semi-tolerant species that establish soon after a fire. With time and under the action of secondary disturbances, individuals in the canopy are replaced and the forest passes from one undergoing changes via successional processes, to one influenced by gap dynamics (Bergeron 2000; Chen and Popadiouk 2002; Angelstam and Kuuluvainen 2004). As proposed by Kneeshaw and Gauthier (2003), once die-back of the post-fire cohort is completed and the establishment of a new cohort of canopy trees has been initiated, these forests are then considered to be in the first stages of old-growth. Old-growth stands share features typically associated with gap dynamics (Pham et al. 2004; St-Denis et al. 2010), including uneven-aged structure (Kuuluvainen et al. 2002; McCarthy and Weetman 2006), horizontal and vertical heterogeneity (Kneeshaw and Bergeron 1998; Harper et al. 2002; Lecomte and Bergeron 2005), and the substantial presence and diversity of deadwood (Siitonen 2001; Ekblom et al. 2006).

In addition to natural disturbances, forest management is an important component of forest dynamics, with consequences for landscape complexity (Östlund et al. 1997, Axelsson et al. 2002; Kuuluvainen 2009), ecological processes (Siitonen 2001; Kuuluvainen and Laiho 2004), and diversity (Berg et al. 1994; Rassi et al. 2001). In Eastern Canada, extensive management of the boreal forest started circa 1930, and intensified during the 1970's (Boucher et al. 2009). Even-aged management (clear-cutting) then became a major process, together with stand-initiating fires, by which forest succession was reinitiated. Hence, the boreal forest is now undergoing a period of transition, from a state where the forest was mainly primeval a few decades before, to a forest managed for timber production (Brassard et al. 2009).

Ecosystem-based management, which is now embedded in the Forest Act (Quebec 2011), is a strategy that has been developed to maintain healthy and resilient ecosystems by focusing on narrowing the differences between natural and managed landscapes (Grumbine 1994; Landres et al. 1999; Gauthier et al. 2009a). The approach is based on the coarse filter principle, the rationale being that conservation of most species is assured by preserving habitat diversity (Franklin 1993; Hunter 1999; Bergeron et al. 2002). It requires a thorough understanding of ecosystem key functions and processes, including disturbance regimes (Christensen et al. 1996). Research may thus provide scientific knowledge on natural landscapes to underline the differences with the managed landscapes (Niemelä 1999; Lindenmayer et al. 2008; Gauthier et al. 2009b).

To uncover pre-industrial forest age-structure, fire regimes of the last 300 years have been studied in several regions of Eastern Canada (Grenier et al. 2005; Bergeron et al. 2006; Bouchard et al. 2008; Senici et al. 2010). It was shown that fire frequency is spatially variable, with historical burn rates varying from 0,781 (Waswanipi, Western Quebec), to <0,002 (North Shore of the St. Lawrence River) (Bouchard et al. 2008; Bergeron et al. 2006). Moreover, compared to continental Canada where high fire frequency has created a matrix of young forests within which islands of older forests are naturally isolated (Johnson et al. 1998), the lower fire frequency of Eastern Canada has allowed large expanses of forests to grow for more than 150 years (Bouchard et al. 2008). Considering old-growth forests as contributors to habitat diversity (Imbeau et al. 1999; Komonen et al. 2000; Drapeau et al. 2003; Courtois et al. 2004; St-Laurent et al. 2009), rejuvenation of the landscape by clear-cutting and the associated scarcity of old-growth attributes are major alterations of the boreal forests of Eastern Canada (Didion et al. 2007; Cyr et al. 2009; Shorohova et al. 2011).

In a context where ecosystem management is being implemented rapidly across the forests of Eastern Canada, we propose a way to bridge the gap between the scientific data that have been gathered regarding the fire regime and the establishment of simple and realistic management targets. More precisely, our objectives are 1) to estimate fire frequency over the last 300 years, together with the associated age-class distribution of central Quebec boreal forest, where knowledge of the fire history is incomplete, 2) to describe the fire size distribution for the region, and 3) to characterise the spatial configuration of successional

stages in the landscape, especially for old-growth forests. Management targets for old-growth based on historical fire regime parameters will then be proposed.

1.3 Methods

1.3.1 Study area

The 540,300 ha study area (from 71°15' to 72°45' W, 49°36' to 50°59' N) is located in the continuous boreal forest, on the Boreal Shield geological formation (Figure 1.1). Specifically, it is at the border of the western and eastern black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) bioclimatic subdomains (Saucier et al. 1998). The topography has low relief, and is composed mainly of rounded hills with surficial deposits that are dominated by mesic glacial tills. Mean elevation ranges from 339 m to 535 m. Temperature averages between 6 °C to 10 °C and 21 °C to 25 °C in July and between -29 °C to -25 °C and -14 °C to -10 °C in January (Natural Resources Canada 2011). Average annual precipitation is 900 mm to 1200 mm, with 30-35 % falling as snow (Robitaille and Saucier 1998). Knowledge of the fire history is incomplete for the study area, as it is located on the border between two zones with contrasting stand-initiating canopy fire frequencies; higher frequencies are typically west of the study area (MRNQ 2000; Cyr et al. 2007; Le Goff et al. 2007).

Human impact on the landscape has been minimal prior to the 1970s. Nomadic native communities have been present in the region for the last 3000 years at a very low density (0.005 individual/km²) (Helm 1981; Laliberté 1987; Moreau and Langevin 1991). Moreover, nothing in the ethnographic literature mentions deliberate forest fire ignition in the culture of native Innu populations from northern Quebec (Moreau, Jean-François, pers. comm.). The closest villages to our study area, which are located more than 70 km to the south, were settled between 1870 and 1930. In the 1950s, initial timber harvests in the region were limited by technology and access, being restricted to the edges of a few lakes and rivers. Their effects regarding the occurrence of large fires are generally admitted as being very low until the beginning of mechanised harvesting in the 1970s (Lefort et al. 2003). The study area, which is located on public lands, has been dedicated to timber production since 1986 (Coulombe 2004). We have therefore considered the fire regime of our study area as near-natural (Haila et al. 1997) before the beginning of mechanised logging.

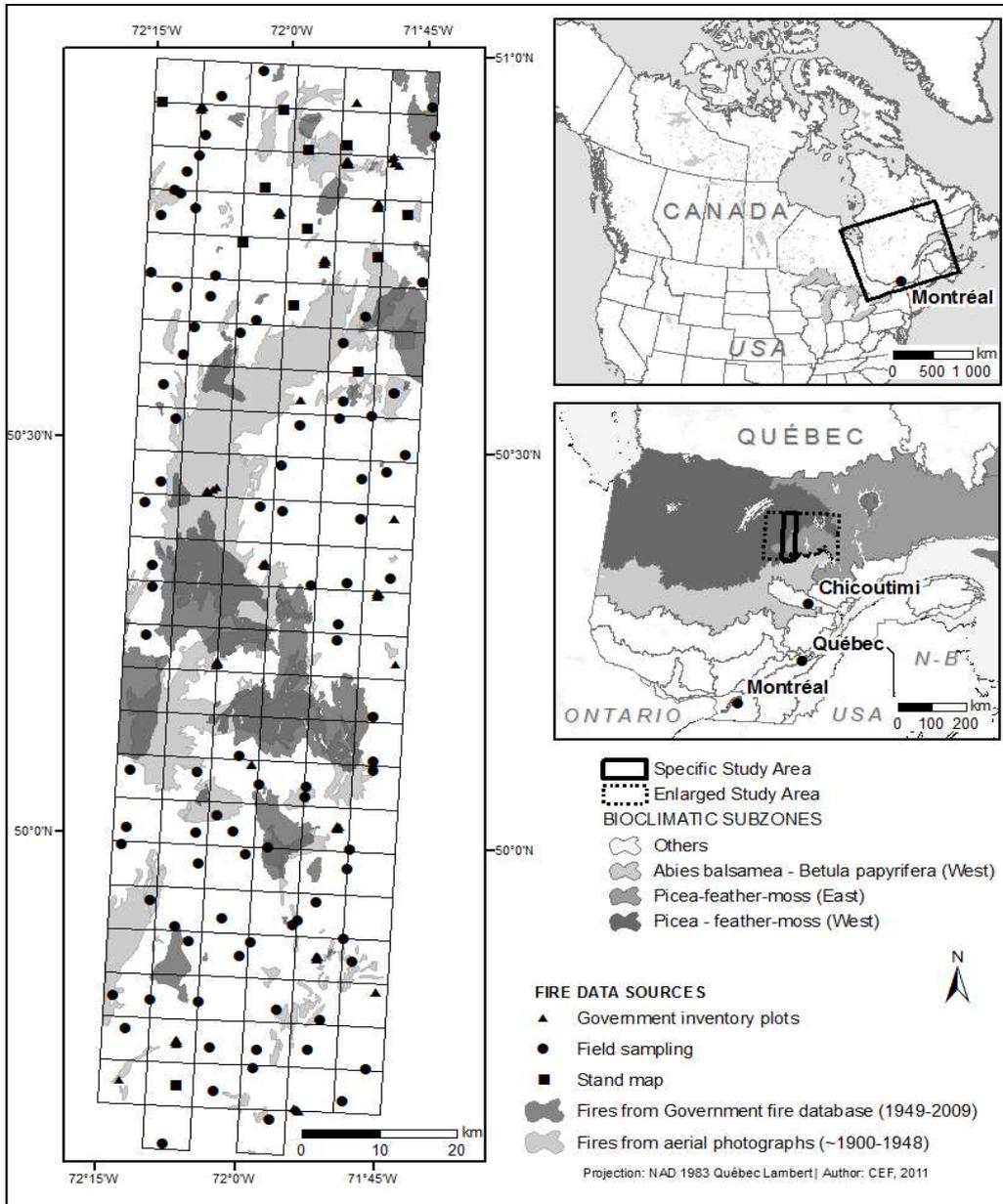


Figure 1.1 Sampling design and fire map created from Government databases (1949-2009) and photointerpretation (~1900-1948). For each 3700 ha cell, a fire year (real or minimum) was attributed using different sources (points).

1.3.2 Experimental design

Several strategies have been developed to assess fire history in different ecological and scientific contexts. Charcoal collection from lake sediments (e.g. Carcaillet and Richard 2000; Carcaillet et al. 2001; Carcaillet et al. 2007; Ali et al. 2009), and the dendrochronological analysis of trees bearing multiple fire scars (e.g., Niklasson and Drakenberg 2001; Drobyshev et al. 2008; Niklasson et al. 2010) have allowed fire intervals to be recorded at a single-point in space. In contrast, stand-origin maps (Niklasson and Granström 2000; Niklasson and Drakenberg 2001; Grenier et al. 2005; Wallenius et al. 2005; Bergeron et al. 2006; Bouchard et al. 2008; Senici et al. 2010) cover a shorter time-scale, but they provide spatially explicit data and are not limited by the availability of multiple fire scars or suitable lakes for sediment collection.

The stand-origin map methodology was first described by Heinselman (1973) and improved by Johnson and Gutsell (1994). It is based on the partitioning of a landscape into a number of spatial units, or points, for which a time-since-fire, real or minimum, is attributed. When fire severity and forest type allow the presence of fire-resistant species, such as *Pinus sylvestris* (L.) in Fennoscandia and *Pinus resinosa* (Ait.) in northeastern America, time-since-fire can be precisely derived from fire scars. In the case of our study area, we were limited by a high severity fire regime and the absence of resistant species. We thus focussed our time-since-fire reconstruction on the composition and age-structure of the forest stands.

To conduct systematic random sampling (Johnson and Gutsell 1994), the study area was divided into a grid of 146 square cells, each of 3,700 ha (figure 1.1). All were represented by a randomly chosen stand. The size and location of the study area were chosen to represent adequately the specific fire regime of the landscape, considering the specific fire size distribution (Johnson and Gutsell 1994) and to minimise statistical uncertainties (Cyr 2011). A time-since-fire had to be attributed to each cell. Many data sources were used to best deal with cells' specific constraints, involving fire databases and maps, archived aerial photos and field sampling.

1) For the recent fire history (1949-2009), we used the Quebec Ministry of Natural Resources and Wildlife (MRNFQ) database (*Direction de l'environnement et de la protection des forêts*), which holds fire records since 1920. Fires were precisely mapped with aerial inventories since the 1970s. Accuracy of previous fire mapping is less clear, especially for small fires, since these areas were derived from observation tower networks (Blanchet 2003). We limited our use to data from 1949 to 2009, where the smallest fire size that had been recorded was 2 ha. However, our method was designed to ensure that any significantly sized fire that was missed in the fire records would be detected by other data sources, such as field sampling.

We overlaid the 1949-2009 fire map and the grid in a GIS (*ESRI ArcGIS 9.3*). All cells that were covered at least 50% by one or several fires were dated according to the year of the fire event. If more than one fire occurred, a random point was generated in the burned area of the 2009 fire-map. The cell was dated according to the fire year at the random point location.

2) To map fires that occurred before 1949, we used the photo-interpretation technique described by Lefort et al. (2003). Aerial photographs (1948) covering the entire study area were available from the National Air Photo Library of Canada (average scale is 1:35,000). Fires were recognised by their generally elliptical shape, their jagged borders, and by the presence of visible snags. We hand-mapped fires on 1:250,000 topographical maps and digitised them into *ArcGIS 9.3*. Again, when more than 50% of an undated cell of the grid was covered by a fire, the year of the fire event was attributed, this time using field sampling and dendrochronology (see information below). Overall, fire records (fire database and archived photographs) allowed us to attribute a fire year to 29 cells (about 20% of the grid). The gap between 1948 (aerial photographs) and 1970 (aerial fire mapping) is prone to fire delineation mistakes. Nonetheless, field sampling was performed in areas where no fire was recorded and validated that no large fire had been missed.

3) Cells where more than 50% of the surface was not occupied by fires recorded from the two previous sources (i.e. last fire occurred before ~1900; 117 cells, 80%) were attributed a date based on the age of the dominant tree-cohort. For each of these cells, a random point which

had to be visited on the field was generated with *Arc GIS 9.3 (Hawth's tool)*. To minimise bias related to fire breaks, stands located at a distance <100m from a water body, road, or bog were avoided. We performed field sampling to collect tree-rings data for all accessible cells (82 cells, 56%).

Thirty-five cells were inaccessible by road or had been totally harvested. We attributed a time-since-fire to these cells using the Government of Quebec's field inventory plots (1970-2000) when available. These 400 m² plots, which are organised in transects of 2 to 7 plots, were distributed over a large part of the study area. In each plot, the age of three dominant trees was derived from dating cores (taken at 1.3 m above the ground). For our purposes, the closest transect (inside the cell) from the random point was considered. Twenty-two cells (15%) were dated this way. Some uncertainties are linked to the choice of which trees were to be sampled, based on dominance status instead of apparent age. This may not be a problem for post-fire cohort stands (< 150-years-old), where all trees have approximately the same age. However, for older stands, this could have led to an underestimation of the minimum time-since-fire compared with estimates from the field sampling we performed ourselves. A second problem with Government inventory plots is that the trees were not cored at ground level. We estimated this error to be less than 10 years, comparing data from inventory plots to data from our field sampling for a single fire polygon.

Finally, thirteen cells (9%) were impossible to reach in the field and had no inventory plots that had been sampled by the Government of Quebec.

1.3.2.1 Determination of time since fire

For all cells that had to be visited in the field, we sampled the forest stand that was both closest to the random point and accessible from the road (100m). Cross-sections at the base of 10 dominant and co-dominant trees were collected; snags and logs, when the heartwood was still present, were also sampled (Johnson and Gutsell 1994). The trees from which we collected data were chosen according to the following criteria:

- (1) Trees bearing fire scars were selected first. They were identified by their triangular shape originating from the ground and by the presence of burned bark or wood (Molnar and McMinn 1953; Johnson and Gutsell 1994).
- (2) *Pinus banksiana* Lamb. was prioritised as well because, in a mesic context, its recruitment is limited to post-fire succession, with the majority of individuals (85%) establishing less than 20 years after a severe fire (Gauthier et al. 1993).
- (3) When *Pinus banksiana* was absent, other potential pioneer species were sampled in the following order of priority: 1-*Populus tremuloides* Michx., 2-*Betula papyrifera* Marsh., and 3-*Picea mariana* (cf. Gauthier et al. 2000; Lecomte and Bergeron 2005).
- (4) In the absence of post-fire potential species, *Abies balsamea* (L.) Mill., and *Picea glauca* (Moench) Voss were sampled.

1.3.2.2 Dendrochronology

To estimate the age of collected trees, cross-sections were dried and sanded, and tree-rings were counted under a dissection microscope. Dead and difficult trees were cross-dated using pointer-years when evident (Yamaguchi 1991) and using chronologies when equivocal. Cross-dating accuracy was then validated with COFECHA (Grissino-Mayer 2001). To build regional chronologies for cross-dating, two radii (when possible) were measured on at least 15 trees. For evergreen species, cross-sections were scanned and tree-rings were measured using the software *Cybis CooRecorder 7.2* (Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden, Sweden). For hardwood species, with a less defined contrast between tree-rings, tree-rings were measured using the *Velmex* measuring system (Velmex Incorporated, Bloomfield, New York, USA). Chronologies were built in the software *R* (*R Development Core Team 2010, package dplr*). Overall, 897 tree cross-sections were collected and analysed (see Table 1.1 for the species counts).

Table 1.1 Count of individual trees collected during the field sampling campaign and analysed with dendrochronology, and counts of trees analysed from the Government inventory plots databases, selected to complete the determination of time-since-fire for all the grid cells.

Species	Field sampling	Inventory plots
<i>Picea mariana</i>	802	225
<i>Pinus banksiana</i>	62	0
<i>Betula papyrifera</i>	30	2
<i>Picea glauca</i>	2	1
<i>Abies balsamea</i>	1	38
Total	897	266

1.3.2.3 From tree ages to time-since-fire

Fire years (real or minimum) were attributed according to the composition and age-structure of the stands. If some *P. banksiana* individuals or fire scars were present ($n = 16$), the year of the fire, which was validated with the age-structure of the dominant tree cohort, was attributed. In the absence of this direct fire evidence, we turned to stand composition and age-structure to assign a time-since-fire. If the stand was dominated with potential post-fire species (*B. papyrifera*, *P. tremuloides*, *P. mariana*) and the age-structure was even-aged (maximum variation of 20 years), the date of origin of the oldest tree of the cohort was defined as the fire year. If the sampled stand had an uneven-aged structure, the origin year of the oldest tree was considered as the minimum fire year (or censored information, as it is referred to using survival analysis terminology) (Hosmer et al. 2008). The time-since-fire was then defined as the time elapsed between 2009 and the fire year.

The same principle was followed to date the cells with the Government inventory plots (266 trees, Table 1.1). According to the age-structure and composition of all sampled trees along a transect, we first determined if the dated trees originated from the post-fire cohort and, thus, if the time-since-fire should be considered as real or censored. If the approximated year of the last fire could not be found, we then systematically dated and censored the cell according to the age of the oldest tree in the second plot along the transect.

A minimum time-since-fire of 109 years (2009 - 1900) was attributed to the thirteen cells where no information was available, according to the time-scale covered by aerial photos (~1900 to 1948)

1.3.3 Fire frequency estimation

Fire frequency can be expressed by the fire cycle concept, which is defined as the time that is required to burn an area equal to that of the study area (Johnson and Gutsell 1994; Li 2002). It is mathematically defined as the inverse of the mean annual burn rate and fits the mean age of the forest (Johnson and Gutsell 1994). Fire cycle is not a perfect mathematical concept to estimate fire frequency, especially for point-based designs, as burn rates are generally not constant in time and space and because fire acts more like a random than a constant process (Reed 2006). However, our area-based design is suitable for burn rate calculations, and consequently, for fire cycle estimation (Li 2002).

Moreover, the fire cycle concept can be compared with that of stand rotation and allows a simple bridge to be built between natural and anthropogenic disturbance regimes. In a theoretical landscape where the fire cycle equals 100 years, 1% of the landscape burns every year. Assuming that the fire hazard is independent of stand-age, after 100 years, a portion of the landscape will have burned once, a portion will have burned more than once, and a portion will have not burned at all. The process leading to old-growth depletion in managed landscapes can be understood by comparing the concepts of fire cycle and stand rotation. Again, in a theoretical managed landscape with a stand rotation of 100 years, 1% of the landscape would be harvested every year. Nevertheless, after 100 years, the whole landscape will have been harvested once and only once. Thus, for two stand-initiating disturbance regimes with a same annual rate, i.e., fires and harvests, the first will release space for some forests to grow for a time longer than the fire cycle, while the second will not allow forests to grow for longer than the stand-rotation time.

To derive the fire cycle directly from the burned area, we would need a complete fire record. In the present case, we were unable to date the last fire for 44% of the area. Thus, we used survival analysis, a statistical technique that has been adapted to deal with censored data such as the minimum time-since-fire. Cox proportional-hazards is a semiparametric survival

model that does not assume survival to fit a parametric distribution (negative exponential or Weibull) (Cox 1972; Hosmer et al. 2008). We applied the Cox model using R software (Survival package, *R Development Core Team, 2010*) and the function *coxph*. The baseline hazard function was then extracted using *basehaz*. The fire cycle was calculated by dividing the time-since-fire associated with the maximum cumulated hazard by this maximum hazard (Therneau 2011). A 95% confidence interval on the fire cycle was calculated by bootstrapping (1000 resamplings with replacement from the original dataset, $n = 146$).

To estimate the influence of human activities on the fire frequency, we compared the fire cycle prior to 1948, a period for which no sign of human activity was noticeable on the aerial photos, and the recent fire cycle (1949-2009), which was calculated by inverting the mean annual burn rate for this period.

1.3.4 Fire size

The fire size analysis required more fires than were available in the study area. Hence, we used an enlarged study area (figure 1.1) of 28,931 km², including 176 fires (1949-2009) that were selected to maintain the proportions of the Eastern and Western *Picea mariana*-feather moss bioclimatic sub-domains. We first analysed the size distribution and frequencies of fires that were considered as having their ignition point inside the boundaries of the enlarged study area. For the burned area analysis, all fires that intersected the enlarged study area were considered, although only the area contained inside the limit of our enlarged study area was integrated.

We calculated the mean fire size and estimated the 95% confidence interval with bootstrapping (1000 resamplings with replacement from the original dataset, $n = 176$) on the log-transformed fire size distribution. We then transformed the mean and confidence intervals to their original scale.

1.3.5 Age-class distribution and management targets

The age-structure of a forest landscape can be mathematically derived from the fire cycle (Van Wagner 1978). In a theoretical landscape where fire occurs randomly and its

probability is independent of stand age, the time-since-fire distribution follows a negative exponential distribution (see equation 1) (Johnson and Wagner 1984). This model which has the advantage of integrating the variability of the last 300 years, was used to calculate the historical mean age-class distribution for our study area.

$$\text{Equation 1} \quad A(T) = e^{-(t/b)} \quad (1)$$

where $A(T)$ is the proportion of the landscape that escaped fire during a time T with a fire cycle b .

Fire hazard may be influenced by local factors (Mansuy et al. 2010), although these are poorly documented and only partly understood. We judged appropriate to make no assumptions regarding their effects and consider that model validity is not compromised. In addition, we know that large scale factors, such as weather, influence fire hazard and behaviour to a greater degree than the fuel when the landscape is dominated by conifers (Bessie and Johnson 1995).

To make some concrete and simple management targets, four age-classes were defined according to the succession models described for the neighboring regions of the black spruce-feather moss forest. Forests from 0-30 years after a fire were considered to be in the regeneration phase, 31-80 years post-fire were considered as young, 81-150 as mature (Harper et al. 2002), and >150 as old-growth (Harper et al. 2003; Lecomte and Bergeron 2005). The mean proportions of each successional stage in the landscape were calculated by running equation 1 with the corresponding time intervals. The confidence intervals on the successional stage proportions were calculated by running equation 1 with the limits of the fire cycle 95% confidence interval.

1.4 Results

Between 1949 and 2009, 12.5% of the landscape was encompassed by stand-replacing fires. Moreover, for 20.7% of the area, fire boundaries could be drawn from the aerial photographs of 1948, where the earliest fire that could be mapped was dated to 1892, as confirmed by our field sampling. Overall, 27.6% of our study area burned at least once between ~1890 and 2009.

Fires from ~1900 to 2009 were mapped and dated either directly from the archives (1949-2009) or with field sampling. Regarding the period prior to 1949, the fire perimeter data come from our interpretation of aerial photos. The accuracy of delineating fire boundaries decreased with increasing time-since-fire; some fires may have been missed in the initial fire map, especially the old and small ones. However, these earlier fires were detected by the systematic field sampling design. Overall, we are confident that all fires of a significant size for our purposes (i.e. > 2ha) were recorded from ~1890 to 2009.

Fire and tree-ring data were analysed for each of the 146 cells (3700 ha) of the grid and a time-since-fire, real or minimum, was assigned. For 82 cells (56%), we were able to assign a time-since-fire with an accuracy of about 10 years. However, for the 64 other cells (43%), only a minimum-time-since-fire (censored) was assigned because there was no clear sign of a post-fire cohort, ($n = 36$) or because of the impossibility of reaching the site in the field ($n = 28$).

Figure 1.2 presents the stand-origin year distribution in the 2009 landscape (without considering harvests). We observed that a few fire-decades (1820, 1860, 1920 and 2000) strongly influenced the age-class abundances over the study area (30% of the grid cells). Considering the censored data, for which we were unable to find sufficient evidence to determine a time-since-fire, we noted that their distribution exhibited two peaks, i.e., the decades 1900 and 1750. We explained this pattern respectively, by the minimum age available according to aerial photos, which led to many cells being censored in 1900, and by the apparent longevity of black spruce (~250 years).

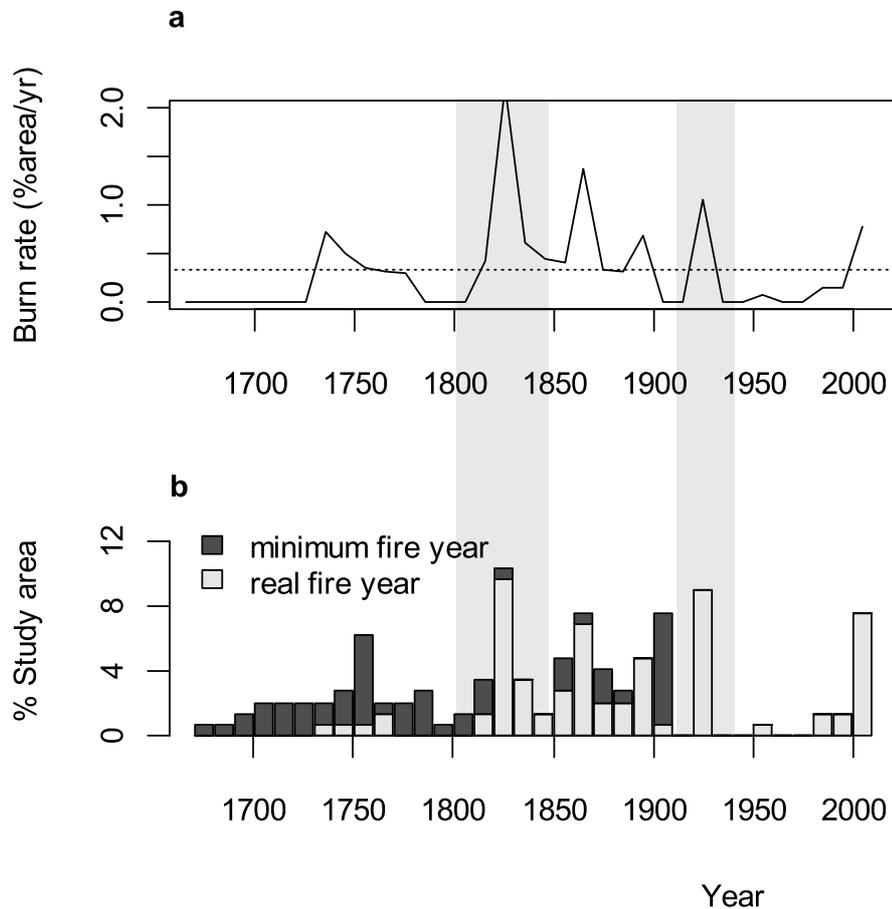


Figure 1.2 a) Fire hazard variation from 1734 to 2009 grouped into 10 year classes, estimated by the Cox hazard model. The dotted line represents the mean burned area per year (0.4%), or the inverse of the fire cycle (247 yr). Peaks over this line indicate high fire frequency decades while troughs indicate low fire frequency decades. b) For the distribution of stand initiation (or fire) year (real and minimum), each cell of the grid presented in Fig. 1 accounts for one unit of the landscape ($n = 146$). The shaded rectangles were identified by Girardin et al. (2006) as periods where the occurrence of years with fire-prone weather patterns was high.

By grouping time-since-fire into the successional stages presented in the methodology, we can draw a portrait of the 2009 landscape age structure (excluding the effect of harvesting). Roughly, forests in regeneration (0-30 yr) represented 10% of the landscape, while young forests (31-80 yr) were less than 1%. Including stands for which only a minimum age is known, mature forests (81-150 yr) accounted for a maximum of 38% of the landscape, while over-mature forests (>150 yr) represented at least 51% of the landscape.

Survival analysis (Cox regression model) led to the estimation of a fire cycle of 247 years for the period from 1734 to 2009. The 95% confidence interval about this mean ranged from 187 to 309 years. Figure 1.2 presents the Cox fire hazard variations over time. As noted in the age-class distribution, fire hazard peaked in the decades 2000, 1920, 1860 and 1820, and was low between 1930 and 2000. Because the effect of settlement on the fire frequency remains ambiguous, we calculated fire cycle before and after settlement (Table 1.2). The fire cycle after settlement (375 yrs) was significantly longer than before settlement (209 yrs), according to confidence intervals calculated for the pre-settlement fire cycle.

Table 1.2 Fire cycles of the entire period covered (1734-2009), the pre-management period (1734-1948), and the management period (1949-2009). Fire cycles were calculated with the Cox regression model when involving censored data and using the inverse of the burn rate when complete fire records were available. The 95% confidence intervals were then calculated by bootstrapping. Fire cycle for 1949-2009 was derived from the effective burned area and, hence, does not have a confidence interval.

Period	2.5%	Fire cycle	97.5%
1734-2009	187	247	309
1734-1948	157	209	273
1949-2009	-	375	-

The fire size analysis for the original study area showed that large fires were responsible for most of the burned area. From all fires mapped ~1900 to 2009, those that were more than 3,800 ha in area, which roughly fits the cell size of the grid (3,700 ha), were responsible for 77% of the burned area (8 fire years: ~1871, ~1924, ~1927, ~1948, 1986, 1991, 2005, and 2007). The maximum fire size was 75,231 ha (~1924) and was responsible for 42% of the total burned area.

Figure 1.3 depicts fire size frequency and distribution, and associated burned areas for the enlarged study area. Overall, mean fire size was estimated at 10,113 ha, with a 95% confidence interval ranging from 5,796 ha to 17,530 ha. The fire size distribution followed a negative exponential shape (Fig. 1.3b). This meant that the number of fires decreased with size (except for small fires) on a log-scale (Fig. 1.3a). Otherwise, regarding the burned area on Figures 1.3c and 1.3d, the relation is inverted, where large fires (> 10,000 ha), even if infrequent, were responsible for 74.7% of the burned area.

Figure 1.4 illustrates the spatial distribution of the stand-origin years and associated successional stages in 2009. Regenerating, young, mature, and old-growth forests are grouped in large tracts (>2 cells of 3,700 ha), forming vast areas of the same successional stage. Moreover, censored data, for which we could solely attribute a minimum time-since-fire, seem to be agglomerated within the landscape.

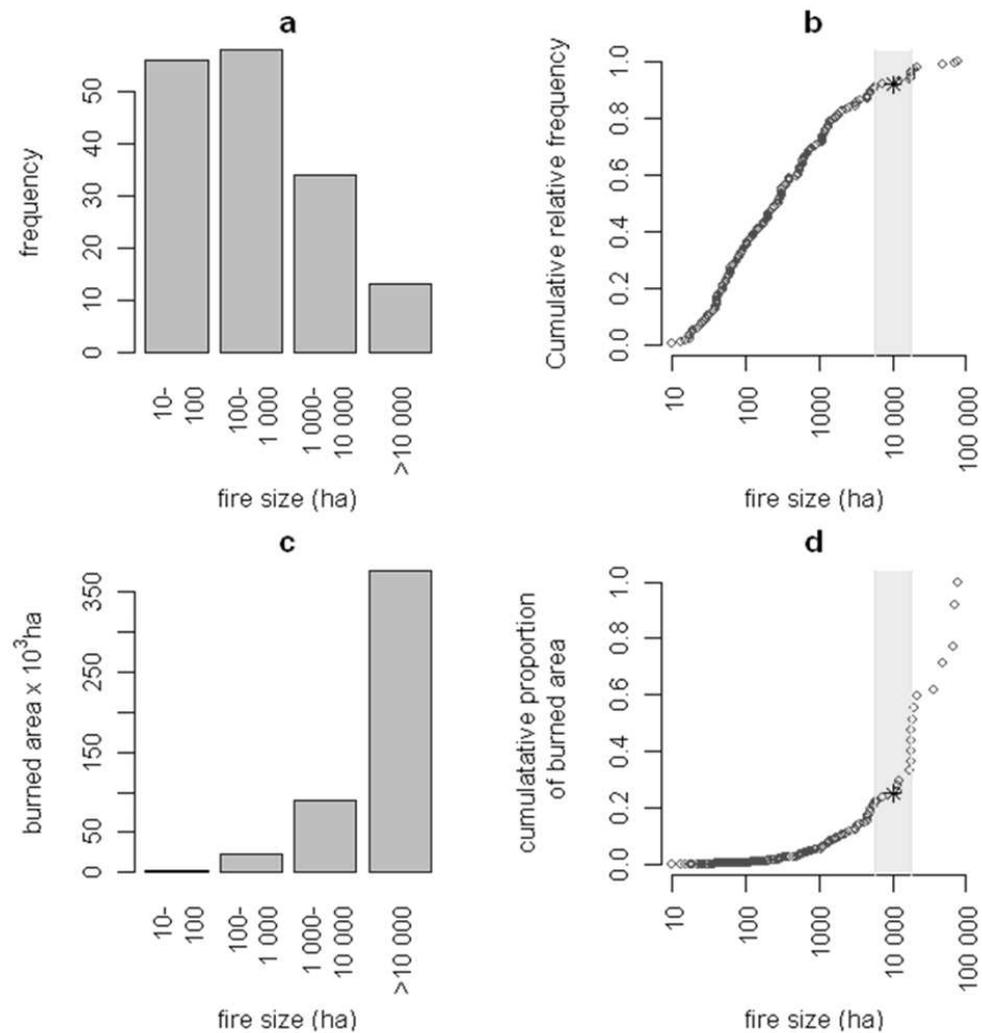


Figure 1.3 Fire size distribution (> 2 ha), from fire data recorded by the Government of Quebec between 1949 and 2009. For the **a)** absolute and **b)** cumulative relative frequencies, only fires for which the ignition point was located inside the enlarged study area were considered ($n = 161$). For the **c)** absolute and **d)** cumulative relative burned areas, the size of all fires that intersect the enlarged study area was considered, but the associated burned area was limited to the boundaries of the enlarged study area ($n = 176$). For b) and d), the mean fire size (10,113 ha) is represented by the vertical lines and the 95% confidence intervals by the shaded areas.

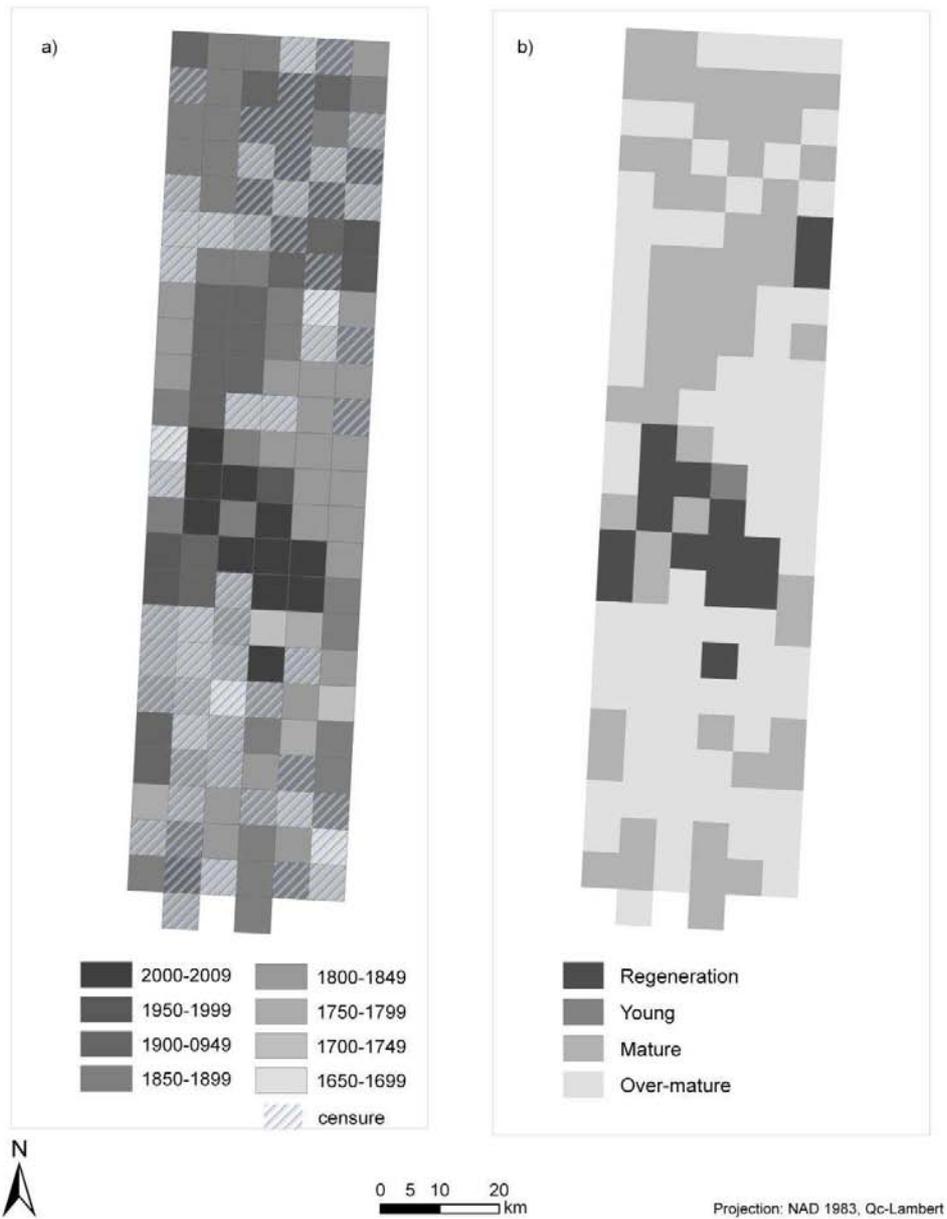


Figure 1.4 a) Spatial distribution of stand origin years, grouped in 50-year classes. Fire years were determined with a precision of about 10 years and are illustrated by the fully colored squares, while the minimum time-since-fires are represented by the hatched cells. The same grid is presented in b) but time-since-fire is grouped into structural age-classes: regeneration (0-30 yr), young (31-80 yr), mature (81-150) and over-mature (>150 yr). 1 cell = 3700 ha.

The mean proportions of successional stages in the landscape between 1734 and 2009 are presented in Table 1.3. According to the negative exponential model, old-growth forests (> 150 after a fire) represented the most important group (45% to 61% of the landscape). We noted that only 1% of young forests were observed in the 2009 representation of the un-managed landscape, which is outside of the range defined by the confidence interval of our model. We attribute this gap to low fire activity observed between 1930 and 2000 and to the age-class lower limit (80 yr), which fits with the transition between high and low fire activity periods (~1930).

Table 1.3 Theoretical age-class distribution in the landscape (% of the landscape), modelled with the negative exponential distribution associated with a fire cycle of 247 years and its 95% confidence interval (CI) i.e., 187 yrs to 309 yrs. Values for 2009 would represent the age-class distribution if the territory had remained un-managed.

Tsf	2.5% (CI) %	FC =247yr %	97.5% (CI) %	in 2009 %
0-30	9.2	11.4	14.8	10
31-80	13.5	16.2	20.0	1
81-150	15.6	17.9	20.3	< 38
>150	44.9	54.5	61.6	> 51

Note: Tsf = time-since-fire, CI= Confidence interval limit

1.5 Discussion

1.5.1 Historical fire regime

1.5.1.1 Fire cycle

The 247-year historical fire cycle that we calculated for the black-spruce-feather moss forest of Central Quebec is consistent with the fire cycle gradient observed between western (128, 189, 141 yr; Bergeron et al. 2004; Le Goff et al. 2007) and eastern (281 yr, 270 yr, > 500 yrs; Cyr et al. 2007; Bouchard et al. 2008) neighbouring regions of Quebec. In addition, the observations for our study area seem more similar to the situation in the East, associated with a lower fire frequency, although the 95% confidence intervals (187-309 yr) are broad. The fire cycle value involves important temporal variability at the century- and decade-scales. Our results show a fire hazard peak around 1825 and a general decrease thereafter. Such long-term trends are not uncommon for boreal forests. In some regions, changes around 1850 have been attributed to the end of the Little-Ice-Age (Bergeron and Archambault 1993; Bergeron et al. 2004), an era characterised by dryer decades (Girardin et al. 2004). On a shorter time-scale, a few fire-decades have strongly influenced the age-class distribution in 2009 (1820, 1860, 1920, and 2000). As Girardin et al. (2006) indicated 1920-1940 and 1800-1850 as periods of enhanced occurrence of a high drought index over the Boreal Shield, we may at least partly attribute these fire decades to similar dry conditions. Overall, as elsewhere in the boreal forest of North America, it appears that temporal variation in fire frequency is mainly driven by climate (Bergeron and Archambault 1993; Larsen 1996; Gillett et al. 2004; Le Goff et al. 2007; Flannigan et al. 2009).

The fire cycle that was calculated after 1949, from the beginning of industrial human activities in our region, is significantly longer than the fire cycle prior to settlement (1734-1948). The impact of land-use changes on the fire regime is probably not the main reason for this trend, notably when the only activity in the area was logging (Lefort et al. 2003). This period also corresponds with the beginning of active fire control in Quebec, which started around 1930 (Blanchet 2003). Although fire control may have had some effect on the observed low fire frequency, the effectiveness of control strategies on the occurrence of large fires is questionable (Bridge et al. 2005), especially regarding the large fires that occurred in

2005 and 2007 and despite having much more advanced technology. As unfavorable climate trends for fire occurred during the second half of the 20th C in the region (Lefort et al. 2003; Girardin et al. 2006; Girardin and Wotton 2009), it is probable that the low fire frequency is attributable to a period where the climate was not conducive to large fires.

The fire frequency variation previously described is partly responsible for the broad confidence interval associated with fire cycle calculation (187-309 years). A portion is also attributable to the gradual loss of information that is caused by aging of the forest, when traces of the initial post-fire cohort gradually disappear, making it impossible to date the last fire event from within-stand age-structure. Moreover, in the context of high fire severity and in the absence of fire-resistant species, re-burning of some areas erases the traces of past events.

1.5.1.2 Fire size

The fire size distribution roughly fitted a truncated negative exponential curve (e.g., Cumming 2001). However, Figure 1.3a showed that small fires (10-100 ha) should be more frequent to perfectly fit the distribution. We suspect underestimation of this size class, either because of the lower efficiency of detection techniques for small fires, or because of human influence on the fire size distribution. Regarding the burned area, most of it was attributable to fires larger than 10,000 ha.

The fire size distribution was of the same order of magnitude as those for other black spruce-feather moss regions in Quebec (Belleau et al., 2007). Otherwise, while size distribution followed a curve similar to that found for Western Canada (Cumming 2001), it is 10 times lower in magnitude.

1.5.1.3 Fire regime and old-growth forests

At the time of the study, in 2009, regardless of harvests, the study area was mainly represented by forests older than 150 years (more than 51%), followed by a maximum of 38% for mature forests (81-150 years). Young forests and regeneration accounted for 11% of the landscape. However, as shown in Figure 1.2a, the study was conducted following a period

of low fire activity (1930-2000), which explains the quasi-absence of young forests (31-80 years). The associated age-class spatial configuration of the landscape is characterised by large areas of contiguous forests that differ in their successional stage. A few fire events (~1820, ~1860, 1924, 2005, 2007) have successively created large areas of regeneration forests. Moreover, their spatial contingency has resulted in old-growth agglomerations of hundreds of square kilometres.

Although our portrayal of 2009 is an example of a realisation of the fire regime that has occurred over the last three centuries, it is not accurate for describing the historical variability of age-class proportions in the landscape (Armstrong 1999). Therefore, we turned to the fire cycle, which includes the variability of the last 300 years. Average proportions of each age-class that are associated with a fire cycle of 247 years and its confidence interval (187-309 years) have been calculated for the entire 1734-2009 period. After modelling, old-growth forests still represent most of the study area with an average of 55% of the landscape.

Given the importance of providing clear numerical targets for ecosystem-based management (Angelstam 1998; Lindenmayer et al. 2008), the question arises: *how much old-growth is enough?* We found that fire hazard has been variable over the last 300 years, as has the proportion of old-growth forests. Despite this evidence of important natural variability, we propose a single-value target of 55% of the landscape that should be managed to maintain the specific composition and structure of old-growth stands. We used this average value being aware that extreme events (e.g., fires of the 1920's) are an important part of the natural variability that can drive a natural landscape outside the management target described here. Three main reasons justify our decision to present targets based on average mean values. First, unlike in Fennoscandia where fires have been practically excluded, such extreme events are still occurring in eastern North America (for example, the great fires of 2005 and 2007), and even more considering climate changes (Amiro et al. 2009; Flannigan et al. 2009; Girardin et al. 2010). As successive disturbances such as fires, insect outbreaks, and harvesting lead to loss of ecosystem resilience (Payette and Delwaide 2003; Girard et al. 2008), we argue that, even if large fire events are an important part of natural variability, ecosystem management should avoid going to these extremes. Second, for socio-economic concerns, forest-dependent communities need a constant timber-supply. Finally, if the

emulation of extreme-natural-events could be justified by ecosystem management, the occurrence of extreme-management-events may be prone to happening simultaneously over extended regions, following market fluctuations. Such regional standardisation of the boreal forest may be desirable for neither diversity nor resilience of the forest.

Regarding spatial configuration of successional stages, Figure 1.4 shows that, as a consequence of a regime of large fires, burned areas are to a great extent contiguous, and so are the old-growth forests. The ability of old-growth forests to meet their ecological functions is closely linked to their size and their connectivity (Harris 1984; Saunders et al. 1991; Lindenmayer et al. 2008). Yet remnant forests, as provided in traditional management plans, tend to be left as strips or islets (Doucet et al. 2009); they are highly susceptible to wind-throw, further decreasing the amount of interior forest (Ruel et al. 2001). To respect the landscape pattern that originates from the natural fire regime, ecosystem management should plan to include large contiguous areas of old-growth forests. Figure 1.4b provides an order of magnitude of the target sizes, where three contiguous cells correspond to patches $> 100 \text{ km}^2$.

1.5.2 Management strategies

To reach the objective of maintaining diversity and resilience associated with old-growth forests, ecosystem management strategies should be oriented towards both natural processes and feature conservation and restoration (Lahde et al. 1999; Franklin et al. 2002; Vanha-Majamaa et al. 2007). We propose a brief overview of four complementary strategies to reach the 55% of old-growth's objective.

(1) Extending rotation time: Currently, stand rotations truncate the succession process that leads to the natural development of old-growth stands. Simply extending the rotation-time, as described by Burton et al. (1999), would allow stands to reach an old-growth stage before they get harvested. Taken this strategy alone, according to the fire regime of our study area, rotation time should be extended over 300 years, which may be hardly reconcilable with industrial and economic requirements. Alternatively, Seymour and Hunter (1999) proposed adopting variable rotation lengths for the same landscape. For example, some stands would be harvested every 100 years, while others were allowed to grow for 300 years before being harvested, in order to re-create an age-structure similar to the natural one generated by fires.

In all cases, extending the rotation time in our study area as elsewhere in the eastern boreal forest, to be efficient and realistic, may be used in addition to other strategies.

(2) Integral conservation: Along with the idea of preserving succession and gap formation processes, the integral conservation of some key areas may be an effective way of preserving a part of the primeval landscape. In parallel, Bengtsson et al. (2003) introduced the concept of spatially and temporally dynamic reserves. These could be selected according to specific old-growth features (Timonen et al. 2011) and moved in time and space to make sure they keep their specific ecological functions. Dynamic reserves are already being implemented for a woodland caribou preservation strategy (Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec 2008).

(3) Cohort management: Along with these process-oriented strategies, feature-oriented strategies focus on preserving or restoring old-growth attributes (composition, structure). They involve greater alteration of ecosystems but reduced costs in relation to timber supply (Harvey et al. 2002). For example, partial cuttings that are designed to emulate secondary disturbances such as spruce-budworm outbreaks and wind-throw have proved effective in emulating old-growth structure and composition (Harvey et al. 2002; Harvey and Brais 2007; Kneeshaw et al. 2011), especially when improved by special attention being paid to deadwood supply (Harmon 1986; Siitonen 2001; Harvey et al. 2002).

(4) Landscape deployment: Ecosystem management addresses the problem of forest fragmentation (Fahrig 2003) by creating harvest agglomerations (adjacent cutovers aggregated over a 5-15 year period) rather than dividing them sporadically in space and time through the landscape (Belleau et al. 2007), which better mimics the spatial pattern generated by the natural fire regime. Aggregated harvests can thus minimise habitat fragmentation provided that large tracks of mature and over-mature forest (managed or natural) are interspersed among them (Perron et al. 2009).

1.6 Conclusion

We conclude from our results that (1) old-growth forests (>150 yr) represented an average of 55% of the study area during the last 300 yrs. (2) Because of the regime of large fires, the spatial pattern of these forests is organised into large patches of several hundred square kilometres. (3) In order to preserve diversity associated with old-growth forests, a critical portion of the landscape should be dedicated to preservation/restoration of old-growth structure and composition, with a focus on connectivity. Considering the variability of fire frequencies throughout the boreal forest, the data should not be extrapolated to neighbouring regions as a whole but should contribute to specifying the spatial variation of fire frequency in the Eastern boreal forest of North America.

Acknowledgements

We greatly thank Alain Leduc for his valuable contribution to analysis and manuscript revision. We wish to underline the work of William F.J. Parsons, David Gervais, and Jessie and Sophie Kulaga for English revision, of Mélanie Desrochers and Daniel Lesieur for technical support, and of Élisabeth Turcotte, Myriam Jourdain, David Gervais, Léa Langlois, Alexandre Turcotte, Nicolas Fauvart, Jean-Guy Girard, as well as UQAC plant ecology lab members for their assistance in the lab and on the field. We also acknowledge the *NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management* for material and scientific support.

This project was funded by the *Fonds de la Recherche Forestière du Saguenay-Lac-Saint-Jean* and the Fonds de Recherche Nature et Technologies du Québec. We used forest inventory and fire data from the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec. We also underline the financial contribution of the *Natural Sciences Engineering Research Council of Canada*. Finally, we thank *Resolute Forest Products* for their partnership in the project and accommodation during field work.

1.7 References

- Ali, A. A., Carcaillet, C., & Bergeron, Y. 2009. Long term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*, 15(5): 1230-1241.
- Amiro, B., Cantin, A., Flannigan, M., & De Groot, W. 2009. Future emissions from Canadian boreal forest fires. *Canadian Journal of Forest Research* 39(2): 383-395.
- Angelstam, P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9(4): 593-602.
- & Kuuluvainen, T. 2004. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures – a European perspective. *Ecological Bulletins* 51: 117-136.
- Armstrong, G.W. 1999. A stochastic characterisation of the natural disturbance regime of the boreal mixedwood forest with implications for sustainable forest management. *Canadian Journal of Forest Research* 29(4): 424-433.
- Axelsson, A.L., Östlund, L., & Hellberg, E. 2002. Changes in mixed deciduous forests of boreal Sweden 1866–1999 based on interpretation of historical records. *Landscape Ecology* 17(5): 403-418.
- Belleau, A., Bergeron, Y., Leduc, A., Gauthier, S., & Fall, A. 2007. Using spatially explicit simulations to explore size distribution and spacing of regenerating areas produced by wildfires: recommendations for designing harvest agglomerations for the Canadian Boreal forest. *Forestry Chronicle* 83(1): 72-83.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Folke, C., Ihse, M., Moberg, F., & Nyström, M. 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio* 32(6): 389-396.
- Bergeron 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the "Little Ice Age." *The Holocene* 3(3): 255-259.
- 2000. Species and stand dynamic in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81(6): 1500-1516.
- , Cyr, D., Drever, C.R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, È., Leduc, A., Goff, H.L., Lesieur, D., & Logan, K. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 2737-2744.

- Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A., & Lefort, P. 2004. Past, current and future fire frequency in the Canadian boreal forest: Implications for sustainable forest management. *Ambio* 33(6): 356-360.
- Leduc, A., Harvey, B.D., & Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: A guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36(1): 81-95.
- Bessie, W.C., & Johnson, E.A. 1995. The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology* 76(3): 747-762.
- Blanchet, P. 2003. *Feux de forêt, l'histoire d'une guerre*. Montréal: Éditions trait d'union and Patrick Blanchet.
- Bouchard, M., Pothier, D., & Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 1621-1633.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., & Blais, L. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology*, 24(2): 171-184.
- Brassard, F., Bouchard, A. R., Boisjoly, D., Poisson, F., Bazoge, A., Bouchard, M.-A., Lavoie, G., Tardif, B., Bergeron, M., Perron, J., Balej, R., & Blais, D. 2009. *Portrait du réseau d'aires protégées au Québec - 2002-2009*. Ministère du développement et des Parcs du Québec (Ed.). 39 p. Québec.
- Bridge, S.R.J., Miyanishi, K., & Johnson, E.A. 2005. A critical evaluation of fire suppression effects in the boreal forest of Ontario. *Forest Science*, 51(1): 41-50.
- Burton, P.J., Kneeshaw, D.D., & Coates, K.D. 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *Forestry Chronicle* 75(4): 623-631.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J.H., Fréchette, B., Gauthier, S., & Prairie, Y.T. 2001. Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology* 89: 930-946.
- , Bergman, I., Delorme, S., Hornberg, G., & Zackrisson, O. 2007. Long-term fire frequency not linked to prehistoric occupations in northern Swedish boreal forest. *Ecology* 88(2): 465-477.
- & Richard, P.J.H. 2000. Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics* 16: 549-559.
- Chen, H.Y.H., & Popadiouk, R.V. 2002. Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews* 10: 137-166.

- Christensen, N.L., Bartuska, A.M., Brown, J.H., Carpenter, S., D'Antonio, C., Francis, R., Franklin, J.F., MacMahon, J.A., Noss, R.F., & Parsons, D.J. 1996. The report of the Ecological Society of America committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications* 6(3): 665-691.
- Coulombe, G. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise.
- Courtois, R., Ouellet, J.-P., Dussault, C., & Gingras, A. 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec. *Forestry Chronicle* 80(5): 598-607.
- Cox, D.R. 1972. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 34(2): 187-220.
- Cumming, S. 2001. A parametric model of the fire-size distribution. *Canadian Journal of Forest Research* 31(8): 1297-1303.
- Cyr, D. 2011. Cycle des feux, vieilles forêts et aménagement en forêt boréale de l'est du Canada. Ph.D. thesis, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC.
- Gauthier, S., & Bergeron, Y. 2007. Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape Ecology* 22(9): 1325-1339.
- Gauthier, S., Bergeron, Y., & Carcaillet, C. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10): 519-524.
- Didion, M., Fortin, M.J., & Fall, A. 2007. Forest age structure as indicator of boreal forest sustainability under alternative management and fire regimes: a landscape level sensitivity analysis. *Ecological Modelling* 200(1-2): 45-58.
- Dix, R.L., & Swan, J.M.A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 49: 657-676.
- Doucet, R., Jutras, S., Lessard, G., Pineau, M.P., Guy, Ruel, J.-C., & Thiffault, N. 2009. Sylviculture appliquée. In É. MultiMonde (Ed.), *Manuel de foresterie*: 1147-1186.
- Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y., Gauthier, S., & Savard, J.-P.L. 2003. Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management. *Forestry Chronicle* 79(3): 531-540.
- Drobyshev, I., Goebel, P.C., Hix, D.M., Corace, R.G., & Semko-Duncan, M.E. 2008. Pre- and post-European settlement fire history of red pine-dominated forest ecosystems of Seney National Wildlife Refuge, Upper Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 38(9): 2497-2514.

- Ekblom, B., Schroeder, L.M., & Larsson, S. 2006. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. *Forest Ecology & Management* 221(1-3): 2-12.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2008. Plan de rétablissement du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) au Québec — 2005-2012. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Faune Québec, & Direction de l'expertise sur la faune et des habitats (Eds.): 78 pp. Québec.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics* 34: 487-515.
- Flannigan, M., Stocks, B., Turetsky, M., & Wotton, M. 2009. Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest. *Global Change Biology* 15(3): 549-560.
- Franklin, J.F. 1993. Preserving biodiversity: Species, ecosystems or landscapes? *Ecological Applications* 3(2): 202-205.
- , Spies, T.A., Pelt, R.V., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., & Chen, J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology & Management*, 155(1-3): 399-423.
- Gauthier, S., Bergeron, Y., & Simon, J.-P. 1993. Cone serotiny in jack pine: ontogenetic, positional, and environmental effects. *Canadian Journal of Forest Research* 23(3): 394-401.
- , De Grandpré, L., & Bergeron, Y. 2000. Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11: 781-790.
- , Vaillancourt, M.-A., Kneeshaw, D.D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y., & Paré, D. 2009a. Forest ecosystem management: Origins and foundations. In S. Gauthier, M.A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D.D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, & Y. Bergeron (Eds.), *Ecosystem management in the boreal forest*. pp. 13-38: Les Presses de l'Université du Québec.
- , Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. 2009b. *Ecosystem management in the boreal forest*. Québec: Presses de l'Université du Québec.
- Gillett, N., Weaver, A., Zwiers, F., & Flannigan, M. 2004. Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires. *Geophysical Research Letters*, 31(18): L18211.
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. 2008. Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography* 35: 529-537.

- Girardin & Wotton, B.M. 2009. Summer moisture and wildfire risks across Canada. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48(3): 517-533.
- Tardif, J., Flannigan, M.D., Wotton, B.M., & Bergeron, Y. 2004. Trends and periodicities in the Canadian Drought Code and their relationships with atmospheric circulation for the southern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(1): 103-119.
- , Bergeron, Y., Tardif, J.C., Gauthier, S., Flannigan, M.D., & Mudelsee, M. 2006. A 229-year dendroclimatic-inferred record of forest fire activity for the Boreal Shield of Canada. *International Journal of Wildland Fire* 15(3): 375-388.
- , Ali, A.A., & Hély, C. 2010. Wildfires in boreal ecosystems: Past, present and some emerging trends. *International Journal of Wildland Fire* 19(8): 991-995.
- Grenier, D.J., Bergeron, Y., Kneeshaw, D., & Gauthier, S. 2005. Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Timiskaming, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(3): 656-666.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. Research report evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2): 205-221.
- Grumbine, R.E. 1994. What is ecosystem management? *Conservation Biology*, 8(1): 27-38.
- Haila, Y., Comer, P.J., Hunter, M., Samways, M.J., Hambler, C., Speight, M.R., Hendricks, P., Herrero, S., Dobson, F.S., & Smith, A.T. 1997. A natural "benchmark" for ecosystem function. *Conservation Biology* 11(2): 300-307.
- Harmon, M.E. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S., & Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: A landscape scale investigation. *Silva Fennica* 36(1): 249-263.
- , Boudreault, C., De Grandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., & Bergeron, Y. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews*, 11(1 SUPPL.): S79–S98.
- Harris, L.D. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*: University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Harvey, B., & Brais, S. 2007. Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*Populus tremuloides*) dominated boreal mixedwoods: implications for deadwood dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 1525-1533.

- Leduc, A., Gauthier, S., & Bergeron, Y. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology & Management*, 155(1-3): 369-385.
- Heinselman, M.L. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, 3(3): 329-382.
- Helm, J. (Ed.). 1981. *Handbook of North American Indians*. Vol. 6, Subarctic. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Hosmer, D. W., Lemeshow, S., & May, S. 2008. *Applied survival analysis : regression modeling of time-to-event data*. Wiley-Interscience, Hoboken, NJ.
- Hunter, M. L. 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 698 pp.
- Imbeau, L., Savard, J.-P.L., & Gagnon, R. 1999. Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology*, 77(12): 1850-1860.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- & Gutsell, S.L. 1994. Fire frequency models, Methods and interpretation. *Advances in Ecological Research* 25: 239-287.
- & Van Wagner, C.E. 1984. The theory and use of two fire history models. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 214-220.
- , Miyanishi, K., & Weir, J.M.H. 1998. Wildfires in the western Canadian boreal forest: Landscape patterns and ecosystem management. *Journal of Vegetation Science*, 9(4): 603-610.
- Kafka, V., Gauthier, S., & Bergeron, Y. 2001. Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large wildfire in western Quebec. *International Journal of Wildland Fire* 10: 119-127.
- Kneeshaw, D.D. & Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the boreal southeastern boreal forest. *Ecology* 79(3): 783-794.
- , Harvey, B.D., Reyes, G.P., Caron, M.N., & Barlow, S. 2011. Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? *Forest Ecology & Management* 262(3): 482-490.
- Komonen, A., Penttilä, R., Lindgren, M., & Hanski, I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90(1): 119-126.

- Kuuluvainen, T. 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in Northern Europe: the complexity challenge. *AMBIO*, 38(6): 309-315.
- & Laiho, R. 2004. Long-term forest utilization can decrease forest floor microhabitat diversity: Evidence from boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2): 303-309.
- Mäki, J., Karjalainen, L., & Lehtonen, H. 2002. Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36: 169: 184.
- Lahde, E., Laiho, O., & Norokorpi, Y. 1999. Diversity-oriented silviculture in the Boreal Zone of Europe. *Forest Ecology & Management*, 118: 223-243.
- Laliberté, M. 1987. Sur la piste des toukouamis. *Saguenayensia*, 29(4): 2-10.
- Landres, P.B., Morgan, P., & Swanson, F.J. 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications*, 9(4): 1179-1188.
- Larsen, C.P.S. 1996. Fire and climate dynamics in the boreal forest of northern Alberta, Canada, from AD 1850 to 1989. *The Holocene*, 6(4): 449-456.
- Le Goff, H., Flannigan, M.D., Bergeron, Y., & Girardin, M.P. 2007. Historical fire regime shifts related to climate teleconnections in the Waswanipi area, central Quebec, Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 16: 607-618.
- Lecomte, N., & Bergeron, Y. 2005. Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 1984-1995.
- Lefort, P., Gauthier, S., & Bergeron, Y. 2003. The influence of fire weather and land use on the fire activity of the lake Abitibi area, eastern Canada. *Forest Science*, 49(4): 509-521.
- Li, C. 2002. Estimation of fire frequency and fire cycle: A computational perspective. *Ecological Modelling*, 154(1-2): 103-120.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Mac Nally, R., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J., & Zavaleta, E. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11(1): 78-91.
- Mansuy, N., Gauthier, S., Robitaille, A., & Bergeron, Y. 2010. The effects of surficial deposit-drainage combinations on spatial variations of fire cycles in the boreal forest of eastern Canada. *International Journal of Wildland Fire* 19(8): 1083-1098.

- McCarthy, J.W., & Weetman, G. 2006. Age and size structure of gap-dynamic, old-growth boreal forest stands in Newfoundland. *Silva Fennica* 40(2): 209-230.
- MRNQ (Ministère des Ressources Naturelles du Québec). 2000. La limite nordique des forêts attribuables, rapport final du comité. Québec.
- Molnar, A.C., & McMinn, R.G. 1953. The origin of basal scars in the British Columbia interior white pine type. *Forestry Chronicle* 36: 50-60.
- Moreau, J.-F., & Langevin, É. 1991. Les premières occupations de la Grande-Décharge du Pékouagami. *Saguenayensia* 33(4): 7-14.
- Natural resources Canada 2011. [Internet site]. The Atlas of Canada. Available at:
<http://atlas.nrcan.gc.ca/auth/english/index.html>. [Cited 19 Oct 2011]
- Niemelä, J. 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology & Management* 115(2-3): 127-134.
- Niklasson, M. & Drakenberg, B. 2001. A 600-year tree-ring fire history from Norra Kvills National Park, southern Sweden: Implications for conservation strategies in the hemiboreal zone. *Biological Conservation* 101(1): 63-71.
- & Granström, A. 2000. Numbers and sizes of fires: Long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. *Ecology* 81(6): 1484-1499.
- , Zin, E., Zielonka, T., Feijen, M., Korczyk, A.F., Churski, M., Samojlik, T., JeDrzejewska, B., Gutowski, J.M., & Brzeziecki, B. 2010. A 350-year tree-ring fire record from Białowieza Primeval Forest, Poland: Implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology* 98(6): 1319-1329.
- Ostlund, L., Zackrisson, O., & Axelsson, A.L. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* 27(8): 1198-1206.
- Payette, S., & Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems* 6: 540-550.
- Perron, N., Belanger, L., & Vaillancourt, M.-A. 2009. Spatial structure of forest stands and remnants under fire and timber harvesting regimes. In S. Gauthier, M. A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, & Y. Bergeron (Eds.), *Ecosystem management in the boreal forest*: 103-128: Les Presses de l'Université du Québec.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S., & Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34(2): 353-364.

- Québec. 2011. Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier.
- Reed, W.J. 2006. A note on fire frequency concepts and definitions. *Canadian Journal of Forest Research* 36(7): 1884-1888.
- Robitaille, A., & Saucier, J.-P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Québec: Gouvernement du Québec.
- Rowe, J.S., & Scotter, G.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research* 3(3): 444-464.
- Ruel, J.C., Pin, D., & Cooper, K. 2001. Windthrow in riparian buffer strips: effect of wind exposure, thinning and strip width. *Forest Ecology & Management* 143(1-3): 105-113.
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.-F., Grondin, P., & Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Québec: Ministère des ressources naturelles du Québec.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Senici, D., Chen, H.Y.H., Bergeron, Y., & Cyr, D. 2010. Spatiotemporal variations of fire frequency in central boreal forest. *Ecosystems* 13(8): 1227-1238.
- Seymour, R., & Hunter, M.L. 1999. Principles of ecological forestry, Maintaining biodiversity in forest ecosystems. pp. 22–61. Cambridge University Press, Cambridge, UK..
- Shorohova, E. 2011. Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management. *Under Press*. *Silva Fennica* (current issue).
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11-41.
- St-Denis, A., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. 2010. The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands. *Forest Ecology & Management* 259(3): 469-476.
- St-Laurent, M.-H., Dussault, C., Ferron, J., & Gagnon, R. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142: 2240-2249.
- Therneau, T. 2011. Survival analysis, including penalised likelihood. In CRAN (Ed.). Documentation for package 'survival' version 2.36-9.

- Timonen, J., Gustafsson, L., Kotiaho, J.S., & Mönkkönen, M. 2011. Hotspots in cold climate: Conservation value of woodland key habitats in boreal forests. *Biological Conservation* 144(8): 2061-2067.
- Van Wagner, C.E. 1978. Age-class distribution and the forest fire cycle. *Canadian Journal of Forest Research* 8: 220-227.
- Vanha-Majamaa, I., Lilja, S., Ryömä, R., Kotiaho, J.S., Laaka-Lindberg, S., Lindberg, H., Puttonen, P., Tamminen, P., Toivanen, T., & Kuuluvainen, T. 2007. Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: The EVO experiment. *Forest Ecology & Management* 250(1-2): 77-88.
- Wallenius, T.H., Pitkänen, A., Kuuluvainen, T., Pennanen, J., & Karttunen, H. 2005. Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape. *Canadian Journal of Forest Research* 35(7): 1540-1552.
- Wu, J., & Loucks, O.L. 1995. From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70: 439-466.
- Yamaguchi, D.K. 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research* 21(3): 414-416.

CHAPITRE II

CLIMAT, ENVIRONNEMENT ET RÉGIME DES FEUX: UNE ÉTROITE INTERACTION POUR EXPLIQUER LA SUCCESSION FORESTIÈRE DANS LA PESSIÈRE À MOUSSES DU QUÉBEC BORÉAL CENTRAL

Annie Claude Bélisle¹, Sylvie Gauthier², Yves Bergeron^{1,3}

1. Centre d'étude de la forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada
2. Centre de foresterie des Laurentides, Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada, Sainte-Foy, Québec, Canada
3. Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada

Contributions:

Les objectifs spécifiques de ce chapitre ont été énoncés par Annie Claude Bélisle et Sylvie Gauthier. Le design d'échantillonnage a été élaboré par Annie Claude Bélisle, Sylvie Gauthier et Yves Bergeron, avec la contribution de Alain Leduc et Dominic Cyr. La campagne d'échantillonnage a été coordonnée par Annie Claude Bélisle. Les analyses statistiques ont été réalisées par Annie Claude Bélisle, sous la supervision de Sylvie Gauthier et de Yves Bergeron et avec les conseils de Dominic Cyr, Alain Leduc, Marc Mazerolle et Stéphane Daigle. Le texte a été rédigé par Annie Claude Bélisle et commenté et corrigé par Sylvie Gauthier et Yves Bergeron. Les autres membres du comité d'évaluation, Alain Leduc et Louis de Grandpré ont grandement contribué à l'amélioration du chapitre par leurs commentaires.

2.1 Résumé

Les facteurs climatiques et environnementaux qui déterminent la composition de la canopée de la forêt boréale coniférienne de l'Est de l'Amérique du Nord sont bien documentés, mais leur interaction avec un régime des feux dont les paramètres varient de l'échelle locale à l'échelle globale est peu connue. Nous nous sommes intéressés à la région de la pessière à mousses où il y a transition entre les sous-domaines bioclimatiques de l'ouest et de l'est qui sont définis par des fréquences de feux et des assemblages d'espèces différents. L'objectif était de distinguer l'importance relative de l'environnement, de la succession et du régime des feux pour expliquer la composition et la structure du couvert forestier. L'historique des feux des 300 dernières années a été reconstitué par une mise en commun de la base de données gouvernementale sur les feux récents, de photographies aériennes anciennes et d'une estimation dendrochronologique du temps écoulé depuis le dernier feu. L'hétérogénéité spatiale du risque de feu a ensuite été étudiée avec des analyses de survie. La composition du couvert forestier a été décrite d'après l'abondance relative des espèces dans la canopée puis superposée à la carte des feux afin de reconstituer une chronoséquence. L'épinette noire est dominante sur l'ensemble du territoire, seule ou accompagnée du pin gris dans les jeunes forêts (70-100 ans), en peuplement monospécifique dans les forêts matures (100-150 ans) et seule ou accompagnée du sapin baumier dans les vieilles forêts (150 ans et plus). La présence du pin gris est associée aux basses altitudes, aux sols de texture grossière et à un cycle de feu court (114 ans, sur 35% du paysage). En fin de succession, le sapin baumier est associé aux hautes altitudes, aux couches de matières organiques inférieures à 14,5 cm et aux pentes supérieures à 16,7 % et dans une moindre mesure à un cycle de feu long (299 ans, sur 65% du paysage). Nos résultats indiquent que la configuration spatiale particulière des dépôts secs et bien drainés dans le paysage permet à des fréquences de feux typiques de la pessière à mousses de l'ouest et de l'est de se côtoyer et aux assemblages d'espèces propres aux deux régions de se maintenir dans le paysage.

MOTS CLÉS: FORÊT BORÉALE, PESSIÈRE, CHRONOSÉQUENCE, RÉGIME DES FEUX, ANALYSES DE SURVIE, PAYSAGE, SUCCESSION

2.2 Introduction

La composition du couvert forestier est déterminée par une interaction étroite entre les milieux biotique et physique, le climat et les régimes de perturbation (Major, 1951 ; Pickett et White, 1985). Dans la forêt boréale de l'Amérique du Nord, en plus d'influencer directement la distribution des espèces, le climat et l'environnement physique agissent sur la dynamique de la végétation en contrôlant les paramètres d'un régime des feux de cimes sévères et récurrents (Heinselman, 1973 ; Johnson, 1992 ; Rowe et Scotter, 1973 ; Stocks *et al.*, 2003 ; Van Wagner, Wein et Maclean, 1983). Il en résulte un paysage en mosaïque dont la composition reflète la diversité des composantes du milieu physique et des historiques de perturbations des peuplements (Bergeron et Bouchard, 1983 ; Bonan et Shugart, 1989 ; Dix et Swan, 1971 ; Romme et Knight, 1982).

Le régime des feux module la composition du couvert forestier en agissant sur plusieurs plans. D'abord, le passage du feu initie un processus de succession secondaire (Pickett, Collins et Armesto, 1987). Ce processus est schématisé en trois à six étapes qui s'échelonnent sur 200 à 500 ans, selon le type forestier et le détail recherché (Angelstam et Kuuluvainen, 2004 ; Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; Frelich et Reich, 1995). En forêt boréale coniférienne, la vaste représentation de l'épinette noire (*Picea mariana* Miller) à tous les stades de la succession limite les changements de composition liés au temps depuis le dernier feu (Gagnon et Morin, 2001). Une diversité s'observe toutefois au niveau des espèces compagnes de l'épinette noire, principalement le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et les feuillus intolérants (*Betula papyrifera* Marsh., *Populus tremuloides* Michx.) en début de succession et le sapin baumier (*Abies balsamea* L. Mill.) en fin de succession. Il y a également un changement majeur dans la structure et dans le fonctionnement des peuplements en l'absence prolongée de feu (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Gagnon et Morin, 2001 ; Harper *et al.*, 2002 ; Lecomte et Bergeron, 2005).

Le régime des feux peut également agir sur la végétation en déterminant, en interaction avec le climat et l'environnement, la série évolutive qui sera empruntée après une perturbation majeure. C'est par exemple l'action combinée des changements climatiques qui ont eu lieu au cours de l'holocène et d'une augmentation de la fréquence des feux qui est

responsable de l'ouverture de la forêt fermée, processus dont est issue l'actuelle toundra forestière. Plus au sud, la démarcation franche entre la forêt mixte et la forêt coniférienne, presque linéaire, ne peut s'expliquer exclusivement par le gradient climatique latitudinal, beaucoup plus graduel (Gauthier, De Grandpré et Bergeron, 2000 ; Saucier *et al.*, 1998). Il s'agit là aussi de deux régimes de feux distincts qui déterminent la localisation de l'écotone entre les deux domaines de végétation (Bergeron *et al.*, 2004).

La fréquence des feux, ou le risque de feu, est principalement associée à des facteurs climatiques dont le spectre d'action s'observe à des échelles régionales, voire globales (facteur dits *top-down*) (Amiro *et al.*, 2004 ; Carcaillet *et al.*, 2001 ; Falk *et al.*, 2011 ; Flannigan *et al.*, 2005 ; Girardin *et al.*, 2009 ; Johnson, 1992 ; Van Wagner, 1987). Ainsi, lorsque les conditions de sécheresse sont extrêmes, le climat est le principal déterminant de la fréquence des feux. Par contre, lorsque le risque associé au climat est modéré, des facteurs qui agissent davantage à l'échelle locale (facteurs *bottom-up*) créent une diversité des paramètres régissant les régimes de feu, à l'intérieur des gradients climatiques (Heyerdahl, Brubaker et Agee, 2001 ; Lertzman, Fall et Dorner, 1998 ; Turner *et al.*, 1998). Des études ont par exemple montré une relation entre la fréquence des feux et le potentiel de sécheresse du sol (Despons et Payette, 1993 ; Drever *et al.*, 2008 ; Mansuy *et al.*, 2010), la topographie (Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007b ; Kasischke, Williams et Barry, 2002) et la configuration spatiale du paysage (Bergeron *et al.*, 2004 ; Larsen, 1997 ; Lesieur, Gauthier et Bergeron, 2002 ; Parisien *et al.* ; Senici *et al.*, 2010 ; Turner et Romme, 1994). Ces variations intra-régionales permettent le côtoiement d'une diversité de dynamiques forestières.

La forêt coniférienne de l'Est de l'Amérique du Nord est divisée en deux sous-domaines bio-climatiques d'après une classification hiérarchique du territoire. La pessière à mousses de l'ouest est caractérisée par une dominance de l'épinette noire et du pin gris. En pessière à mousses de l'est, le sapin baumier est davantage représenté et le pin gris est plus rare (Saucier *et al.*, 1998). La transition entre les deux types forestiers s'explique principalement par le gradient d'humidité, qui est croissant d'ouest en est, et par la fréquence des feux décroissante qui y est associée (Bergeron *et al.*, 2006 ; Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Lefort *et al.*, 2004). Cependant, le climat à lui seul n'est pas en mesure d'expliquer l'entière diversité de l'hétérogénéité spatiale de la fréquence des feux. Le type de sol et

son potentiel d'assèchement, mesurés à l'échelle régionale, se sont également avérés des facteurs déterminants de la fréquence des feux (Mansuy *et al.*, 2010). La manière dont s'exprime cette hétérogénéité à une échelle locale et la dynamique de la végétation qui est associée à ce système complexe demeurent toutefois peu documentées.

Notre étude visait à décrire le régime des feux et les assemblages de végétation d'un territoire situé à la frontière entre la pessière à mousses de l'est et de l'ouest. Une approche factorielle a été privilégiée afin de distinguer les effets de la succession, de l'environnement et du régime des feux sur la composition du couvert forestier. Spécifiquement, les objectifs étaient de 1) établir un portrait de l'hétérogénéité spatiale du risque de feu à l'échelle locale, 2) définir les séries évolutives qui ont mené aux types de végétation observés aujourd'hui sur le territoire et 3) départager les effets de l'environnement local et du régime des feux sur la manière dont s'exprime la succession forestière.

Nous avons posé l'hypothèse que, tel que suggéré par Mansuy *et al* (2010), la fréquence des feux à la frontière entre la pessière à mousses de l'ouest et de l'est est régulée par des facteurs qui agissent à l'échelle locale (de type *bottom-up*). Nous avons aussi entrepris de vérifier que dans les zones du territoire où la fréquence des feux est moins élevée, la succession forestière suit une tendance similaire à celle observée sur la Côte-Nord par Bouchard, Pothier et Gauthier, (2008) : la forêt régénère en épinettes noires puis laisse place au sapin baumier qui devient graduellement dominant dans les vieilles forêts. Nous nous attendions aussi à ce que la distribution du pin gris soit limitée aux zones où la fréquence des feux est historiquement plus élevée.

2.3 Description du territoire étudié

L'aire d'étude de 540 300 ha (figure 2.1) se situe en forêt boréale continue, à la frontière entre la pessière à mousses de l'ouest et de l'est (71°15' à 72°45' W et de 49°36' à 50°59' N). En plein cœur du Bouclier canadien, le relief y est peu accidenté, formé principalement de collines arrondies. L'altitude y varie entre 120m et 870m, marquant un contraste entre les sommets arrondis typiques du Bouclier Canadien et les vallées des rivières

profondément encastrées (Saucier et al. 1998,(Ressource Naturelles Canada, 2001). Les dépôts de surface sont majoritairement de type tills glaciaires. On retrouve aussi des affleurements rocheux et des dépôts d'origine fluvio-glaciaire concentrés en bordure de rivières ainsi que des dépôts organiques (Direction des inventaires forestiers, 2003 ; Robitaille et Saucier, 1998). Situé au nord du Lac St-Jean, le territoire étudié est traversé par les rivières Mistassibi et Mistassibi Nord-Est et leurs affluents selon un axe nord-sud. La température moyenne y varie entre un minimum de 6°C à 19°C et un maximum de 21°C à 25°C en juillet et entre un minimum de -29°C à -25°C et un maximum de -14°C à -10°C en janvier. Les précipitations annuelles moyennes varient entre 900 mm et 1200 mm d'eau, dont 30% à 35% tombe sous forme de neige (Ressource Naturelles Canada, 2011).

Tel qu'observé dans l'ensemble de la forêt boréale de l'est du Canada, le territoire est soumis à un régime des feux de cimes sévères (Johnson, 1992). L'étude de l'historique des feux des 300 dernières années a permis d'estimer un cycle de feu d'une longueur de 247 ans ainsi qu'une taille moyenne des feux de 10 000 ha. La majorité de l'aire brûlée est attribuable à quelques décades de grands feux: 1820, 1860, 1920 et 2000 (Bélisle *et al.*, 2011). Au cours du dernier siècle, la région a également été soumise à un retour périodique d'épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), qui ont débuté vers 1909, 1944 et 1974 (Morin et Laprise, 1990).

Située en terres publiques, l'aire d'étude a été soumise à la récolte ligneuse qui a débuté vers le milieu du siècle dernier et s'est intensifiée dans les années 1970 avec la mécanisation des techniques de coupe (Boucher *et al.*, 2009). Antérieurement à 1950, le territoire est demeuré quasi exempt d'activités humaines, avec une densité de population autochtone estimée à 0,005 individu /km² (Helm, 1981). Les villages les plus près sont situés à environ 70 km au sud et ont été établis entre 1870 et 1930.

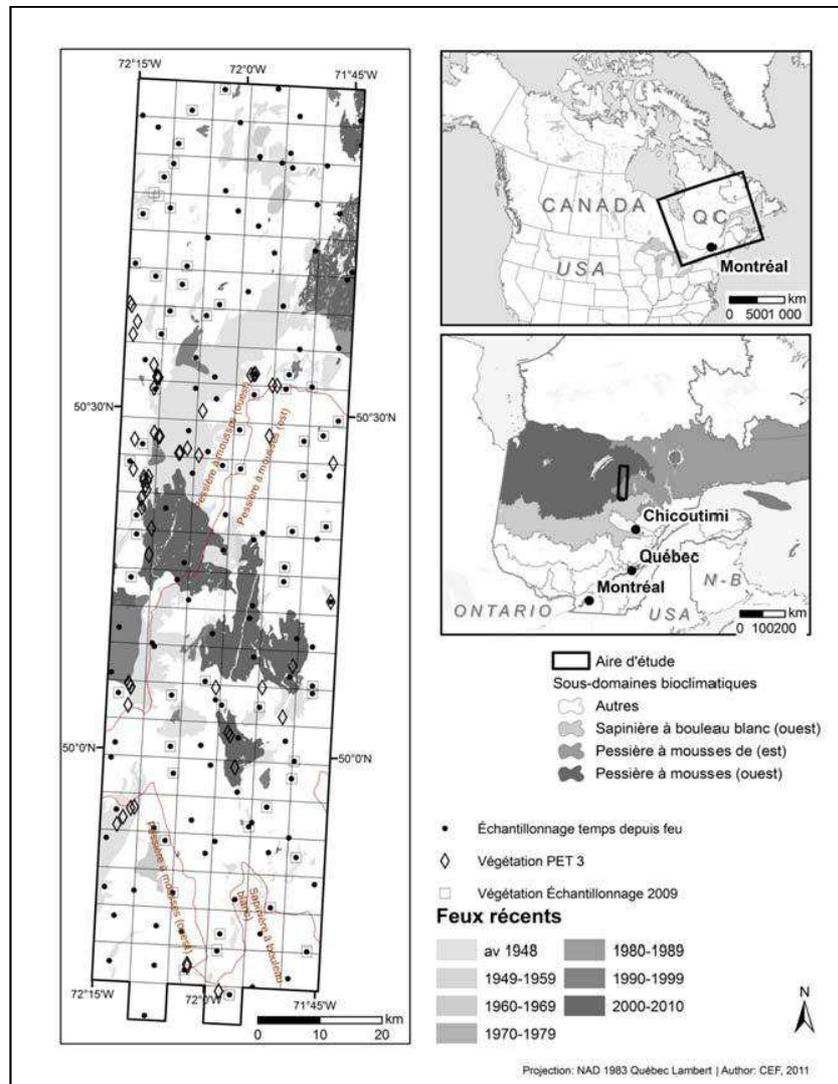


Figure 2.1 Localisation de l'aire d'étude (et des sous-domaines bioclimatiques), feux récents (~1900-2010) et design d'échantillonnage du temps depuis feu et de la végétation. Les contours des feux antérieurs à 1948 proviennent de l'interprétation de photos aériennes de 1948, ceux des feux récents proviennent des inventaires de la Direction de la protection de l'environnement forestier du MRNF. Les données de végétation et de temps depuis feu proviennent d'un échantillonnage mené en 2009 et des placettes-échantillons temporaires du Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec.

2.4 Méthodologie

La section méthodologie du chapitre est sous-divisée en trois thèmes : les considérations méthodologiques, la collecte des données et les analyses. Pour chacun des thèmes, nous retrouverons les mêmes sous-sections associées aux étapes de la stratégie méthodologique adoptée : (1) d'abord, nous avons étudié l'historique des feux du territoire afin de déterminer les facteurs de *d'hétérogénéité spatiale du risque de feu* et de calculer un indice de risque à l'échelle locale; (2) nous avons ensuite reconstitué les *séries évolutives* qui ont eu cours sur le territoire, définies en fonction des facteurs environnementaux, incluant l'indice de risque de feu calculé précédemment; (3) finalement, nous avons mis en relation les informations générées sur le risque de feu et sur la succession forestière par une *intégration cartographique*.

2.4.1 Considérations méthodologiques

2.4.1.1 Hétérogénéité spatiale du risque de feu

L'étude de l'historique des feux d'un paysage requière un échantillonnage systématique du temps depuis feu sur l'ensemble du territoire d'intérêt (Johnson et Gutsell, 1994). Dans le cas de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du nord, la méthodologie qui a été développée a été utilisée et peaufinée à plusieurs reprises par le passé pour répondre le mieux possible aux prérogatives des différents contextes environnementaux et scientifiques (Bergeron *et al.*, 2006 ; Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Senici *et al.*, 2010). Elle consiste en premier lieu en une reconstitution d'une carte des feux récents (depuis environ 1950) à partir des inventaires disponibles. Cette carte est ensuite bonifiée par la photointerprétation de clichés aériens qui datent, en général, de la première moitié du XX^e siècle. Une visite terrain des sites où aucun feu n'a été répertorié dans les registres, permet de préciser l'information sur l'année du dernier feu. Celle-ci peut être déterminée par la datation des charbons accumulés dans le sol (Bradshaw et Zackrisson, 1990 ; Cyr *et al.*, 2005 ; Ohlson et Tryterud, 2000), par l'analyse de cicatrices de feux laissées sur les arbres survivants (*eg.* (Drobyshev *et al.*, 2008 ; Niklasson et Drakenberg, 2001 ; Niklasson *et al.*, 2010), ou par

l'analyse de la structure d'âge de la cohorte post-feu, si celle-ci est encore présente (eg. Lesieur et al. 2002; Lefort et al. 2003; Bergeron *et al.*, 2004 ; Le Goff *et al.*, 2007 ; Lefort, Gauthier et Bergeron, 2003 ; Lesieur, Gauthier et Bergeron, 2002). Étant donné que notre région d'étude est soumise à un régime des feux sévères qui laisse peu de survivants (Bélisle *et al.*, 2011 ; Johnson, 1992) et considérant que la datation des charbons revêt (Hosmer, Lemeshow et May, 2008) un caractère onéreux compte tenu du nombre de sites à dater pour générer des données spatialement explicites, nous avons privilégié la méthode basée sur la reconnaissance et la datation de la cohorte issue du passage du dernier feu.

Dans les cas où le temps écoulé depuis le dernier feu dépasse la durée de vie des arbres, seul un temps minimum est disponible. Les analyses de survie permettent alors de composer avec de telles données et d'y intégrer des variables environnementales explicatives du risque de feu (Hosmer, Lemeshow et May, 2008).

2.4.1.2 Séries évolutives

L'étude des patrons temporels des changements dans la végétation, ou séries évolutives, constitue un défi méthodologique du fait qu'elle implique l'inférence d'événements passés pour expliquer des situations et processus observés aujourd'hui (Pickett, 1989 ; Pickett, Collins et Armesto, 1987). La manière la plus directe d'étudier la succession est le recours à des placettes permanentes qui fournissent de l'information à la fois sur les changements observés dans les systèmes étudiés et sur les processus et mécanismes impliqués dans ces changements (Bakker et al., 1996). L'information fournie par les placettes permanentes est toutefois limitée par le court laps de temps couvert (environ 40 ans au Québec) et les difficultés logistiques et financières qu'implique un suivi constant à long terme (Myster et Malahy, 2008).

La technique de la substitution du temps par l'espace (*time-for-space substitution*) permet de pallier à ces limites et d'étudier les changements de la végétation qui ont lieu sur une période de temps plus grande par la reconstitution d'une chronoséquence (Pickett et Likens, 1989 ; Stevens et Walker, 1970 ; Walker et al., 2010). Celle-ci se définit comme une séquence de systèmes qui se sont développés dans des environnements similaires sous l'influence d'un environnement climatique et abiotique constant ou peu influent pour lesquels

un laps de temps depuis l'initiation est déterminé (définition adaptée de Stevens et Walker, 1970).

Pour que les conclusions tirées d'une chronoséquence soient justes, la présupposition que les jeunes systèmes se développent dans un environnement similaire à celui dans lequel les plus vieux se sont développés doit être respectée (Johnson et Miyanishi, 2008 ; Walker et al., 2010). Cette condition étant rarement parfaitement remplie (Johnson et Miyanishi, 2008 ; Pickett et Likens, 1989), la chronoséquence ne doit pas avoir une vocation prédictive ou viser l'explication de mécanismes. Pour minimiser l'impact de facteurs aléatoires confondants, elle doit se limiter aux trajectoires successioneuses linéaires, éviter les séries perturbées (à moins d'en connaître l'historique) et éviter les séries lentes ou arrêtées (Walker et al., 2010).

Walker *et al.*, (2010) proposent de limiter l'utilisation de la chronoséquence à l'étude de patrons clairs de changements temporels entre les stades de la succession. Les sites étudiés devraient être datés d'après un historique rigoureusement documenté, être distribués aléatoirement à travers les stades de la succession et être échantillonnés selon une méthodologie standardisée. Lorsque c'est possible, les conclusions tirées devraient être validées par un suivi dans le temps par un recours à des placettes permanentes ou à des données d'archives (Gauthier et al., 2010).

Nous avons donc orienté notre méthodologie afin de fournir d'une part des données précises sur le temps depuis feu, considéré comme l'élément initiateur des écosystèmes boréaux étudiés (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Heinselman, 1981) et d'autre part, pour documenter et contrôler les facteurs environnementaux susceptibles d'influencer les changements temporels de la végétation.

2.4.1.3 Intégration spatiale

L'intégration de l'hétérogénéité spatiale du risque de feu et des variables environnementales pour expliquer et caractériser les différentes séries évolutives observées sur le territoire s'est faite de manière essentiellement cartographique et descriptive. Par une série de cartes, nous avons illustré la répartition des zones où le risque de feu est plus élevé et parallèlement, avons illustré la répartition spatiale des séries évolutives identifiées.

2.4.2 Collecte des données

2.4.2.1 Hétérogénéité spatiale du risque de feu

La carte des feux récents (1949-2010) a été reconstituée à partir des archives du Ministère des Ressources Naturelles du Québec (Direction de l'environnement et de la protection des forêts), qui répertorie les feux de plus de 2ha sur le territoire québécois depuis les années 1920. Après 1970, le tracé des feux provenant d'observations aériennes, est précis et fiable. Pour la période antérieure, les contours de feux sont issus d'un réseau de tours d'observations (Blanchet, 2003) et leur fiabilité est moins constante.

Pour répertorier les feux plus anciens (~1900-1948), nous avons consulté une série de photos aériennes (1:35 000) prises en 1948 et archivées à la Photothèque Nationale de l'Air du Canada. Les feux y ont été reconnus par leur forme elliptique et leur contour dentelé ainsi que par la présence de troncs brûlés (Lefort, Gauthier et Bergeron, 2003). Les contours de feux ont été tracés sur des cartes topographiques (1:250 000) puis reportés dans le logiciel d'information géographique ArcGIS 9.2.

Une visite terrain a par la suite permis de déterminer l'année de ces feux en plus de dater les peuplements où aucun feu n'a été répertorié. En pessière, les cohortes post-feu sont reconnues par une canopée composée d'espèces intolérantes ou semi-tolérantes à l'ombre (Harper et al., 2005 ; Lecomte et Bergeron, 2005) et par une structure d'âge équiennne, la majorité des arbres s'établissant dans les 20 à 30 années suivant le feu (Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993b ; Rossi, Morin et Tremblay, 2010). Nous avons ainsi visité 66 peuplements pour lesquels l'année du dernier feu était inconnue, à la recherche de signes distinctifs d'une cohorte post-feu. Pour chaque peuplement visité, la cohorte la plus ancienne a été repérée visuellement et les sections transversales de 10 à 15 arbres ont été récoltées. Une attention particulière a été portée aux arbres vétérans, morts ou sénescents. La sélection des arbres échantillonnés a été faite selon l'ordre de priorité suivant:

(1) Bien que rares, étant donné le régime des feux sévères, les arbres portant une cicatrice de feu étaient d'abord sélectionnés. Les cicatrices ont été reconnues par leur forme triangulaire qui émane du sol et par la présence d'écorce ou de bois carbonisé (Johnson et

Gutsell, 1994 ; Molnar et McMinn, 1953). 16 sites ont été datés avec un total de 20 arbres portant une cicatrice.

(2) Le pin gris était également priorisé car dans un contexte mésique, son recrutement se limite à la cohorte post-feu, la majorité des individus (85%) s'établissant moins de 20 ans après un feu sévère (Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993b).

(3) En l'absence de pin gris, les autres espèces à potentiel pionnier (Bergeron, 2000) étaient échantillonnées selon l'ordre de priorité suivant: 1- peuplier faux-tremble, 2- bouleau à papier, 3- épinette noire (*cf.* (Gauthier, Grandpré et Bergeron, 2000); (Lecomte et Bergeron, 2005).

(4) En l'absence d'espèces à potentiel pionnier, le sapin baumier et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) étaient échantillonnés.

Les sections transversales récoltées ont été séchées puis sablées jusqu'à un grain de 400. Les cernes de croissance ont été dénombrés sous la loupe binoculaire. La validité du compte a été validée par interdatation avec les cernes repères préalablement identifiés pour la région (Yamaguchi, 1991). Des chronologies régionales ont été construites à partir de la mesure de deux rayons d'au moins 15 arbres d'une même espèce. Pour ce faire, les cernes ont été mesurés avec le logiciel *Cybis Coorecorder 7.2* (*Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden, Suède*) (interprétation d'une image numérisée de l'échantillon) pour les conifères et avec le système *Velmet* (*Velmet Incorporated, Bloomfield, New York, É-U*) (sur table de mesure) pour les feuillus, pour lesquels la définition entre le bois d'hiver et le bois d'été est moins tranchée. Les chronologies ont été construites à l'aide du logiciel *Cran Cran R 2.10* (*R Development Core Team 2010, library dplr*) et validées avec le logiciel COFECHA (Grissino-Mayer, 2001). La datation des arbres morts et sénescents a ensuite été vérifiée par interdatation avec les chronologies maîtresses à l'aide du logiciel COFECHA (Grissino-Mayer, 2001).

Le temps écoulé depuis le dernier feu (tdf), précis si la cohorte post-feu était encore présente, minimum dans le cas contraire, a ensuite été déterminé en considérant la composition et la structure d'âge de la cohorte échantillonnée. En présence de pins gris ou de

cicatrices de feu, l'année du premier anneau de croissance ou de la cicatrice, une fois validée par une structure d'âge équiennne et concordante, était directement attribuée au peuplement (Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993a ; Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993b ; McBride, 1983). En l'absence d'un tel signe direct et sans équivoque d'une cohorte post-feu, nous avons fait appel à la structure d'âge de la cohorte échantillonnée. Si le peuplement était dominé par des espèces à potentiel pionnier (*i.e.* épinette noire, bouleau à papier et peuplier faux-tremble) et que leur structure d'âge était équiennne, soit à l'intérieur d'une trentaine d'années de variabilité (Bergeron, 2000 ; Rossi, Morin et Tremblay, 2010), l'année du premier anneau de croissance du plus vieil arbre était attribuée en tant qu'année du dernier feu. Inversement, dans le cas d'une cohorte inéquiennne, l'année du premier anneau de croissance du plus vieil arbre était attribuée comme année censurée du dernier feu. Le temps depuis feu a ensuite été calculé en soustrayant l'année du dernier feu à l'année d'échantillonnage (2009).

Des portions de la carte des feux n'étaient pas accessibles par la route (n=35). Pour dater le dernier feu pour ces sites, nous avons eu recours au 3^e inventaire du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) (voir le détail de la méthodologie dans la section 2.4.2.2) en nous basant sur la composition et la structure d'âge des arbres échantillonnés dans les virées d'intérêt.

Les données environnementales associées à chaque temps depuis feu proviennent d'informations cartographiques. En premier lieu, le MRNF a produit, dans le cadre du troisième inventaire écoforestier, une carte écoforestière où des informations issues de l'interprétation de photos aériennes (1:15 000) sont colligées à l'échelle du peuplement forestier (Direction des inventaires forestiers, 2003). Nous en avons extrait les informations sur l'origine du dépôt de surface, le régime hydrique et le sous-domaine bioclimatique. La variable dépôt-drainage a ensuite été créée en s'inspirant de la classification proposée par Mansuy *et al.*, (2010) et en s'assurant d'une distribution suffisante de l'effectif dans chaque classes. Le détail des classifications et des distributions se trouve dans le tableau 2.1 et à la figure 2.2.

En second lieu, les informations liées à la topographie proviennent pour leur part du modèle numérique d'élévation Canada 3D (Ressource Naturelles Canada, 2001). Cette base

de données se présente sous la forme d'une matrice où une donnée d'altitude est associée à chaque cellule de 1 ha. L'élévation et l'exposition (orientation de la pente) en ont été extraites avec le logiciel *ArcGIS 9.3 (Spatial analyst)*.

Tableau 2.1 Modèles de Cox candidats à la sélection de modèles sur la base de l'AIC_c, hypothèses testées par chaque modèle et effectifs des classes des variables catégoriques (n). Les modèles sont groupés selon s'ils testent une hypothèse d'une variabilité locale ou régionale du risque de feu.

Échelle	Modèle	Hypothèse	Classes	
Locale (<i>bottom-up</i>)	Dépôt-drainage Combinaison du type de dépôt de surface selon son potentiel d'assèchement	Le lien entre un dépôt-drainage sec et sur un risque de feu accru qui a été documenté pour la même région mais à l'échelle régionale (Mansuy <i>et al.</i> , 2010) s'opère aussi à l'échelle locale.	Sec-xérique	9
			Sec-mésique/hydrique	13
			Till xérique	14
			Till mésique/hydrique	85
	Altitude Classes d'altitude (définies en s'inspirant de la distribution observée de l'altitude)	Le risque de feu est moins élevé dans les zones alpines et subalpines (de Lafontaine et Payette, 2010).	Organique	16
			Vallée (<450 m)	22
			Subalpin (450m à 580 m)	88
Orientation de la pente Deux variables continues qui décrivent l'orientation latitudinale et longitudinale de la pente	Une exposition orientée vers le sud-ouest est associée à un risque de feu plus élevé, tel qu'observé sur la Côte-Nord (Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007a).	Alpin (>580 m)	27	
		Orientation ouest-est (-1 à1)	146	
Modèle global <i>bottom-up</i> Modèle impliquant l'ensemble des variables <i>bottom-up</i> mesurées (Dépôt-drainage, altitude, orientation de la pente)	Le risque de feu varie à l'échelle locale sous l'action combinée du dépôt-drainage, de l'altitude et de l'orientation de la pente.	Orientation sud-nord (-1à1)	146	
			146	
Régionale (<i>top-down</i>)	Sous-domaine bioclimatique Selon la classification hiérarchique de (Saucier <i>et al.</i> , 1998)	Le risque de feu varie à l'échelle du domaine bio-climatique et est plus élevé en pessière à mousses de l'ouest qu'en pessière à mousses de l'est (Saucier <i>et al.</i> , 1998).	Pessière à mousses de l'ouest	80
			Pessière à mousses de l'est	55
	Modèle nul Aucune variable explicative	Le risque de feu est homogène dans le territoire (Johnson, 1992) ou est indépendant des variables environnementales mesurées.		146

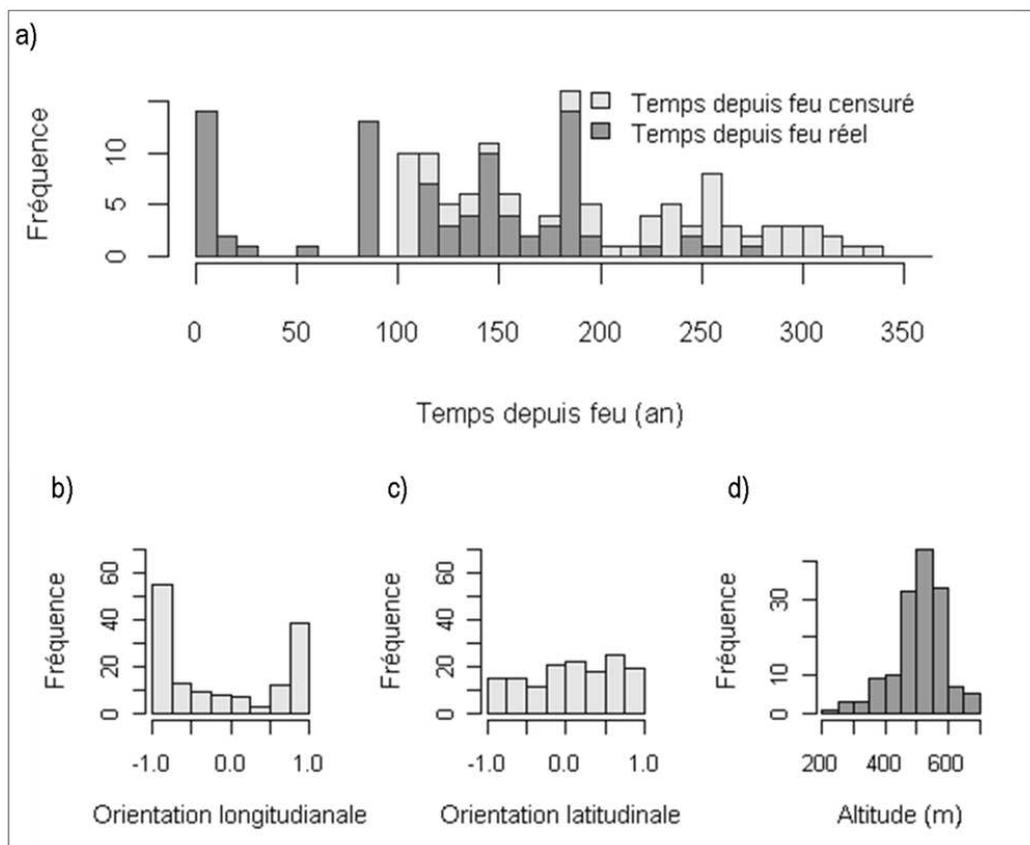


Figure 2.2 Distribution des variables continues incluses dans les analyses de survie. Les histogrammes présentent a) le temps depuis feu, réel lorsque l'âge des arbres permet de déterminer l'année du dernier feu (plus ou moins 10 ans), ou censuré lorsque le temps depuis feu excède la longévité de la cohorte post-feu, b) l'orientation longitudinale de la pente sur une échelle de -1 (ouest) à 1(est), c) l'orientation latitudinale de la pente sur une échelle de -1 (sud) à 1 (nord) et d) l'altitude (m).

2.4.2.2 Séries évolutives

Les données utilisées afin de documenter la composition du couvert forestier et l'environnement physiographique et spatial proviennent des inventaires forestiers du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) (Direction des inventaires forestiers, 2002, 2003), d'une campagne d'échantillonnage terrain menée par notre

équipe ainsi que du modèle numérique d'élévation Canada 3D (Ressource Naturelles Canada, 2001).

A) Données des placettes-échantillons temporaires du 3^e inventaire forestier

Depuis les années 1970, le MRNF a complété trois séries d'inventaires de la forêt publique commerciale. En plus de concevoir des cartes écoforestières qui délimitent et caractérisent les peuplements (Direction des inventaires forestiers, 2003), le MRNF met en œuvre le relevé terrain de placettes-échantillon temporaires (PET) réparties sur l'ensemble du Québec (Ministère des Ressources Naturelles de la Faune du Québec, 2011).

Ces placettes sont disposées en groupes de deux à sept, suivant la règle qu'au maximum deux placettes peuvent se trouver dans un même peuplement, dont le contour est défini par la carte écoforestière (Direction des inventaires forestiers, 2002). L'inventaire étant dédié à la caractérisation des forêts commerciales exploitables, la disposition des placettes est restreinte aux forêts à vocation forestière de plus de 7m de hauteur, productives (possibilité $\geq 30 \text{ m}^3/\text{ha}$ sur 120 ans) et accessibles pour la machinerie (pente $\leq 30\%$) (Direction des inventaires forestiers, 2002, 2003).

Dans chaque placette circulaire de 400 m^2 , l'espèce de chaque arbre vivant de plus de 9 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP: 1,3 m du sol) a été déterminée et le DHP a été relevé en classes de 2 cm. Les gaules (DHP entre 1 cm et 9 cm) situées à l'intérieur des limites d'une sous-placette circulaire centrale de 40 m^2 ont été identifiées, dénombrées et mesurées selon le même principe. L'âge de trois arbres dominants ou codominants représentatifs du peuplement a été déterminé à partir d'une carotte prélevée à 1m du sol. Un premier décompte des anneaux de croissance s'est effectué sur le terrain et, dans la majorité des cas, a été validé par une seconde analyse en laboratoire. La pente, la situation sur la pente, l'épaisseur de la couche de matière organique et la classe texturale de l'horizon B du sol minéral ont également été relevées directement sur le terrain selon la méthodologie décrite par la (Direction des inventaires forestiers, 2002).

La sélection des placettes à inclure dans les analyses est basée sur des critères d'uniformité de la période d'échantillonnage, de temps depuis feu et de validité statistique. Ainsi, nous nous sommes limités aux placettes du troisième et plus récent inventaire, pour

lequel les placettes de notre aire d'étude ont été relevées entre 1992 et 2000. Ensuite, puisqu'à chaque placette devait être associé un temps depuis feu et que la méthodologie employée par le MRNF ne le mesure pas directement, nous avons d'abord fait une pré-sélection des placettes localisées à l'intérieur des polygones de feu cartographiés et datés. L'âge des trois arbres carottés a permis de valider que le peuplement échantillonné était bel et bien issu du feu cartographié. Si tel n'était pas le cas, la placette était exclue des analyses.

En ce qui concerne les placettes situées à l'extérieur des polygones de feu, l'obtention d'une date de feu précise a été plus difficile, la méthode d'échantillonnage n'ayant pas été élaborée à cette fin. Sachant que les traces du passage d'un feu sont généralement disparues dans les forêts de plus de 200 ans (Bélisle *et al.*, 2011) peu importe la méthode d'échantillonnage des arbres et que ces données censurées seront traitées dans une classe ouverte dans les analyses subséquentes, nous avons sélectionné toutes les placettes où l'âge d'au moins un arbre carotté dépassait 200 ans. L'âge de cet arbre était attribué comme temps depuis feu minimum à la placette.

Pour les PET dont l'âge des arbres carottés ne dépassait pas 200 ans, la structure d'âge et la composition de chaque virée ont été analysées. Seules les placettes des virées qui présentaient des signes sans équivoque d'une cohorte post-feu en termes de composition et de structure d'âge ont été intégrées dans nos bases de données. Finalement, afin d'éviter qu'un peuplement ne soit échantillonné plus d'une fois, seulement une placette sur deux par virée a été conservée. Une fois le filtre passé, le bassin de PET comprenait 56 placettes réparties en 45 virées.

B) Échantillonnage terrain

Les forêts qui proviennent de feux plus anciens que ceux couverts par la carte des feux récents ont dû être échantillonnées selon une méthodologie permettant d'une part d'obtenir des données sur la végétation et l'environnement pouvant être combinées aux données des PET et d'autre part de statuer précisément du temps écoulé depuis le dernier feu. Ainsi, les sites visités pour reconstituer l'historique des feux ont également fait l'objet d'un échantillonnage de la végétation et de l'environnement (n=64).

Quelques changements ont été apportés à la méthodologie des PET pour améliorer la précision des données récoltées (Direction des inventaires forestiers, 2002). D'abord, les gaules ont été échantillonnées dans une sous-placette de 100 m², tel que recommandé par la Direction de la recherche forestière (2004). Aussi, la texture de l'horizon B, plutôt que d'être évaluée sur le terrain, a été déterminée en laboratoire par granulométrie selon la méthode de l'hygromètre (Scrimgeour, 2008). Finalement, les placettes ont été disposées de façon à couvrir autant que possible l'ensemble de l'aire d'étude, sans considération de la valeur commerciale des peuplements visités.

C) Données environnementales cartographiques

Des données cartographiques ont bonifié l'information environnementale récoltée dans les placettes échantillonnées. Tel que décrit plus en détail dans la section précédente (2.4.2.1) nous avons fait appel à la carte écoforestière du troisième inventaire du MRNF afin de compléter les informations environnementales associées à chaque peuplement intégré dans les analyses (Direction des inventaires forestiers, 2003). Nous avons ainsi extrait les informations sur la classe de pente, l'origine du dépôt de surface et le sous-domaine bioclimatique. Les informations liées à la topographie (altitude, inclinaison, orientation de la pente proviennent pour leur part du modèle numérique d'élévation Canada 3D (Ressource Naturelles Canada, 2001).

La définition, la distribution et l'effectif des variables environnementales mesurées sont présentées dans les tableaux 2.2 et 2.3 ainsi que dans la figure 2.3)

2.4.2.3 Intégration spatiale

Les cartes ont été réalisées à partir de l'interprétation de la carte écoforestière du 3^e inventaire du MRNF (Direction des inventaires forestiers, 2003).

Tableau 2.2 Description, classification et effectif des variables environnementales locales a) catégoriques et b) continues incluses dans l'analyse des séries évolutives (chronoséquence)

Variables	Description	Classes	n (120)	
a)				
Origine du dépôt de surface	Origine de la couche meuble de matériaux minéraux ou organiques qui reposent sur le socle rocheux. (Côté, 2000). Classification de la (Direction des inventaires forestiers, 2002)	Tills	1A,1AY,1AM,1BD, 1BT,1BC	88
		Secs	1BP,1BI,2A,2AY, 2AK,2BE,3AE,3AN, 8E,R1A	23
		Organiques	7E,7T,7TM,7TY	9
Drainage	Processus de diminution de l'humidité d'un sol par l'écoulement de son eau de surface(Côté, 2000), selon la classification de (Saucier, 1994)	Xérique	10-20	25
		Mésique	30-40	80
		Hydrique	50-60	15
Texture de l'horizon B	Classe de texture de l'horizon B du sol minéral selon le triangle des textures (Saucier, 1994).	Sable	Sable (S,SF,SM,SG)	28
		Sable loameux	Sable loameux (SL,SFL,SML, SGL,STFL)	51
		Loam (et plus fin)	(HA,LLI,LS,LSF, LSM)	34
		Organique	Couche de matière organique >40 cm	6
b)				
Orientation de la pente	Calculée à l'échelle de 1 ha sur le logiciel ArcGIS (<i>Spatial analyst</i>). L'azimut a été transformé en coordonnée x,y.	as_x	Coordonnée x dans l'intervalle de -1 (ouest) à 1 (est)	120
		as_y	Coordonnée y dans l'intervalle de -1 (sud) à 1 (nord)	120
Pente	Inclinaison de la pente (%) en continu, mesurée à l'échelle du peuplement			120
Épaisseur m.o.	Épaisseur de la couche de matière organique (cm)			120
Risque de feu	Indice de risque de feu relatif calculé à partir des valeurs prédites du modèle de survie (Tableau 2.1)			120

Tableau 2.3 Description, classification et effectif des variables spatiales incluses dans les arbres de régression multivariés (ARM).

Variable spatiale	Description	Classes	n (120)
Sous-domaine bioclimatique	Selon le système de classification hiérarchique du territoire (Saucier <i>et al.</i> , 1998)	Pessière à mousses de l'est	6e 36
		Pessière à mousses de l'ouest	6o 81
		Sapinière à bouleau blanc de l'ouest	5o 3
Latitude	Selon les coordonnées le terrain relevées avec un GPS		120
Longitude	Selon les coordonnées le terrain relevées avec un GPS		120
Altitude	Selon le modèle d'élévation Canada 3D (Ressource Naturelles Canada, 2001) ou la carte écoforestière (Direction des inventaires forestiers, 2003)		120

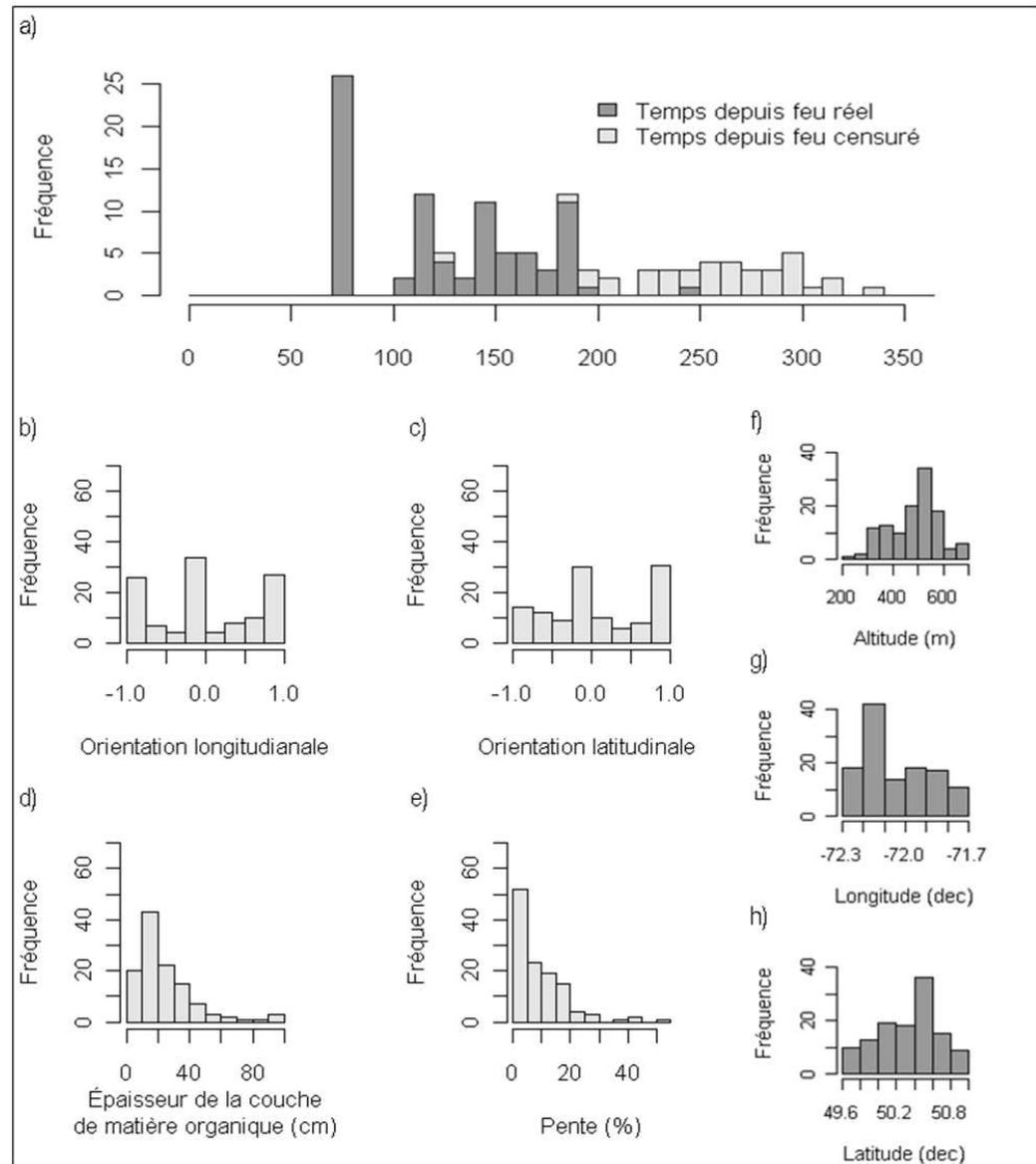


Figure 2.3 Distribution des variables continues incluses dans la chronoséquence. Les histogrammes présentent a) le temps depuis feu, réel lorsque l'âge des arbres permet de déterminer l'année du dernier feu (plus ou moins 10 ans), ou censuré (minimum) lorsque le temps depuis feu excède la longévité de la cohorte post-feu, b) l'orientation longitudinale de la pente sur une échelle de -1 (ouest) à 1 (est), c) l'orientation latitudinale de la pente sur une échelle de -1 (sud) à 1 (nord), d) l'épaisseur de la couche de matière organique (cm) qui recouvre le sol, e) l'inclinaison de la pente (%), f) l'altitude (m), g) la longitude et h) la latitude.

2.4.3 Analyses statistiques

2.4.3.1 Hétérogénéité spatiale du risque de feu

Nous avons fait appel aux analyses de survie afin de vérifier si le risque de feu varie en fonction de facteurs environnementaux, mesurés à l'échelle du peuplement. Ces statistiques sont construites pour composer avec des temps de survie tronqués, ou censurés, (Hosmer, Lemeshow et May, 2008). Ainsi, lorsque l'année du dernier feu est connue, le temps depuis feu correspond à un temps de survie alors que dans les cas où seulement un âge minimum est disponible, le temps depuis feu est considéré censuré (Johnson et Gutsell, 1994).

A) Échantillonnage de la carte du temps depuis feu

Un temps depuis feu a été attribué à chacune des 146 cellules de la grille (figure 2.1) selon méthode suivante:

Lorsqu'un feu récent couvrait plus de 50% de la surface d'une cellule, l'année de ce feu était attribuée (n=29). Dans le cas contraire, un point aléatoire à l'intérieur du carré était daté à partir de données terrain provenant soit de notre campagne d'échantillonnage pour les sites accessibles par la route (n=82), soit des inventaires du MRNF (PET) (voir sections 3.1.1) (n=22). Lorsqu'il était impossible de déterminer l'année du dernier feu avec une précision d'une dizaine d'années, un temps depuis feu minimum correspondant à l'âge du plus vieil arbre était accordé. Dans les cas où le temps depuis feu ne pouvait être déterminé faute de données terrain (n=13), un temps depuis feu minimum de 110 ans, correspondant à l'échelle temporelle couverte par la carte des feux récents, était attribué.

B) Analyses de survie

Les analyses de survie appliquées à l'étude du risque de feu sont couramment basées sur une distribution paramétrique du temps depuis feu dans le paysage (Bergeron et al., 2004; Johnson et Gutsell, 1994 ; Johnson et Wagner, 1985). Les modèles de l'exponentielle négative et de la distribution de Weibull, qui sont les plus utilisés, présument toutefois d'un cycle de feu constant dans le temps (Reed et al., 1998), ce qui n'est pas le cas dans la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du nord (e.g. Bélisle *et al.*, 2011 ; Bergeron et Archambault,

1993 ; Girardin *et al.*, 2004). Il a récemment été montré que les paysages naturels sont mieux représentés par des distributions non-paramétriques, qui réduisent les biais et incertitudes liées à la variabilité temporelle du cycle de feu (Cyr, 2011). Nous avons donc choisi, à l'instar de (Senici *et al.*, 2010) et de (Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007b), d'utiliser la régression de Cox (*Cox proportional hazard*), modèle de survie semi paramétrique en ce sens qu'il ne présuppose pas que les données suivent une distribution particulière (Cox, 1972 ; Hosmer, Lemeshow et May, 2008).

Le temps depuis feu en 2010, réel ou censuré, des 146 peuplements associés aux cellules de la grille d'échantillonnage a été utilisé comme variable réponse. Les variables explicatives incluses dans les modèles proviennent pour leur part uniquement de l'information cartographique, l'entière des sites n'ayant pas pu être visitée sur le terrain faute d'accès routier. Les variables d'intérêt ont été sélectionnées soit parce qu'elles se sont montrées influentes pour le risque de feu dans des études antérieures (Bergeron *et al.*, 2004 ; Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007b ; Heyerdahl, Brubaker et Agee, 2001 ; Mansuy *et al.*, 2010) ou parce qu'elles se sont avérées déterminantes pour la composition du couvert (voir la section résultats 2.5.3). Nous avons ainsi retenu l'origine du dépôt de surface, la pente, l'orientation de la pente, l'altitude, le régime hydrique et le sous-domaine bio-climatique. Aussi, l'origine du dépôt de surface, a été couplée au régime hydrique, devenant la variable combinée dépôt-drainage, de même qu'à la pente devenant la variable combinée dépôt-pente. Les tableaux 2.1 et 2.2 et la figure 2.2 présentent la description détaillée et la répartition de toutes les variables considérées dans les analyses.

C) Construction et sélection du meilleur modèle

Les régressions de Cox permettent de tester l'hypothèse qu'une ou plusieurs variables sont associées de manière significative au risque de feu. Une série de modèles univariés a été élaborée afin d'obtenir un portrait général des tendances de chaque variable. Ensuite, des modèles multivariés ont été élaborés puis comparés sur la base de leur vraisemblance.

Le choix des variables à conserver dans le modèle final s'est effectué selon le Critère d'Information d'Akaike (équation 1.1) (Akaike, 1973) de second ordre (AICc) (Hurvich et Tsai, 1989), tel qu'explicité par (Burnham et Anderson, 2002). Par rapport à la sélection de

modèles basée sur les tests d'hypothèses telle que proposée par (Hosmer, Lemeshow et May, 2008), les AIC permettent une sélection plus objective qui évite la dichotomie arbitraire entre ce qui est jugé significatif ou non. Fondée sur le principe de parcimonie, la sélection de modèle sur la base de l'AIC recherche un compromis entre la minimisation du carré du biais, qui diminue avec l'augmentation du nombre de paramètres considérés, et l'augmentation de la variance expliquée, qui augmente avec le nombre de paramètres.

La méthode est basée sur la comparaison des maximums de vraisemblance des modèles en impliquant un coût associé à l'ajout de chaque variable. Le ou les meilleurs modèles sont reconnus par un AIC(c) inférieur de 2 unités par rapport aux autres modèles (équation 1.2). En parallèle, le poids d'Akaike (w_i) (équation 1.3) est une valeur relative de la distance entre deux modèles et doit également être considéré dans la sélection du ou des meilleurs modèles (Burnham et Anderson, 2002 ; Mazerolle, 2006).

Équation 1.1

$$AIC_c = -2 \log \text{likelihood} + 2K + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}$$

AIC_c	Critère d'information d'Akaike de second ordre
Loglikelihood	Logarithme du maximum de vraisemblance
K	Nombre de paramètres estimés (+ 1 qui correspond à l'intercepte).
N	Taille de l'échantillon

Équation 1.2

$$\Delta_i = AICc_i - \min AICc$$

Δ_i	Différence d'AICc
$AICc_i$	Critère d'information d'Akaike de second ordre du modèle i
minAIC	Critère d'information d'Akaike de second ordre du meilleur modèle

Équation 1.3

$$w_i = \frac{\exp(-\Delta_i / 2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta_r / 2)}$$

w_i	Poids d'Akaike
Δ_i	Différence d'AICc
R, r	Modèle r s'une série de R modèles

Ainsi, 6 modèles ont été élaborés à priori (tableau 2.1) afin de vérifier l'hypothèse selon laquelle des facteurs *bottom-up* créent une hétérogénéité spatiale locale du risque de feu. Les variables considérées ont été jugées importantes d'après les recherches qui ont été effectuées dans d'autres régions de la forêt boréale, ou à d'autres échelles. Ainsi, le dépôt-drainage, variable élaborée à partir d'une adaptation de la classification de Mansuy *et al.* (2010), décrit le potentiel d'assèchement du sol en fonction du matériel de surface et la topographie (Drever *et al.*, 2008 ; Harden *et al.*, 2001 ; Mansuy *et al.*, 2010). Nous avons également inclus des variables topographiques qui n'ont pas de lien direct avec le drainage du site. D'abord, l'orientation de la pente (qui s'exprime en deux sous-variables : longitudinale et latitudinale), a été identifiée comme un élément déterminant du risque de feu sur la Côte-Nord, région voisine à l'est (Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007). Puis, l'altitude, divisée en trois classes afin de séparer les vallées, les zones subalpines et les zones alpines, a été identifiée comme étant un facteur déterminant du risque de feu dans plusieurs régions (de Lafontaine et Payette, 2010 ; Kasichke et Turetsky, 2006 ; Turner et Romme, 1994). Nous avons également inclus le sous-domaine bio-climatique ainsi qu'un modèle nul (aucune variable explicative) afin de représenter des facteurs de variabilité à plus grande échelle (*top-down*) (Bergeron *et al.*, 2004). Les modèles ont été construits avec le logiciel Cran R 2.13.0 (R Development Core Team 2011, library Survival) (Therneau, 2011). L'objet de survie a été créé avec la fonction *Surv* et les régressions de Cox avec la fonction *coxph*.

Les régressions de Cox présupposent un risque proportionnel, c'est-à-dire que les fonctions de risque doivent être équidistantes pour chaque variable. Cette condition d'application a été vérifiée pour le modèle global (qui inclut toutes les co-variables) (Mazerolle, 2006) selon la méthode décrite par (Hosmer, Lemeshow et May, 2008). La fonction *cox.zph* a été utilisée pour générer les graphiques des résidus de Schoenfeld (résidus adaptés pour les modèles de survie) en fonction d'un temps depuis feu ayant subi différentes transformations (tel quel, estimateur de Kaplan-Meier, log, rang) (Therneau, 2011). Une distribution qui diverge de la ligne horizontale indique que les conditions d'application ne sont pas parfaitement respectées.

Les valeurs prédites du risque de feu ont été calculées pour les peuplements inclus dans les analyses de survie à partir des coefficients linéaires fournis par le meilleur modèle

(fonction *predict.coxph*, *type=lp*). Cette nouvelle variable, le risque de feu, nous a permis de classer les peuplements en deux classes selon leur risque de feu modéré (coefficient linéaire négatif), ou élevé (coefficient linéaire positif).

Aux fins de comparaison, le cycle de feu, correspondant au temps nécessaire pour brûler une surface équivalente à l'aire d'étude, a été calculé pour les deux groupes. Une valeur prédite du risque de feu a été attribuée à chaque peuplement utilisé pour les analyses de survie. Pour ce faire, nous avons utilisé la fonction *basehaz*, qui calcule un risque cumulatif de feu en fonction du temps écoulé. Nous avons simplement divisé la valeur maximale du risque par le temps écoulé pour atteindre cette valeur maximale. Des intervalles de confiance à 95% de la valeur du cycle de feu ont été calculés par bootstrap. Pour ce faire, 1000 tirages avec remise d'un effectif équivalent à celui du jeu de données initial ont été réalisés. À chaque fois, un cycle de feu était calculé à partir du nouveau jeu de données. Les limites de l'intervalle de confiance ont été définies par les 2,5^e et 97,5^e percentiles de la distribution des 1000 cycles de feu générés.

2.4.3.2 Séries évolutives

A) Mesure de la composition du couvert forestier

La composition du couvert forestier, variable réponse multivariée, est exprimée par une mesure de l'abondance relative de chaque espèce d'arbre dans une placette. La surface terrière relative est définie telle que la proportion de la somme des superficies des sections transversales des tiges mesurées à hauteur de poitrine occupée par chaque espèce (adapté de (Côté, 2000)). L'abondance de la régénération avancée (gaules, DHP < 9 cm) a quant à elle été mesurée en termes de densité, i.e. nombre de tiges à l'hectare. Les valeurs relatives permettent d'éviter que la classification ne reflète davantage la densité des peuplements que la composition. Ainsi, pour chaque placette, une abondance relative de bouleau à papier, d'épinette blanche, d'épinette noire, de mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch), de peuplier faux-tremble, de pin gris et de sapin baumier a été calculée d'après les équations 2.1 et 2.2.

$$\text{Équation 2.1} \quad ST_{sp} = \frac{\sum DHP_{moy}^2 \cdot \pi}{4}$$

$$\text{Équation 2.2} \quad ST_{rel} = \frac{ST_{sp}}{\sum ST_{sp}}$$

ST_{sp}	Surface terrière absolue d'une espèce, par placette
DHP_{med}	Valeur médiane d'une classe de DHP
ST_{rel}	Surface terrière relative d'une espèce

B) Arbres de régression multivariés

Des arbres de régression multivariés (ARM) (De'ath, 2002) ont été utilisés afin de mettre en évidence les facteurs déterminants de la composition du couvert forestier et leurs interrelations. À la manière des arbres de régression univariés (Breiman, 1984), les ARM sont le résultat de la partition d'une réponse statistique en groupes définis par l'environnement, selon la contrainte de la minimisation de la dissimilarité intragroupe et la maximisation de la dissimilarité intergroupes. La méthode a été adaptée afin d'intégrer une réponse multivariée, par exemple, la composition en espèces. Les dissimilarités sont alors estimées par une mesure de distance entre les sites, la somme des carrés des distances euclidiennes dans notre cas (De'ath, 2002 ; Larsen et Speckman, 2004).

Par rapport aux statistiques multivariées traditionnelles comme les analyses en composantes principales et les analyses de redondance (Legendre, 1998), les ARM ont la particularité de partitionner les variables explicatives en définissant des seuils objectifs. De plus, ils n'assument aucune relation entre les espèces et l'environnement et ne présument pas d'une distribution linéaire ou unimodale de l'abondance des espèces (De'ath, 2002).

Un ARM est caractérisé par le nombre de groupes définis et par la fraction de la variance expliquée. Des outils ont été développés pour encadrer le choix de l'arbre, qui est à la base arbitraire. Un test de validation croisée basé sur la comparaison du modèle avec un modèle construit à partir d'un sous-échantillonnage des données initiales mesure la

robustesse de l'arbre et doit être considéré avec attention lorsque le modèle a une vocation prédictive (Breiman, 1984 ; De'ath, 2002). L'erreur associée à la validation croisée augmente toutefois avec la proportion de la variance expliquée. Lorsque l'ARM a un objectif descriptif, l'équilibre peut alors pencher vers une plus grande fraction de la variance expliquée (De'ath, 2002). L'arbre peut aussi être émondé *a posteriori* pour en réduire l'erreur associée à la validation croisée et préserver la signification biologique des divisions (Larsen et Speckman, 2004). Les arbres ont été construits dans le logiciel *Cran R 2.13.0 (R Development Core Team 2011, library mvpart)*, avec la fonction *mvpart*. L'argument *xv=pick* a été utilisé pour le choix de l'arbre et l'argument *snip = T* pour émonder l'arbre manuellement (Therneau and Atkinson 2011).

C) Analyse de la composition du couvert forestier en fonction du temps depuis feu

Le temps depuis feu, considéré comme élément initiateur de la succession secondaire, a été utilisé comme indicateur du stade de la succession dans lequel se trouve le peuplement échantillonné (Pickett, 1989). Il se définit comme le nombre d'années écoulées entre le dernier feu et l'année d'échantillonnage d'un peuplement. Cette variable a la particularité d'être continue et censurée à droite (Hosmer, Lemeshow et May, 2008), en ce sens que lorsque le peuplement n'a pas brûlé depuis une durée plus grande que la longévité des arbres de la cohorte post-feu, seulement un temps depuis feu minimum, correspondant à l'âge du plus vieil arbre échantillonné, est disponible.

Pour en faciliter le traitement, le temps depuis feu a été transformé en variable catégorique à l'aide d'un arbre de régression, les plus vieux peuplements se trouvant groupés dans une classe ouverte. Aussi, un temps depuis feu en classes se prête bien à l'interprétation biologique de la succession forestière, qui se décrit comme une séquence de stades caractérisés par leur composition et leur structure (Angelstam et Kuuluvainen, 2004 ; Bergeron, 2000 ; Bergeron et al., 2002 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; Frelich et Reich, 1995 ; Oliver, 1981).

Ainsi, un premier arbre de régression multivarié a été élaboré afin de définir les stades de la succession forestière en termes de temps depuis feu et d'en décrire la composition de la canopée. Celui-ci implique la surface terrière relative de chaque espèce d'arbre comme

variable réponse et le temps depuis feu (sans considération pour la censure) comme unique variable explicative. Tel que suggéré par De'ath 2002, nous avons choisi l'arbre qui expliquait la plus grande part de la variance à l'intérieur d'une erreur associée à la validation croisée d'une valeur d'une erreur type. L'arbre a par la suite été émondé afin conserver un effectif suffisant dans chaque groupe et de conserver la signification biologique des embranchements.

Les groupes définis ont ensuite été comparés sur une base univariée, espèce par espèce. Les conditions d'application de l'analyse de variance n'ayant pas été rencontrées, nous nous sommes tournés vers les test non paramétriques de Kruskal-Wallis pour comparer les moyennes des surfaces terrières relatives. Pour ce faire, les données d'abondance relatives ont été transformées en valeur de rang avant d'être soumises à une analyse de variance classique (Kruskal et Wallis, 1952). Lorsqu'une différence significative entre les groupes était décelée, un test de Tukey HSD (Honest significant difference) a été utilisé pour localiser la ou les différences entre les groupes (*Cran R 2.13.0, fonctions rank, aov et TukeyHSD*). Le seuil de significativité α a été établi à 0,05.

Les distributions de la proportion de chaque espèce ont été illustrées par des diagrammes à moustaches (boxplots). Les 1^{er} et 3^e quartiles sont illustrés par les extrémités des boîtes et la médiane par le trait intérieur. La longueur des moustaches correspond aux valeurs supérieures et inférieures les plus extrêmes de la distribution, pour une longueur maximum correspondant à la distance interquartile (longueur de la boîte). Les valeurs plus extrêmes, s'il y a lieu, sont illustrées par des points.

D) Analyse de la composition du couvert forestier en fonction des variables physiographiques locales et du temps depuis feu

Un second ARM a permis de mettre en relation la composition du couvert forestier, les stades de la succession définis précédemment et les variables physiographiques locales. Celles-ci comprennent les facteurs de l'environnement qui interagissent avec la végétation à l'échelle du peuplement. En plus des classes de temps depuis feu décrites précédemment, ce nouvel arbre intègre les variables environnementales présentées dans le tableau 2.2 et la figure 2.3 (pente, orientation de la pente, situation de pente, épaisseur de la couche de matière organique, classe de dépôt de surface, texture de l'horizon B du sol minéral, drainage). Le

risque de feu relatif, qui correspond aux valeurs prédites du modèle de Cox sélectionné, ont également été intégrées.

L'épaisseur de la couche de matière organique a été intégrée dans le modèle comme variable explicative bien que contrairement aux autres variables environnementales davantage liées à la physiographie, sa valeur tend à augmenter avec le temps depuis feu, plus ou moins rapidement selon les espèces présentes et les conditions particulières au site (Fenton et al., 2005). Cette tendance a été vérifiée en comparant l'épaisseur moyenne de la matière organique pour chaque classe de temps depuis feu par une analyse de variance et un test de Tukey. Les groupes définis par ce second ARM ont été convertis en séries évolutives. Les différences entre les groupes ont été vérifiées en comparant les abondances relatives moyennes des espèces compagnes de l'épinette noire par une série de tests de Kruskal-Wallis.

E) Analyse de la composition du couvert forestier en fonction du temps depuis feu, des variables physiographiques locales et des variables spatiales.

Les variables indicatrices de facteurs qui agissent sur de grandes échelles spatiales et temporelles, comme le climat et les régimes de perturbation, ont été intégrées aux ARM précédents. Ainsi, la longitude, la latitude, l'altitude, le sous-domaine bioclimatique et les valeurs prédites du risque de feu calculées pour chaque placette d'après le modèle décrit à la section 2.4.2.3 ont été ajoutés au modèle précédent pour former un troisième arbre de régression qui inclut l'ensemble des variables mesurées.

En complément aux ARM qui ne fournissent pas d'information sur l'association entre les variables environnementales, nous avons illustré ces associations par une ordination, produite à partir des résultats d'une analyse canonique de redondance (RDA) faite à partir du même jeu de données (Legendre, 1998). Pour ce faire nous avons utilisé la fonction *rda* du logiciel *R 2.13.0 (R Development Core Team 2011, library vegan)*.

2.4.3.3 Intégration cartographique

Une série de cartes a été élaborée dans le logiciel ESRI ArcGIS 9.3 afin d'illustrer la répartition spatiale du risque de feu, et des patrons de succession documentés et de leurs

déterminants. Ainsi, une carte du risque de feu, élaborée à partir des valeurs prédites du risque de chaque peuplement de la carte écoforestière, une carte l'altitude et une carte de l'inclinaison des pentes décrivent l'environnement du territoire feu

Pour ce qui est des patrons de succession, une première carte s'attarde aux jeunes forêts, où nous avons fait la distinction entre la série évolutive de la codominance entre l'épinette noire et le pin gris et celle de l'épinette noire pure. Pour ce faire, nous avons utilisé la carte écoforestière qui, pour chaque peuplement, identifie le ou les espèces dominantes. Les jeunes forêts ont été identifiées en sélectionnant tous les peuplements situés à l'intérieur d'un polygone de feu. De cette sélection, les peuplements dont le code d'âge (issu de la photo-intéprétation) était supérieur à 100 ans ont été retirés dans le but d'éliminer les îlots non brûlés et les imprécisions cartographiques. Finalement, les brûlis, les coupes et les territoires improductifs, pour lesquels les espèces dominantes ne sont pas répertoriées, ont aussi été retirés. Une série évolutive a ensuite été attribuée à chaque peuplement. S'il y avait présence de pin gris dans les espèces dominantes ou codominantes, le point était classé dans la série du pin gris. Les peuplements à dominance feuillue ont aussi été identifiés et illustrés dans une classe à part, bien que marginaux sur le territoire. Finalement, tous les peuplements où il y avait dominance d'épinette noire et absence de pin gris ont été associés à la série de l'épinette noire.

Les données amassées sur le terrain pour déterminer le temps depuis feu nous ont permis d'étendre l'information disponible sur les jeunes forêts au-delà des polygones de feux récents. Dans 44 peuplements visités sur le terrain, les arbres de la première cohorte étaient toujours présents et ont été récoltés. Compte tenu que nous avons systématiquement récolté les pins gris lorsqu'ils étaient présents, lorsqu'au moins un pin gris a été récolté dans une forêt visitée, la série de la codominance entre le pin gris et l'épinette noire était attribuée, dans le cas contraire, la série de l'épinette noire pure était attribuée.

Les forêts de plus de 150 ans sont caractérisées par une proportion de sapin baumier plus importante dans la canopée. Les données de la carte écoforestière ne permettant pas de mesurer précisément cet équilibre, faute de données numériques sur l'abondance des deux

espèces, nous avons plutôt représenté la proportion de sapin dans les placettes échantillonnées sur le terrain (PET et échantillonnage 2009).

2.5 Résultats

2.5.1 Distribution des variables explicatives

Variables continues (figures 2.2 et 2.3)

Le temps depuis feu est distribué à l'intérieur de l'intervalle allant de 0 à 339 ans pour les analyses de survie (figure 2.2a) et à l'intérieur de l'intervalle allant de 75 à 339 ans pour les séries évolutives (figure 2.3a), pour laquelle les forêts en régénération n'ont pas été échantillonnées. Les traces du dernier feu s'effacent au fur et à mesure que la cohorte post-feu progresse au-delà de la phase de sénescence. Les temps depuis feu supérieurs à 200 ans sont par conséquent en général des temps minimums, qui correspondent à l'âge du plus vieil arbre échantillonné.

Les distributions longitudinales et latitudinales de l'exposition de la pente pour les analyses de survie et la chronoséquence sont mesurées sur une échelle allant de -1 à 1. Pour les analyses de survie, en longitude (figure 2.2a), la distribution présente deux pics aux extrêmes gauche et droite du graphique. Ils indiquent une plus grande occurrence de pentes orientées plein ouest et plein est. Pour ce qui est de l'orientation latitudinale (figure 2.2c), les sites sont distribués équitablement entre les orientations nord et sud. Un patron similaire est observé pour les données de la chronoséquence, à l'exception d'une plus grande occurrence des pentes exposées plein nord. Celle-ci se manifeste par un pic central dans l'histogramme de l'orientation longitudinale (figure 2.3b) et par un pic à l'extrême droite de l'histogramme de l'orientation latitudinale (figure 2.3c). Il a été vérifié que les orientations longitudinale et latitudinale de la pente ne sont pas corrélées.

La mesure de l'épaisseur de la couche de matière organique nécessite une visite sur le terrain. Elle a donc uniquement pu être intégrée dans la chronoséquence (figure 2.3d). Les épaisseurs les plus fréquentes se situent entre 20 cm et 30 cm. La courbe est ensuite décroissante jusqu'à une épaisseur de un mètre, qui correspond à l'épaisseur maximale pouvant être mesurée sur le terrain.

L'inclinaison de la pente est également limitée à la chronoséquence (figure 2.3e). Sa distribution s'apparente à une courbe exponentielle négative, les pentes les plus faibles étant les plus fréquentes.

L'altitude, mesurée en variable continue, a été utilisée uniquement dans la chronoséquence (figure 2.3f). L'altitude a plutôt été traitée comme variable catégorique dans les analyses de survie (figure 2.2d). Pour les deux séries d'analyse, l'altitude varie entre 200 m et 700 m, avec la plus importante partie de la distribution entre 500m et 550 m (figures 2.2f et 2.3d). Pour les analyses de survie, la forme de la distribution de l'altitude s'apparente à une courbe normale. Pour la chronoséquence, sa distribution est plus étalée, avec les altitudes entre 300 m et 400 m davantage représentées. Pour les analyses de survie, l'altitude a été groupée en deux classes, avec 18 % des sites situés à une altitude inférieure à 450 m et 82% à une altitude supérieure ou égale à 450 m.

La longitude et la latitude (tableau 2.2) ont été intégrées uniquement dans la chronoséquence (figures 2.3g et 2.3h). L'ensemble du territoire est généralement bien représenté, bien que l'on observe une représentation plus importante de ses parties nord et ouest.

Variables catégoriques

Les dépôts de surface sont principalement composés de tills (73% pour la chronoséquence et les analyses de survie). Il y a également présence de dépôts secs (16% pour les analyses de survie et 19% pour la chronoséquence). Ceux-ci regroupent principalement des dépôts d'origine fluvio-glaciaire et des affleurements rocheux. Les dépôts organiques représentent 11% de l'effectif pour les analyses de survie et 8% pour la chronoséquence.

Les drainages mésiques sont les plus fréquents (72% pour les analyses de survie et 66% pour la chronoséquence), suivis des drainages xériques (16% pour les analyses de survie et 20% pour la chronoséquence), puis des drainages humiques (12% de part et d'autre).

La mesure de la classe de texture de l'horizon B du sol minéral et la situation sur la pente ont nécessité une visite terrain. Ces variables ont donc été intégrées uniquement à la chronoséquence. Un horizon B constitué de sable a été rencontré dans 24% des sites échantillonnés, de sable loameux dans 43%, de loam sableux ou de loam dans 29% et de

matière organique dans 5%. Les placettes sont principalement situées en mi-pente (53%) et sur terrain plat (23%), avec quelques sites en haut (14%) et en bas (10%) de pente.

Les sites sont majoritairement situés dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses, avec 57% (analyses de survie) et 66% (chronoséquence) de l'effectif dans le sous-domaine de l'ouest et 39% (analyses de survie) et 57% (chronoséquence) dans le sous-domaine de l'est. Quelques sites se trouvent également dans la sapinière à bouleau blanc de l'ouest (4% pour les analyses de survie et 3% pour la chronoséquence).

La comparaison de la distribution des variables de la chronoséquence et des analyses de survie, qui sont associées à un échantillonnage systématique du territoire, indique qu'en général, les composantes du paysage sont bien représentées.

2.5.2 Analyses de survie et variabilité du risque de feu selon les conditions locales

Des six modèles élaborés *a priori* et soumis à la sélection de modèles (tableau 2.1), celui qui implique le dépôt-drainage comme variable explicative est considéré comme le meilleur de par une différence d'AIC_c supérieure à 2 d'avec le modèle suivant et par un poids d'Akaike de 0,92 (tableau 2.4). Ces résultats signifient que le modèle a une probabilité de 92% d'être le meilleur parmi les modèles testés (Burnham et Anderson, 2002 ; Mazerolle, 2006).

Tableau 2.4 Sélection du meilleur modèle de survie (régression de Cox) parmi les modèles présentés dans le tableau 2.1. Les modèles sont comparés sur la base du critère d'information d'Akaike de second ordre AIC_c , de la différence entre les AIC_c (Δ_i) et du poids d'Akaike (w_i), calculés à partir du maximum de vraisemblance (\loglik) et du nombre de paramètres considérés dans le modèle (k).

Modèles	\loglik	AIC_c	Δ_i	W_i
A Dépôt-drainage	-340,13	688,57	0,00	0,92
B Modèle général <i>bottom-up</i>	-339,31	693,49	4,92	0,08
C Altitude	-349,82	703,73	5,16	0,00
D Modèle nul	-352,24	704,48	5,91	0,00
E Sous-domaine bioclimatique	-352,21	706,45	7,88	0,00
F Orientation de la pente	-351,97	708,03	9,46	0,00

La régression de Cox permet de calculer des valeurs relatives prédites du risque de feu en fonction des covariables incluses dans le modèle. On appelle *prédicteur linéaire* la valeur relative du risque de feu par rapport à la moyenne, qui est ramenée à une valeur de 0. Ainsi, un prédicteur linéaire positif correspond à un risque de feu supérieur à la moyenne et un prédicteur linéaire négatif correspond à un risque inférieur à la moyenne. Les prédicteurs linéaires du risque de feu d'après le modèle A (tableau 2.5) indiquent que les dépôts secs xériques ont le risque de feu le plus élevé (2,04), suivis des tills xériques (0,43) et des dépôts secs mésiques (0,11). Les tills mésiques et hydriques (-0,16) et les dépôts organiques (-0,72) ont des risques de feu moins élevés.

Un cycle de feu historique (1734-2010) de 238 ans a été calculé pour l'ensemble du territoire. Des cycles de feu ont également été calculés séparément pour les sites dont le risque de feu est supérieur à la moyenne (prédicteur linéaire positif) et pour les sites dont le risque de feu est inférieur à la moyenne (prédicteur linéaire négatif). Le cycle de feu historique associé aux sites ayant un risque de feu élevé (dépôts secs et tills xériques) est de 115 ans, avec un intervalle de confiance allant de 65 à 175 ans (tableau 2.6). Le cycle de feu associé aux sites ayant un risque de feu faible (tills mésiques et hydriques et dépôts organiques) est de 299 ans, avec un intervalle de confiance à 95% allant de 185 à 369 ans.

Tableau 2.5 Risque de feu relatif selon le modèle de Cox A (prédicteurs linéaires) pour les différentes combinaisons de dépôts de surface et de classes de drainage, par rapport à une moyenne de 0. La représentation dans le territoire (%) de chaque combinaison dépôt/drainage, d'après la carte écoforestière est présentée entre parenthèses.

Dépôts de surface	Drainages	
	Xériques	Mésiques/hydriques
Secs	2,04 (10,4%)	0,11 (6,7%)
Tills	0,43 (17,9%)	-0,16 (57,2 %)
Organiques	-	-0,72 (7,8%)

Tableau 2.6 Cycles de feu (CF) historiques (1734-2010) et intervalles de confiance (95%) associés aux risques de feu supérieurs à la moyenne (dépôts secs et tills xériques) et inférieurs à la moyenne (tills mésiques et hydriques et dépôts organiques). Les intervalles de confiance à 95% ont été calculés par bootstrap (1000 tirages avec remise). Les effectifs n associés à des risques de feux positifs (+) et négatifs (-) qui ont servi au calcul des cycles de feu sont accompagnés de leur représentation (%) dans l'ensemble du territoire (entre parenthèses).

	2,5%	CF	97,5%	n (% terr.)
Risque de feu +	65,4	114,5	175,2	39 (35)
Risque de feu -	185,4	299,2	369,0	107 (65)
Total	174	238	290	146 (100)

2.5.3 Séries évolutives

2.5.3.1 Définition et description des stades de succession

L'ARM de la composition du couvert forestier en fonction du temps depuis feu (Appendice C) explique 14,8% de la variance (1-RE). Le premier embranchement divise les forêts qui ont un temps depuis feu de plus et de moins de 92,5 ans. À elle seule, cette division

explique 12,2 % de la variance. Le second embranchement n'est pas illustré sur le graphique. Il divise le groupe des jeunes forêts selon qu'elles aient plus ou moins de 75,5 ans et aurait expliqué 6,4% de la variance. Cette branche a été émondée parce qu'elle nous a semblé davantage attribuable à des événements de feux distincts qu'à un changement de composition dû à la succession. Le troisième embranchement divise les forêts de plus de 92,5 ans en forêts de plus ou moins 153 ans après feu et explique 2,6 % de la variance.

Les seuils de temps depuis feu établis par l'ARM nous ont permis de définir trois stades de la succession. Les jeunes forêts (tdf de 70 à 100 ans, exclusif à droite), les forêts matures (tdf de 100 à 150 ans, exclusif à droite) et les forêts ayant un temps depuis feu de plus de 150 ans. Les temps depuis feu ont été convertis en classes de 10 ans pour tenir compte des imprécisions dans l'estimation du temps depuis feu par dendrochronologie et de la distribution du temps depuis feu qui n'est pas parfaitement continue. Aussi, après 200 ans, les temps depuis feu sont presque tous censurés et brouillent le signal. Afin de percevoir de potentiels changements dans les forêts qui ont atteint un stade de succession avancée, une classe ouverte a été formée avec les forêts de plus de 200 ans. Ainsi, les forêts dites surmatures, comprennent des temps depuis feu de 100 à 150 ans et les vieilles forêts des temps depuis feu supérieurs à 200 ans.

La structure de chaque groupe a d'abord été décrite en termes de surface terrière pour les arbres et de densité (nombre de tiges) pour les gaules (figure 2.4). Pour l'ensemble des peuplements échantillonnés, la surface terrière varie entre 2,59 m²/ha et 61,71 m²/ha, avec une moyenne de 23,23 m²/ ha. Une analyse de variance a montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre les surfaces terrières moyennes des stades de succession. Pour ce qui est de la densité de la régénération avancée (gaules), la densité moyenne était de 1917 tiges /ha, la distribution allant de l'absence de régénération avancée à un maximum de 16 500 tiges /ha. Les densités moyennes de la régénération avancée des forêts de 75 à 100 ans (3298 tiges/ha) et des forêts de 150 à 200 ans (1645 tiges/ha) étaient significativement différentes.

Les transitions dans la composition de la canopée ont été décrites avec une représentation de la distribution de l'abondance relative de chaque espèce pour chacun des stades de la succession (figure 2.5). L'épinette noire est dominante à tous les stades (figure

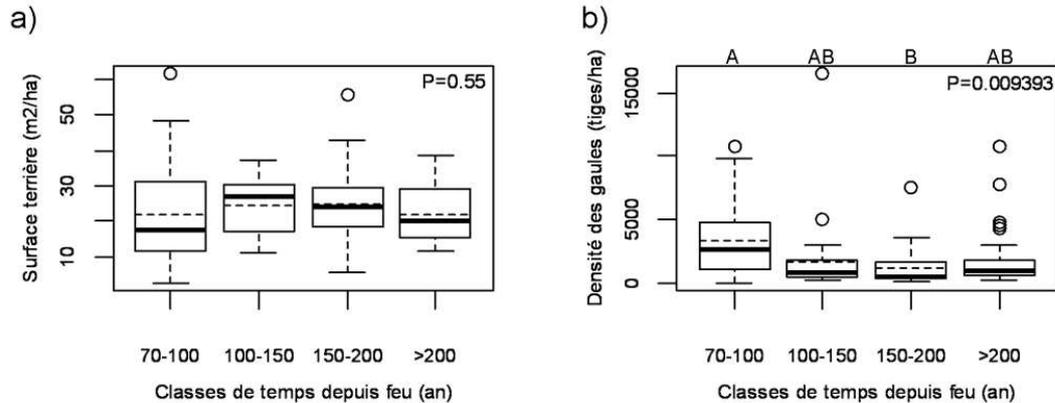


Figure 2.4 Diagrammes à moustaches illustrant la distribution **a)** de la surface terrière (m²/ha) des arbres et **b)** de la densité (nombre de tiges /ha) des gaules par classes de temps depuis feu. Les lignes pleines correspondent aux médianes, les extrémités des boîtes aux 1^{er} et 3^e quartiles et les moustaches aux limites de la distribution. Les valeurs situées à une distance de la médiane supérieure à 1,5 fois la distance entre le 1^{er} et le 3^e quartile sont illustrées par un point. Les moyennes sont représentées par les lignes pointillées et le score de l'analyse de variance par la valeur de P (différence significative si $P \leq 0,05$). Des lettres différentes indiquent la localisation des différences significatives selon un test de Tukey.

2.5a) avec une moyenne d'occupation de 85% de la surface terrière de l'ensemble des sites échantillonnés. Selon un test de Kruskal-Wallis, elle est toutefois moins représentée dans les forêts de 70 à 100 ans (70%) que dans les forêts de 100 à 150 ans (92%) et les forêts de 150 à 200 ans (88%) ($P=0,00086$).

Pour ce qui est du pin gris (figure 2.5b), sa représentation se limite presque exclusivement aux forêts de moins de 100 ans où il représente en moyenne 18% de la surface terrière. Il est toutefois absent de plus de la moitié des jeunes forêts échantillonnées. Il est statistiquement plus abondant dans les forêts de 70 à 100 ans après feu que dans les autres stades de la succession ($P=9,48 \cdot 10^{-11}$).

Ensuite, le sapin baumier (figure 2.5c) a été rencontré à tous les stades de la succession. Sa représentation moyenne dans le couvert forestier est croissante avec le temps depuis feu ($P=0,00029$). Il représente en moyenne 3% de la surface terrière des forêts de moins de 100 ans et 12% de la surface terrière des forêts de plus de 200 ans. Son occurrence

augmente également avec le temps depuis feu. Il a été rencontré dans 33% des forêts de moins de 100 ans échantillonnées et dans 77% des forêts de plus de 200 ans.

Finalement, les feuillus intolérants ont été rencontrés à tous les stades de la succession, mais leur représentation dans le couvert forestier est marginale (figure 2.5d). Ils sont davantage représentés dans les forêts de 70 à 100 ans que dans les autres groupes ($P=2.90 \times 10^{-8}$).

Nous avons aussi comparé les densités relatives de la régénération préétablie pour l'épinette noire et le sapin baumier, à chaque stade de la succession. La régénération en pin gris et en feuillus intolérants était trop peu abondante pour permettre de telles comparaisons. La représentation de l'épinette noire (figure 2.5e) ne diffère pas d'un stade de succession à l'autre, avec une moyenne générale de 74% ($P=0,26$). Par ailleurs, dans les forêts de 100 à 150 ans, la proportion de la régénération avancée en épinette noire est plus concentrée autour de la moyenne, étant présente dans tous les peuplements échantillonnés (sauf un). En ce qui concerne la proportion moyenne de la régénération avancée en sapin baumier (figure 2.5f), elle est croissante avec le temps depuis feu, passant de 6% dans les forêts de moins de 100 ans à 24% dans les forêts de plus de 200 ans ($P=0,028$).

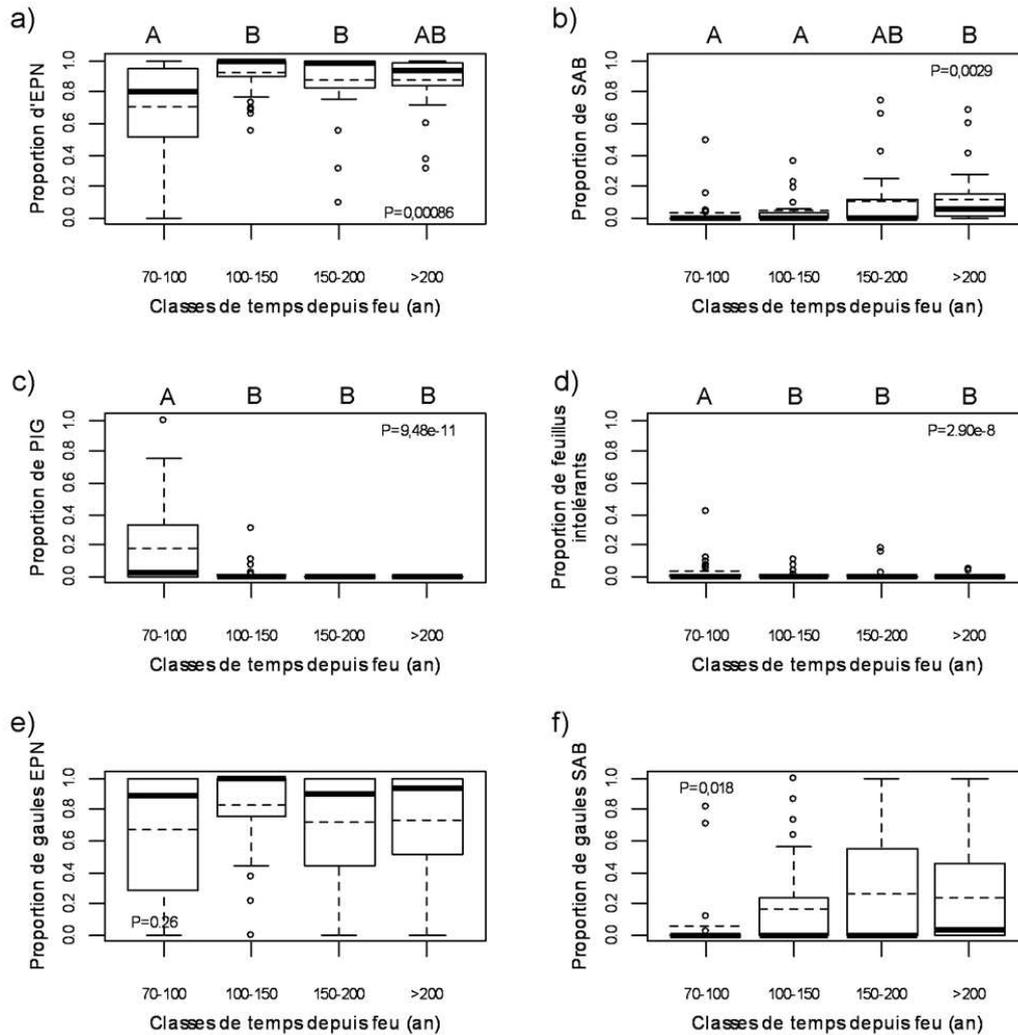


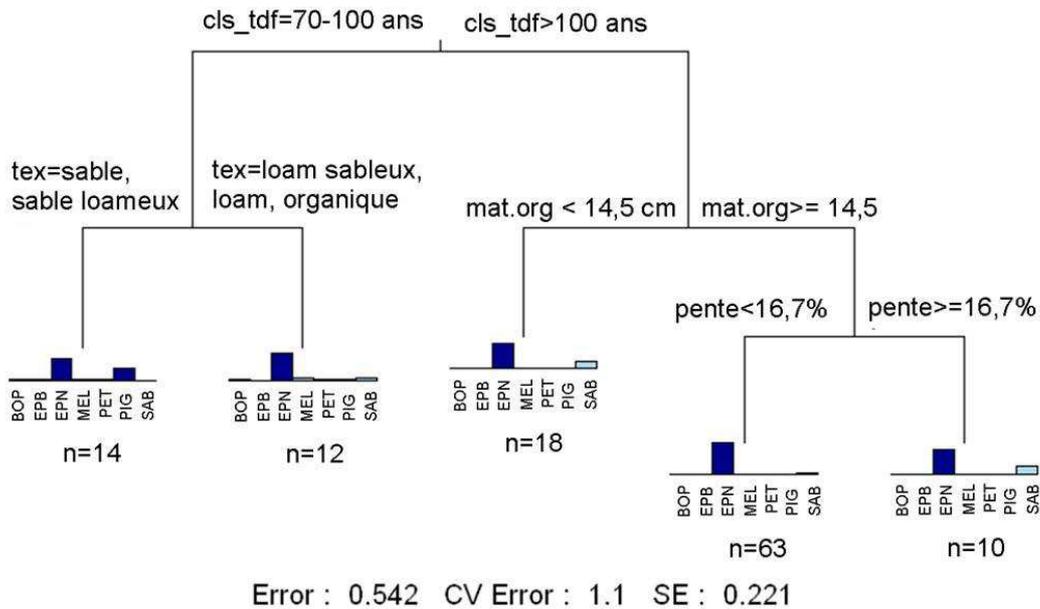
Figure 2.5 Diagrammes à moustaches de la proportion de l'abondance relative (proportion de la surface terrière des arbres de DHP>9cm) a) de l'épinette noire, b) du sapin baumier, c) du pin gris, d) des feuillus intolérants (bouleau à papier et peuplier faux-tremble) et de la densité relative de la régénération avancée (proportion du nombre de gaules, DHP entre 1 et 9 cm) e) de l'épinette noire et f) du sapin baumier. Les moyennes sont représentées par les lignes pointillées et le score au test de Kruskal-Wallis par la valeur de P (significatif si $P \leq 0,01$). Des lettres différentes indiquent la localisation des différences significatives selon un test de Tukey. EPN=épinette noire;SAB=sapin baumier;PIG=pin gris.

2.5.3.2 Composition du couvert forestier, temps depuis feu et environnement local

L'ARM qui inclut à la fois le stade de la succession et l'environnement local explique 55,8 % de la variance de la composition du couvert forestier (figure 2.6). La première division (12,2% de la variance) sépare les forêts de plus et de moins de 100 ans. À droite, la seconde division est définie par l'épaisseur de la couche de matière organique, le seuil étant établi à 14,5 cm. Pour les sites où la couche organique est épaisse, la composition de la canopée varie selon la pente, nulle et faible (0 à 16,7 %) ou modérée à forte (>16,7%). La division suivante, selon l'orientation longitudinale de la pente, a été retirée du graphique car l'effectif des groupes devenait trop réduit (n=3 et n=7). En somme, la partie droite de l'arbre (forêts de plus de 100 ans) explique 25,4 % de la variance. Finalement, à gauche de l'arbre, la dernière division distingue les jeunes forêts selon la texture de l'horizon B du sol minéral, grossière ou moyenne/organique et explique 8,2% de la variance.

Les seuils et les classifications définis par l'ARM de la figure 2.6 ont permis de définir des séries évolutives en fonction de l'environnement local. Les jeunes forêts (tdf de 70 à 150 ans) ont été classés en 2 séries évolutives selon la texture de l'horizon B du sol minéral (tableau 2.7). Les forêts matures (tdf de 100 à 150 ans) ont été intégrées à cette classification parce que les observations terrain et les analyses de la structure d'âge indiquent que la transition dans la canopée ne s'effectue généralement pas avant 150 ans après feu.

Les jeunes forêts sur un horizon B de texture grossière (sable ou sable loameux) sont caractérisées par la présence du pin gris (figure 2.7). Celui-ci a été rencontré dans 86 % des jeunes forêts échantillonnées sur texture grossière et y compose en moyenne 33% de la surface terrière, le reste étant occupé par l'épinette noire. La strate des gaules (régénération avancée) y est principalement composée d'épinettes noires (en moyenne 61% de la surface terrière) et de pin gris (en moyenne 23%).



BOP=bouleau à papier, EPB=épinette blanche, EPN=épinette noire, MEL=mélèze laricin, PET=peuplier, PIG=pin gris, SAB=sapin baumier, cls_tdf=classe de temps depuis feu, tex=classe texturale du sol minéral, mat.org=épaisseur de la couche de matière organique au sol.

Figure 2.6 Arbre de régression multivarié qui classe l'abondance relative des espèces d'arbres (proportion de la surface terrière) en réponse aux stades de succession et aux variables environnementales locales (Tableau 2.2). L'erreur relative (Error) correspond à la partie de la variance de la composition qui n'est pas expliquée par l'arbre. L'erreur associée à la validation croisée (CV Error) confirme la valeur prédictive de l'arbre lorsque inférieure à 1.

Le stade de la succession suivant (tdf de 100 à 150 ans), toujours sur texture grossière, est dominé par l'épinette noire. Présente dans les 24 peuplements échantillonnés, elle y contribue en moyenne à 93% de la surface terrière. Quant au pin gris, il est présent dans 21% des peuplements et il ne représente en moyenne que 2% de la surface terrière. Par ailleurs, le sapin baumier, bien que peu représenté en termes d'abondance (3%), a été rencontré dans 50% des sites échantillonnés. Pour ce qui est de la régénération avancée, elle est dominée par

l'épinette noire (moyenne de 85%), accompagnée du sapin baumier (moyenne de 14%). Aussi, l'isolation des cinq peuplements de 100 à 150 ans où le pin gris est présent indique que la régénération avancée y est exclusivement composée d'épinette noire.

Sur texture moyenne ou sur dépôt organique, dans les forêts de 70 à 100 ans après feu, l'épinette noire est largement dominante, occupant en moyenne 81% de la surface terrière et est présente dans tous les sites échantillonnés. Elle est accompagnée du sapin baumier dans 50% des peuplements échantillonnés, du bouleau papier dans 17% et plus marginalement du mélèze laricin dans 8 % des cas. Les mêmes espèces ont été retrouvées dans la régénération avancée. Les forêts de 100 à 150 ans après feu sur texture moyenne ou sur dépôt organique présentent un patron similaire aux jeunes forêts, mais l'effectif limité à six peuplements rend les phénomènes observés moins généralisables.

Tableau 2.7 Abondance relative moyenne (proportion de la surface terrière) et fréquence d'occurrence (présence) des espèces d'arbres et densité relative de la régénération préétablie de chaque espèce (proportion du nombre de gaules) dans les peuplements de 1^{ère} cohorte groupés selon le stade de succession et la texture de l'horizon B du sol minéral, grossière ou moyenne. Les forêts de 100 à 150 ans après feu où le pin gris est présent ont été isolées pour former une 3^e classe *PIG*. La dominance d'une espèce (abondance relative > 0,5) est identifiée par la trame de fond rose, la codominance (abondance relative entre 0,1 et 0,5) par la trame gris foncé et la présence (abondance relative entre 0,05 et 0,1) par la trame gris pâle.

	<i>Texture HB</i>	75-100 ans		100-150 ans		<i>*PIG*</i>
		<i>grossière</i>	<i>moyenne</i>	<i>grossière</i>	<i>moyenne</i>	
Arbres	BOP	0,01 (0,07)	0,04 (0,17)	0,00 (0,08)	0,02 (0,33)	0,00 (0,00)
	EPB	0,01 (0,14)	0,00 (0,17)	0,01 (0,04)	0,01 (0,17)	0,00 (0,00)
	EPN	0,62 (0,93)	0,81 (1,00)	0,93 (1,00)	0,88 (1,00)	0,89 (1,00)
	MEL	0,03 (0,07)	0,06 (0,08)	0,00 (0,08)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
	PET	0,01 (0,07)	0,01 (0,25)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
	SAB	0,00 (0,07)	0,07 (0,50)	0,03 (0,50)	0,09 (0,33)	0,00 (0,00)
	PIG	0,33 (0,86)	0,01 (0,17)	0,02 (0,21)	0,00 (0,00)	0,11 (1,00)
	Régénération préétablie	Arbustes	0,07 (0,21)	0,00 (0,08)	0,00 (0,13)	0,01 (0,17)
BOP		0,00 (0,00)	0,07 (0,17)	0,00 (0,00)	0,02 (0,17)	0,00 (0,00)
EPB		0,01 (0,07)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	1,00 (1,00)
EPN		0,61 (0,86)	0,72 (1,00)	0,85 (0,96)	0,72 (0,83)	0,00 (0,00)
MEL		0,00 (0,00)	0,07 (0,08)	0,00 (0,04)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
SAB		0,00 (0,00)	0,13 (0,33)	0,14 (0,38)	0,25 (0,33)	0,00 (0,00)
PIG		0,23 (0,43)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
n		14	12	24	6	5

BOP=bouleau à papier; EPB= épinette blanche; EPN= épinette noire; MEL=mélèze laricin; SAB=sapin baumier; PIG=pin gris

Tableau 2.8 Abondance relative moyenne (proportion de la surface terrière) et fréquence d'occurrence (présence) des espèces d'arbres et densité relative de la régénération préétablie de chaque espèce (proportion du nombre de gaules) dans les peuplements plus de 100 ans après feu groupés selon le stade de succession et les conditions environnementales *défavorables* (épaisseur de la couche de matière organique $\geq 14,5$ cm et inclinaison de la pente $> 16,7$ cm) ou *favorables* (épaisseur de la couche de matière organique $< 15,5$ cm ou inclinaison de la pente $\geq 16,7\%$) au sapin baumier. La dominance d'une espèce (abondance relative $> 0,5$) est identifiée par la trame de fond rose, la codominance (abondance relative entre 0,1 et 0,5) par la trame gris foncé et la présence (abondance relative entre 0,05 et 0,1) par la trame gris pâle.

<i>mo</i> <i>Pente</i>	100-150 ans		150-200 ans		200 ans et +		
	<i>mo+ et</i> <i>pente-</i>	<i>mo- et</i> <i>pente+</i>	<i>mo+ et</i> <i>pente-</i>	<i>mo- et</i> <i>pente+</i>	<i>mo+ et</i> <i>pente-</i>	<i>mo- et</i> <i>pente+</i>	
Arbres	BOP	0,00 (0,00)	0,02 (0,31)	0,00 (0,05)	0,04 (0,50)	0,00 (0,00)	0,01 (0,22)
	EPB	0,00 (0,00)	0,02 (0,15)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
	EPN	0,99 (1,00)	0,83 (1,00)	0,95 (1,00)	0,69 (1,00)	0,94 (1,00)	0,66 (1,00)
	MEL	0,00 (0,00)	0,01 (0,15)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,04)	0,00 (0,00)
	PET	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
	SAB	0,01 (0,24)	0,09 (0,77)	0,05 (0,48)	0,26 (0,50)	0,06 (0,69)	0,33 (1,00)
	PIG	0,00 (0,18)	0,03 (0,15)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
	Rég. préétablie	Arbustes	0,01 (0,18)	0,00 (0,08)	0,01 (0,33)	0,07 (0,38)	0,00 (0,12)
BOP		0,00 (0,00)	0,01 (0,08)	0,00 (0,05)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,01 (0,11)
EPB		0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
EPN		0,98 (1,00)	0,63 (0,86)	0,76 (0,95)	0,58 (1,00)	0,89 (1,00)	0,26 (0,78)
MEL		0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
SAB		0,01 (0,12)	0,36 (0,69)	0,22 (0,43)	0,34 (0,38)	0,10 (0,46)	0,62 (0,89)
PIG		0,00 (0,00)	0,00 (0,92)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)
n		17	13	21	8	26	9

BOP=bouleau à papier; EPB= épinette blanche; EPN= épinette noire; MEL=mélèze laricin; SAB=sapin baumier; PIG=pin gris

Pour les forêts de plus de 100 ans, les seuils et les classifications définis par l'ARM reflètent l'association de facteurs environnementaux avec l'abondance relative du sapin baumier (figure 2.6). Nous avons ainsi formé deux groupes selon les conditions environnementales qui étaient propices ou non à l'abondance du sapin baumier. Un premier groupe, défavorable, est défini par une couche de matière organique supérieure ou égale à 14,5 cm et par une inclinaison de la pente inférieure à 16,7%. Un second groupe, favorable, est défini à l'inverse du premier par une couche de matière organique inférieure à 14,5 cm et une pente dont l'inclinaison est supérieure ou égale à 16,7 %. Les deux groupes ont en commun une abondance relative moyenne (proportion de la surface terrière) du sapin baumier croissante significative avec le temps depuis feu (figure 2.7 b et c). Ils se distinguent toutefois lorsqu'on compare les abondances relatives pour les forêts de 150 ans et plus.

Dans le groupe défavorable au sapin, la représentation moyenne de l'épinette noire dans la surface terrière est supérieure à 95% dans tous les stades de la succession (tableau 2.8). Bien que peu abondant, le sapin baumier est tout de même présent dans 25 % des forêts de 100 à 150 ans, dans 48% des forêts de 150 à 200 ans et dans 69% des forêts de 200 ans et plus. Pour ce qui est de la composition de la régénération avancée, un patron similaire est observé, avec une dominance de l'épinette noire et l'absence de croissance de la proportion de sapin baumier (figure 2.7b). Par ailleurs, nous soulignons que dans les forêts de plus de 200 ans, malgré une occurrence du sapin baumier dans 69% des peuplements échantillonnés, sa présence dans la régénération avancée se limite à 43% de ces mêmes sites.

Le groupe favorable au sapin est caractérisé par une codominance de l'épinette noire et du sapin baumier qui s'installe graduellement en l'absence de feu (figure 2.7a). Son abondance relative moyenne passe de 9% dans les forêts de 100 à 150 ans à 33% dans les forêts de plus de 200 ans, où il a été rencontré dans tous les sites échantillonnés (tableau 2.8). Aussi, dans ce même groupe, le bouleau à papier a été rencontré à tous les stades de la succession. Malgré une faible abondance relative moyenne (entre 1 et 4 %), il était présent dans 30,8% des forêts de 100 à 150 ans, dans 50% des forêts de 150 à 200 ans et dans 22% des forêts de plus de 200 ans.

Dans le groupe favorable au sapin baumier, la régénération avancée en sapin baumier occupe une proportion importante à tous les stades de la succession (figure 2.7c). Présente dans tous les peuplements de plus de 200 ans, sa proportion moyenne (en moyenne 66% des tiges) surpasse celle de l'épinette noire.

2.5.3.3 Composition du couvert forestier, temps depuis feu et environnement local et spatial

À l'ARM décrit précédemment ont été ajoutées les variables qui agissent sur la végétation à des échelles spatiales plus grandes que celle du peuplement: la latitude, la longitude, l'altitude et le risque de feu calculé à partir du modèle de survie A (tableaux 2.1 et 2.5a). Ce nouvel arbre de classification (figure 2.8) explique 44,7% de la variance de la composition du couvert forestier. Comme dans l'arbre précédent, le premier embranchement sépare les jeunes forêts (temps depuis feu < 100 ans) des autres classes de temps depuis feu et explique 12,18 % de la variance. Le second embranchement, à gauche, divise les jeunes forêts selon leur altitude, le seuil étant établi à 379,5 m (15,62 % de la variance expliquée). Le troisième embranchement, à droite, divise les forêts de plus de 100 ans selon l'altitude. Le seuil est cette fois établi à 645 m. La division suivante sépare les jeunes forêts en basse altitude selon l'épaisseur de la couche de matière organique inférieure ou supérieure ou égale à 14,5 cm. Ces deux derniers embranchements expliquent ensemble 16,9% de la variance de la composition du couvert forestier.

Les associations entre les variables successioneuses, environnementales et spatiales et avec la végétation sont présentées sous la forme d'une ordination issue des résultats d'une analyse de redondance (RDA) (figure 2.9). Le premier axe (RDA1) exprime 20,47% de la variance. Il est fortement associé à l'abondance relative de l'épinette noire et négativement associé à l'abondance relative du pin gris et du sapin baumier. Le second (RDA2), qui exprime 12,40% de la variance, départage les sites selon leur abondance relative de sapin baumier (association positive) ou de pin gris (association négative).

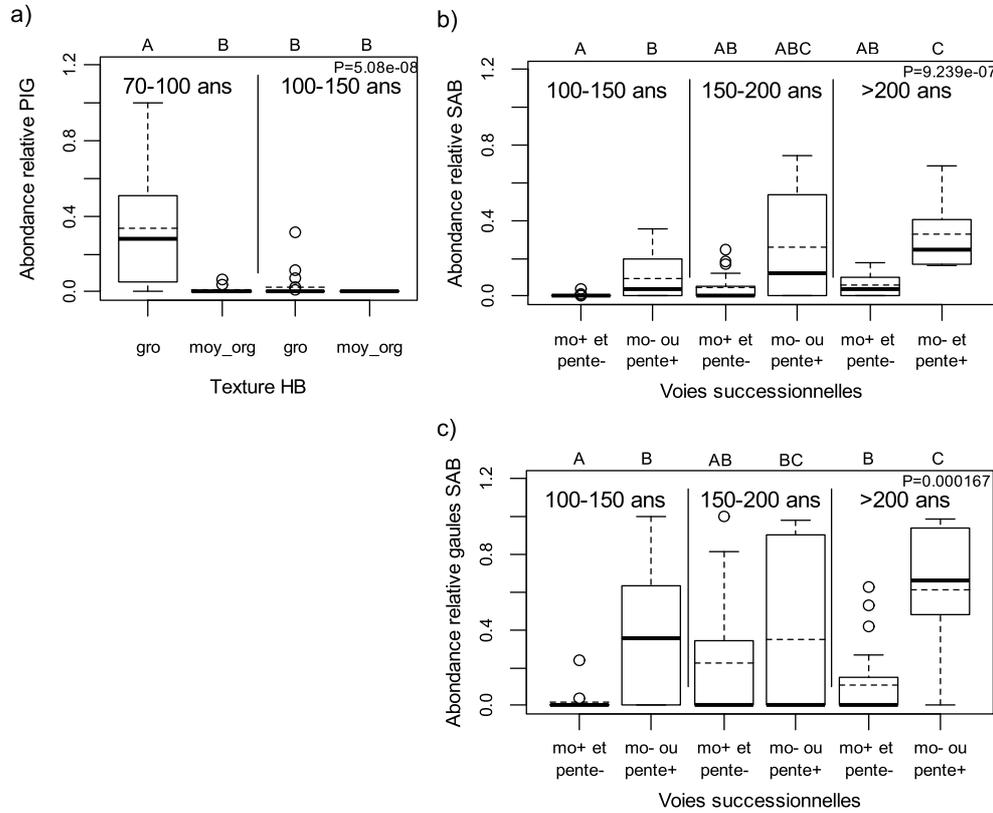
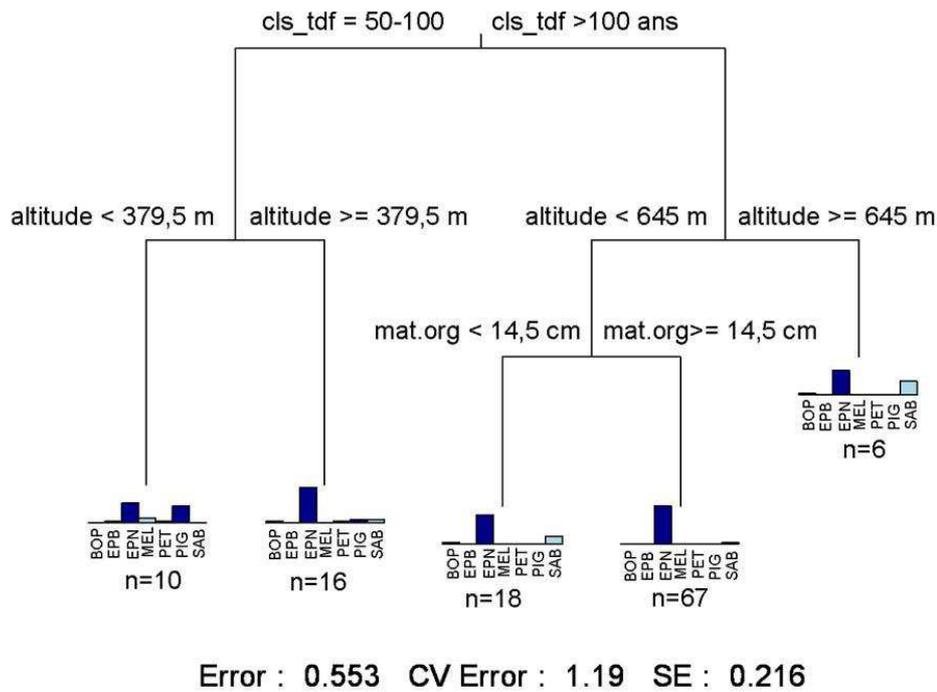


Figure 2.7 Diagrammes à moustaches de la distribution de la proportion de l'abondance relative des espèces compagnes de l'épinette noire selon le stade de succession et la série évolutive. La figure **a)** présente la proportion de la surface terrière occupée par le pin gris (PIG) dans les forêts de moins de 150 ans en fonction de la texture de l'horizon B du sol minéral, grossière (gro), ou moyenne ou organique (moy_org). La figure **b)** présente la proportion de la surface terrière occupée par le sapin baumier (SAB) dans les forêts de 100 ans et plus en fonction d'une association entre l'épaisseur de la couche de matière organique et l'inclinaison de la pente, *défavorable* (matière organique $\geq 4,5$ cm et pente $< 16,7\%$), ou *favorable* (matière organique $< 14,5$ cm et pente $\geq 16,7\%$) au sapin baumier. La figure **c)** présente la proportion de la régénération avancée (tiges de DHP entre 1cm et 9cm) de sapin baumier selon la même classification. Les moyennes sont représentées par les lignes pointillées et le score au test de Kruskal-Wallis par la valeur de P (significatif si $P \leq 0,01$). Des lettres différentes indiquent la localisation des différences significatives selon un test de Tukey.

Les altitudes moyennes (entre 379,5 m et 645 m), les couches de matière organique épaisses (>14,5 cm) et, dans une moindre mesure, les jeunes forêts (tdf de 100 à 150 ans) sont associés de façon positive au premier axe et à l'épinette noire. Les couches de matière organique minces (< 14,5 cm) sont, à l'inverse, associées au pin gris et au sapin baumier. Les tills, les vieilles forêts (tdf > 200 ans) et les forêts surmatures (tdf de 150 à 200 ans) sont associés positivement à l'axe 2 et à l'abondance relative du sapin baumier. Il en est de même pour les hautes altitudes (> 645 m) et les pentes fortes, qui sont aussi négativement associées à l'axe 1. Les jeunes forêts (tdf de 70 à 100 ans) et les basses altitudes (379,5 m) sont fortement corrélées entre elles et associées au pin gris. Les dépôts de surface secs et, dans une moindre mesure, les pentes faibles (3 à 15%) et les textures grossières sont également associés négativement à l'axe 2. Pour sa part, le risque de feu n'a pas montré d'association forte avec ni l'un, ni l'autre des deux axes. Les risques de feux élevés (valeurs prédites positives) sont tout de même corrélés avec les sols de texture grossière et se retrouvent dans l'orientation du pin gris. Les risques de feu moindres (valeurs prédites négatives) sont davantage associés aux sols de texture moyenne à organique et se retrouvent à mi-chemin entre le sapin baumier et l'épinette noire.

Vu l'influence de l'altitude qui s'est révélée autant dans l'ARM que dans l'ordination, nous avons illustré sa distribution en fonction des classes de la succession et des groupes environnementaux décrits dans la section précédente (figure 2.10). L'altitude moyenne des jeunes forêts (tdf de 70 à 100 ans) sur texture grossière (383 m) s'est avérée significativement plus faible que celle des forêts surmatures et vieilles (tdf >150 ans) *défavorables* au sapin baumier (539 m) ($P=0,00024$). La distribution des altitudes dans les forêts de 70 à 100 ans après feu et dans les forêts de 200 ans et plus est concentrée autour de la moyenne alors que celle des forêts de 100 à 200 ans après feu est plus étalée.



BOP=bouleau à papier, EPB=épinette blanche, EPN=épinette noire, MEL=mélèze laricin,
 PET=peuplier, PIG=pin gris, SAB=sapin baumier, cls_tdf=classe de temps depuis feu,
 mat.org.=épaisseur de la couche de matière organique au sol.

Figure 2.8 Arbre de régression multivarié qui classe l'abondance relative des espèces d'arbres en réponse au stade de la succession, aux variables environnementales locales (tableau 2.2) et aux variables spatiales (tableau 2.3). L'erreur relative (Error) correspond à la partie de la variance de la composition qui n'est pas expliquée par l'arbre. L'erreur croisée (CV Error) confirme la valeur prédictive de l'arbre lorsque inférieur à 1.

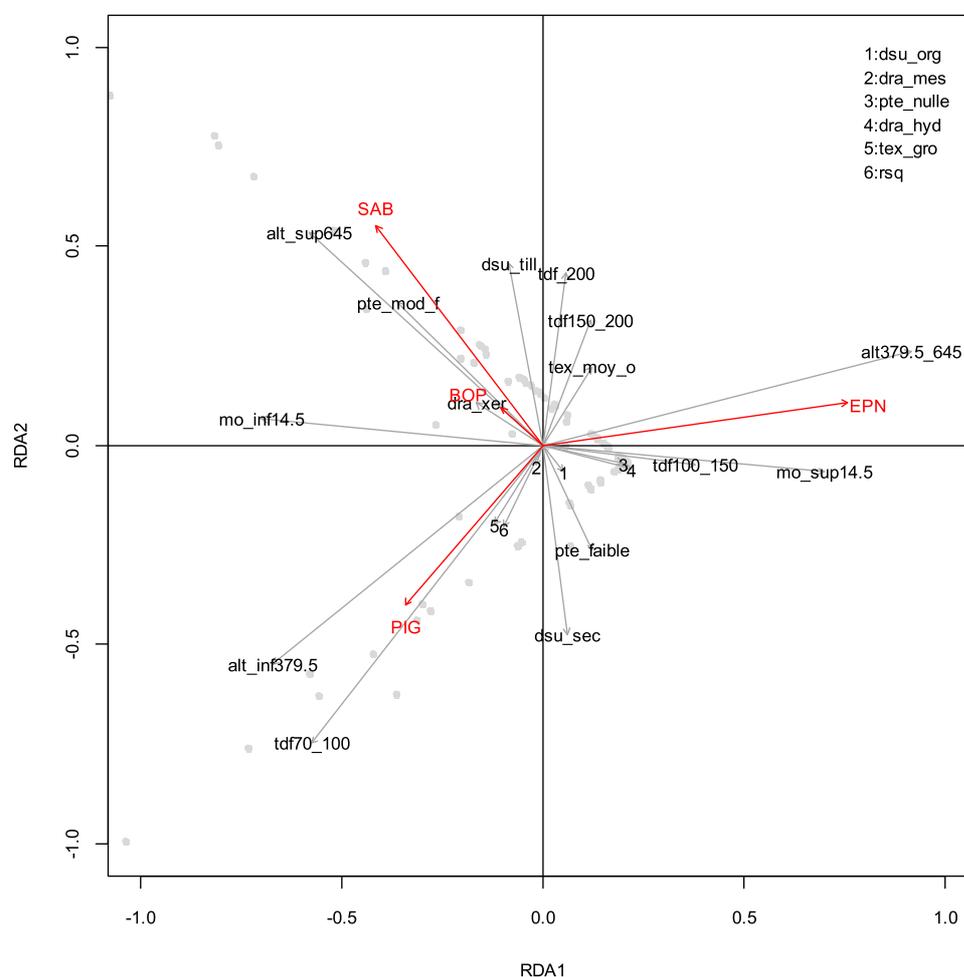


Figure 2.9 Ordination construite à partir des deux premiers axes d'une analyse canonique de redondance (RDA) qui inclut les abondances relatives (proportion de la surface terrière) de chaque espèce d'arbres (DHP ≥ 9 cm) et les variables environnementales locales et spatiales qui se sont révélées importantes dans les analyses de survie ou la chronoséquence. Les peuplements échantillonnés sont représentés en gris, les espèces en rouge et les variables environnementales en noir.

Temps depuis feu: 70 à 100 ans (tdf70_100); 100-150 ans (tdf100_150); 150-200 ans (tdf_200). **Dépôt de surface:** secs (dsu_sec); tills (dsu_till); **organiques** (dsu_org). **Drainage:** xérique (dra_xer); mésique (dra_mes), hydrique (dra_hyd). **Texture de l'horizon B** du sol minéral: grossière (tex_gro); moyenne ou organique (tex_moy_o). **Pente:** 0-3% (pte_nulle); 3-15% (pte_faible); >15% (pte_mod_f). Épaisseur de la couche de **matière organique:** <14,5 cm (mo_inf14.5); $\geq 14,5$ cm (mo_sup14.5). **Altitude:** <379,5 m (alt_inf379.5); 379,5 m - 645 m (alt_379.5_645); >645 m (alt_sup645). **Risque de feu:** rsq.

2.5.4 Distribution spatiale des variables environnementales d'intérêt et des patrons de végétation

Un risque de feu a été attribué à chaque peuplement de la carte écoforestière à partir des prédicteurs linéaires du modèle de survie A (tableau 2.5). Ces risques relatifs indiquent un risque de feu supérieur à la moyenne lorsque positif et inférieur à la moyenne lorsque négatif. La plus grande partie du territoire (65%) est associée à un risque de feu inférieur à la moyenne (tills mésiques et hydriques, dépôts organiques) et à un cycle de feu de 299 ans. Le reste du territoire (35%) est associé à risque de feu supérieur à la moyenne (dépôts secs et tills xériques) et à un cycle de feu de 115 ans (tableau 2.6). Ces forêts sont concentrées aux abords des rivières qui traversent le territoire sur un axe nord-sud, patron aussi retrouvé dans la configuration des grands feux (figure 2.10a). La topographie de la région s'organise elle aussi autour de ces rivières. La rivière Mistassibi (à l'ouest du territoire) est encastrée dans une vallée profonde et large, associée à de basses altitudes (figure 2.10b). En opposition, la rivière Mistassibi nord-est (à l'est du territoire) est encastrée dans une vallée étroite qui traverse les plus hauts sommets de l'aire d'étude. En somme, les altitudes inférieures à 380 m représentent 8,8% du paysage, les altitudes entre 380 m et 645 m 86,9 % et les altitudes supérieures à 645 m 4,3 %. Pour ce qui est de la distribution spatiale de l'inclinaison de la pente, les pentes d'inclinaison modérée à forte (> 15%) représentent 23% de l'aire d'étude et sont concentrées dans les deux tiers sud du territoire, le relief de la portion nord étant plus plat (figure 2.11c).

La répartition spatiale des deux patrons d'assemblage décrits pour les forêts de la première cohorte, *c-à-d* (1) la codominance de l'épinette noire et du pin gris et (2) la dominance de l'épinette noire, ici définie par l'absence de pin gris, est illustrée à la figure 2.11a. Le pin gris est essentiellement limité aux forêts de première cohorte situées dans la vallée de la rivière Mistassibi (à l'ouest). Les peuplements de 1^{ère} génération où le pin gris est absent et où l'épinette noire est largement dominante sont plus épars bien que plus fréquents dans les parties sud-est et nord-ouest du territoire. Les peuplements de première cohorte où les feuillus intolérants, aussi illustrés sur la carte, sont concentrés essentiellement dans un polygone de feu, au sud-ouest de la région d'étude.

La distribution spatiale de l'abondance du sapin baumier dans les forêts de plus de 150 ans après feu (figure 2.11b) indique que les plus grandes proportions de sapin baumier se retrouvent sur les hauts sommets du centre-est de la région d'étude. Il est moins représenté dans sa partie sud et très marginalement dans le nord du territoire.

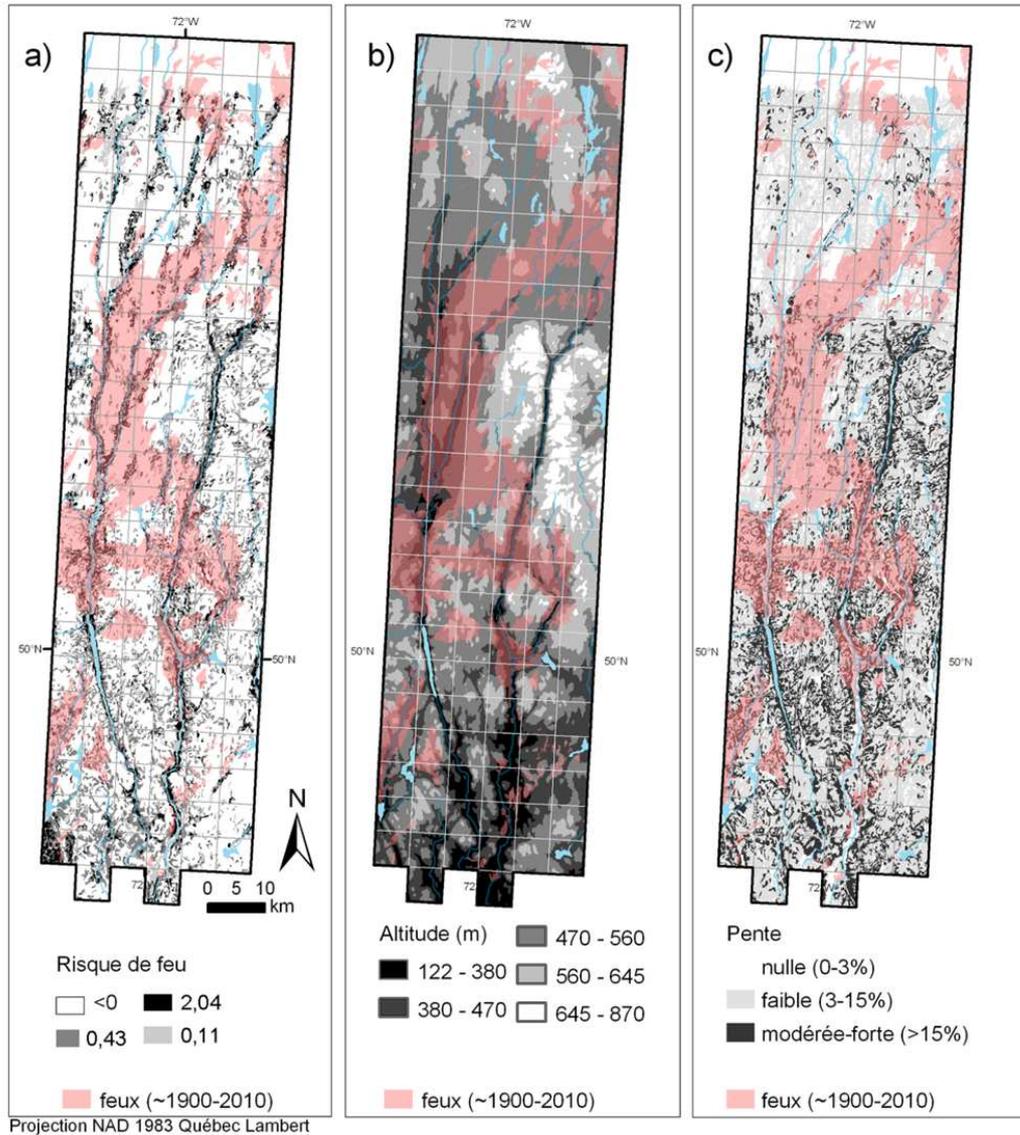


Figure 2.10 Représentation spatiale des variables environnementales déterminantes pour la dynamique forestière et carte des feux récents (~1900-2010). La carte **a)** présente les valeurs prédites du risque de feu relatif selon le modèle de Cox (A) (tableau 2.5) pour chaque peuplement de la carte écoforestière. Les risques de feu positifs (supérieurs à la moyenne de 0), sont illustrés en gris et en noir et correspondent aux dépôts secs et aux tills xériques. La carte **b)** présente le relief avec les valeurs d'altitudes du modèle numérique d'élévation Canada 3D. La carte **c)** présente les classes d'inclinaison de la pente pour chaque peuplement de la carte écoforestière.

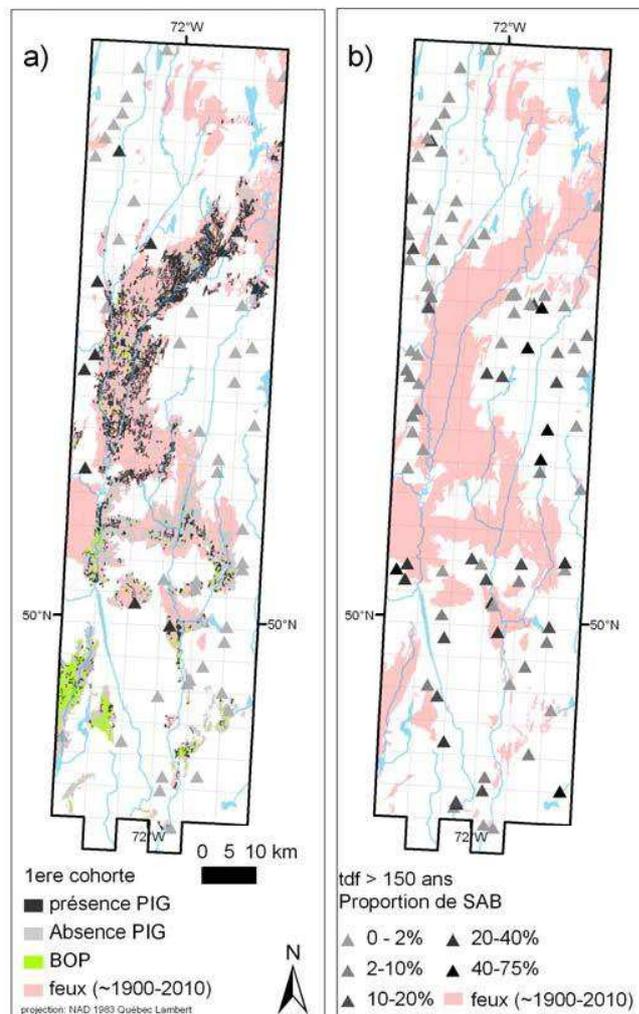


Figure 2.11 Représentation spatiale des séries évolutives et des feux récents (~1900-2010). La carte **a**) présente la présence/absence de pin gris PIG et de bouleau à papier (BOP) dans les forêts de première cohorte. Les forêts de moins de 100 ans ont été identifiées grâce à la carte des feux récents et au code d'âge fourni par la carte écoforestière (photointerprétation). Les données de présence/absence de pin gris dans les espèces (co)dominantes des peuplements proviennent aussi de la carte écoforestière. Les triangles à l'extérieur des polygones de feu représentent des peuplements visités sur le terrain où les arbres de la cohorte post-feu ont été échantillonnés et où le pin gris était présent. La carte **b**) présente un gradient d'abondance relative (proportion de la surface terrière) du sapin baumier (SAB) parmi les placettes échantillonnées pour les ARM qui ont un temps depuis feu supérieur à 150 ans.

2.6 Discussion

Nos résultats ont permis d'identifier des facteurs locaux et spatiaux qui sont déterminants pour la fréquence des feux. Nous avons aussi été en mesure d'identifier des patrons de succession qui sont définis selon l'environnement local. Dans la prochaine section, en plus de discuter de la signification et du contexte de ces résultats, nous aborderons la question de l'interaction entre le régime des feux, la succession forestière et l'environnement local pour comprendre la dynamique forestière du paysage étudié (figure 2.13).

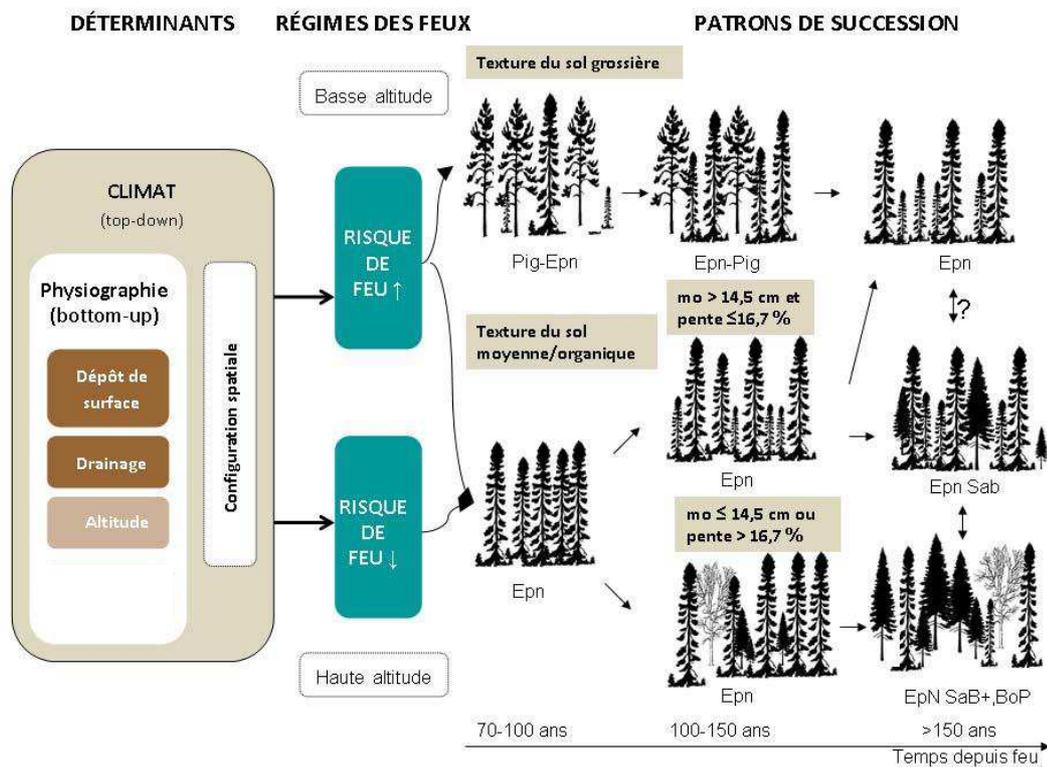


Figure 2.12 Modèle intégratif du régime des feux et de ses déterminants, des patrons de succession et des variables environnementales qui y sont associés. EpN= épinette noire; PiG= pin gris, SaB= sapin baumier, BoP = bouleau à papier; mo = épaisseur de la couche de matière organique.

2.6.1 Régime des feux

Les analyses de survie ont confirmé qu'il y avait, dans notre région d'étude, une variabilité spatiale de la fréquence des feux associée aux variables environnementales locales et du paysage. La sélection de modèle s'est avérée efficace pour identifier un modèle meilleur que tous les autres (modèle A) et différent du modèle nul (uniformité du risque de feu). Il associe le risque de feu à une combinaison du type de dépôt de surface et de la classe de drainage. La classe d'altitude s'est également démarquée du modèle nul sans toutefois surpasser le dépôt-drainage. Cela signifie que son influence, comparée à celle du dépôt-drainage, est moindre ou redondante. L'orientation de la pente ne s'est pour sa part pas révélée être une variable d'intérêt, étant surpassée par le modèle nul.

Les coefficients du modèle A (dépôt-drainage) nous ont permis de classer les sites échantillonnés en deux groupes selon leur risque de feu, faible ou élevé. Le premier groupe rassemble les tills mésiques et hydriques ainsi que les dépôts organiques. Il est associé à un cycle de feu de 299 ans (IC de 185 ans à 369 ans). Ce type de peuplements est majoritaire sur le territoire, représentant 65% de sa superficie. Le second groupe, moins fréquent (35% du territoire), comprend les dépôts secs et les tills xériques. Il est associé à un cycle de feu de 115 ans (IC de 65 ans à 175 ans). L'intervalle de confiance associé au cycle de feu du second groupe (risque de feu élevé) ne chevauche pas l'intervalle de confiance associé au cycle de feu du premier groupe (risque de feu faible), et chevauche à peine celui calculé pour l'ensemble du territoire (175-290 ans). Nous concluons ainsi qu'un régime de feu distinct a cours dans les peuplements où les conditions édaphiques sont propices à un assèchement rapide du sol.

Ces résultats viennent préciser les conclusions de Bélisle *et al* (2011) en ce qui concerne la proportion préindustrielle de vieilles forêts (> 150 ans). Une proportion moyenne de 55 % de vieilles forêts avait été calculée pour l'ensemble du territoire pour la période 1734-2009. Le découpage du paysage en fonction du risque de feu implique toutefois que cette proportion est répartie de façon inégale entre les zones plus ou moins à risque. Selon la même méthodologie (Bélisle *et al* 2011), on estime la proportion de vieilles forêts à 27%

dans les zones associées à un cycle de feu court (115 ans) et à 61% dans les zones associées à un cycle de feu long (299 ans).

Une association entre les dépôts de surface "secs" et un risque de feu accru a été observée à une échelle plus large pour le nord de la forêt boréale de l'est de l'Amérique (Mansuy *et al.*, 2010), ainsi qu'à l'échelle locale à sa limite sud (Drever *et al.*, 2008) et sur la ceinture d'argile (Bergeron *et al.*, 2004). Il en est de même pour les drainages xériques, ou excessifs, qui ont montré une association positive avec le risque de feu dans diverses régions de la forêt boréale (Harden *et al.*, 2001; Hellberg, Niklasson et Granatröm, 2004 ; Syrjanen *et al.*, 1994).

D'autres études n'ont au contraire pas montré de relation directe entre le risque de feu et le dépôt de surface (Lecomte et Bergeron, 2005) ; (Senici *et al.*, 2010) ; (Mansuy *et al.*, 2010) dans certaines régions). Dans ces contextes particuliers, l'effet des facteurs *bottom-up* a pu être surpassé par des facteurs *top-down* trop forts. Le régime de feu y serait essentiellement régulé par un climat qui donne lieu à des épisodes de sécheresse extrêmes. Le sol et le combustible s'en trouvent asséchés et acquiert des conditions propices au feu, peu importe le dépôt de surface et son potentiel de dessiccation (Bessie et Johnson, 1995 ; Mansuy *et al.*, 2010)

Bien que l'altitude contribue au risque de feu dans une moindre mesure que le dépôt de surface et le drainage (tableau 2.4), nous y porterons une attention particulière vu son importance pour la composition du couvert forestier. Une hétérogénéité du risque de feu en fonction de l'altitude a été documenté dans d'autres régions de la forêt boréale comme dans d'autres types de forêts (Beaty et Taylor, 2001 ; de Lafontaine et Payette, 2010 ; Kasichke et Turetsky, 2006 ; Mermoz, Kitzberger et Veblen, 2005). Le risque de feu réduit en altitude est expliqué par une quantité de carburant moins importante, un couvert nival qui persiste plus longtemps au printemps et des précipitations plus importantes (Heyerdahl, Brubaker et Agee, 2001 ; Kasichke, Williams et Barry, 2002). Notre design d'échantillonnage n'a toutefois pas montré une association aussi évidente.

Somme toute, l'approche de sélection de modèles avec l'AIC est encore peu répandue dans les analyses de survie pour estimer le risque de feu. Dans un système complexe où les

variables sont interdépendantes, cette méthode statistique s'est révélée très pertinente. Elle a permis de mettre en évidence l'importance relative des variables les unes par rapport aux autres.

2.6.2 Composition du couvert forestier et séries évolutives

Tel que prédit par nos hypothèses et observé ailleurs en forêt boréale, les cohortes post-feu étaient dominées par des espèces typiques de début de succession: l'épinette noire et le pin gris et dans une moins grande mesure par les feuillus intolérants (Bergeron, 2000 ; Harper *et al.*, 2003 ; Lecomte et Bergeron, 2005). En l'absence prolongée de feu, le sapin baumier, espèce tolérante à l'ombre de fin de succession, s'est installé dans la canopée, sans toutefois remplacer l'épinette noire comme espèce dominante (De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Gauthier *et al.*, 2010).

Une distinction marquée entre la composition de la canopée des forêts de moins et de plus de 100 ans après feu a été révélée tant par les arbres de régression que par l'ordination. Les jeunes forêts (70 à 100 ans après feu), dont la cohorte dominante est issue de la régénération du dernier feu, sont composées d'un lot d'espèces intolérantes ou semi-tolérantes à l'ombre typiques des jeunes forêts de la pessière à mousses de l'est de l'Amérique du Nord (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Foster, 1985 ; Gagnon et Morin, 2001 ; Harper *et al.*, 2003 ; Harper *et al.*, 2002 ; Lecomte et Bergeron, 2005). On y retrouve principalement de l'épinette noire et du pin gris. Plus rarement, le bouleau à papier et de mélèze laricin sont présents, mais demeurent peu abondants.

La transition vers un stade de forêts matures environ 100 ans après le dernier feu se manifeste par la diminution de la représentation du pin gris dans la canopée au profit de l'épinette noire. Un tel point de rupture autour de 100 ans après feu été documenté dans d'autres régions de la pessière à mousses de l'est de l'Amérique du Nord : Côte-Nord (88 ans, Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008), Ceinture d'argile (100 ans, Harper *et al.*, 2002, Gauthier, Leduc et Bergeron, 1996), Bouclier Canadien (100-110, Cogbill, 1985). Il est attribué aux effets combinés de l'espérance de vie des individus dominants de la première cohorte et à la croissance différée des individus tolérants à l'ombre établis en sous-couvert qui

gagnent de l'importance au fur et à mesure des perturbations locales (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Frelich et Reich, 1995 ; Oliver, 1981).

Un autre point de rupture sépare les forêts de plus ou moins 150 ans après feu. Les forêts plus vieilles sont caractérisées par une plus grande représentation du sapin baumier. Les peuplements qui échappent au feu pour une durée qui dépasse l'âge de bris de la cohorte post-feu (environ 150 ans dans le territoire étudié, Nicolas Fauvart, comm. pers.), s'engagent dans une dynamique de trouées (Angelstam et Kuuluvainen, 2004 ; Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; Rossi *et al.*, 2009).

Le sapin baumier, qui croît en sous-couvert peut alors profiter d'ouvertures dans la canopée, devient graduellement une composante importante des forêts en stades de succession avancée (Bergeron, 2000 ; Claveau *et al.*, 2002 ; Morin et Laprise, 1997). La division entre les forêts matures et surmatures explique une faible part de la variance de la composition du couvert forestier. Nous attribuons la faiblesse explicative de cette division au fait que le passage des forêts vers une dynamique de trouées ne dépend pas directement du temps écoulé depuis le dernier feu mais surtout de l'occurrence plus aléatoire des perturbations secondaires (Kneeshaw et Gauthier, 2003)

Dans les forêts de plus de 200 ans, le remplacement de l'épinette noire par le sapin baumier, mieux adapté à la croissance en sous-couvert (De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000 ; Pham *et al.*, 2004), n'a pas été observé. Le gain en importance du sapin baumier avec le temps depuis feu a pu être limité (1) par une épaisseur de la couche de matière organique au sol croissante (Appendice D) et (2) par des régimes de perturbations secondaires qui limitent l'abondance du sapin baumier.

Les perturbations secondaires, en raison de leur nature et de leur sévérité, créent des trouées de superficies et de fréquences variables, autant de facteurs qui agissent sur la composition et la densité des espèces de la cohorte en devenir (Kneeshaw *et al.*, 2011 ; McCarthy, 2001 ; Pham *et al.*, 2004 ; St-Denis, Kneeshaw et Bergeron, 2010). Au cours du dernier siècle, la région d'étude a été affectée par trois épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette *Choristoneura fumiferana* (Clemens) (1974-, 1944-, 1909-) (Morin et Laprise, 1990), qui ont contribué à l'ouverture des vieux peuplements en ciblant principalement le

sapin baumier (Bergeron *et al.*, 1995 ; Blais, 1983 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998 ; Morin, 1994). Par ailleurs, le chablis contribue aussi, à moins large spectre, à l'ouverture de la canopée (Manka, 2010 ; Ulanova, 2000). Il affecte notamment la composition du couvert forestier en ciblant préférentiellement le sapin baumier (Ruel, 2000).

Une variabilité des assemblages de végétation a été observée à l'intérieur des stades successionnels. Les forêts de première cohorte, dont la canopée est composée des individus issus de la régénération du dernier feu, présentent deux types d'assemblages. Un premier groupe est associé aux sols de texture grossière et est caractérisé par une codominance de l'épinette noire et du pin gris. Un second, associé aux sols de texture loameuse ou organique, est plutôt défini par une dominance de l'épinette noire accompagnée marginalement du bouleau à papier, du sapin baumier, du mélèze laricin et de l'épinette blanche.

Des reconstitutions de la structure d'âge des cohortes post-feu ont montré que la différenciation entre les deux types forestiers a lieu au cours des 10 années (parfois moins) suivant un feu, au moment de l'initiation du peuplement (Johnstone *et al.*, 2004 ; Lavoie et Sirois, 1998 ; Yarranton et Yarranton, 1975). La composition de la cohorte post-feu dépend 1) des préférences de chaque espèce pour certains types de milieux, 2) des espèces présentes avant le feu et de leur performance de reproduction respective et 3) de la qualité du lit de germination, déterminée par la sévérité du feu (Cogbill, 1985 ; Dix et Swan, 1971 ; Greene *et al.*, 1999 ; Johnstone et Kasischke, 2005 ; Lecomte *et al.*, 2005). Nous avons analysé la dynamique forestière à l'origine de la différenciation des deux groupes en fonction de ces trois facteurs.

La série du pin gris

Dans les jeunes forêts, le pin gris a été rencontré en peuplements mono spécifiques ou en codominance avec l'épinette noire sur des sols de texture grossière. Dans les forêts matures, la présence de pin gris était moins fréquente. Afin de décrire le devenir des sites qui se sont régénérés en pin gris en l'absence de feu, nous avons isolé les cinq sites où celui-ci était présent. Dans tous les cas, la régénération avancée était exclusivement composée d'épinette noire. Selon toute vraisemblance, ces peuplements, en l'absence de feu, sont voués à devenir des peuplements monospécifiques d'épinettes noires.

L'association entre le pin gris et les sols grossiers et bien drainés, telle que nous l'avons observée, est commune en forêt boréale (Bergeron et Dubuc, 1989 ; Bridge et Johnson, 2000; Chrosciewicz, 1990 ; Desponts et Payette, 1992 ; Dix et Swan, 1971 ; Le Goff et Sirois, 2004; Lecomte et Bergeron, 2005). Notre territoire d'étude est situé dans une région physiographique où les dépôts de surface sont en grande majorité formés de till indifférencié. Ce contexte particulier nous a permis de montrer que le pin gris, en plus de s'installer préférentiellement sur les dépôts d'origine fluvio-glaciaires, se retrouve également sur les tills indifférenciés pour lesquels la proportion de sable est importante.

Adapté à la colonisation des brûlis, le pin gris produit des cônes sérotineux (Gauthier, Bergeron et Simon, 1993; Johnson, 1993; Marie-Victorin, Brouillet et Goulet, 1995), croît rapidement en pleine lumière (Arseneault et Sirois, 2004 ; Claveau *et al.*, 2002 ; Messier *et al.*, 1999) et atteint sa maturité sexuelle vers l'âge de 10 ans. Sa simple présence dans un rayon équivalent à deux fois sa hauteur (Rudolph, Laidly; 1990) est suffisante pour assurer sa dominance dans la cohorte post-feu (Chrosciewicz, 1990 ; Lavoie et Sirois, 1998) dans un contexte de feux sévères qui mettent à nu le sol minéral (Arseneault, 2001 ; Chrosciewicz, 1990 ; St-Pierre, Gagnon et Bellefleur, 1991).

En contrepartie, le recrutement du pin gris est limité à la cohorte post-feu (Bergeron, 2000 ; Desponts et Payette, 1993 ; Gauthier, Gagnon et Bergeron, 1993; Bergeron, 2000; Larsen et Macdonald, 1998). Son établissement et son maintien à l'échelle locale dépendent donc de conditions de feu favorables qui se sont maintenues au cours de l'holocène, *c-à-d* une succession d'intervalles de feu relativement courts et inférieurs à 150 ans selon Le Goff et Sirois, 2004.

Les adaptations du pin gris à un régime des feux fréquents et sévères nous avaient mené à poser l'hypothèse que le pin gris serait confiné à des sites associés à un cycle de feu local court (Desponts et Payette, 1993). Or, l'arbre de régression qui inclut les variables à l'échelle spatiale (figure 2.8) et l'ordination (figure 2.9) ont davantage associé la présence de pin gris aux basses altitudes qu'au risque de feu. L'ordination a par ailleurs montré une corrélation entre les textures grossières et un risque de feu élevé, les deux variables étant situées dans l'orientation du pin gris. À notre connaissance, une telle association entre la

présence du pin gris et l'altitude n'a pas été documentée ailleurs en forêt boréale, ce qui nous laisse croire que dans le cas de notre région d'étude, l'altitude est davantage indicatrice d'un contexte topographique particulier que directement déterminante pour le succès d'établissement et le maintien du pin gris. Une partie de la réponse à cette apparente contradiction se trouverait donc dans la configuration spatiale des facteurs de risque de feu (Turner et Romme, 1994).

La topographie de la région est caractérisée par des rivières encastrées dans les vallées profondes et abruptes (figure 2.11b). Alors que d'autres études ont montré que la proximité avec un cours d'eau diminuait le risque de feu (Lesieur, Gauthier et Bergeron, 2002 ; Senici *et al.*, 2010), les affleurements rocheux et les dépôts d'origine fluvio-glaciaire aux abords des rivières de la région d'étude y favorisent une récurrence des feux plus élevée que dans le reste du territoire.

La figure 2.12a montre que le pin gris est largement représenté dans les forêts de première cohorte de la vallée de la rivière Mistassibi, mais rarement présent ailleurs. Il apparaît que des feux plus fréquents aux abords des rivières, en interaction avec une topographie basse et plate, ont permis le maintien de populations de pins gris dans cette région. Sa migration à l'extérieur de la vallée a pu être limitée par l'occurrence d'intervalles de feux trop longs au cours de l'holocène et par un contexte topographique qui a freiné son expansion.

Nous soulignons toutefois que, faute d'accès routier disponible, la vallée de la rivière Mistassibi est sous représentée dans notre base de données. Il sera possible de raffiner notre compréhension de la dynamique du pin gris dans cette région au cours de l'année 2012, lorsque les données du 4^e inventaire du MRNF seront disponibles. Aussi, l'intégration de différentes échelles d'analyses dans les modèles de survie pourrait être envisagée (Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007b ; Heyerdahl, Brubaker et Agee, 2001).

La série de l'épinette noire

En début de succession, la composition du couvert forestier des sites sur un sol minéral de texture loameuse, ou sur un sol organique, est dominée par l'épinette noire qui forme des peuplements considérés monospécifiques. Nous avons par ailleurs constaté la présence de

sapin baumier, de bouleau à papier, de mélèze laricin, d'épinette blanche et de pin gris dans les mêmes sites.

Le succès d'établissement de l'épinette noire après un feu est dû à ses cônes semi-sérotineux et à une banque de graines généreuse et constante disposée au sommet de l'arbre qui lui permettent de coloniser rapidement les sites brûlés (Greene *et al.*, 1999 ; Uchytel, 1991) Son potentiel d'établissement sur un lit de germination de matière organique lui confère un avantage sur le pin gris dans un contexte de feux peu sévères ou peu fréquents qui donne lieu à l'accumulation de matière organique au sol (Greene *et al.*, 2007 ; St-Pierre, Gagnon et Bellefleur, 1991). Aussi, l'épinette noire est tolérante à l'ombre (Claveau *et al.*, 2002) et capable de se reproduire par marcottage sur des substrats inadéquats pour la germination des graines (Stanek, 1961). Sa capacité à persister dans la canopée des vieilles forêts lui confère ainsi un autre avantage par rapport au pin gris lorsque les intervalles entre les feux sont longs.

En plus d'être l'espèce dominante sur les sols de texture moyenne ou organique, des peuplements mono spécifiques d'épinette noire ont également été observés sur les sols de texture grossière. Alors que dans les jeunes forêts, ces sites sont limités à 14% de l'effectif, dans les forêts matures (100 à 150 ans après feu), ils représentent 79% des 24 sites de texture grossière échantillonnés. La longévité du pin gris ayant été estimée à 150-200 ans (Carleton, 1982 ; Smirnova, Bergeron et Brais, 2008), Genries et Bergeron, *données non publiées*), nous considérons que ces forêts se sont exclusivement régénérées en épinette noire après le passage du dernier feu.

L'incapacité de la succession et de l'environnement local à prédire les assemblages de végétation dans les cohortes post-feu renforce l'hypothèse d'une interaction entre la configuration du paysage et le régime des feux dans la dynamique de la végétation. Les forêts matures échantillonnées sont issues des feux des années 1860 qui ont échappé aux feux des années 1920. Ceux-ci ayant effacé les traces des feux antérieurs dans la vallée de la rivière Mistassibi, les forêts matures disponibles se retrouvent à l'extérieur de la zone de prédilection du pin gris. Un contexte spatial où le risque de feu est moins élevé et où la topographie est plutôt montagneuse semble avoir nuit à l'établissement ou au maintien du pin gris. Un tel phénomène correspond à ce qui est observé sur la Côte-Nord où une régénération en épinette

noire s'installe peu importe la texture du sol et où le pin gris est une espèce marginale (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; De Grandpré, Morissette et Gauthier, 2000).

En l'absence de feu, les peuplements qui se sont régénérés en épinette noire après le passage du dernier feu se caractérisent par une représentation croissante mais très variable du sapin baumier. Nos résultats ont permis de mettre en évidence des variables environnementales locales qui étaient défavorables ou favorables au sapin baumier dans les forêts de plus de 100 ans après feu.

Conditions favorables ou défavorables au sapin baumier

Les sites où l'épaisseur de la couche de matière organique est supérieure à 14,5 cm qui sont situés sur une pente dont l'inclinaison est inférieure à 16,7 % sont largement dominés par l'épinette noire. Le sapin baumier n'est pas complètement exclu mais très peu abondant.

L'épaisseur de la couche organique étant croissante en l'absence de feu (Appendice D), les forêts de 200 ans et plus deviennent de moins en moins propices à la régénération du sapin baumier. De telles forêts sont typiques de la ceinture d'argile, région de la forêt boréale située à l'ouest du Québec et au Nord de l'Ontario (Harper *et al.*, 2003 ; Lecomte et Bergeron, 2005). La faible abondance du sapin baumier y est expliquée par un drainage déficient causé par un sol argileux (Fenton *et al.*, 2005 ; Lavoie *et al.*, 2005). La sphaigne qui s'accumule rend difficile la régénération par semis du sapin baumier (Cornett, Puettmann et Reich, 1998 ; Duchesne *et al.*, 2000). Seule l'épinette noire est alors en mesure de se reproduire grâce à sa capacité de marcotter (Simard *et al.*, 2007 ; Stanek, 1961).

Bien que le sapin baumier soit présent dans la canopée de 69% des vieilles forêts échantillonnées, il n'a été rencontré dans la régénération avancée de seulement 46% de ces vieilles forêts. Il semble donc qu'avec le temps, le sapin baumier sera graduellement exclu des forêts propices à l'accumulation relativement rapide de la matière organique faute d'établissement d'une régénération en mesure d'atteindre la canopée

Par ailleurs, malgré une abondance relative du sapin baumier qui est stable au cours de la succession, son occurrence est croissante, passant de 24% dans les forêts matures à 69% dans les vieilles forêts. Nous proposons deux explications. D'abord, un régime de grands feux

qui laisse peu d'îlots résiduels contribue à l'exclusion du sapin baumier (Bergeron *et al.*, 2004). Sa recolonisation est lente, avec une capacité de dispersion des graines entre 100m et 160m (Frank, 1990 ; Galipeau, Kneeshaw et Bergeron, 1997). Nous assisterions donc à une recolonisation graduelle de peuplements mono spécifiques d'épinettes noires. La seconde explication concerne l'hétérogénéité spatiale du risque de feu dans le paysage. Les vieilles forêts ne sont naturellement pas réparties aléatoirement dans le paysage. Elles sont concentrées dans les zones où le risque de feu est moins élevé. L'occurrence plus grande du sapin baumier dans les vieilles forêts pourrait ainsi être due au simple fait que les vieilles forêts ont davantage de chances de se retrouver dans des zones protégées du feu, qui sont plus adéquates à la persistance des espèces de fin de succession. Nous ne sommes toutefois pas en mesure de discerner si l'occurrence croissante avec le temps du sapin baumier est due à son potentiel de colonisation ou au fait que la proportion de sites associés à un cycle de feu long augmente avec le temps depuis feu.

Nous avons par ailleurs observé une codominance de l'épinette noire et du sapin baumier là où l'épaisseur de la couche organique est inférieure à 14,5 cm ou sur les pentes dont l'inclinaison est supérieure à 16,7%. Tant l'abondance relative que l'occurrence du sapin baumier sont croissantes avec le temps depuis feu. Le sapin baumier était effectivement présent dans toutes les forêts qui ont échappé au feu durant plus de 200 ans. La même tendance observée au niveau de la régénération avancée confirme que le lit de germination est adéquat pour le sapin baumier et que c'est davantage l'action des perturbations secondaires qui limiterait sa dominance. Il est aussi à noter que la couche de matière organique au sol est croissante avec le temps depuis feu. Des sites favorables au sapin pourraient, avec le temps, lui devenir de moins en moins favorables.

Sur la Côte-Nord, région voisine à l'Est caractérisée par un cycle de feu long, la dynamique du sapin baumier et de l'épinette noire est décrite de manière non linéaire, le remplacement dans la dominance de la canopée pouvant s'effectuer dans les deux sens ((Gauthier *et al.*, 2010). Dans notre région d'étude, cette dynamique entre le sapin baumier et l'épinette noire s'est maintenue au cours de l'holocène (à partir de 4870 ans bp) (Pollock et Payette, 2010).

À l'échelle du paysage, les plus grandes proportions de sapin baumier ont été observées dans les hautes altitudes (> 645 m). Les figures 2.11b et 2.12b confirment que les plus grandes concentrations de sapin se retrouvent sur les hauts-plateaux de l'est de la zone d'étude. De Lafontaine et Payette (2010) ont également fait la constatation que dans la même région, le sapin baumier se retrouvait principalement dans la couronne subalpine, à sa limite climatique d'altitude. Ils attribuent ce phénomène à un risque de feu amoindri en altitude qui s'est maintenu au cours de l'holocène. Ces conditions de feux particulières auraient permis à des assemblages propres à la forêt boréale mixte de se maintenir au-delà de leur limite actuelle. Nos résultats appuient cette hypothèse du fait que les conditions favorables au sapin baumier étaient également associées à la présence du bouleau à papier, espèce typique de la forêt mixte au sud de la région d'étude.

Nos résultats n'ont toutefois pas pu confirmer que l'altitude était un facteur déterminant du risque de feu. Il s'agit encore une fois d'une configuration spatiale des facteurs de risque de feu le long des rivières dans les basses altitudes qui aurait épargné les zones subalpines où le sapin baumier prolifère.

2.7 Conclusion

Notre étude met en évidence l'importance d'une approche intégrative du régime des feux, de la succession et de l'environnement dans la compréhension de la dynamique forestière. La fréquence des feux de la pessière au nord du Lac St-Jean, en plus de dépendre des gradients climatiques qui agissent à de grandes échelles, est aussi déterminée par les conditions environnementales locales. Leur configuration spatiale particulière donne lieu à une dynamique de végétation complexe. Sur un même paysage se côtoient ainsi des patrons de succession typiques des forêts du nord-ouest du Québec où le cycle de feu est court et de l'est, où le cycle de feu est long.

Un suivi dans le temps des peuplements échantillonnés permettrait de valider et de préciser les prédictions de la chronoséquence (Gauthier *et al.*, 2010). Aussi, une étude paléo-

écologique permettrait de valider les inférences faites sur la fréquence des feux au cours de l'holocène, qui sont limitées à l'analyse de l'historique des feux récents et des assemblages d'espèces observés.

Remerciements

Nous soulignons la contribution de Marc Mazerolle, de Stéphane Daigle de Dominic Cyr, de Jenna Jacobs et d'Alain Leduc pour leur expertise en statistiques ainsi que Mélanie Desrochers pour sa contribution à la réalisation des cartes. Élisabeth Turcotte, Myriam Jourdain, David Gervais, Léa Langlois, Alexandre Turcotte, Nicolas Fauvart et les membres du Laboratoire d'écologie végétale de l'Université du Québec à Chicoutimi ont été d'une aide importante pour la réalisation du travail de terrain et au laboratoire.

Le projet a été financé par *Les fonds de la recherche forestière du Saguenay Lac St-Jean* et *Les fonds de recherche nature et Technologies du Québec*. Nous avons utilisé des données gracieusement fournies par le *Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec*. Nous soulignons également la contribution financière du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada. Nous remercions également *Produits forestiers résolu* pour leur partenariat et pour le logement sur le terrain.

2.8 Références

- Akaike, H. 1973. *Information theory and an extension of the maximum likelihood principle*. Springer Verlag, 267-281 p.
- Amiro, B. D., K. A. Logan, B. M. Wotton, M. D. Flannigan, J. B. Todd, B. J. Stocks et D. L. Martell. 2004. «Fire weather index system components for large fires in the Canadian boreal forest». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 13, no 4, p. 391-400..
- Angelstam, P., et T. Kuuluvainen. 2004. «Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures—a European perspective». *Ecol. Bull*, vol. 51, p. 117-136.
- Arseneault, D. 2001. «Impact of fire behavior on postfire forest development in a homogeneous boreal landscape». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, no 8, p. 1367-1374.
- Arseneault, D., et L. Sirois. 2004. «The millennial dynamics of a boreal forest stand from buried trees». *Journal of Ecology*, vol. 92, no 3, p. 490-504.
- Bakker, JP, H. Olf, JH Willems et M. Zobel. 1996. «Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics?». *Journal of Vegetation Science*, vol. 7, no 2, p. 147-156.

- Beaty, R.M., et A.H. Taylor. 2001. «Spatial and temporal variation of fire regimes in a mixed conifer forest landscape, Southern Cascades, California, USA». *Journal of Biogeography*, vol. 28, no 8, p. 955-966.
- Bélisle, A.C., S. Gauthier, D. Cyr, Y. Bergeron et H. Morin. 2011. «Fire regime and old-growth boreal forests in central Quebec, Canada: an ecosystem management perspective». *Silva Fennica*, vol. 45, no 5, p. 889-908.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka. 2004. «Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec». *Ecology*, vol. 85, no 7, p. 1916-1932.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin et C. Joyal. 1995. «Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no 8, p. 1375-1384.
- Bergeron, Y. 2000. «Species and stand dynamic in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest». *Ecology*, vol. 81, no 6, p. 1500-1516.
- Bergeron, Y., et S. Archambault. 1993. «Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the "Little Ice Age"». *The Holocene*, vol. 3, no 3, p. 255-259.
- Bergeron, Y., et A. Bouchard. 1983. «Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Quebec». *Vegetation*, vol. 56, p. 450-63.
- Bergeron, Y., D. Cyr, C. R. Drever, M. Flannigan, S. Gauthier, D. Kneeshaw, E. Lauzon, A. Leduc, H. Le Goff, D. et K. Logan. 2006. «Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, p. 2737-2744.
- Bergeron, Y., et M. Dubuc. 1989. «Succession in the southern part of the Canadian boreal forest». *Vegetatio*, vol. 79, no 79, p. 51-63.
- Bergeron, Y., A. Leduc, B. D. Harvey et S. Gauthier. 2002. «Natural Fire Regimes: A Guide for Sustainable Management of the Canadian Boreal Forest». *Silva Fennica*, vol. 1, p. 81-95.
- Bessie, W. C., et E. A. Johnson. 1995. «The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests». *Ecology*, vol. 76, no 3, p. 747-762..
- Blais, JR. 1983. «Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no 4, p. 539-547.
- Blanchet, P.. 2003. *Feux de forêt, l'histoire d'une guerre*. Montréal: Éditions trait d'union and Patrick Blanchet, 183 p.

- Bonan, G. B., et H. H. Shugart. 1989. «Environmental factors and ecological processes in boreal forests». *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 20, p. 1-28..
- Bouchard, M., D. Pothier et S. Gauthier. 2008. «Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 6, p. 1621-1633.
- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois et L. Blais. 2009. «Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada». *Landscape Ecology*, vol. 24, no 2, p. 171-184..
- Bradshaw, R.H.W., et O. Zackrisson. 1990. «A two thousand year history of a northern Swedish boreal forest stand». *Journal of Vegetation Science*, vol. 1, no 4, p. 519-528.
- Breiman, L.. 1984. *Classification and regression trees* Coll. «Regression trees»: Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software Monterey, Calif. p.
- Bridge, SRJ, et EA Johnson. 2000. «Geomorphic principles of terrain organization and vegetation gradients». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 1, p. 57-70.
- Burnham, P. Kenneth, et David Raymond Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach* Trad. de: *English*. New York: Springer 514p.
- Carcaillet, C., Y. Bergeron, P.J.H. Richard, Bianca Fréchette, Sylvie Gauthier et Yves T. Prairie. 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*, vol. 89, p. 930-946.
- Carleton, TJ. 1982. «The pattern of invasion and establishment of *Picea mariana* (Mill.) BSP. into the subcanopy layers of *Pinus banksiana* Lamb. dominated stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12, no 4, p. 973-984.
- Chen, H Y.H., et R. V. Popadiouk. 2002. «Dynamics of North American boreal mixedwoods». *Environmental Review*, vol. 10, p. 137-166.
- Chrosiewicz, Z. 1990. «Site conditions for jack pine seeding». *The Forestry Chronicle*, vol. 66, no 6, p. 579-584.
- Claveau, Y., C. Messier, P.G. Comeau et K.D. Coates. 2002. «Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 3, p. 458-468.
- Cogbill, C. V. 1985. «Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 15, p. 252-261.

- Cornett, M. W., K. J. Puettmann et P. B. Reich. 1998. «Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 2, p. 196-205..
- Côté, M (2000). Dictionnaire de la foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec: Presses de l'Université Laval. Ste-Foy (Québec): 473 p
- Cox, D.R. 1972. «Regression models and life-tables». *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, vol. 34, no 2, p. 187-220.
- Cyr, D., Y. Bergeron, S. Gauthier et A.C. Larouche. 2005. «Are the old-growth forests of the Clay Belt part of a fire-regulated mosaic?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 1, p. 65-73.
- Cyr, D. 2011. «Cycle des feux, vieilles forêts et aménagement en forêt boréale de l'est du Canada». Montréal, Thèse (D. en sciences de l'environnement)--Université du Québec à Montréal, 2011.
- Cyr, D., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2007. «Scale-dependant determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada». *Landscape Ecology*, vol. 22, no 9, p. 1325-1339.
- De'ath, G. 2002. «Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships». *Ecology*, vol. 83, no 4, p. 1105-1117..
- De Grandpré, L., J. Morissette et S. Gauthier. 2000. «Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 6, p. 791-800..
- De Lafontaine, G., et S. Payette. 2010. «The origin and dynamics of subalpine white spruce and balsam fir stands in boreal Eastern North America». *Ecosystems*, vol. 13, no 6, p. 932-947..
- Despots, M., et S. Payette. 1992. «Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec». *Canadian Journal of Botany*, vol. 70, no 6, p. 1157-1167.
- Despots, M., et S. Payette. 1993. «The Holocene dynamics of jack pine at its northern range limit in Québec». *Journal of Ecology*, p. 719-727.
- Direction de la recherche forestière (2004). Rapport détaillé du comité scientifique chargé d'examiner le calcul de la possibilité forestière. de la Faune et des Parcs Ministère des Ressources naturelles. Québec, Gouvernement du Québec: 375 p
- Direction des inventaires forestiers (2002). Placettes-échantillons temporaires, peuplements de 7m et plus de hauteur. Ministère des ressources naturelles du Québec Forêt Québec. Québec, Gouvernement du Québec: 194 p

- Direction des inventaires forestiers (2003). Normes de cartographie écoforestière, troisième inventaire écoforestier. 2e édition Ministère des Ressources naturelles de la Faune et des Parcs du Québec. Québec, Gouvernement du Québec: 95 p
- Dix, R.L., et J.M.A. Swan. 1971. «The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan». *Canadian Journal of Botany*, vol. 49, p. 657-676.
- Drever, C. R., M. C. Drever, C. Messier, Y. Bergeron et M. Flannigan. 2008. «Fire and the relative roles of weather, climate and landscape characteristics in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Canada». *Journal of Vegetation Science*, vol. 19, no 1, p. 57-66..
- Drobyshev, I., P. C. Goebel, D. M. Hix, R. G. Corace Iii et M. E. Semko-Duncan. 2008. «Pre- and post-European settlement fire history of red pine dominated forest ecosystems of Senej National Wildlife Refuge, Upper Michigan». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 9, p. 2497-2514..
- Duchesne, L. C., D. G. Herr, S. Wetzel, I. D. Thompson et R. Reader. 2000. «Effect of seed predation, shade and soil organic matter on the early establishment of eastern white pine and balsam fir seedlings». *Forestry Chronicle*, vol. 76, no 5, p. 759-763..
- Falk, D. A., E. K. Heyerdahl, P. M. Brown, C. Farris, P. Z. Fulé, D. McKenzie, T. W. Swetnam, A. H. Taylor et M. L. Van Horne. 2011. «Multi-scale controls of historical forest-fire regimes: New insights from fire-scar networks». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 9, no 8, p. 446-454..
- Fenton, N., N. Lecomte, S. Legare et Y. Bergeron. 2005. «Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1-3, p. 151-159.
- Flannigan, M.D., B.D. Amiro, K.A. Logan, B.J. Stocks et B.M. Wotton. 2005. «Forest and climate change in the 21th century». *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, vol. 11, p. 847-859.
- Foster, D. R. 1985. «Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black-spruce)-*Pleurozium* Forests of South-eastern Labrador, Canada». *Journal of Biogeography*, vol. 73, p. 517-534.
- Frank, R. M. 1990. «*Abies balsamea* (L.) Mill». In *Sylvics of North America : Conifers*, Russell M. Burns, and Barbara H. Honkala, tech. coords. 1990. Washington DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Frelich, L. E., et P. B. Reich. 1995. «Spatial patterns and succession in a Minnesota southern boreal forest». *Ecology Monographs*, vol. 65, no 3, p. 325-346.
- Gagnon, R., et H. Morin. 2001. «Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité». *Le naturaliste canadien*, vol. 125, no 3, p. 26-35.

- Galipeau, C., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 1997. «White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, p. 139-147.
- Gauthier, S., Y. Bergeron et J.-P. Simon. 1993. «Cone serotiny in jack pine: ontogenetic, positional, and environmental effects». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 3, p. 394-401.
- Gauthier, S., D. Boucher, J. Morissette et L. De Grandpré. 2010. «Fifty-seven years of composition change in the eastern boreal forest of Canada». *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, no 4, p. 772-785.
- Gauthier, S., L. De Grandpré et Y. Bergeron. 2000. «Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 6, p. 781-790.
- Gauthier, S., J. Gagnon et Y. Bergeron. 1993. «Population Age Structure of Pinus-Banksiana at the Southern Edge of the Canadian Boreal Forest». *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, no 6, p. 783-790.
- Gauthier, S., A. Leduc et Y. Bergeron. 1996. «Forest dynamics modelling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management». *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 39, no 1-3, p. 417-434.
- Gauthier, S., L. De Grandpré et Y. Bergeron. 2000. «Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, p. 781-790.
- Girard, F., S. Payette et R. Gagnon. 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*, vol. 35, p. 529-537.
- Girardin, M.-P., M.D. Flannigan, J.C. Tardif et Y. Bergeron. 2009. «Climate, Weather, and Forest Fires». In *Ecosystem management in the boreal forest.*, S. Gauthier, M. A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron, p. 79-102: Les Presses de l'Université du Québec.
- Girardin, M.P., J. Tardif, M.D. Flannigan, B.M. Wotton et Y. Bergeron. 2004. «Trends and periodicities in the Canadian Drought Code and their relationships with atmospheric circulation for the southern Canadian boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 1, p. 103-119.
- Greene, D.F., S.E. Macdonald, S. Haeussler, S. Domenicano, J. Noel, K. Jayen, I. Charron, S. Gauthier, S. Hunt, E.T. Gielau, Y. Bergeron et L. Swift. 2007. «The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 6, p. 1012-1023.

- Greene, D.F., J.C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron et M.J. Simard. 1999. «A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 824-839.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. «Research report evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA». *Tree-Ring Research*, vol. 57, no 2, p. 205-221.
- Harden, J.W., R. Meier, C. Silapaswan, D.K. Swanson et A.D. McGuire. 2001. «Soil drainage and its potential for influencing wildfires in Alaska». *Studies by the US Geological Survey in Alaska*, p. 139-144.
- Harper, K., C. Boudreault, L. De Grandpré, P. Drapeau, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2003. «Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario». *Environmental Reviews*, vol. 11, no 1 SUPPL., p. S79-S98.
- Harper, K.A., Y. Bergeron, P. Drapeau, S. Gauthier et L. De Grandpré. 2005. «Structural development following fire in black spruce boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 206, no 1-3, p. 293-306.
- Harper, K.A., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau. 2002. «Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: A landscape scale study». *Silva Fennica*, vol. 36, no 1, p. 249-263.
- Heinselman, M. L. 1981. «Fire and succession in the conifer forests of northern north America». In *Forest succession : concepts and application*, D. C. West, Daniel B. Botkin et H. H. Shugart, p. 374-406. New York: Springer-Verlag.
- Heinselman, M.L. 1973. «Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota». *Quaternary Research*, vol. 3, no 3, p. 329-382.
- Hellberg, E., M. Niklasson et A. Granatröm. 2004. «Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 332-338..
- Helm, June (1978). *Handbook of North American Indians. Subarctic*. C. Sturtevant éd William. Washington D.C., Smithsonian Institution Press. 6 Subarctic: 837 p.
- Heyerdahl, E. K., L. Brubaker et J. K. Agee. 2001. «Spatial controls of historical fire regimes: A multiscale example from the interior west, USA». *Ecology*, vol. 82, no 3, p. 660-678.
- Hosmer, D. W., S. Lemeshow et S. May. 2008. *Applied survival analysis : regression modeling of time-to-event data* Trad. de: *English*. Hoboken, N.J.: Wiley-Interscience p.

- Hurvich, C.M., et C.L. Tsai. 1989. «Regression and time series model selection in small samples». *Biometrika*, vol. 76, no 2, p. 297.
- Jasinski, J.P.P, et S. Payette. 2005. «The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada». *Ecological Monographs*, vol. 75, no 4, p. 561-583.
- Johnson, E.A., et S.L. Gutsell. 1994. «Fire Frequency Models, Methods and interpretation». *Advances in ecological research*, vol. 25, p. 239-287.
- Johnson, E.A., et K. Miyanishi. 2008. «Testing the assumptions of chronosequences in succession». *Ecology Letters*, vol. 11, no 5, p. 419-431.
- Johnson, E.A., et C.E. Van Wagner. 1985. «The theory and use of two fire history models». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 15, p. 214-220.
- Johnson, E. A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest*: Cambridge University Press, 129 p.
- Johnstone, J.F., FS Chapin Iii, J. Foote, S. Kemmett, K. Price et L. Viereck. 2004. «Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 267-273.
- Johnstone, J. F., et Eric S. Kasischke. 2005. «Stand-level effects of soil burn severity on postfire regeneration in a recently burned black spruce forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, p. 2151-2163.
- Kasischke, E. S., et M. R. Turetsky. 2006. «Recent changes in the fire regime across the North American boreal region - Spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska». *Geophysical research letters*, vol. 33.
- Kasischke, E.S., D. Williams et D. Barry. 2002. «Analysis of the patterns of large fires in the boreal forest region of Alaska». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 11, no 2, p. 131-144.
- Kneeshaw, D. D., B. D. Harvey, G. P. Reyes, M. N. Caron et S. Barlow. 2011. «Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures?». *Forest Ecology and Management*, vol. 262, no 3, p. 482-490..
- Kneeshaw, D. D., et Y. Bergeron. 1998. «Canopy gap characteristics and tree replacement in the boreal southeastern boreal forest». *Ecology*, vol. 79, no 3, p. 783-794.
- Kneeshaw, D.D., et S. Gauthier. 2003. «Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level». *Environmental Reviews*, vol. 11, no 1 SUPPL., p. S99-S114(111).

- Kruskal, W.H., et W.A. Wallis. 1952. «Use of ranks in one-criterion variance analysis». *Journal of the American statistical Association*, p. 583-621.
- Larsen, C. P. S., et G. M. Macdonald. 1998. «Fire and vegetation dynamics in a jack pine and black spruce forest reconstructed using fossil pollen and charcoal». *Journal of Ecology*, vol. 86, no 5, p. 815-828.
- Larsen, C.P.S. 1997. «Spatial and temporal variations in boreal forest fire frequency in northern Alberta». *Journal of Biogeography*, vol. 24, p. 663-673.
- Larsen, D.R., et P.L. Speckman. 2004. «Multivariate regression trees for analysis of abundance data». *Biometrics*, vol. 60, no 2, p. 543-549.
- Lavoie, L., et L. Sirois. 1998. «Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, no 4, p. 483-492.
- Lavoie, M., D. Paré, N. Fenton, A. Groot et K. Taylor. 2005. «Paludification and management of forested peatlands in Canada: A literature review». *Environmental Reviews*, vol. 13, no 2, p. 21-50.
- Le Goff, H. , M. D. Flannigan, Y. Bergeron et M. P. Girardin. 2007. «Historical fire regime shifts related to climate teleconnections in the Waswanipi area, central Quebec, Canada». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 16, p. 607-618.
- Le Goff, H., et L. Sirois. 2004. «Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, p. 2399-2409.
- Lecomte, N., et Y. Bergeron. 2005. «Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, p. 1984-1995.
- Lecomte, N., M. Simard, Y. Bergeron, A.C. Larouche, H. Asnong et P. J. H. Richard. 2005. «Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data». *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, p. 665-674.
- Lefort, P., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2003. «The influence of fire weather and land use on the fire activity of the lake Abitibi area, eastern Canada». *Forest Science*, vol. 49, no 4, p. 509-521.
- Lefort, P., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2004. «Recent fire regime (1945-1998) in the boreal forest of western Quebec». *Ecoscience*, vol. 11, no 4, p. 433-445.
- Legendre, P.. 1998. *Numerical ecology*: Amsterdam Elsevier p.

- Lertzman, K., J. Fall et B. Dorner. 1998. «Three kinds of heterogeneity in fire regimes: at the crossroads of fire history and landscape ecology». *Northwest Science*, vol. 72, p. 4-23.
- Lesieur, D., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2002. «Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 11, p. 1996-2009.
- Major, J. 1951. «A functional, factorial approach to plant ecology». *Ecology*, vol. 32, no 3, p. 392-412.
- Manka, F.. 2010. «Effet du chablis sur la dynamique des peuplements forestiers mixtes [ressource électronique]». Mémoire (M. en biologie)--Université du Québec à Montréal, 2010.
- Mansuy, N., S. Gauthier, A. Robitaille et Y. Bergeron. 2010. «The effects of surficial deposit-drainage combinations on spatial variations of fire cycles in the boreal forest of eastern Canada». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 19, no 8, p. 1083-1098.
- Marie-Victorin, fr, Luc Brouillet et Isabelle Goulet. 1995. *Flore laurentienne* . Montréal: Presses de l'Université de Montréal.
- Mazerolle, M.J. 2006. «Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses». *Amphibia-Reptilia*, vol. 27, no 2, p. 169-180.
- McBride, J. R. . 1983. «Analysis of tree rings and fire scars to establish fire history». *Tree-Ring Bulletin*, vol. 43, p. 51-67.
- McCarthy, J. 2001. «Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests». *Environmental Reviews*, vol. 9, no 1, p. 1-59.
- Mermoz, M., T. Kitzberger et T.T. Veblen. 2005. «Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forests and shrublands». *Ecology*, vol. 86, no 10, p. 2705-2715.
- Messier, C., R. Doucet, J.C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly et M.J. Lechowicz. 1999. «Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 812-823.
- Ministère des Ressources Naturelles de la Faune du Québec. 2011. «L'inventaire forestier au Ministère». En ligne. <<http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire.jsp>>. Consulté le 11 novembre.

- Molnar, A.C., et R.G. McMinn. 1953. «The origin of basal scars in the British Columbia interior white pine type». *The Forestry Chronicle*, vol. 36, p. 50-60.
- Morin, H. 1994. «Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no 4, p. 730-741.
- Morin, H., et D. Laprise. 1997. «Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 9, p. 1442-1451.
- Morin, H., et D. Laprise. 1990. «Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du Lac St-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, p. 1-8.
- Myster, R.W., et M.P. Malahy. 2008. «Is there a middle way between permanent plots and chronosequences?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 12, p. 3133-3138.
- Niklasson, M., et B. Drakenberg. 2001. «A 600-year tree-ring fire history from Norra Kvills National Park, southern Sweden: Implications for conservation strategies in the hemiboreal zone». *Biological Conservation*, vol. 101, no 1, p. 63-71..
- Niklasson, M., E. Zin, T. Zielonka, M. Feijen, A. F. Korczyk, M. Churski, T. Samojlik, B. JeDrzejewska, J. M. Gutowski et B. Brzeziecki. 2010. «A 350-year tree-ring fire record from Białowieza Primeval Forest, Poland: Implications for Central European lowland fire history». *Journal of Ecology*, vol. 98, no 6, p. 1319-1329.
- Ohlson, M., et E. Tryterud. 2000. «Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal». *The Holocene*, vol. 10, no 4, p. 519.
- Oliver, C. D.. 1981. «Forest development in north america following major disturbances». *Forest Ecology and Management*, vol. 3, p. 153-168.
- Parisien, M.A., S.A. Parks, C. Miller, M.A. Krawchuk, M. Heathcott et M.A. Moritz. «Contributions of Ignitions, Fuels, and Weather to the Spatial Patterns of Burn Probability of a Boreal Landscape». *Ecosystems*, p. 1-15.
- Payette, S., M.- J. Fortin et I. Gamache. 2001. «The Subarctic Forest-Tundra: The Structure of a Biome in a Changing Climate». *BioScience*, vol. 51, no 9, p. 709-718.
- Pham, A.T., L. De Grandpré, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2004. «Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 353-364.
- Pickett, S. T. A., et P. S. White. 1985. «The ecology of natural disturbance and patch dynamics». *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*.

- Pickett, S.T.A. 1989. «Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies». *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*, p. 110-135.
- Pickett, S.T.A., SL Collins et JJ Armesto. 1987. «Models, mechanisms and pathways of succession». *The Botanical Review*, vol. 53, no 3, p. 335-371.
- Pickett, S.T.A., et GE Likens. 1989. «Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies».
- Pollock, S. L., et S. Payette. 2010. «Stability in the patterns of long-term development and growth of the Canadian spruce-moss forest». *Journal of Biogeography*, vol. 37, no 9, p. 1684-1697.
- Reed, W.J., CPS Larsen, EA Johnson et GM MacDonald. 1998. «Estimation of temporal variations in historical fire frequency from time-since-fire map data». *Forest Science*, vol. 44, no 3, p. 465-475.
- Ressource Naturelles Canada (2001). Canada 3D, Norme de produit. Géomatique Canada. Sherbrooke, Gouvernement du Canada: 6 p
- Ressource Naturelles Canada. 2011. «L'Atlas du Canada». En ligne. <<http://atlas.nrcan.gc.ca/site/index.html>>. Consulté le 10 novembre
- Robitaille, A., et J.-P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Québec: Gouvernement du Québec, 213 p.
- Romme, W.H., et D.H. Knight. 1982. «Landscape diversity: the concept applied to Yellowstone Park». *BioScience*, p. 664-670.
- Rossi, S., H. Morin et M.J. Tremblay. 2010. «Growth and productivity of black spruce (*Picea mariana*) belonging to the first cohort in stands within and north of the commercial forest in Quebec, Canada». *Annals of Forest Science*, vol. 67, no 8.
- Rossi, S., M. J. Tremblay, H. Morin et V. Levasseur. 2009. «Stand structure and dynamics of *Picea mariana* on the northern border of the natural closed boreal forest in Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 12, p. 2307-2318.
- Rowe, J.S., et G.W. Scotter. 1973. «Fire in the Boreal Forest». *Quaternary Research*, p. 444-464.
- Rudolph, T. D., et P. R. Laidly. 1990. «*Pinus banksiana* Lamb.». In *Sylvics of North America: Conifers*, Russell M. Burns, and Barbara H. Honkala, tech. coords. . Washington DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Ruel, J. C. 2000. «Factors influencing windthrow in balsam fir forests: From landscape studies to individual tree studies». *Forest Ecology and Management*, vol. 135, no 1-3, p. 169-178.

- Saucier, J.-P., J.-F. Bergeron, P. Grondin et A. Robitaille (1998). Les régions écologiques du Québec méridional (3e version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Québec, Ministère des ressources naturelles du Québec
- Saucier, J.-P. 1994. *Le point d'observation écologique* Québec: Ministère des ressources naturelles du Québec, Service des inventaires forestiers, 116 p.
- Schoennagel, T., M. G. Turner et W. H. Romme. 2003. «The influence of fire interval and serotiny on postfire lodgepole pine density in Yellowstone National Park». *Ecology*, vol. 84, no 11, p. 2967-2978.
- Scrimgeour, C.. 2008. «Soil Sampling and Methods of Analysis (Second Edition). Edited by M. R. Carter and E. G. Gregorich. Boca Raton, Fl, USA: CRC Press (2008), pp. 1224, £85.00. ISBN-13: 978-0-8593-3586-0». *Ex. Agric. Experimental Agriculture*, vol. 44, no 03.
- Senici, D., H. Y. H. Chen, Y. Bergeron et D. Cyr. 2010. «Spatiotemporal Variations of Fire Frequency in Central Boreal Forest». *Ecosystems*, vol. 13, no 8, p. 1227-1238.
- Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, P. Y. Bernier et D. Paré. 2007. «Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils». *Ecological Applications*, vol. 17, no 6, p. 1619-1637.
- Smirnova, E., Y. Bergeron et S. Brais. 2008. «Influence of fire intensity on structure and composition of jack pine stands in the boreal forest of Quebec: Live trees, understory vegetation and dead wood dynamics». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, p. 2916-2927.
- St-Denis, A., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 2010. «The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 469-476.
- St-Pierre, H., R. Gagnon et P. Bellefleur. 1991. «Post-fire spatial distribution of black spruce (*Picea mariana*) and jack pine (*Pinus banksiana*) in the Reserve faunique Ashuapmushuan, Quebec». *Distribution spatiale de la regeneration apres feu de l'epinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans le foret boreale, Reserve faunique Ashuapmushuan, Quebec*, vol. 69, no 4, p. 717-721.
- Stanek, W. 1961. «Natural layering of black spruce in northern Ontario». *The Forestry Chronicle*, vol. 37, no 3, p. 245-258.
- Stevens, PR, et TW Walker. 1970. «The chronosequence concept and soil formation». *Quarterly Review of Biology*, p. 333-350.
- Stocks, B.J., J.A. Mason, J.B. Todd, E.M. Bosch, B.M. Wotton, B.D. Amiro, M.D. Flannigan, K.G. Hirsch, K.A. Logan, D.L. Martell et W. R. Skinner. 2003. «Large

- forest fires in Canada, 1959-1997». *Journal of geophysical research*, vol. 108, no D1, p. 1-12.
- Syrjanen, K., R. Kalliola, A. Puolasmaa et J. Mattsson. 1994. «Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga». *Annales Zoologici Fennici*, vol. 31, no 1, p. 19-34.
- Therneau, T. (2011). Survival analysis, including penalised likelihood. CRAN
- Turner, M. G., W. L. Baker, C. J. Peterson et R. K. Peet. 1998. «Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances». *Ecosystems*, vol. 1, no 6, p. 511-523.
- Turner, M. G., et William H. Romme. 1994. «Landscape dynamics in crown fire ecosystems». *Landscape Ecology*, vol. 9, no 1, p. 59-77.
- Uchytel, R. J. . 1991. «Picea mariana». Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. En ligne. <<http://www.fs.fed.us/database/feis/>>. Consulté le 24-12-2011.
- Ulanova, N. G. 2000. «The effects of windthrow on forests at different spatial scales: A review». *Forest Ecology and Management*, vol. 135, no 1-3, p. 155-167.
- Van Wagner, C.E. (1987). Development and structure of the canadian forest fire weather index system. Canadian forest service. Ottawa, Minister of Supply and Services: 37 p
- Van Wagner, C.E., R.W. Wein et D.A. Maclean. 1983. «Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands».
- Walker, L.R., D.A. Wardle, R.D. Bardgett et B.D. Clarkson. 2010. «The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development». *Journal of Ecology*, vol. 98, no 4, p. 725-736.
- Yamaguchi, D.K. 1991. «A simple method for cross-dating increment cores from living trees». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 21, no 3, p. 414-416.
- Yarranton, M., et GA Yarranton. 1975. «Demography of a jack pine stand». *Canadian Journal of Botany*, vol. 53, no 3, p. 310-314.

APPENDICE A

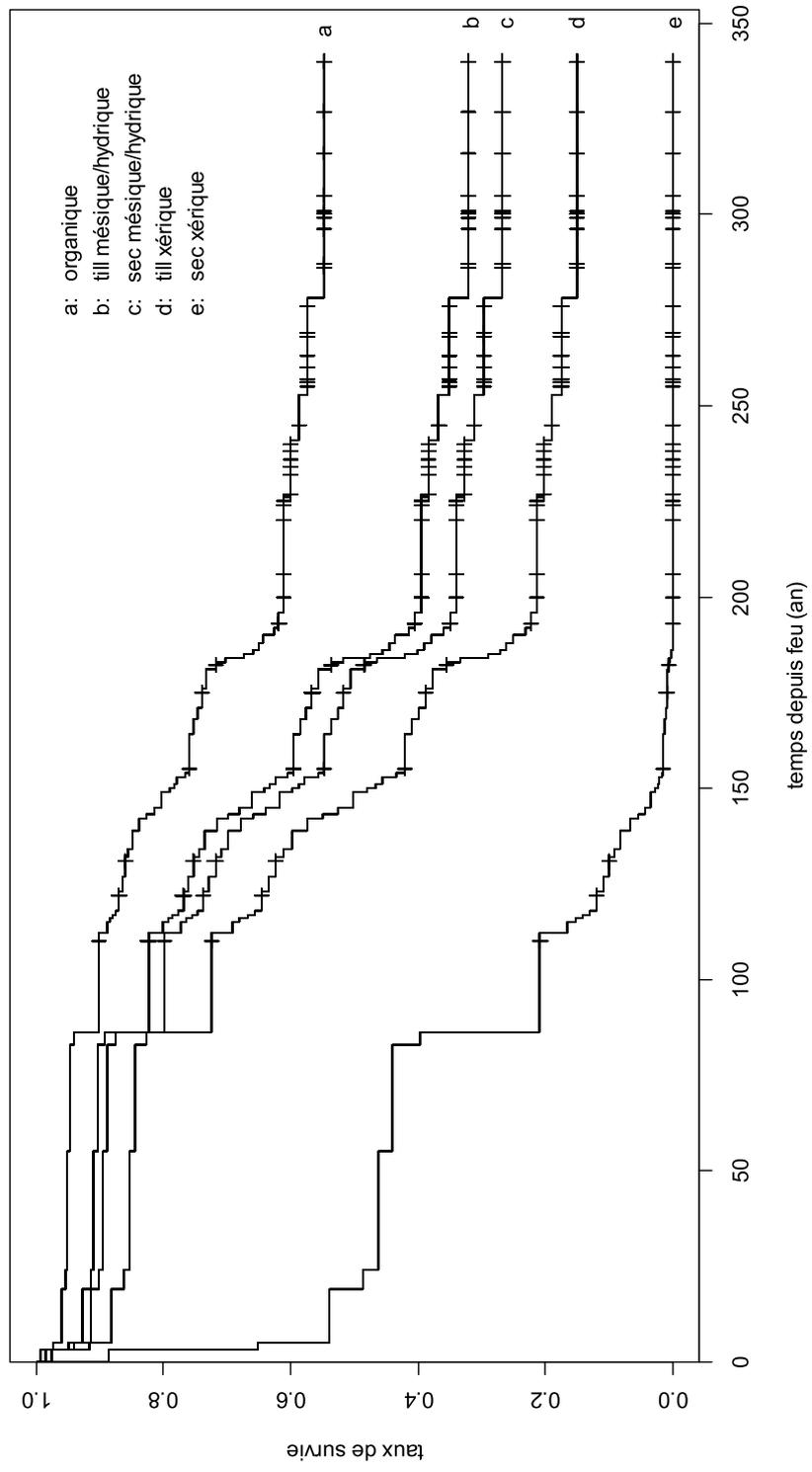
RÉGRESSIONS DE COX UNIVARIÉES

Le risque relatif (RR) et son intervalle de confiance (IC) à 90% représentent des facteurs multiplicatifs du risque de feu par rapport au groupe témoin dans le cas des facteurs de risque catégoriques et un taux de variation du risque de feu dans le cas des variables continues. Le facteur de risque est considéré significatif (en gras) lorsque la probabilité $P > z$ (test de Wald) est inférieure à 0,05 (95%).

Facteurs de risque	Classes	RR	IC 90%	z	P>z
a) Dépôt drainage	secs-xérique	1	-	-	-
	sec-mésique/hyd	0,14	0,05-0,39	-3,817	0,000135
	till-xérique	0,2	0,08-0,53	-3,264	0,001100
	till-més/hyd	0,12	0,06-0,27	-5,270	1,36e-07
	organique	0,06	0,02-0,21	-4,682	2,84e-06
d) Orientation	longitudianale	0,9071	0,69-1,20	-0,682	0,495
	latitudinale	1,0376	0,71-1,51	0,193	0,847
f) Altitude	>580 m	1	-	-	-
	450-580 m	0,76	0,44-1,30	-1,013	0,311
	< 450 m	1,44	0,75-2,78	1,087	0,277
g) Sous-domaine bioclimatique	6est	1	-	-	-
	6ouest	0,05391	0,61 1,47	-0,241	0,81

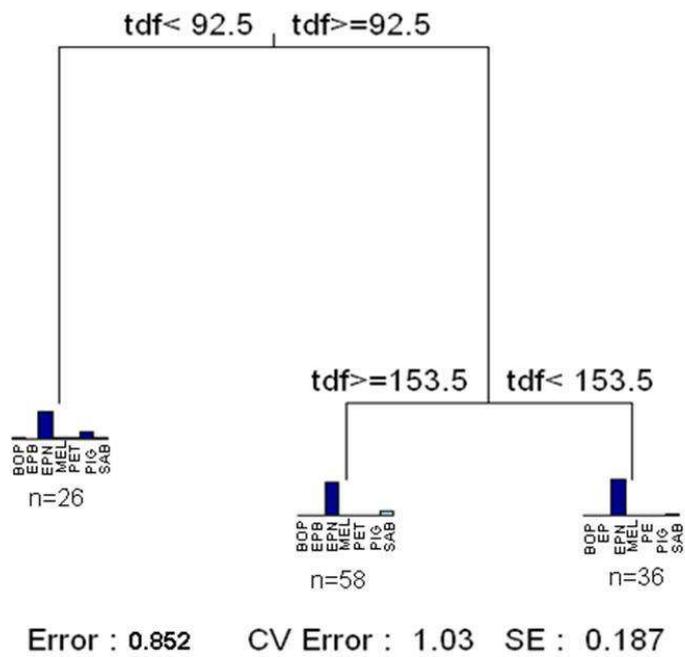
APPENDICE B

COURBES DE SURVIE DE LA RÉGRESSIONS DE COX POUR LE DÉPÔT-DRAINAGE



APPENDICE C

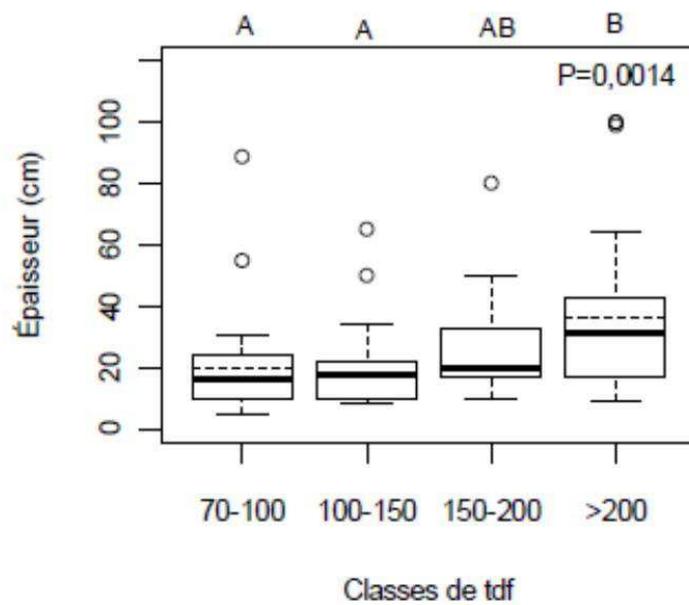
ARBRE DE RÉGRESSION MULTIVARIÉ DE L'ABONDANCE DES ESPÈCES D'ARBRES (SURFACE TERRIÈRE RELATIVE) EN RÉPONSE AU TEMPS DEPUIS LE DERNIER FEU.



BOP= Bouleau à papier, EPB = Épinette blanche , EPN=Épinette noire MEL= Mélèze laricin, PET= Peuplier faux-tremble. L'erreur relative (error) correspond à la partie de la variance de la composition qui n'est pas expliquée par l'arbre. L'erreur associée à la validation croisée (cv error) confirme la valeur prédictive de l'arbre lorsque inférieure à 1.

APPENDICE D

DIAGRAMMES A MOUSTACHES DE LA DISTRIBUTION DE L'ÉPAISSEUR DE LA COUCHE DE MATIÈRE ORGANIQUE AU SOL (CM) EN FONCTION DE LA CLASSE DE TEMPS DEPUIS FEU.



Le score de l'analyse de variance est indiqué par la lettre P ($\alpha=0,05$). Les différences significatives selon le test de Tukey sont indiqués par des lettres différentes.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les travaux présentés dans ce mémoire de maîtrise sont nés d'un désir partagé par l'industrie et le milieu scientifique de mieux connaître la forêt pré-industrielle du nord du Lac St-Jean. D'une part, l'aménagement écosystémique qui s'y implante progressivement requiert une connaissance approfondie de la dynamique de la forêt, notamment par la compréhension de ses régimes de perturbations. D'autre part, la pessière noire du nord du Lac St-Jean revêt un intérêt scientifique particulier de par sa localisation à la frontière entre des régions contrastées par leurs types de végétation et leurs régimes de perturbations. Avant le début de ces travaux, aucune étude ne s'était penchée spécifiquement sur la problématique de la transition qui s'opère entre les sous-domaines de l'ouest et de l'est de la pessière à mousses.

L'objectif premier du projet était de fournir des informations nouvelles sur le régime des feux et la forêt pré-industrielle pouvant servir de base de référence à la mise en place d'un aménagement écosystémique. Le premier chapitre du mémoire porte ainsi sur la variabilité historique du cycle de feu, la distribution de la taille des feux et l'aménagement forestier. À cette étape, l'objectif était de documenter le régime des feux des 300 dernières années et de le traduire en cibles d'aménagement écosystémique concrètes. Le second chapitre, touchant davantage à l'écologie fondamentale, vise plutôt à illustrer l'interaction entre le régime des feux, la structure du paysage et la manière dont s'opère la succession forestière après le passage d'un feu.

La stratégie adoptée pour répondre à ces questions gravite autour de la reconstitution de l'historique des feux des 300 dernières années sur un territoire de 5000 km² situé à la frontière entre les sous-domaines de l'ouest et de l'est de la pessière à mousses du Québec. L'approche scientifique s'est inspirée de plusieurs travaux menés dans l'est de l'Amérique du Nord au cours des dernières années. Elle consiste en une documentation spatialement explicite du temps depuis feu d'un territoire en ayant recours à des registres de feux, à des photos aériennes anciennes et à une analyse dendrochronologique de la structure d'âge des

peuplements. Nous avons bonifié la méthodologie en y jumelant une analyse de la végétation en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu et en utilisant des approches statistiques novatrices.

Les résultats de cette recherche illustrent la complexité des processus écologiques qui s'opèrent dans cette région de la forêt boréale et la diversité des écosystèmes qui en résulte. Ils posent en contrepartie un défi de taille aux aménagistes désireux de rapprocher les pratiques d'aménagement du fonctionnement naturel des écosystèmes et des paysages. D'abord, le premier chapitre fait la démonstration qu'un aménagement écosystémique du territoire doit intégrer 55% de vieilles forêts, réparties en massifs de centaines de km². Les recommandations émises dans cet article sont d'ailleurs déjà intégrées dans les plans d'aménagement en vue de l'obtention d'une certification environnementale. Le second chapitre, qui met en lumière la complexité de la structure du paysage de la région, vient raffiner et préciser les recommandations énoncées dans le premier. On y fait la démonstration que le risque de feu est plus élevé là où se concentrent les dépôts de surface secs, c'est-à-dire dans les vallées des rivières. La conservation et la restauration des vieilles forêts devraient donc être orientées vers les zones plus montagneuses, associées à un risque de feu moins élevé, sans toutefois négliger qu'une portion des forêts plus à risque de brûler doit aussi atteindre le stade de vieilles forêts. Par ailleurs, dans le contexte des changements climatiques qui sont associés à une augmentation prévue de la fréquence des feux, la résilience des forêts, spécialement dans les vallées des rivières, devrait constituer une préoccupation de premier ordre pour les aménagistes. Le choix des espèces plantées après la coupe devrait, en plus de répondre aux besoins de conservation de la diversité de la forêt pré-industrielle, répondre à des standards de résilience. Le pin gris, qui prolifère naturellement dans ces zones, devrait y être considéré comme une espèce de prédilection, ou du moins comme espèce compagne de l'épinette noire. Aussi, l'intégration des connaissances sur le régime des feux, les épidémies d'insectes et l'aménagement forestier apparaît nécessaire pour assurer la pérennité de la ressource forestière et de la biodiversité dans la région.

La recherche que nous avons menée dans le cadre de ce projet de maîtrise amène beaucoup de nouvelles informations sur la dynamique de la forêt boréale mais suscite aussi son lot de questions. Nous avons inféré la variabilité historique du paysage étudié à partir

d'une fenêtre temporelle d'environ 300 ans. Des études paléo-écologiques seront nécessaires afin de situer ces observations dans une variabilité représentative de l'ensemble de l'holocène (Carcaillet *et al.*, 2001). Aussi, les prédictions de la chronoséquence pourront être précisées avec un suivi *in situ* des changements de végétation dans le temps ou par le suivi de placettes permanentes ou l'étude de photos aériennes archivées (Gauthier *et al.*, 2010 ; Myster et Malahy, 2008). D'autres études pourront par ailleurs tirer profit des données amassées. Le modèle développé pourrait notamment être amélioré par l'ajout d'informations dendroclimatiques spatialement explicites qui pourraient être tirées des échantillons récoltés. Ces nouvelles connaissances serviront alors à préciser les états de référence, de raffiner les cibles d'aménagement et d'assurer une durabilité de l'aménagement forestier.

RÉFÉRENCES

(de l'introduction générale et de la conclusion générale)

- Ali, A.A., C. Carcaillet et Y. Bergeron. 2009. «Long term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors». *Global Change Biology*, vol. 15, no 5, p. 1230-1241.
- Beaty, R.M., et A.H. Taylor. 2001. «Spatial and temporal variation of fire regimes in a mixed conifer forest landscape, Southern Cascades, California, USA». *Journal of Biogeography*, vol. 28, no 8, p. 955-966.
- Bergeron, Y., et A. Bouchard. 1984. «Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Quebec». *Plant Ecology*, vol. 56, no 1, p. 45-63.
- Bergeron, Y., et D. Charron. 1994. «Postfire stand dynamics in a southern boreal forest(Quebec): A dendroecological approach». *Ecoscience. Sainte-Foy*, vol. 1, no 2, p. 173-184.
- Bergeron, Y., D. Cyr, M.P. Girardin et C. Carcaillet. 2011. «Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 19, no 8, p. 1127-1139.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka. 2004. «Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec». *Ecology*, vol. 85, no 7, p. 1916-1932.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc et S. Gauthier. 1999. «Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations». *Forestry Chronicle*, vol. 75, no 1, p. 49-54.
- Bergeron, Y., et S. Archambault. 1993. «Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the "Little Ice Age"». *The Holocene*, vol. 3, no 3, p. 255-259.
- Bergeron, Y., D. Cyr, C. R. Drever, M. Flannigan, S. Gauthier, D. Kneeshaw, È. Lauzon, A. Leduc, H. Le Goff, D. Lesieur et K. Logan. 2006. «Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, p. 2737-2744.

- Bessie, W. C., et E. A. Johnson. 1995. «The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests». *Ecology*, vol. 76, no 3, p. 747-762.
- Blais, JR. 1983. «Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no 4, p. 539-547.
- Bouchard, M., D. Pothier et S. Gauthier. 2008. «Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 6, p. 1621-1633.
- Boucher, Y., D. Arseneault et L. Sirois. 2009. «Logging history (1820-2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 7, p. 1359-1368.
- Bradley, R.S., et P.D. Jones. 1993. «"Little Ice Age" summer temperature variations: their relevance to recent global warming trends». *The Holocene*, vol. 4, no 4, p. 367-376.
- Carcaillet, C., Y. Bergeron, P.J.H. Richard, B. Fréchet, S. Gauthier et Y.T. Prairie. 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*, vol. 89, p. 930-946.
- Chen, H.Y.H., et R.V. Popadiouk. 2002. «Dynamics of North American boreal mixedwoods». *Environmental Review*, vol. 10, p. 137-166.
- Chrosiewicz, Z. 1990. «Site conditions for jack pine seeding». *The Forestry Chronicle*, vol. 66, no 6, p. 579-584.
- Claveau, Y., C. Messier, P.G. Comeau et K.D. Coates. 2002. «Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 3, p. 458-468.
- Critchfield, W.B. 1985. «The late Quaternary history of lodgepole and jack pines». *Can. J. For. Res.*, vol. 15, no 5, p. 749-772.
- Cumming, S.G. 2001. «A parametric model of the fire-size distribution». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, no 8, p. 1297-1303.
- Cyr, D., S. Gauthier, Y. Bergeron et C. Carcaillet. 2009. «Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 7, no 10, p. 519-524.
- Cyr, D., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2007. «Scale-dependant determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada». *Landscape Ecology*, vol. 22, no 9, p. 1325-1339.

- De Grandpré, L., J. Morissette et S. Gauthier. 2000. «Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, p. 791-800.
- De Lafontaine, G., et S. Payette. 2010. «The origin and dynamics of subalpine white spruce and balsam fir stands in boreal Eastern North America». *Ecosystems*, vol. 13, no 6, p. 932-947.
- Dix, R.L., et J.M.A. Swan. 1971. «The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan». *Canadian Journal of Botany*, vol. 49, p. 657-676.
- Drapeau, P., A. Leduc, D.D. Kneeshaw et S. Gauthier. 2008. «Paramètres à considérer pour le suivi de l'approche écosystémique dans une perspective d'aménagement adaptatif en pessière à mousses». In *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, S. Gauthier, M. A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron, p. 361-392: Presses de l'Université du Québec.
- Drever, C. R., M. C. Drever, C. Messier, Y. Bergeron et M. Flannigan. 2008. «Fire and the relative roles of weather, climate and landscape characteristics in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Canada». *Journal of Vegetation Science*, vol. 19, no 1, p. 57-66.
- Ekbohm, B., L.M. Schroeder et S. Larsson. 2006. «Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden». *Forest Ecology and Management*, vol. 221, no 1-3, p. 2-12.
- Fenton, N., N. Lecomte, S. Legare et Y. Bergeron. 2005. «Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1-3, p. 151-159.
- Flannigan, M., B. Stocks, M. Turetsky et M. Wotton. 2009. «Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest». *Global Change Biology*, vol. 15, no 3, p. 549-560.
- Flannigan, M.D., B.D. Amiro, K.A. Logan, B.J. Stocks et B.M. Wotton. 2005. «Forest and climate change in the 21th century». *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, vol. 11, p. 847-859.
- Flannigan, M.D., et JB Harrington. 1988. «A Study of the Relation of Meteorological Variables to Monthly Provincial Area Burned by Wildfire in Canada (1953-80)».
- Foster, D.R. 1983. «The fire history of southeastern Labrador». *Canadian Journal of Botany*, vol. 72, p. 115-143.
- Foster, D.R., et G.A. King. 1986. «Vegetation pattern and diversity in SE Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (birch) forest development in relation to fire history and physiography». *The Journal of Ecology*, p. 465-483.

- Frelich, L.E., et P.B. Reich. 1995. «Spatial patterns and succession in a Minnesota southern boreal forest». *Ecology Monographs*, vol. 65, no 3, p. 325-346.
- Gauthier, S., Y. Bergeron et J.-P. Simon. 1993. «Cone serotiny in jack pine: ontogenetic, positional, and environmental effects». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 3, p. 394-401.
- Gauthier, S., D. Boucher, J. Morissette et L. De Grandpré. 2010. «Fifty-seven years of composition change in the eastern boreal forest of Canada». *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, no 4, p. 772-785.
- Gauthier, S., L. De Grandpré et Y. Bergeron. 2000. «Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec». *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no 6, p. 781-790.
- Gauthier, S., A. Leduc et Y. Bergeron. 1996. «Forest dynamics modelling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management». *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 39, no 1-3, p. 417-434.
- Gauthier, S., Julie G. et Y. Bergeron. 1993. «Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest». *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, p. 783-790.
- Girard, F., S. Payette et R. Gagnon. 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*, vol. 35, p. 529-537.
- Girardin, M.P., J.Tardif, M.D. Flannigan et Y. Bergeron. 2004. «Multicentury reconstruction of the Canadian Drought Code from eastern Canada and its relationship with paleoclimatic indices of atmospheric circulation». *Climate Dynamics*, vol. 23, no 2, p. 99-115.
- Girardin, M.P., et B.M. Wotton. 2009. «Summer moisture and wildfire risks across Canada». *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, vol. 48, no 3, p. 517-533.
- Greene, D.F., S.E. Macdonald, S. Haeussler, S. Domenicano, J. Noel, K. Jayen, I. Charron, S. Gauthier, S. Hunt, E.T. Gielau, Y. Bergeron et L. Swift. 2007. «The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 6, p. 1012-1023.
- Greene, D.F., J.C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron et M.J. Simard. 1999. «A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 6, p. 824-839.

- Grenier, D.J., Y. Bergeron, D.D. Kneeshaw et S. Gauthier. 2005. «Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Timiskaming, Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 3, p. 656-666.
- Haila, Y., P.J. Comer, M. Hunter, M.J. Samways, C. Hambler, M.R. Speight, P. Hendricks, S. Herrero, F.S. Dobson et A.T. Smith. 1997. «A natural "Benchmark" for Ecosystem Function». *Conservation Biology*, vol. 11, no 2, p. 300-307.
- Harden, J.W., R. Meier, C. Silapaswan, D.K. Swanson et A.D. McGuire. 2001. «Soil drainage and its potential for influencing wildfires in Alaska». *Studies by the US Geological Survey in Alaska*, p. 139-144.
- Harper, K., C. Boudreault, L. De Grandpré, P. Drapeau, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2003. «Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario». *Environmental Reviews*, vol. 11, no 1 SUPPL., p. S79–S98.
- Harper, K.A., Y. Bergeron, P. Drapeau, S. Gauthier et L. De Grandpré. 2005. «Structural development following fire in black spruce boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 206, no 1-3, p. 293-306.
- Harper, K.A., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau. 2002. «Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: A landscape scale study». *Silva Fennica*, vol. 36, no 1, p. 249-263.
- Harvey, B.D., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2002. «Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1-3, p. 369-385.
- Harvey, B., et S. Brais. 2007. «Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*Populus tremuloides*) dominated boreal mixedwoods: implications for deadwood dynamics. ». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, p. 1525-1533.
- Hellberg, E., M. Niklasson et A. Granatröm. 2004. «Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 332-338.
- Helm, J. 1981. *Subarctic*, no 6: Washington, D.C. Smithsonian Institution Press p.
- Heyerdahl, E.K., L. Brubaker et J.K. Agee. 2001. «Spatial controls of historical fire regimes: A multiscale example from the interior west, USA». *Ecology*, vol. 82, no 3, p. 660-678.
- Hunter, M. (1996). Editorial: Benchmarks for Managing Ecosystems: Are Human Activities Natural?, JSTOR. 10: 695-697 p

- Hunter, M.L. 1993. «Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests». *Biological conservation*, vol. 65, no 2, p. 115-120.
- Johnson, E.A., et S.L. Gutsell. 1994. «Fire Frequency Models, Methods and interpretation». *Advances in ecological research*, vol. 25, p. 239-287.
- Johnson, E.A., et S.L. Gutsell. 1993. «Heat budget and fire behaviour associated with the opening of serotinous cones in two *Pinus* species». *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, no 6, p. 745-750.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest*: Cambridge University Press, 129 p.
- Johnstone, J.F., T.N. Hollingsworth, F.S. Chapin et M.C. Mack. 2010. «Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest». *Global Change Biology*, vol. 16, no 4, p. 1281-1295.
- Kasichke, E.S. M.R. Turetsky. 2006. «Recent changes in the fire regime across the North American boreal region - Spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska». *Geophysical research letters*, vol. 33.
- Kasischke, E.S., D. Williams et D. Barry. 2002. «Analysis of the patterns of large fires in the boreal forest region of Alaska». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 11, no 2, p. 131-144.
- Kneeshaw, D.D., B.D. Harvey, G.P. Reyes, M.N. Caron et S. Barlow. 2011. «Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures?». *Forest Ecology and Management*, vol. 262, no 3, p. 482-490.
- Kneeshaw, D., et S. Gauthier. 2003. «Old growth in the boreal forest: A dynamic perspective at the stand and landscape level». *Environmental Review*, vol. 11, p. 99-114.
- Kuuluvainen, T. 2002. «Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia». *Silva Fennica*, vol. 36, no 1, p. 97-125.
- Kuuluvainen, T., J. Mäki, L. Karjalainen et H. Lehtonen. 2002. «Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia». *age*, vol. 169, p. 184.
- Laliberté, M. 1987. «Sur la piste des toukouamis». *Saguenayensia*, vol. 29, no 4, p. 2-10.
- Landres, P.B., P. Morgan et F.J. Swanson. 1999. «Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems». *Ecological Applications*, vol. 9, no 4, p. 1179-1188.

- Larsen, C.P.S. 1997. «Spatial and temporal variations in boreal forest fire frequency in northern Alberta». *Journal of Biogeography*, vol. 24, p. 663-673.
- Le Goff, H. , M.D. Flannigan, Y. Bergeron et M.P. Girardin. 2007. «Historical fire regime shifts related to climate teleconnections in the Waswanipi area, central Quebec, Canada». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 16, p. 607-618.
- Le Goff, H., et L. Sirois. 2004. «Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, p. 2399-2409.
- Lecomte, N., et Y. Bergeron. 2005. «Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, p. 1984-1995.
- Lecomte, N., M. Simard, Y. Bergeron, A.C. Larouche, H. Asnong et P.J.H. Richard. 2005. «Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data». *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, p. 665-674.
- Lefort, P., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2003. «The influence of fire weather and land use on the fire activity of the lake Abitibi area, eastern Canada». *Forest Science*, vol. 49, no 4, p. 509-521.
- Lertzman, K., J. Fall et B. Dorner. 1998. «Three kinds of heterogeneity in fire regimes: at the crossroads of fire history and landscape ecology». *Northwest Science*, vol. 72, p. 4-23.
- Major, J. 1951. «A functional, factorial approach to plant ecology». *Ecology*, vol. 32, no 3, p. 392-412.
- Mansuy, N., S. Gauthier, A. Robitaille et Y. Bergeron. 2010. «The effects of surficial deposit-drainage combinations on spatial variations of fire cycles in the boreal forest of eastern Canada». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 19, no 8, p. 1083-1098.
- McCarthy, J. 2001. «Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests». *Environmental Reviews*, vol. 9, no 1, p. 1-59.
- Ministère des Ressources Naturelles du Québec (2000). La limite nordique des forêts attribuables, rapport final du comité. Québec
- Moreau, J-F., et É. Langevin. 1991. «Les premières occupations de la Grande-Décharge du Piekouagami ». *Saguenayensia*, vol. 33, no 4, p. 7-14.
- Morin, H., et D. Laprise. 1997. «Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 9, p. 1442-1451.

- Morin, H., et D. Laprise. 1990. «Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du Lac St-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, p. 1-8.
- Myster, R.W. et M.P. Malahy. 2008. «Is there a middle way between permanent plots and chronosequences?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 12, p. 3133-3138.
- Oliver, C.D.. 1981. «Forest development in north america following major disturbances». *Forest Ecology and Management*, vol. 3, p. 153-168.
- Parisien, M.A., S.A. Parks, C. Miller, M.A. Krawchuk, M. Heathcott et M. A. Moritz. 2011. «Contributions of Ignitions, Fuels, and Weather to the Spatial Patterns of Burn Probability of a Boreal Landscape». *Ecosystems*, vol. 14, no 7, p. 1141-1155.
- Payette, S., N. Bhiry, A. Delwaide et M. Simard. 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». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, p. 288-305.
- Payette, S., et A. Delwaide. 2003. «Shift of Conifer Boreal Forest to Lichen-Heath Parkland Caused by Successive Stand Disturbances». *Ecosystems*, vol. 6, p. 540-550.
- Payette, S., M-J. Fortin et I. Gamache. 2001. «The Subarctic Forest-Tundra: The Structure of a Biome in a Changing Climate». *BioScience*, vol. 51, no 9, p. 709-718.
- Perala, D.A. 1990. «Populus tremuloides Michx.» In *Silvics of North America*, Russell M. Burns, and Barbara H. Honkala, tech. coords. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Pham, A.T., L. De Grandpré, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2004. «Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 353-364.
- Pickett, S.T.A., et P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Academic Press, 472 p.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins et J.J. Armesto. 1987. «Models, mechanisms and pathways of succession». *The Botanical Review*, vol. 53, no 3, p. 335-371.
- Rossi, S., M. J. Tremblay, H. Morin et V. Levasseur. 2009. «Stand structure and dynamics of Picea mariana on the northern border of the natural closed boreal forest in Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 12, p. 2307-2318.
- Rowe, J.S., et G.W. Scotter. 1973. «Fire in the Boreal Forest». *Quaternary Research*, p. 444-464.

- Rudolph, T. D., et P. R. Laidly. 1990. «Pinus banksiana Lamb.». In *Sylvics of North America: Conifers*, Russell M. Burns, and Barbara H. Honkala, tech. coords. . Washington DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Schier, G.A. 1973. «Origin and development of aspen root suckers». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 3, no 1, p. 45-53.
- Senici, D., H.Y. H. Chen, Y. Bergeron et D. Cyr. 2010. «Spatiotemporal Variations of Fire Frequency in Central Boreal Forest». *Ecosystems*, vol. 13, no 8, p. 1227-1238.
- Seymour, R., et M.L. Hunter. 1999. «Principles of ecological forestry». In *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, p. 22–61. Cambridge, UK; New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Shorohova, E., D. Kneeshaw, T. Kuuluvainen et S. Gauthier. 2011. «Variability and Dynamics of Old-Growth Forests in the Circumboreal Zone: Implications for Conservation, Restoration and Management». *Silva Fennica*, vol. 45, no 5, p. 785-806.
- Siitonen, J. 2001. «Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example». *Ecological bulletins*, p. 11-41.
- St-Denis, A., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 2010. «The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 469-476.
- St-Pierre, H., R. Gagnon et P. Bellefleur. 1991. «Post-fire spatial distribution of black spruce (*Picea mariana*) and jack pine (*Pinus banksiana*) in the Reserve faunique Ashuapmushuan, Quebec». *Distribution spatiale de la regeneration apres feu de l'epinette noire (Picea mariana) et du pin gris (Pinus banksiana) dans le foret boreale, Reserve faunique Ashuapmushuan, Quebec*, vol. 69, no 4, p. 717-721.
- Stanek, W. 1961. «Natural layering of black spruce in northern Ontario». *The Forestry Chronicle*, vol. 37, no 3, p. 245-258.
- Stocks, B.J., J.A. Mason, J.B. Todd, E.M. Bosch, B.M. Wotton, B.D. Amiro, M.D. Flannigan, K.G. Hirsch, K.A. Logan, D.L. Martell et W. R. Skinner. 2003. «Large forest fires in Canada, 1959-1997». *Journal of Geophysical Research*, vol. 108, no D1, p. 1-12.
- Turner, M.G., W.L. Baker, C.J. Peterson et R.K. Peet. 1998. «Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances». *Ecosystems*, vol. 1, no 6, p. 511-523.
- Turner, M.G., et W.H. Romme. 1994. «Landscape dynamics in crown fire ecosystems». *Landscape Ecology*, vol. 9, no 1, p. 59-77.

- Uchytil, R. J. 1991a. «Betula papyrifera». Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). En ligne. <<http://www.fs.fed.us/database/feis/>>. Consulté le 24-12.
- Uchytil, R. J. 1991b. «Picea mariana». Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. En ligne. <<http://www.fs.fed.us/database/feis/>>. Consulté le 24-12.
- Vaillancourt, M.-A., L. De Grandpré, S. Gauthier, A. Leduc, D.D. Kneeshaw, Y. Claveau et Y. Bergeron. 2008. «Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique ?». Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, p. 41-60: Presses de l'Université du Québec.
- Van Wagner, C.E. 1978. «Age-class distribution and the forest fire cycle». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 8, p. 220-227.
- Van Wagner, C.E. (1987). Development and structure of the canadian forest fire weather index system. Canadian forest service. Ottawa, Minister of Supply and Services: 37 p
- Weber, M.G., et M.D. Flannigan. 1997. «Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes». *Environmental Reviews*, vol. 5, no 3-4, p. 145-166.
- Yarranton, M., et G.A. Yarranton. 1975. «Demography of a jack pine stand». *Canadian Journal of Botany*, vol. 53, no 3, p. 310-314.
- Zackrisson, O. 1977. «Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest». *Oikos*, p. 22-32.