

2M11.2664.6

Université de Montréal

Répartition spatiale de la régénération coniférienne dans le sud-ouest de la forêt
boréale québécoise et effet de changements de résolution spatiale sur la classification
du couvert forestier

par

Hugo Asselin

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de

Maître ès sciences (M.Sc.)

en sciences biologiques

Novembre 1998

© Hugo Asselin, 1998



QH
302
U54
1999
V.002

Ministry of Education

Department of Education

and

Higher Education

Department of Higher Education and Scientific Research

Faculty of Education

Department of Educational Psychology

Faculty of Education

Department of Educational Psychology

Faculty of Education

Department of Education

Faculty of Education



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Répartition spatiale de la régénération coniférienne dans le sud-ouest de la forêt
boréale québécoise et effet de changements de résolution spatiale sur la classification
du couvert forestier

présenté par
Hugo Asselin

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

André Bouchard (président du jury)

Luc Brouillet

Marie-Josée Fortin (directrice de recherche)

Yves Bergeron (codirecteur)

Mémoire accepté le:

23. 11. 1998

Sommaire

Suite à une perturbation, le sud de la forêt boréale se caractérise par l'établissement d'une succession directionnelle impliquant des remplacements des espèces dominantes. Afin de s'assurer un retour sur les sites perturbés, les espèces de fin de succession, ne bénéficiant ni de la reproduction végétative, ni de cônes sérotineux, s'en remettent entièrement aux banques de graines que constituent les zones forestières épargnées. Cette étude avait comme premier objectif de quantifier la répartition spatiale de la régénération en sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) le long de transects prenant leur origine à l'intérieur de zones forestières préservées et s'étendant à l'intérieur de zones perturbées (par le feu ou une coupe). Les diagrammes de densité de la régénération en fonction de la distance d'une zone épargnée ainsi que les corrélogrammes spatiaux (I de Moran) montrent que les zones résiduelles, même petites, ont une influence significative sur le patron de répartition spatiale de la régénération des trois espèces à l'étude, autant après feu qu'après coupe. Sur le même territoire d'étude, une analyse plus détaillée a été effectuée afin de quantifier l'effet de différentes variables environnementales (dépôt de surface, drainage, pente, altitude) sur le patron de répartition spatiale de la régénération en espèces de fin de succession. De plus, les contributions relatives des variables environnementales et spatiales (coordonnées cartésiennes et distance d'une zone préservée) dans l'explication de la répartition spatiale de la régénération ont été quantifiées. Il ressort des analyses canoniques de correspondances que les variables spatiales expliquent 24,70% de la variation dans la répartition spatiale de la régénération, contre seulement 10,83% pour les variables environnementales et 0,48% pour les variables environnementales influencées par l'espace. Cette étude a donc permis de démontrer que les zones forestières épargnées influencent de façon déterminante le patron de distribution spatiale de la régénération en sapin, épinette blanche et thuya, ce qui trouve des applications directes au niveau de l'aménagement forestier. Par exemple, pour les sites où la régénération préétablie n'est pas abondante, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) pourrait ne pas

donner les résultats escomptés. Laisser un certain nombre de zones préservées pourrait s'avérer une solution. Ce type de recommandation, prônant une gestion forestière s'inspirant de la dynamique naturelle des écosystèmes, implique l'adoption d'une perspective à grande échelle. La photographie aérienne et l'imagerie satellitaire sont des outils de plus en plus utilisés à cette fin, palliant ainsi aux contraintes spatiales, temporelles et monétaires qu'imposent les campagnes de terrain. De ce fait, le deuxième objectif de cette recherche était de déterminer dans quelle mesure la caractérisation de l'évolution du couvert forestier pourrait être effectuée à l'aide de photographies aériennes et d'images satellitaires. Pour ce faire, les différentes classifications du couvert forestier obtenues à partir de données ayant des résolutions spatiales différentes (terrain, photographie aérienne, image satellitaire) ont été comparées. Les résultats indiquent que le passage d'une résolution fine (terrain) à une résolution de plus en plus grossière (photographie aérienne, image satellitaire) implique inévitablement une modification du type d'information de même qu'une perte d'information, exprimées par les valeurs très basses obtenues pour le calcul du coefficient de Kappa ($K < 0,27$). De façon générale, les résultats obtenus dans le cadre de la présente étude indiquent que l'image satellitaire concorde davantage avec les données de terrain que la photographie aérienne. Cela pourrait s'expliquer, du moins en partie, par un moindre degré de subjectivité dans les étapes d'interprétation d'une image satellitaire comparativement à une photographie aérienne.

Table des matières

Sommaire.....	i
Tables des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures.....	vi
Remerciements.....	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
PREMIER ARTICLE – Répartition spatiale de la régénération coniférienne après feu et après coupe dans le sud-ouest de la forêt boréale québécoise	
Résumé.....	7
Introduction.....	8
Matériel et méthodes	
<i>Aire d'étude</i>	11
<i>Échantillonnage – Site du feu</i>	12
<i>Échantillonnage – Site de la coupe</i>	15
<i>Analyses</i>	16
Résultats	
<i>Répartition spatiale dans le site du feu</i>	20
<i>Transects – Site du feu et site de la coupe</i>	32
<i>Contributions respectives des variables environnementales et spatiales à la répartition spatiale de la régénération dans le site du feu</i>	34
Discussion.....	39
Implications pour l'aménagement forestier.....	43
Remerciements.....	45
Bibliographie.....	46

DEUXIÈME ARTICLE – Effet de changements de résolution spatiale sur l'efficacité de la classification d'un secteur de la forêt boréale	
Résumé.....	57
Introduction.....	58
Aire d'étude.....	60
Méthodes	
<i>Succession secondaire</i>	62
<i>Effet de changements d'échelle</i>	62
Résultats – Discussion	
<i>Succession secondaire</i>	66
<i>Effet de changements d'échelle</i>	68
Conclusion.....	71
Remerciements.....	72
Bibliographie.....	73
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	79
BIBLIOGRAPHIE.....	82

Liste des tableaux

PREMIER ARTICLE

Tableau I. Valeurs de I en fonction de la distance le long du transect B9.....	33
Tableau II. Valeurs de I en fonction de la distance pour les sapins des cinq transects du site de la coupe. Le transect 1 n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 1,000$).....	33
Tableau III. Valeurs de I en fonction de la distance pour les épinettes blanches des cinq transects du site de la coupe. Les transects 1 et 5 ne sont pas significatifs dans leur ensemble (Bonferroni, $p = 0,534$ et $p = 0,441$ respectivement).....	34

DEUXIÈME ARTICLE

Tableau I. Classification de la région couverte par les 164 points de la grille d'échantillonnage obtenue à chacune des trois résolutions spatiales. En caractère gras: la classification de l'image satellitaire est utilisée pour les comparaisons.....	64
Tableau II. Pourcentage du territoire des photographies aériennes couvert par chaque élément de classification. La valeur la plus importante pour chaque année est en caractère gras.....	67
Tableau III. Photographie aérienne (lignes) et données de terrain (colonnes). * Valeurs ayant été divisées par deux pour la pondération du coefficient.....	69
Tableau IV. Image satellitaire (lignes) et données de terrain (colonnes). * Valeurs ayant été divisées par deux pour la pondération du coefficient.....	70
Tableau V. Image satellitaire (lignes) et photographie aérienne (colonnes). * Valeurs ayant été divisées par deux pour la pondération du coefficient.....	70

Liste des figures

PREMIER ARTICLE

- Figure 1. Schéma de la grille d'échantillonnage de 164 points du site du feu, située directement au sud du lac Duparquet et couvrant 42 ha. Les transects B9 et F20 sont également représentés.....13
- Figure 2. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de l'altitude (cercles), du drainage (triangles) et de la pente (carrés) en fonction de la distance (m) dans le site du feu. Les symboles pleins représentent les valeurs de I significatives (il en sera de même pour les figures 3, 4 et 11).....21
- Figure 3. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de la densité de sapins (triangles), d'épinettes blanches (carrés) et de thuyas (cercles) matures en fonction de la distance (m) dans le site du feu.....22
- Figure 4. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de la régénération en sapin (triangles), épinette blanche (carrés) et thuya (cercles) en fonction de la distance pour le site du feu. Le corrélogramme pour l'épinette blanche (courbe pointillée) n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 0,223$).23
- Figure 5a. Représentation cartographique de l'altitude (m) dans le site du feu.....24
- Figure 5b. Représentation cartographique du drainage dans le site du feu. Les classes varient de 0 (drainage excessif) à 6 (absence de drainage).....25
- Figure 6a. Représentation cartographique de la densité de sapins matures dans le site du feu (en nombre d'arbres de plus de 10 cm de DHP par 400 m²).....26
- Figure 6b. Représentation cartographique de la densité d'épinettes blanches matures dans le site du feu (en nombre d'arbres de plus de 10 cm de DHP par 400 m²).....27
- Figure 6c. Représentation cartographique de la densité de thuyas matures dans le site du feu (en nombre d'arbres de plus de 10 cm de DHP par 400 m²).....28
- Figure 7a. Représentation cartographique de la densité de régénération en sapin dans le site du feu (en nombre de semis de moins de 10 cm de DHP par 400 m²).....29
- Figure 7b. Représentation cartographique de la densité de régénération en épinette blanche dans le site du feu (en nombre de semis de moins de 10 cm de DHP par 400 m²).....30

Figure 7c. Représentation cartographique de la densité de régénération en thuya dans le site du feu (en nombre de semis de moins de 10 cm de DHP par 400 m²).....31

Figure 8. Densité de la régénération en sapin (triangles, droite unie), épinette blanche (carrés, droite à traits longs) et thuya (cercles, droite à traits courts) en fonction de la distance de la zone préservée du transect B9 du site du feu.....35

Figure 9. Densité moyenne de la régénération en sapin en fonction de la distance de la zone préservée du site de la coupe.....36

Figure 10. Densité moyenne de la régénération en épinette blanche en fonction de la distance de la zone préservée du site de la coupe. La droite est tracée même si la relation n'est pas significative ($p = 0,189$).....37

Figure 11. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de la densité de régénération en sapin (triangles) et en épinette blanche (carrés) en fonction de la distance dans le transect F20 du site du feu. Le corrélogramme pour l'épinette blanche (courbe pointillée) n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 0,276$).....38

DEUXIÈME ARTICLE

Figure 1. Région du lac Duparquet (d'après l'image satellitaire). La zone encadrée d'un trait pointillé représente l'aire couverte par chacune des cinq photographies aériennes (2839 ha). La zone encadrée d'un trait plein représente la superficie couverte lors de la campagne de terrain (42 ha).....61

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier Mme Marie-Josée Fortin, ma directrice de recherche, pour m'avoir donné la chance de réaliser ce projet. Ses conseils m'ont été très précieux. Merci également à M. Yves Bergeron, professeur à l'Université du Québec à Montréal et codirecteur, pour ses commentaires et pour m'avoir ouvert les portes de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet, où j'ai réalisé mon travail de terrain.

Justement, le travail de terrain n'aurait pas été le même sans l'aide – et le sens de l'humour – de M. Marc Bélanger. Je tiens aussi à remercier M. Patrick Graillon pour ses travaux de photo-interprétation et de numérisation. À ce chapitre, l'aide de Mme Safa M. Ziga a été des plus appréciées.

J'exprime toute ma gratitude à ma famille et mes amis pour leur support inconditionnel et constant. Il fait toujours bon parler Science autour d'une bonne bière tout en écoutant du Blues.

Finalement, cette étude n'aurait pu arriver à terme sans la participation financière du Réseau des centres d'excellence (Gestion durable des forêts) et du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada qui ont tous deux octroyé des fonds de recherche à ma directrice.

Introduction générale

La forêt boréale constitue une large bande circumpolaire composée de forêts conifériennes dans sa partie nord et de forêts mixtes dans sa partie sud et couvrant plus de 14,7 millions de km², soit 11% de la surface terrestre (Bonan et Shugart 1989). Elle est caractérisée par une courte saison de croissance ainsi que par de fortes variations saisonnières de la température de l'air et de la photopériode. Les sols, qui sont souvent mal drainés, ont une basse température, une épaisse couche de matière organique et peu d'éléments nutritifs disponibles (Bonan 1992a). Le segment nord-américain de la forêt boréale constitue un biome bien délimité, autant géographiquement qu'écologiquement (Payette 1992) reposant, au Canada, sur les très vieilles roches du Bouclier canadien (2,5 à 3,1 milliards d'années; Hocq 1994). Ces roches sont recouvertes à maints endroits de dépôts datant de la glaciation wisconsinienne. C'est d'ailleurs le retrait tardif de ce glacier qui donne son jeune âge (4000-8000 ans) à la forêt boréale de l'est du Canada (Richard *et al.* 1982).

Depuis le retrait des glaces du territoire québécois, les incendies jouent un rôle déterminant dans la dynamique de la forêt boréale (Heinselman 1981; Tolonen 1983). L'activité des feux résulte, à l'échelle du paysage, en une mosaïque composée d'un assemblage de peuplements d'âge, de superficie et de composition différents (Payette 1992). À l'échelle locale, les feux ont des effets, entre autres, sur les propriétés chimiques, hydriques et thermiques du sol, de même que sur les populations animales (Ahlgren et Ahlgren 1960; Rowe et Scotter 1973; Wright et Heinselman, 1973; Whelan 1986). Tandis que dans la majeure partie de la forêt boréale de courts cycles de feu limitent le processus de succession, dans la partie sud, des cycles de feu plus longs permettent l'établissement d'une succession directionnelle impliquant le remplacement des espèces dominant la canopée (Dix et Swan 1971; Bergeron et Dubuc 1989; Bergeron et Charron 1994). Ces changements sont dus en grande partie au fait que les espèces de la forêt boréale ne sont pas toutes adaptées de la même façon aux effets des incendies forestiers. Ainsi, il est possible de distinguer les espèces pionnières des espè-

ces de fin de succession. Les espèces pionnières sont généralement intolérantes à l'ombre et possèdent des adaptations leur permettant d'envahir rapidement les sites perturbés. Par exemple, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) portent respectivement des cônes sérotineux et semi-sérotineux (Rudolph et Laidly 1990; Viereck et Johnston 1990). Ces cônes, enduits de résine, nécessitent la chaleur du feu pour s'ouvrir et disséminer des graines qui peuvent alors bénéficier de la mise à nu du sol minéral pour germer et s'établir (Rowe et Scotter 1973; Heinselman 1981). D'autres types d'espèces pionnières ont la possibilité de se reproduire végétativement en plus de produire des graines. C'est le cas du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et du bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) qui produisent respectivement des drageons et des rejets de souche (Perala 1990; Safford *et al.* 1990). Les espèces de fin de succession, comme le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), ne possèdent ni l'une ni l'autre de ces adaptations. Leur retour sur les sites incendiés dépend entièrement de l'ensemencement à distance à partir des banques de graines que constituent les portions de forêt épargnées. En effet, selon l'intensité du feu et les conditions environnementales, certains arbres ou groupes d'arbres ne sont pas touchés (Rowe et Scotter 1973; Carleton et MacLellan 1994).

En plus des perturbations naturelles (incendies, épidémies d'insectes défoliateurs, chablis, etc.), la dynamique de la forêt boréale est aussi influencée par les perturbations anthropiques, en l'occurrence les coupes forestières. En Amérique du Nord, l'exploitation forestière commerciale est pratiquée depuis déjà de nombreuses années. Au Québec, plus particulièrement en Abitibi, les coupes forestières ont débuté dès que le chemin de fer transcontinental fut terminé, soit en 1910. Toutefois, ce n'est que depuis 1978 que des coupes mécanisées à grande échelle ont lieu dans l'ensemble de cette région (Dansereau et Bergeron 1993). Les standards provinciaux en matière de sylviculture exigent que les placettes de coupe se régénèrent à des niveaux égaux ou supérieurs à ceux d'avant coupe (Bergeron et Harvey 1997). Parfois la régénération

naturelle suffit, mais des plantations sont souvent nécessaires, même dans les cas de coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Alors qu'il est bien connu que les feux et les coupes ont des impacts différents sur l'environnement (Carleton et MacLellan 1994), la décennie 1990 marque l'avènement d'études concernant de nouvelles méthodes de sylviculture s'inspirant de la dynamique naturelle des écosystèmes (Attiwill 1994; Galindo-Leal et Bunnell 1995; MacDonald 1995; Lieffers *et al.* 1996; Bergeron et Harvey 1997; Fries *et al.* 1997). En effet, bien que les peuplements forestiers semblent bien se régénérer suite aux perturbations naturelles, ce n'est pas toujours le cas après une coupe forestière. Certains auteurs ont donc commencé à s'intéresser à l'étude des impacts sur la régénération de pratiques sylvicoles alternatives à la traditionnelle coupe à blanc (Burton *et al.* 1992; Lieffers *et al.* 1996; Arnott et Beese 1997; Bergeron et Harvey 1997; Fries *et al.* 1997). En effet, avec l'engagement du Canada dans plusieurs ententes internationales concernant la gestion durable des forêts et la biodiversité (Johnston 1993; Galindo-Leal et Bunnell 1995) il devient impératif de connaître le mieux possible le fonctionnement naturel des écosystèmes afin de pouvoir ajuster en conséquence nos méthodes d'exploitation forestière et d'aménagement.

L'apparition du concept de rendement durable impose l'adoption d'une nouvelle perspective vis-à-vis de l'aménagement et de la gestion des forêts. C'est ainsi qu'une approche écosystémique (*sensu* Rowe 1992) est de plus en plus privilégiée en vue de rencontrer les objectifs fixés de gestion durable (Griss 1993) et de conservation de la biodiversité (Boyle 1991). Cette approche, comme son nom l'indique, prend en considération des écosystèmes entiers plutôt que de se limiter au niveau du peuplement. Cette façon de faire nécessite donc l'utilisation et l'intégration de données provenant de plusieurs échelles d'observation (Addicott *et al.* 1987; Turner *et al.* 1989a; Levin 1992; Marceau *et al.* 1994a; Brand et Parker 1995). Les données à grande échelle peuvent être acquises à partir de photographies aériennes et d'images satellitaires. Les gestionnaires disposent ainsi de moyens moins onéreux que les traditionnelles campagnes de terrain pour couvrir de plus grandes surfaces à des intervalles de temps plus rapprochés. Néanmoins, l'utilisation de photographies aériennes et d'images satellitai-

res entraîne un inévitable problème de changement de précision lors de la comparaison de données provenant de différentes échelles (Bailey 1985; Addicott *et al.* 1987; Meentemeyer et Box 1987; Smith et Urban 1988; Meentemeyer 1989; Wiens 1989; Turner *et al.* 1989*a,b*; Turner 1990; Levin 1992; Costanza et Maxwell 1994; Marceau *et al.* 1994*a,b*; Moody et Woodcock 1995).

Dans ce contexte de gestion durable des forêts, plusieurs informations quant à la dynamique spatiale des espèces arborescentes restent à quantifier, tout particulièrement en ce qui a trait à la régénération des espèces de fin de succession, et ce à plusieurs échelles d'observation. Ce faisant, la présente recherche comporte deux objectifs: le premier est de quantifier la répartition spatiale de la régénération en sapin baumier, épinette blanche et thuya occidental à l'échelle du peuplement et du paysage; et le second est d'évaluer dans quelle mesure des données de résolutions spatiales différentes (terrain, photographie aérienne, image satellitaire) permettent de caractériser adéquatement le couvert forestier et son évolution.

Le premier objectif vise donc à quantifier la répartition spatiale de la régénération en espèces de fin de succession à l'échelle du peuplement. Pour ce faire, la répartition spatiale de la régénération est quantifiée le long de transects prenant leur origine à l'intérieur de zones préservées et s'étendant à l'intérieur de zones perturbées (par le feu ou une coupe). Dans un deuxième temps, une étude à l'échelle du paysage, sur un territoire de 42 ha, vise à quantifier l'effet de différentes variables environnementales (dépôt de surface, drainage, pente, altitude) sur le patron de répartition spatiale de la régénération en espèces de fin de succession. Il s'agit également de déterminer la contribution relative des variables environnementales et spatiales (coordonnées cartésiennes et distance d'une zone préservée) dans l'explication de la répartition spatiale de la régénération.

Le deuxième objectif de cette recherche consiste à déterminer dans quelle mesure des données ayant des résolutions spatiales différentes (terrain, photographie aé-

rienne, image satellitaire) permettent de rendre compte avec justesse du couvert forestier. Tout d'abord, une série de photographies aériennes couvrant une période de 50 ans a été utilisée afin de suivre l'évolution du couvert forestier suite à un incendie ayant eu lieu en 1944 dans la région du Lac Duparquet. Ensuite, l'information relative au couvert forestier classifiée à partir de la photographie la plus récente (1994) a été comparée à celle provenant d'une image Landsat-TM (1995) et à celle résultant d'une campagne de terrain (1997).

PREMIER ARTICLE

Répartition spatiale de la régénération coniférienne après feu et après coupe dans le sud-ouest de la forêt boréale québécoise

Hugo Asselin¹, Marie-Josée Fortin² et Yves Bergeron³

¹Département de sciences biologiques et ²Département de géographie, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7. ³Groupe de recherche en écologie forestière, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3P8.

Résumé

La répartition spatiale de la régénération en sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) a été étudiée dans deux sites de la forêt boréale du Québec. Le premier site origine d'un incendie forestier datant de 1944 et le deuxième site a fait l'objet d'une coupe à blanc au milieu des années 1980. Les diagrammes de densité de régénération en fonction de la distance d'une zone forestière préservée ainsi que les analyses d'autocorrélation spatiale (I de Moran) démontrent que la densité de régénération diminue avec l'éloignement des zones résiduelles, et ce autant dans le site brûlé que dans le site coupé. Les analyses d'autocorrélation spatiale tendent à démontrer que même de petites zones résiduelles influencent significativement le patron de répartition spatiale de la régénération en sapin, épinette blanche et thuya. Des analyses canoniques de correspondances révèlent que la distance de la zone forestière préservée la plus proche est le facteur le plus important pour expliquer la répartition spatiale de la régénération, comparativement aux variables environnementales étudiées telles le dépôt de surface, le drainage, la pente et l'altitude. Les résultats de la présente étude indiquent que, dans les cas de coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) où la régénération préétablie n'est pas assez abondante, des méthodes de sylviculture alternatives devraient être utilisées, par exemple la coupe avec rétention d'arbres verts.

Introduction

De toutes les perturbations naturelles affectant la dynamique de la forêt boréale, le feu est sans contredit la plus importante, du moins à l'échelle du siècle (Heinselman 1981; Payette 1992). Le passage d'un feu marque le début du processus de succession secondaire dans la région considérée. Au niveau du paysage, l'activité des feux résulte ainsi en une mosaïque composée d'un assemblage de peuplements d'âge, de superficie et de composition différents (Payette 1992). La forêt boréale est caractérisée, en majorité, par des feux de couronne de forte intensité, couvrant de grandes surfaces et ne laissant que très peu d'arbres vivants après leur passage (Heinselman 1981). Étant donné le cycle de feux relativement court (entre 50 et 200 ans selon les régions, Bonan 1992*b*), les espèces arborescentes de la forêt boréale ont dû développer des adaptations afin de pouvoir survivre et se maintenir. Ainsi, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) portent respectivement des cônes sérotineux et semi-sérotineux (Rudolph et Laidly 1990; Viebeck et Johnston 1990). Ces cônes, enduits de résine, nécessitent la chaleur du feu pour s'ouvrir et disséminer des graines qui peuvent alors bénéficier de la mise à nu du sol minéral pour germer et s'établir (Rowe et Scotter 1973; Heinselman 1981). D'autres types d'espèces colonisatrices vont plutôt miser sur la reproduction végétative pour envahir les sites incendiés. C'est le cas du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et du bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) qui produisent respectivement des drageons et des rejets de souche (Perala 1990; Safford *et al.* 1990). Certaines espèces, toutefois, ne possèdent ni l'une ni l'autre de ces adaptations. Ce sont généralement des espèces de fin de succession, parmi lesquelles se trouvent le sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.). Selon l'intensité du feu et les conditions environnementales, certaines portions du territoire demeurent parfois intactes (Rowe et Scotter 1973; Carleton et MacLellan 1994). Ces îlots préservés constituent des banques de graines d'une importance cruciale pour le retour éventuel sur les sites perturbés des espèces dépendantes d'un ensemencement à distance.

À l'instar des incendies forestiers, les perturbations anthropiques que sont les coupes forestières affectent indéniablement la dynamique des écosystèmes boréaux. En Amérique du Nord, la forêt est exploitée commercialement depuis déjà de nombreuses années. Comme c'est le cas lors d'un feu, une coupe forestière résulte en l'enlèvement de la couverture arborescente, occasionnant certains changements microclimatiques au niveau du sol. Ces changements sont liés aux besoins en lumière des semis (Carleton et MacLellan 1994). Les coupes ont aussi des répercussions à d'autres niveaux, par exemple il en résulte une baisse de la quantité de matière organique (Covington 1981) et de la disponibilité en éléments nutritifs (Brais 1994; Brais *et al.* 1995), de même qu'une augmentation de la végétation de compétition (Ruel 1992; Archambault *et al.* 1998). Les coupes effectuées à l'aide de machinerie lourde compactent le sol (Froehlich 1979; Corns 1988; Brais 1994; Brais et Camiré 1998). Cette augmentation de la masse volumique et de la dureté du sol a été liée à la mortalité des semis et à la réduction du taux de croissance de la régénération survivante (Harvey et Bergeron 1989). Au Québec, les standards provinciaux en matière de sylviculture exigent que les placettes de coupe se régénèrent à des niveaux égaux ou supérieurs à ceux d'avant coupe (Bergeron et Harvey 1997). Parfois la régénération naturelle suffit, mais des plantations sont souvent nécessaires même dans les cas de coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS).

La présente étude s'inscrit dans le courant récent visant à définir de nouvelles pratiques forestières en s'inspirant de la dynamique naturelle des écosystèmes (Attiwill 1994; Galindo-Leal et Bunnell 1995; MacDonald 1995; Lieffers *et al.* 1996; Bergeron et Harvey 1997; Fries *et al.* 1997). En effet, avec l'engagement du Canada dans plusieurs ententes internationales concernant la gestion durable des forêts et la biodiversité (Johnston 1993; Galindo-Leal et Bunnell 1995) il devient impératif de connaître le mieux possible le fonctionnement naturel des écosystèmes afin de pouvoir ajuster en conséquence nos méthodes d'exploitation forestière et d'aménagement. C'est ainsi que cette recherche vise dans un premier temps la quantification de la répartition spatiale de la régénération en sapin baumier, épinette blanche et thuya occidental dans la forêt

de l'Abitibi le long de transects prenant leur origine à l'intérieur de zones préservées et s'étendant à l'intérieur de zones perturbées (par le feu ou une coupe). Dans un deuxième temps, une étude plus détaillée, sur un territoire de 42 ha, a comme objectif de quantifier l'effet de différentes variables environnementales (dépôt de surface, drainage, pente, altitude) sur le patron de répartition spatiale de la régénération en espèces de fin de succession. De plus, la contribution relative des variables environnementales et spatiales (coordonnées cartésienne et distance d'une zone préservée) dans l'explication de la répartition spatiale de la régénération est estimée.

Matériel et méthodes

Aire d'étude

L'aire d'étude se situe en Abitibi, dans la région du lac Duparquet (79° 01' O, 48° 30' N), à environ 35 km au nord-ouest de Rouyn-Noranda. Le lac Duparquet fait partie d'un vaste bassin versant se drainant dans la Baie James, à travers le lac Abitibi.

La région est sise sur la ceinture d'argile du nord du Québec et de l'Ontario. Cette grande région physiographique a été créée par les dépôts lacustres datant de l'extension maximale des lacs pro-glaciaires Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy 1977). La station météorologique la plus proche est localisée à La Sarre, à environ 35 km au nord de l'aire d'étude. La température moyenne annuelle est de 0,6 °C et la pluviométrie, relativement faible (800-900 mm/année), est répartie surtout durant la saison de croissance (Bergeron *et al.* 1983). La période sans gel dure environ 64 jours, mais des gels occasionnels peuvent toutefois survenir n'importe quand durant la saison de croissance (Environnement Canada, 1993). Le cycle de feu pour la région du lac Duparquet a été estimé à 63 ans pour la période antérieure à 1870 et à plus de 99 ans après 1870 (Bergeron 1991).

Un premier site d'étude, ci-après nommé "site du feu", est localisé directement aux abords sud du lac Duparquet et a brûlé en 1944. Avant le feu, le site était composé en majorité de sapin et de thuya (Bergeron et Charron 1994) avec aussi de l'épinette blanche. Au sud, quelques affleurements rocheux sont peuplés par l'épinette noire et le pin gris. Au nord, la proximité du lac a favorisé le développement de sols organiques tandis que le reste de l'aire d'étude est caractérisé par des dépôts d'argile glaciolacustre en bas de pente et de till glaciaire en haut de pente. Après le feu, le site a été colonisé par le bouleau blanc et le peuplier faux-tremble, majoritairement d'origine végétative. C'est donc en sous-étage que se trouve la régénération en espèces conifériennes (sapin, épinette blanche et thuya) ayant été échantillonnée.

Le deuxième site d'étude, ci-après nommé "site de la coupe" se trouve à proximité du Chemin de la mine, à environ 14 km au nord ouest du site du feu. L'endroit a fait l'objet d'une coupe à blanc au milieu des années 1980 et a été par la suite reboisé en épinette noire. Des pratiques de préparation de terrain ont été utilisées avant la plantation et un contrôle des espèces compétitrices (incluant le sapin et l'épinette blanche) a été effectué pendant les sept années suivant la plantation (MRN comm. pers.). Le site, caractérisé par des dépôts de till glaciaire, n'a pas été entièrement récolté. En effet, une zone d'une superficie d'environ 19 ha a été préservée dans la partie ouest.

Échantillonnage - Site du feu

Un total de 164 placettes circulaires de 400 m² (11,28 m de rayon) ont été échantillonnées dans le site du feu, suivant une grille quasi-systématique¹ dont les points sont espacés de 50 mètres en moyenne (Figure 1). Les 164 placettes couvrent une superficie totale d'environ 42 ha et ont été localisées à l'aide d'un Système de Positionnement Global (GPS, Trimble Basic +) ayant une précision d'une quinzaine de mètres.

Pour chaque placette, le type de dépôt de surface a été noté (argile glaciola-custre, till glaciaire, affleurement rocheux ou sol organique). La pente a été estimée et notée par classes (0-3%, 4-8%, 9-15%, 16-30%, 31-40% et >41%). Le drainage a également été noté, variant entre 0 pour un drainage excessif et 6 pour l'absence de drainage (Lafond *et al.* 1992).

Tous les sapins, épinettes blanches et thuyas vivants et mesurant plus de 10 cm de DHP (considérés comme matures) ont été mesurés (DHP) et positionnés spatiale-

¹ Suite à une erreur survenue lors du travail de terrain, la grille d'échantillonnage, qui devait au départ être systématique, a été légèrement altérée.

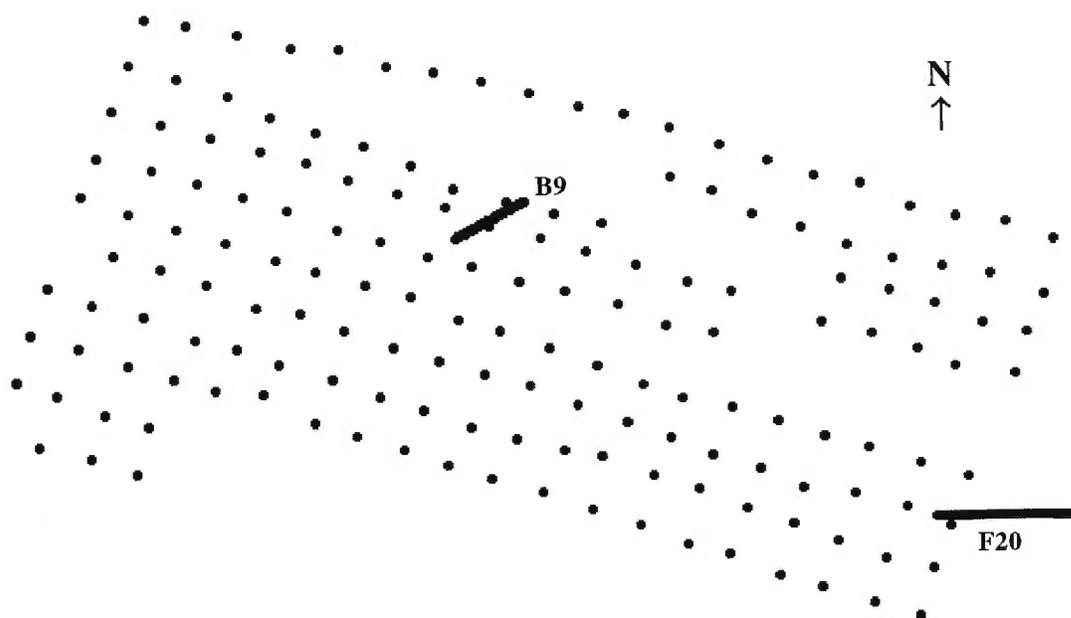


Figure 1. Schéma de la grille d'échantillonnage de 164 points du site du feu, située directement au sud du lac Duparquet et couvrant 42 ha. Les transects B9 et F20 sont également représentés.

ment à l'intérieur de chaque placette. Certains arbres établis suite au feu ont probablement aujourd'hui des diamètres supérieurs à 10 cm. Ces arbres, même s'ils ne font pas partie de ceux qui ont survécu à l'incendie, ont de toute évidence influencé le patron de répartition spatiale de la régénération suite à la perturbation (Galipeau *et al.* 1997). C'est pourquoi ils sont inclus dans la catégorie "matures" pour les besoins de cette étude. Pour positionner les arbres dans l'espace, un appareil électronique de mesurage de distance (SONIN 150, Sonin Inc.) a été utilisé. La distance entre l'arbre et le centre de la placette a ainsi pu être mesurée. À l'intérieur de chaque placette de 400 m², cinq placettes de 4 m² (1,13 m de rayon) ont été positionnées le long de l'axe nord-sud. À l'intérieur de ces placettes, tous les sapins, épinettes blanches et thuyas vivants et mesurant moins de 10 cm de DHP (considérés comme de la régénération) ont été comptés et assignés à l'une de six classes de hauteur (0-25 cm, 25-50 cm, 50-75 cm, 75-100 cm, 100-150 cm et >150 cm). Dans cet article, à moins d'indication contraire, le mot "régénération" regroupe les six classes à la fois.

Le site du feu a également fait l'objet d'un échantillonnage par transects visant à évaluer le rôle des zones épargnées par le feu dans la distribution spatiale de la régénération. Deux transects ont été échantillonnés à cette fin. Chacun débute à une distance de 20 mètres à l'intérieur d'une zone forestière résiduelle afin de rendre compte des différences de densité de régénération à l'intérieur et à l'extérieur des zones préservées. Le premier transect, ci-après nommé "transect B9", prend son origine à l'intérieur d'une large (environ 200 m) zone non brûlée longeant le lac Duparquet (Figure 1). Ce transect a une longueur de 80 m (dont 20 dans la zone préservée) et est orienté perpendiculairement à la limite de feu. La zone préservée est principalement peuplée de sapin, d'épinette blanche et de thuya (surfaces terrières: 10, 6 et 6 m²/ha respectivement). Ces arbres ont été carottés à hauteur de DHP et leur âge se situe entre 70 et 85 ans. Le deuxième transect, d'une longueur de 140 m et ci-après nommé "transect F20", est orienté dans la direction des vents dominants (vents d'ouest) et prend son origine à 20 mètres à l'intérieur d'un îlot résiduel situé dans la portion est du site du feu (Figure 1). Cet îlot, d'une superficie d'environ 0,1 ha, est un peuplement de sapin et d'épinette

blanche d'environ 60 ans (surfaces terrières: 4 et 8 m²/ha respectivement). Le transect F20 a ceci de particulier que, en plus de la zone préservée à l'intérieur de laquelle il débute, deux autres îlots résiduels de moindre importance se situent sur son parcours. L'un de ces îlots a une superficie d'environ 225 m² et l'autre, très petit, ne fait guère plus de 25 m². Les transects B9 et F20 ont tous deux été subdivisés en quadrats de 2m X 2m (donc 40 quadrats pour le premier et 70 pour le second). À l'intérieur de chaque quadrat, la régénération en sapin, épinette blanche et thuya a été évaluée en comptant le nombre d'individus de moins de 10 cm de DHP.

Échantillonnage - Site de la coupe

Le site de la coupe a été échantillonné suivant la méthode décrite pour les transects B9 et F20 du site du feu. La zone non coupée se compose principalement d'épinettes blanches dont l'âge varie entre 45 et 85 ans (surface terrière: 4 m²/ha). Plusieurs sapins morts sont présents, vestiges de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette ayant sévi entre 1970 et 1987 (Morin *et al.* 1993). Ces arbres étaient probablement toujours vivants au moment de la coupe, comme en témoigne la régénération présente en abondance (Asselin obs. pers.). Le thuya est absent de ce site. Cinq transects de 90 m ont été échantillonnés, chacun prenant son origine à 20 m à l'intérieur de la zone résiduelle. Les transects, espacés de 25 m, sont tous orientés perpendiculairement à la bordure de la forêt non coupée, ce qui correspond au sens des vents dominants. Les transects 1 et 5 sont suffisamment éloignés des bordures latérales (≈ 200 m) pour que celles-ci n'influencent pas la régénération dans la zone échantillonnée.

Analyses

La répartition spatiale des arbres matures et de la régénération dans le site du feu a été déterminée à l'aide de la statistique I de Moran (Moran 1950) qui permet de mesurer le degré d'autocorrélation spatiale d'une variable. On dit d'une variable qu'elle est autocorrélée lorsqu'il est possible de prédire la valeur qu'elle prendra à un certain point dans l'espace (ou le temps) à partir de la valeur connue à un autre point (Legendre et Fortin 1989). Le I de Moran a été préféré au c de Geary (Geary 1954) puisqu'il est plus facile à lire, ses valeurs se situant entre -1 et 1. Le corrélogramme spatial (graphique des valeurs de I en ordonnée en fonction de la distance en abscisse) est construit en calculant la statistique d'autocorrélation spatiale pour chaque classe de distance d , l'une après l'autre (Legendre et Legendre 1998). Deux types de corrélogrammes spatiaux existent: le corrélogramme omnidirectionnel et le corrélogramme directionnel. Le premier est calculé dans toutes les directions alors que le second, servant à détecter la présence d'anisotropie, n'utilise que les points d'une direction donnée (Legendre et Fortin 1989). Pour la présente étude, les corrélogrammes omnidirectionnels ont été calculés avec le logiciel SAAP (Wartenberg 1989) et les corrélogrammes directionnels avec GS+ (Gamma Design Software 1992). Le nombre de classes de distance utilisé pour le calcul des corrélogrammes a été déterminé par la règle de Sturge (Legendre et Legendre 1998). Les corrélogrammes omnidirectionnels ont été testés globalement pour la signification à l'aide de la correction de Bonferroni (Legendre et Fortin 1989) qui consiste à vérifier si au moins une des valeurs d'autocorrélation est significative au seuil α/v où v est le nombre de classes de distance ($\alpha = 0,05$ dans le cas présent).

En ce qui a trait à l'étude par transects, des I de Moran ont été calculés pour chaque transect (B9, F20 et les cinq transects du site de la coupe) et pour chaque espèce (sapin, épinette blanche, thuya). De plus, des graphiques de la densité de régénération en fonction de la distance de la zone forestière préservée ont été tracés pour chaque espèce (sapin, épinette blanche et thuya), pour le transect B9 du site du feu et

pour la moyenne des cinq transects du site de la coupe. Les droites de densité de la régénération en fonction de la distance d'une zone préservée ont été tracés afin de vérifier si les données de cette étude correspondent au modèle généralement accepté selon lequel la densité de régénération diminuerait avec l'éloignement d'une zone résiduelle suivant une exponentielle négative (Dobbs 1976; Green 1983; Fenner 1985; Larsen et Bliss 1988; Willson 1993; Chambers et MacMahon 1994; Houle 1995; Greene et Johnson 1989,1996; Kot *et al.* 1996; Schupp et Fuentes 1995; Cornett *et al.* 1997; Stewart *et al.* 1998). Dans certains cas, le mode de la courbe est déplacé vers la droite. La portion post-modale de la courbe suit néanmoins une exponentielle négative. Dans le cas présent, les valeurs de densité de régénération ont été transformées en logarithmes (\ln) afin de pouvoir tracer des droites. Ainsi, le degré d'accentuation de la pente donne une indication directe de la rapidité du déclin de la densité de régénération (Willson 1993).

Afin de déterminer les contributions respectives des variables environnementales et de la structure spatiale des données au patron de répartition spatiale de la régénération en sapin, épinette blanche et thuya dans le site du feu, des analyses canoniques de correspondances (ACC) et des analyses canoniques de correspondances partielles (ACC partielles) ont été effectuées à l'aide du programme CANOCO (ter Braak 1988, 1990) selon la méthode développée par Borcard *et al.* (1992). Des ACC ont été calculées préférablement à des ACD (analyses de correspondance détendancées) puisque les ACC performant mieux en présence de bruit dans les données (et c'est souvent le cas avec des données d'abondance d'espèces), lorsque le plan d'échantillonnage est inhabituel (comme c'est le cas ici (Figure 1)), lorsque les variables environnementales sont intercorrélées et lorsque les facteurs qui influencent la composition en espèces ne sont pas tous connus (Palmer 1993). La matrice d'espèces contient les données de densité de régénération pour chacune des trois espèces étudiées. Étant donné la large plage de variation dans les données de densité de régénération, elles ont été transformées ($y' = \ln(y + 1)$) comme le suggèrent Borcard *et al.* (1992). La matrice des variables environnementales contenait, pour chaque parcelle d'échantillonnage, les données

de dépôt de surface, de drainage, de pente et d'altitude, transformées en variables muettes (*dummy variables*). À cause de leur trop faible représentation dans le jeu de données, trois variables environnementales ont été exclues des calculs. Il s'agit de la plus haute classe de drainage, de la plus haute classe de pente et de la catégorie "sol organique" (dépôt de surface). La matrice contenant les variables rendant compte de la structure spatiale des données contenait, pour chaque parcelle d'échantillonnage, les coordonnées cartésiennes, ainsi que la distance à la parcelle la plus proche contenant au moins un arbre mature (pour les trois espèces). Pour les coordonnées cartésiennes, une équation polynomiale de troisième degré a été créée et soumise à la procédure de sélection progressive des variables explicatives (*Forward selection of explanatory variables*) du programme CANOCO. Tous les termes ont été retenus à l'exception de X^2Y . Deux ACC ont été calculées sur la matrice d'espèces: une en la contraignant par la matrice des variables environnementales et l'autre en la contraignant par la matrice des variables spatiales. Ensuite, deux ACC partielles ont été calculées sur la matrice d'espèces: une en la contraignant par la matrice des variables environnementales et en contrôlant l'effet des variables spatiales, et l'autre en la contraignant par la matrice des variables spatiales tout en contrôlant l'effet des variables environnementales. Ces quatre étapes permettent de trouver le pourcentage de la variation totale dans les données de densité de régénération expliqué par les variables mesurées. Il est également possible de déterminer le pourcentage de variation expliqué par les variables environnementales seulement, par l'espace seulement, et par les variables environnementales influencées par l'espace (Borcard *et al.* 1992). La signification des pourcentages de variation totale expliqués par les variables environnementales seules et par les variables spatiales seules a été vérifiée par un test de permutations (Monte Carlo) offert dans le programme CANOCO.

Étant donné que McLaren et Janke (1996) ont déterminé que la survie au premier hiver peut être très basse pour les jeunes pousses de sapin, les ACC ont également été effectuées en n'incluant que la régénération d'une hauteur supérieure à 25 cm (et avec moins de 10 cm de DHP). Cette précaution permet d'éviter une erreur d'inter-

prétation qui résulterait du fait qu'un site convenable pour une graine ne le sera pas nécessairement pour un semis (Schupp 1995; Schupp et Fuentes 1995; Cornett et al. 1997). La classe de hauteur 0 - 25 cm contient sûrement des semis âgés de plus d'un an. Toutefois, le format dans lequel les données de régénération ont été notées ne permettait pas de subdivision plus fine. Les résultats des ACC effectuées avec et sans la classe 0 - 25 cm ont été comparés à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov (Scherrer 1984).

Résultats

Répartition spatiale dans le site du feu

Les corrélogrammes² représentant l'altitude, le drainage et la pente (Figure 2) montrent de l'autocorrélation spatiale positive pour les courtes distances et négative pour les longues distances, sauf pour la pente, dont les valeurs ne sont pas significatives sur les longues distances. Ce type de corrélogramme décroissant de façon monotone est indicateur d'une structure en gradient (Legendre et Fortin 1989). Aucun corrélogramme n'est présenté pour les données de dépôt de surface puisqu'il s'agit d'une variable qualitative. Un gradient est également observé pour les sapins, les épinettes blanches et les thuyas matures (Figure 3). Le corrélogramme obtenu pour la régénération (Figure 4) montre aussi une structure en gradient, du moins pour le sapin et le thuya. Quant au corrélogramme obtenu pour l'épinette blanche, il n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni $p = 0,223$, figure 4), la régénération ne montre donc pas de structure spatiale particulière pour cette espèce. Sous-jacente au gradient observé pour le sapin et le thuya, une légère tendance à l'agrégation se démarque. Effectivement, l'alternance de valeurs significativement positives et de valeurs non significatives laisse présager une structure en agrégats. Toutefois, pour que cette structure soit vraiment significative, il faudrait l'alternance de valeurs significativement positives et de valeurs significativement négatives (Legendre et Fortin 1989). Lorsque la régénération d'une hauteur inférieure à 25 cm est exclue des calculs, les corrélogrammes (non présentés) laissent voir des structures similaires. Les corrélogrammes directionnels (non présentés) montrent tous un phénomène d'anisotropie dans la direction sud-ouest–nord-est. C'est donc dans cette direction que se manifeste le gradient observé dans les données. Les figures 5, 6 et 7 illustrent d'une façon différente ce gradient qui s'exprime autant dans les variables environnementales que dans la répartition spatiale des arbres matures et de la régénération.

² Étant donné que l'hypothèse de stationnarité de second ordre (Legendre et Legendre 1998) n'est pas réalisée dans le cadre de cette étude, les corrélogrammes n'ont qu'une valeur descriptive.

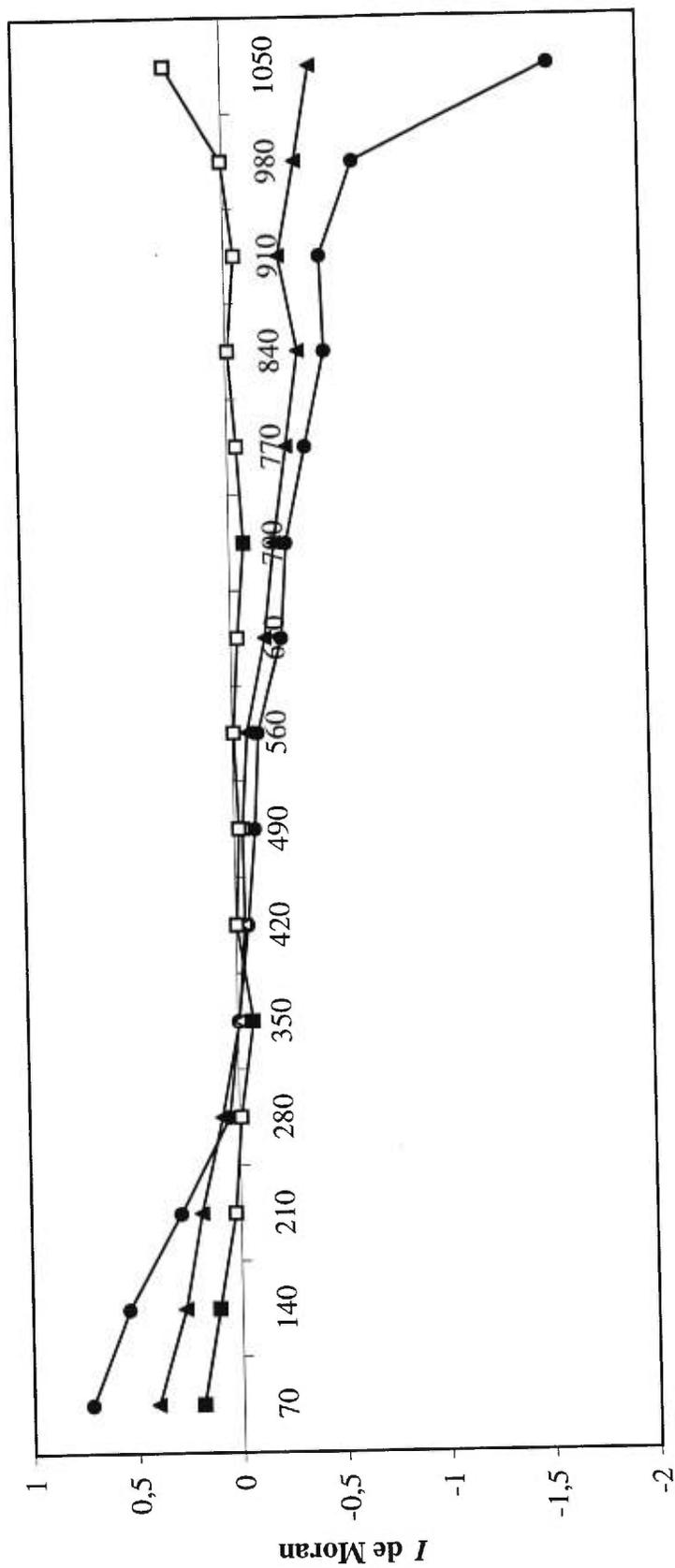


Figure 2. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de l'altitude (cercles), du drainage (triangles) et de la pente (carrés) en fonction de la distance (m) dans le site du feu. Les symboles pleins représentent les valeurs de I significatives (il en sera de même pour les figures 3, 4 et 11).

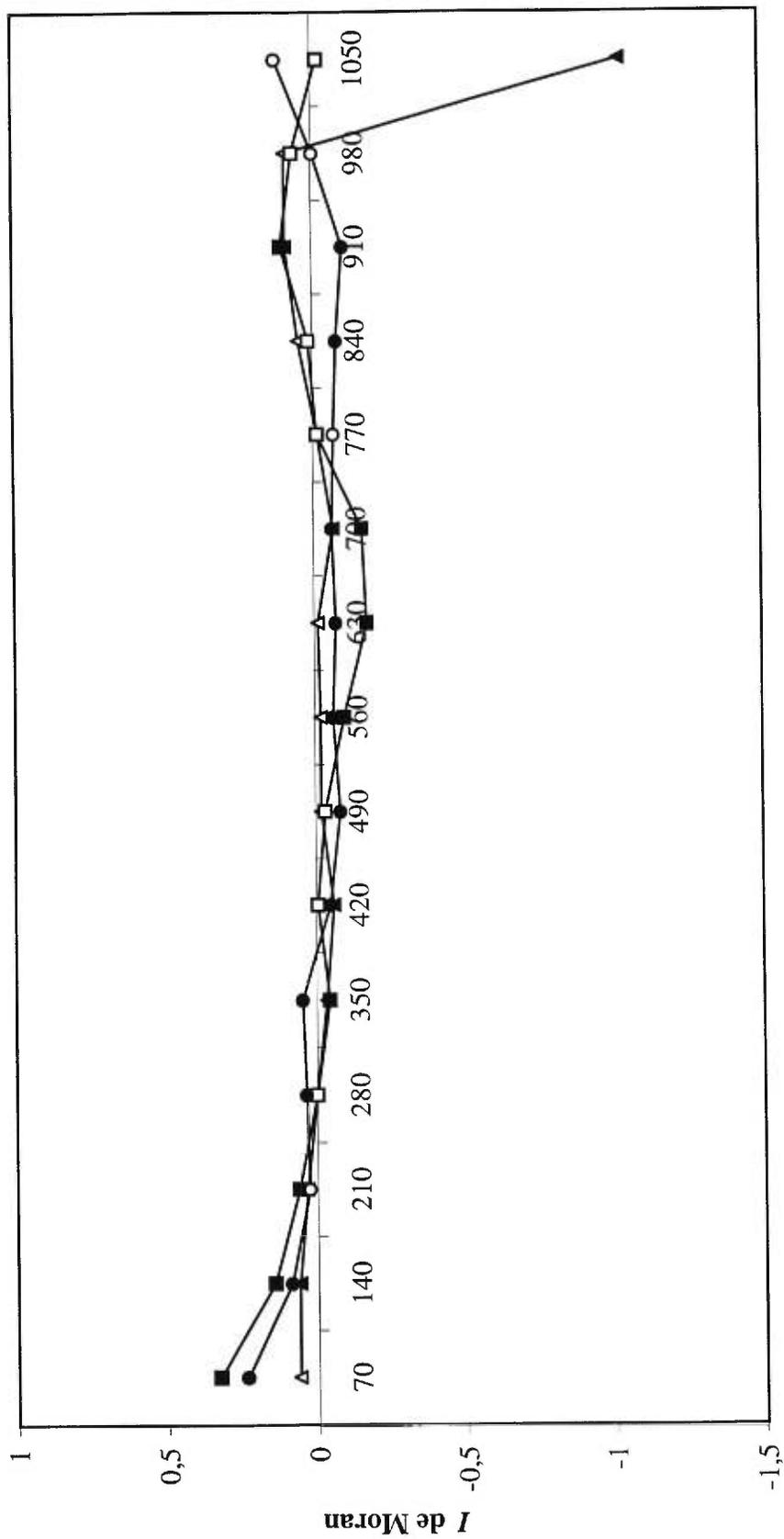


Figure 3. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de la densité de sapins (triangles), d'épinettes blanches (carrés) et de thuyas (cercles) matures en fonction de la distance (m) dans le site du feu.

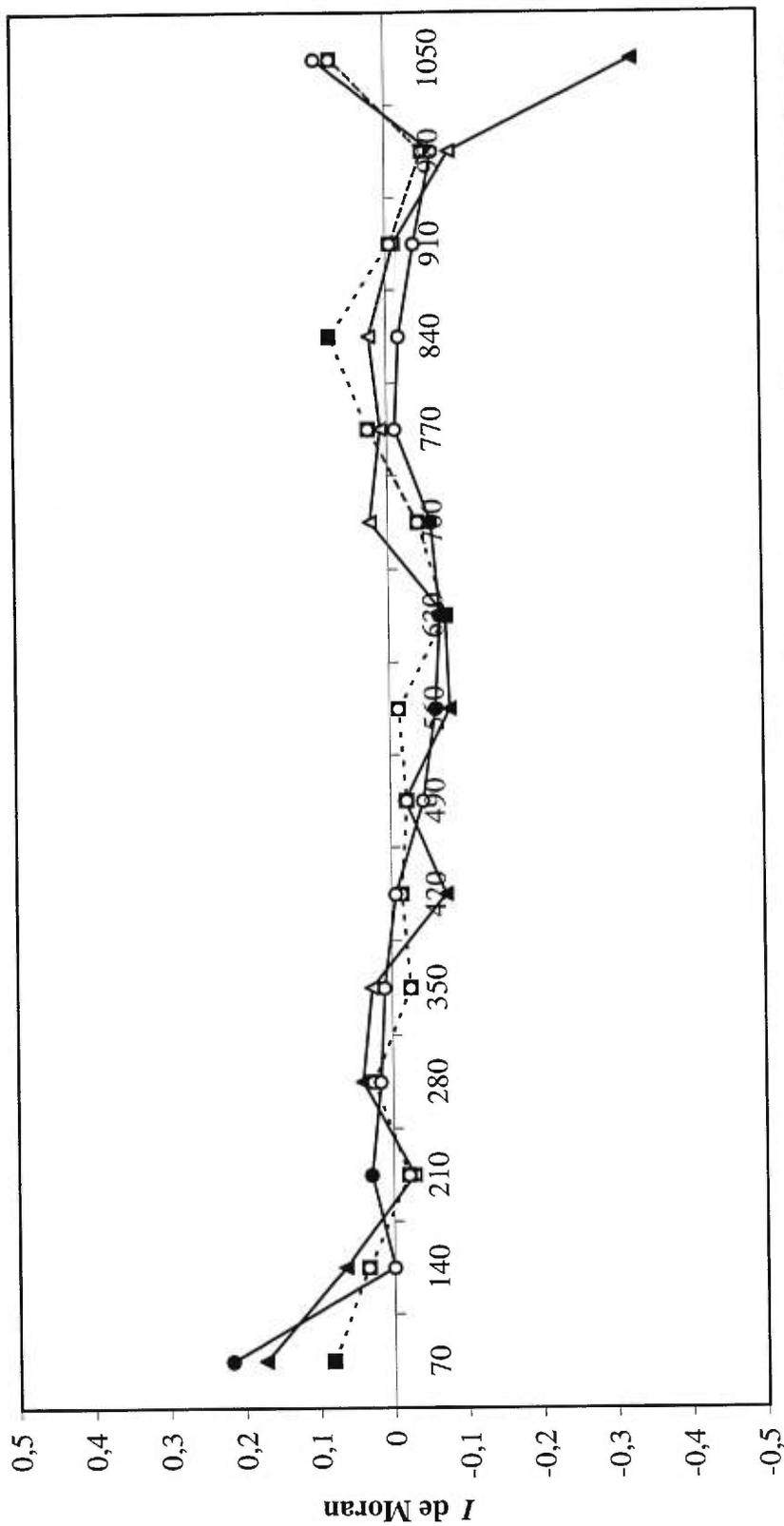


Figure 4. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de la régénération en sapin (triangles), épinette blanche (carrés) et thuya (cercles) en fonction de la distance pour le site du feu. Le corrélogramme pour l'épinette blanche (courbe pointillée) n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 0,223$).

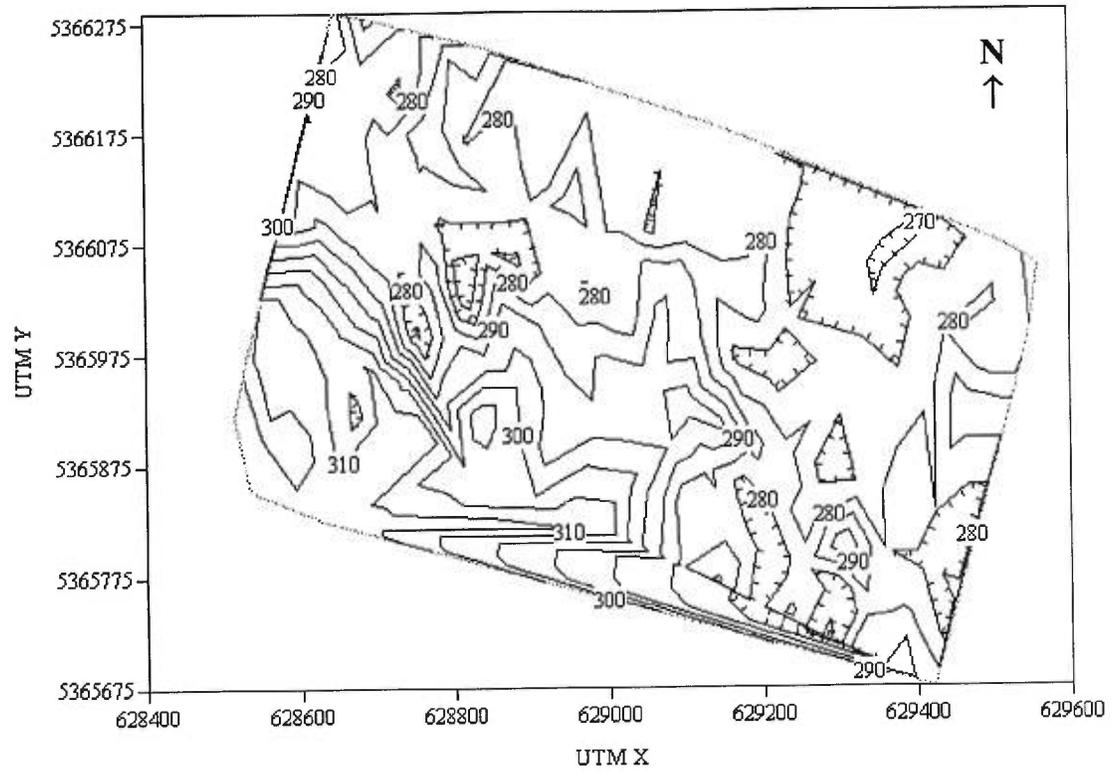


Figure 5a. Représentation cartographique de l'altitude dans le site du feu.

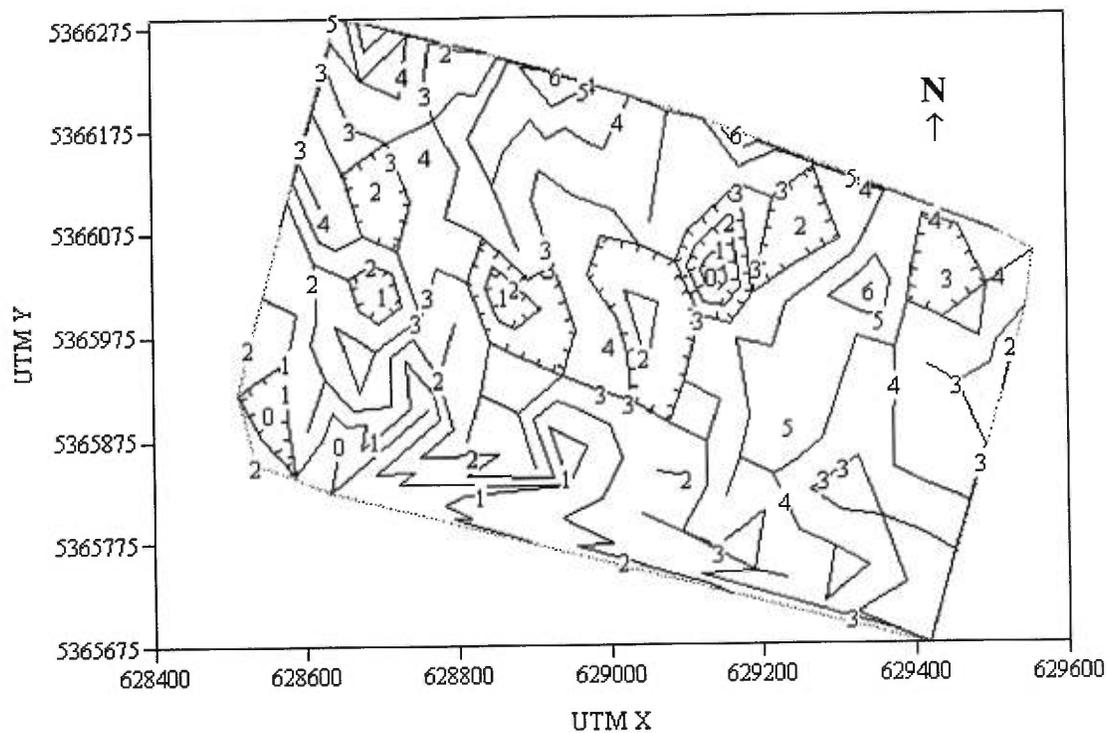


Figure 5b. Représentation cartographique du drainage dans le site du feu. Les classes varient de 0 (drainage excessif) à 6 (absence de drainage).

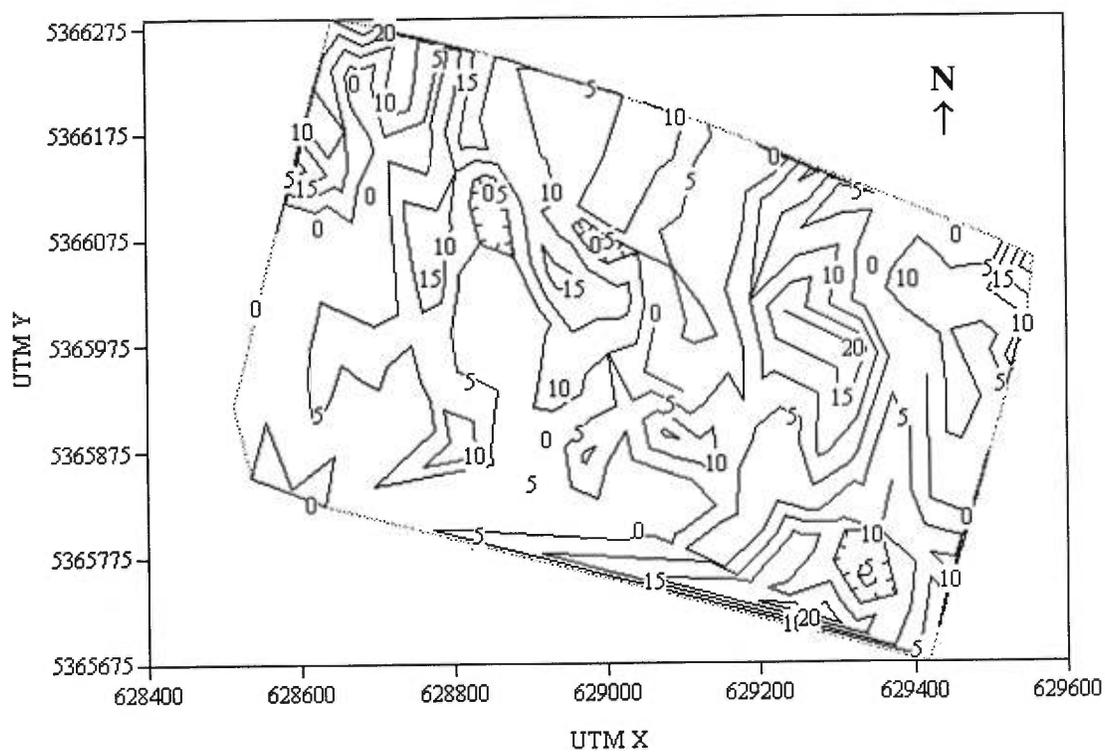


Figure 6a. Représentation cartographique de la densité de sapins matures dans le site du feu (en nombre d'arbres de plus de 10 cm de DHP par 400 m²).

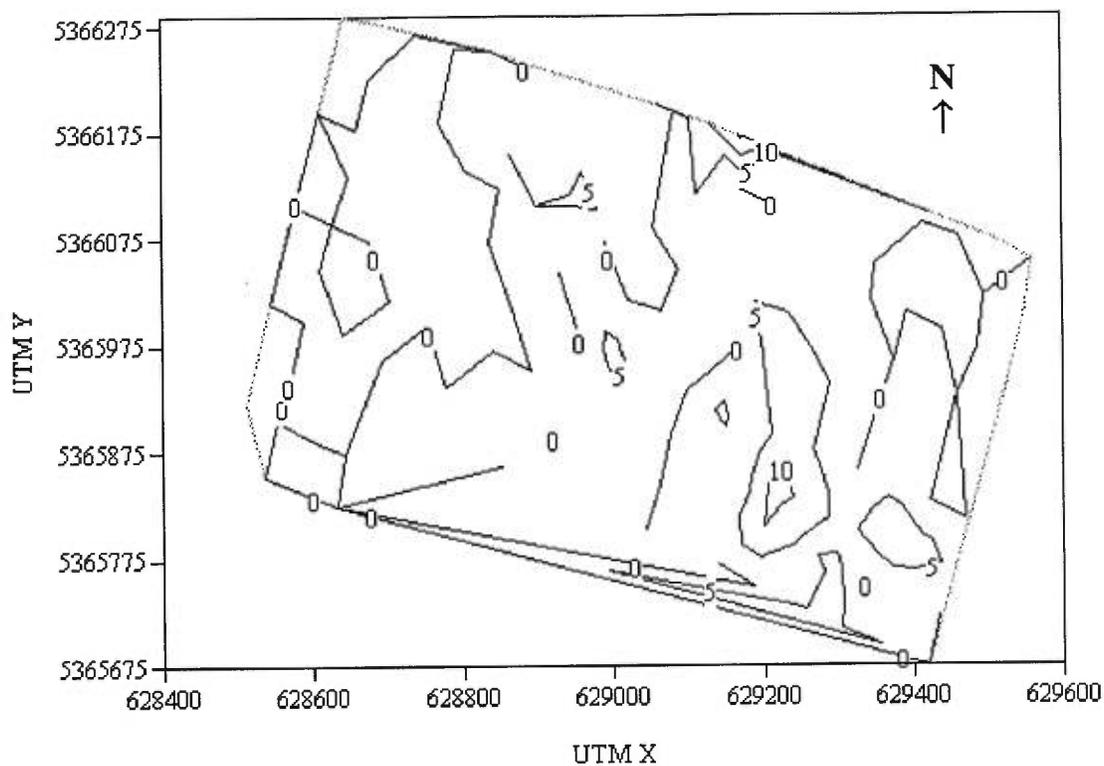


Figure 6b. Représentation cartographique de la densité d'épinettes blanches matures dans le site du feu (en nombre d'arbres de plus de 10 cm de DHP par 400 m²).

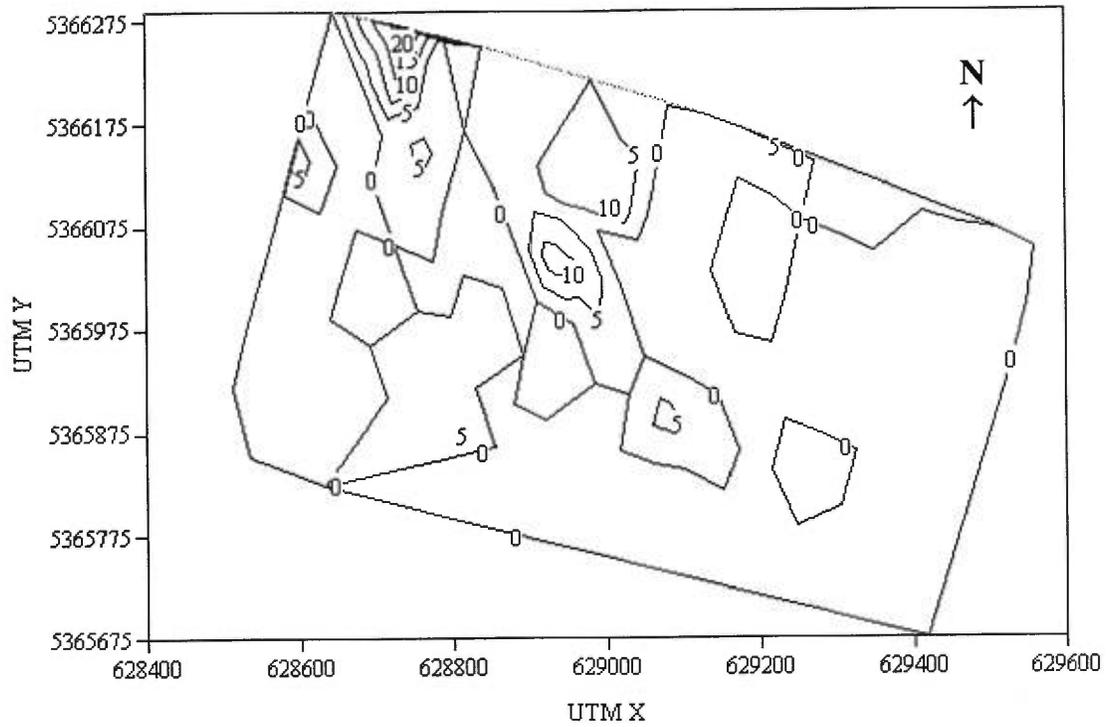


Figure 6c. Représentation cartographique de la densité de thuyas matures dans le site du feu (en nombre d'arbres de plus de 10 cm de DHP par 400 m²).

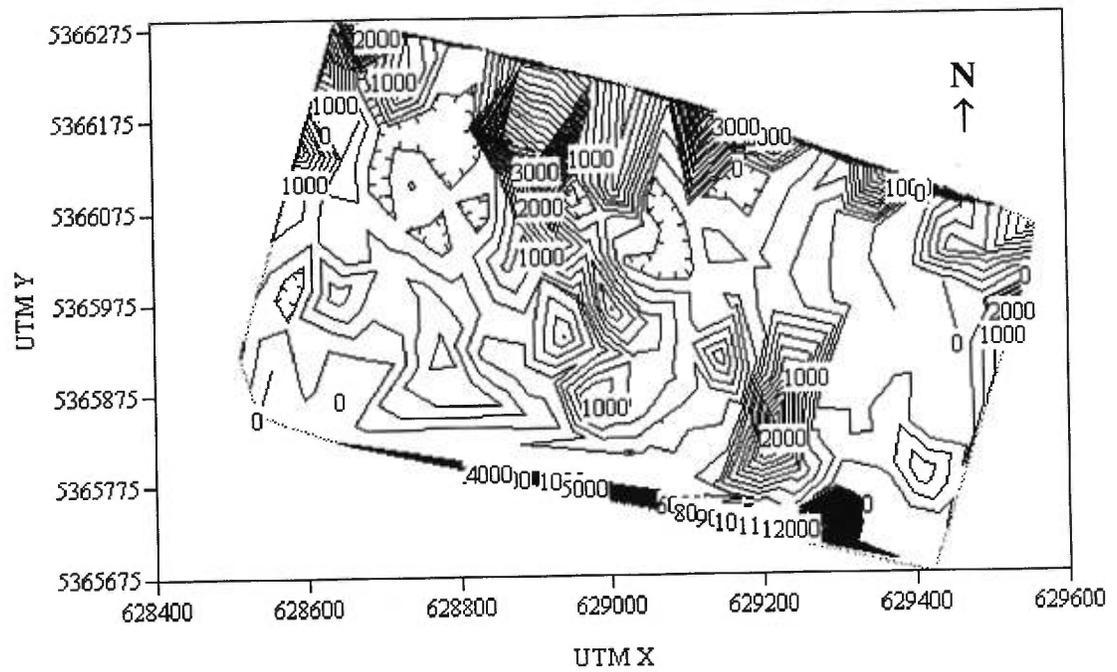


Figure 7a. Représentation cartographique de la densité de régénération en sapin dans le site du feu (en nombre de semis de moins de 10 cm de DHP par 400 m²).

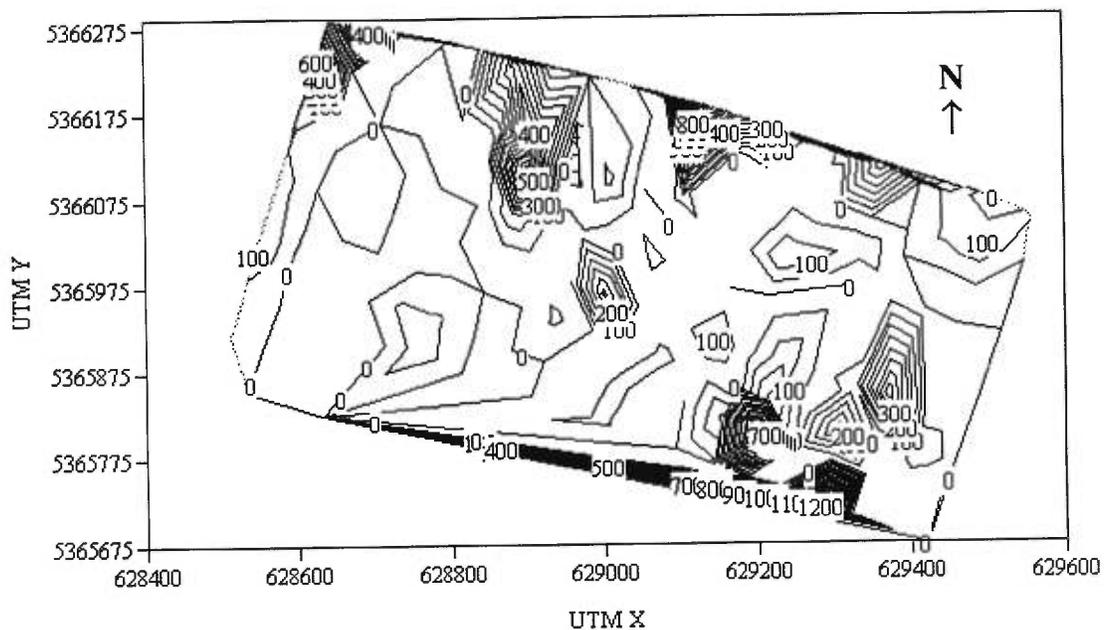


Figure 7b. Représentation cartographique de la densité de régénération en épinette blanche dans le site du feu (en nombre de semis de moins de 10 cm de DHP par 400 m²).

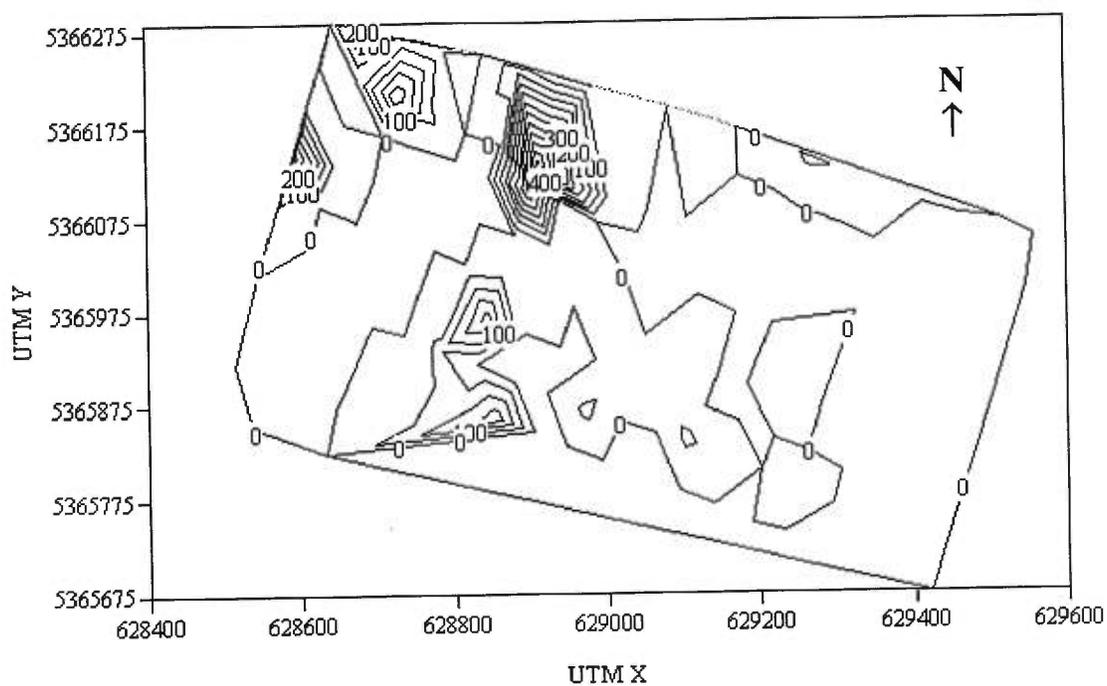


Figure 7c. Représentation cartographique de la densité de régénération en thuya dans le site du feu (en nombre de semis de moins de 10 cm de DHP par 400 m²).

Transects – Site du feu et site de la coupe

La densité de régénération diminue en fonction de la distance de la zone préservée. Cette relation est particulièrement claire dans le transect B9 du site du feu (Figure 8) et pour les sapins du site de la coupe (Figure 9). Pour les épinettes blanches du site de la coupe, bien que le patron ne soit pas significatif ($p = 0,189$), il semble qu'il y ait tout de même une tendance vers l'exponentielle négative suite à un mode se situant à la bordure zone préservée – zone coupée (Figure 10). Les tableaux I, II et III donnent les valeurs de I obtenues pour le transect B9 du site du feu et pour les sapins et les épinettes dans les cinq transects du site de la coupe. Le transect F20 du site du feu constitue un cas particulier. En effet, dans ce cas précis il n'aurait pas été approprié de tracer une simple courbe de densité de régénération en fonction de la distance étant donné la présence de trois zones préservées distribuées le long du transect plutôt que d'une seule située à son origine. Il en résulte un patron de distribution spatiale de la régénération d'un niveau de complexité plus élevé qu'il est possible de déceler en calculant un corrélogramme (I de Moran, Figure 11). Ainsi, le corrélogramme du sapin présente trois pics distincts et significatifs d'autocorrélation spatiale positive. Ces trois valeurs représentent en fait les trois zones préservées se succédant le long du transect. L'épinette blanche ne montre pas de patron de dispersion particulier puisque le corrélogramme tracé pour cette espèce n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 0,276$).

Tableau I. Valeurs de I en fonction de la distance le long du transect B9.

Distance (m)	I (sapin)	I (épinette blanche)	I (thuya)
7	0.553*	0.186*	0.115*
14	0.255*	-0.055	0.014
21	0.148*	0.121*	0.020
28	-0.087	0.022	-0.027
35	-0.152	-0.121	-0.042
43	-0.073	-0.026	-0.058
50	-0.179	0.012	-0.081
57	-0.484*	-0.182*	-0.071
64	-0.764*	-0.276*	-0.165*
71	-1.111*	-0.366*	-0.285*
78	-1.844*	-0.935*	-0.289*

* Significatif ($p < 0,05$)Tableau II. Valeurs de I en fonction de la distance pour les sapins des cinq transects du site de la coupe. Le transect 1 n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 1,000$).

Distance (m)	I (1)	I (2)	I (3)	I (4)	I (5)
8	-0.025	0.463*	0.182*	0.508*	0.300*
16	-0.030	-0.052	-0.083	0.354*	0.243*
24	-0.014	-0.073	-0.073	0.092*	-0.004
32	-0.011	-0.095	0.000	-0.096	-0.058
40	-0.016	-0.084	-0.055	-0.140	-0.223*
48	-0.023	-0.060	-0.085	-0.204*	-0.068
56	-0.033	-0.153	-0.070	-0.360*	-0.150
64	-0.048	-0.300*	-0.172*	-0.601*	-0.418*
72	-0.050	-0.484*	-0.136	-0.861*	-0.424*
80	0.023	-0.336*	0.100	-0.969*	-0.465*
88	0.023	0.046	0.100	-0.820*	-0.825*

*Significatif ($p < 0,05$)

Tableau III. Valeurs de I en fonction de la distance pour les épinettes blanches des cinq transects du site de la coupe. Les transects 1 et 5 ne sont pas significatifs dans leur ensemble (Bonferroni, $p = 0,534$ et $p = 0,441$ respectivement).

Distance (m)	I (1)	I (2)	I (3)	I (4)	I (5)
8	0.008	-0.049	0.214*	0.097*	0.025*
16	-0.105	-0.087	-0.074	-0.058	-0.003
24	0.080	-0.055	-0.131*	-0.076	-0.079*
32	0.019	-0.033	-0.072	-0.102*	-0.032
40	-0.112	0.175*	-0.069	-0.061	-0.016
48	-0.078	-0.023	0.005	-0.052	-0.046
56	-0.031	-0.141	-0.024	-0.039	-0.065
64	-0.061	0.047	-0.178*	0.052	-0.076
72	0.018	0.052	-0.126	0.052	0.044
80	0.078	-0.007	0.087	0.052	0.051
88	0.078	0.014	0.138	0.052	0.051

*Significatif ($p < 0,05$)

Contributions respectives des variables environnementales et spatiales à la répartition spatiale de la régénération dans le site du feu

Les ACC et les ACC partielles permettent de diviser en quatre portions distinctes la variation totale observée dans la structure spatiale de la régénération en sapin, épinette blanche et thuya: la variation expliquée par les variables environnementales (10,83%), par l'espace (24,70%), par les variables environnementales structurées par l'espace (0,48%) et finalement il y a la variation qui demeure inexpliquée par les variables considérées (63,99%) (Borcard *et al.* 1992). Des trois types de variables, seules les variables spatiales expliquent un pourcentage significatif de la variation totale dans les données de densité de régénération (Monte Carlo, $p = 0,01$). Lorsque la régénération de la classe de hauteur inférieure à 25 cm est exclue de l'analyse, les proportions ne changent pas significativement selon le test de Kolmogorov-Smirnov. Les pourcentages deviennent, dans le même ordre que précédemment: 14,25%; 20,71%; 1,42% et 63,62%.

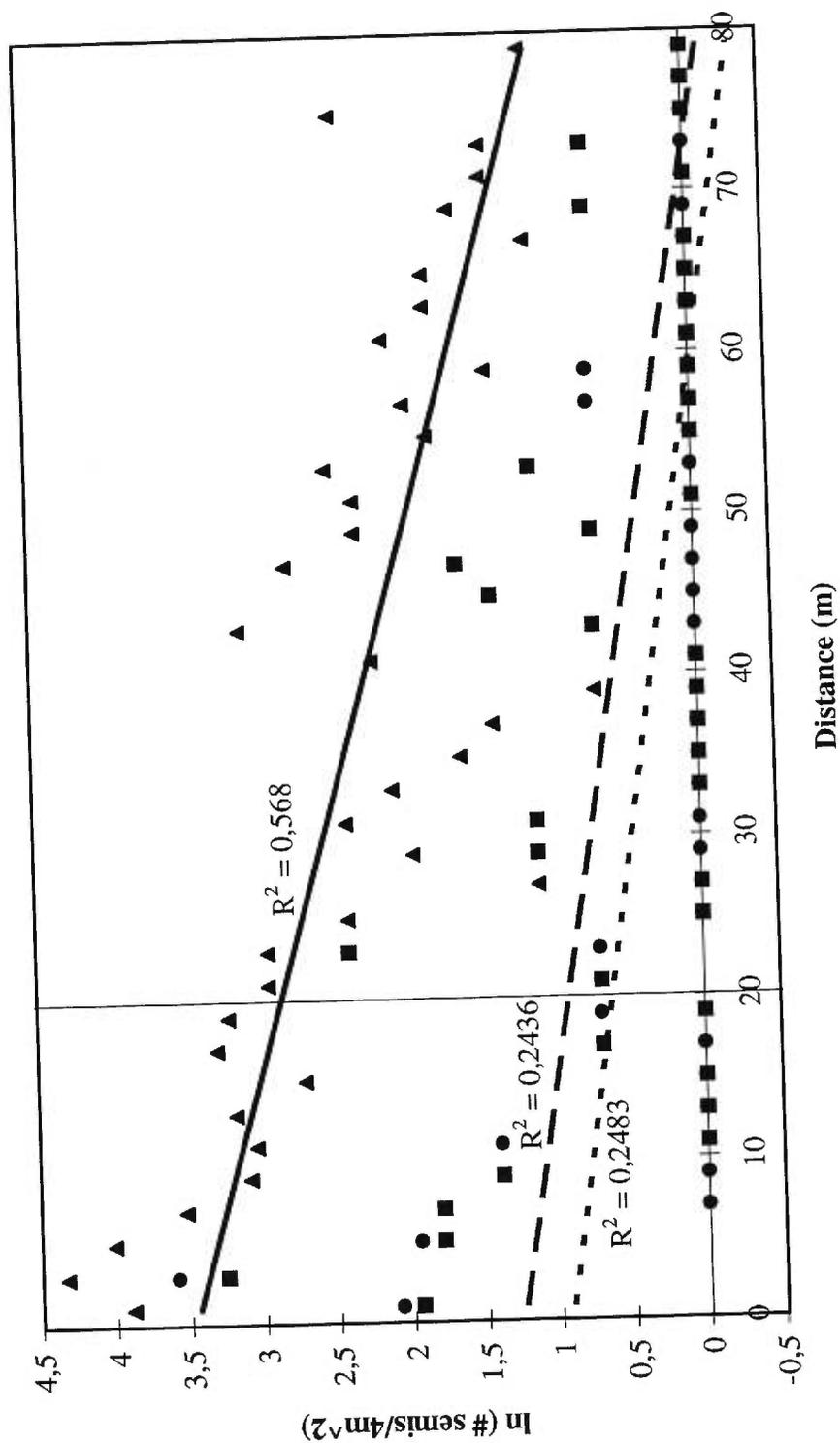


Figure 8. Densité de la régénération en sapin (triangles, droite unie), épinette blanche (carrés, droite à traits longs) et thuya (cercles, droite à traits courts) en fonction de la distance de la zone préservée du transect B9 du site du feu.

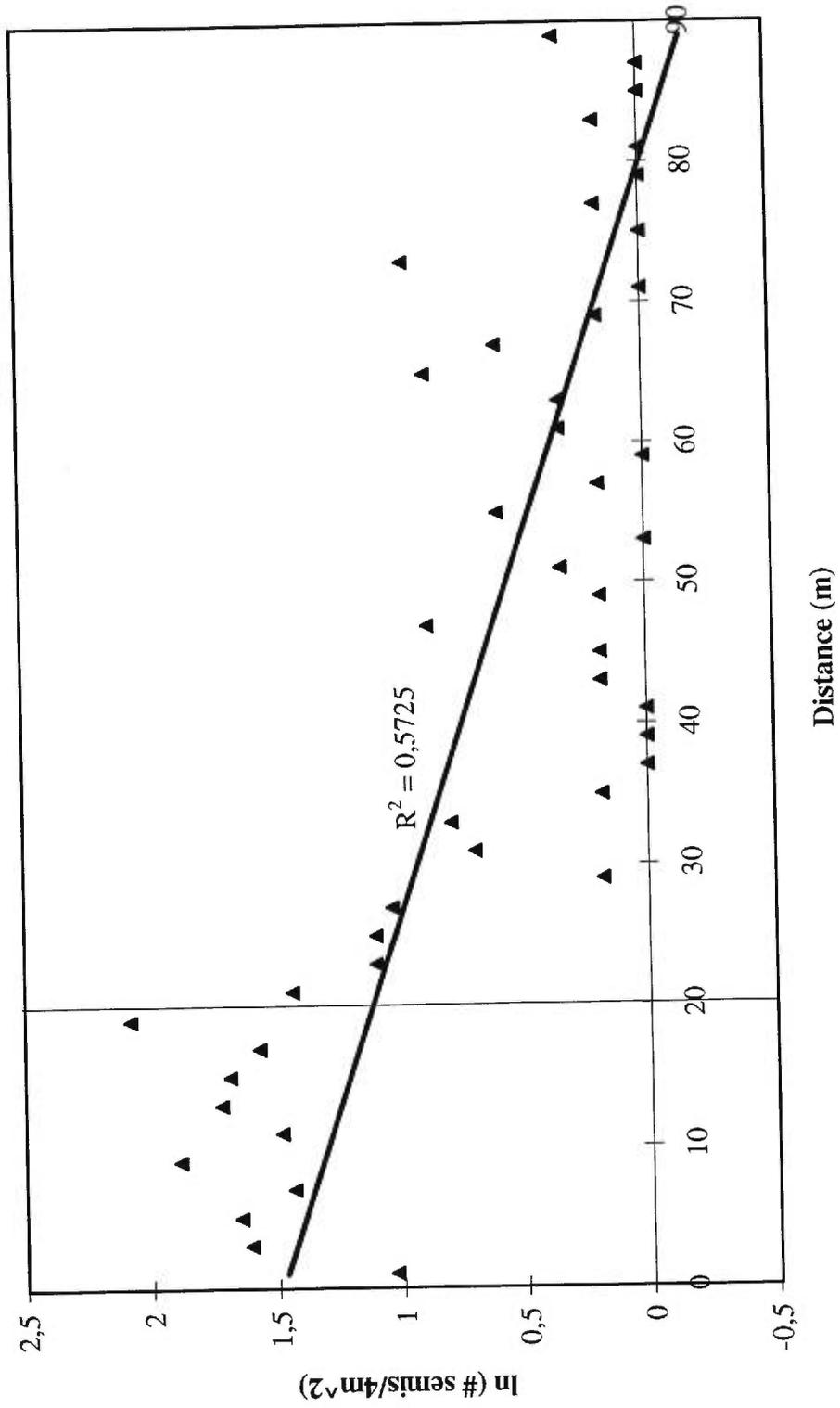


Figure 9. Densité moyenne de la régénération en sapin en fonction de la distance de la zone préservée du site de la coupe.

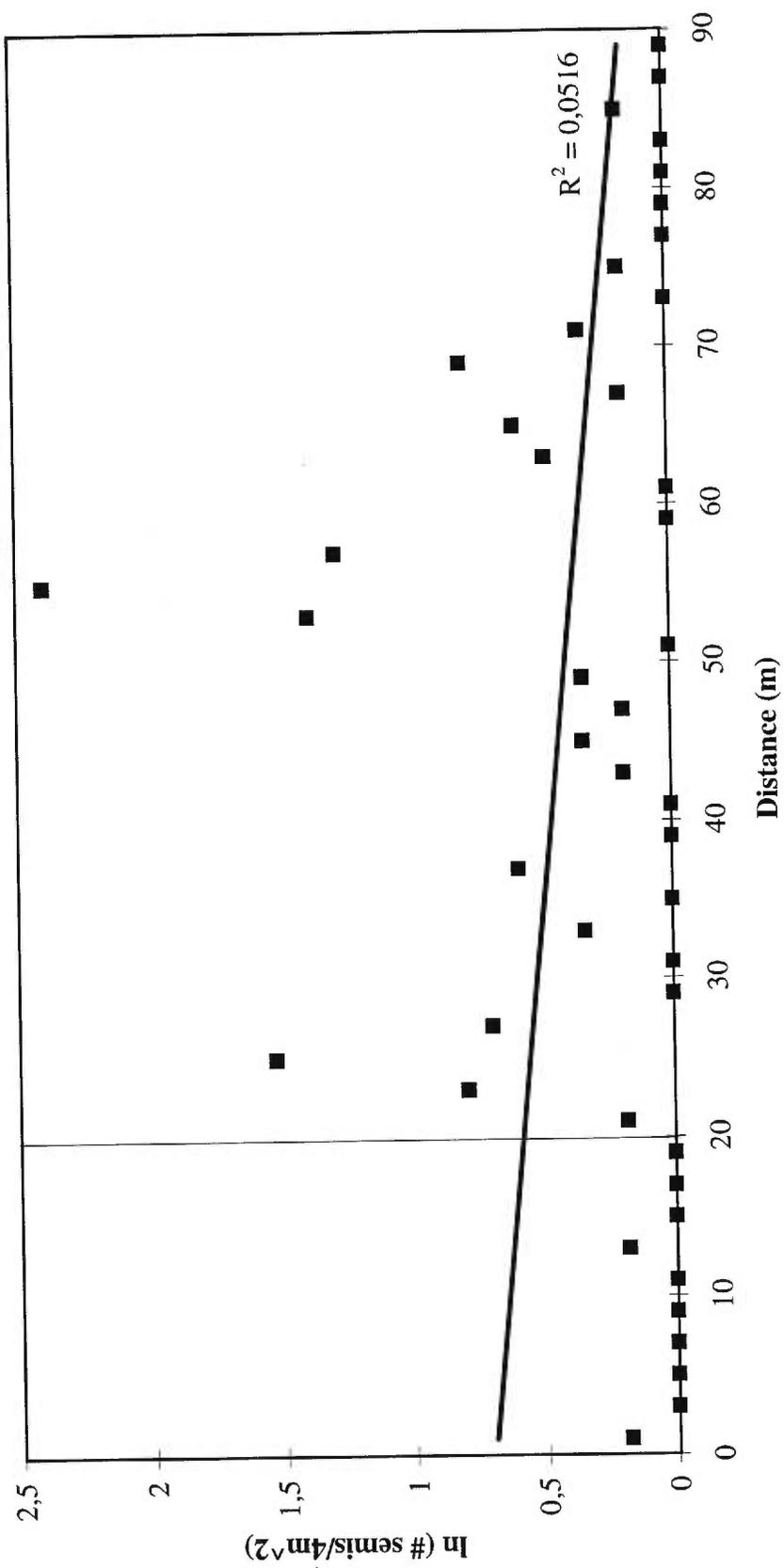


Figure 10. Densité moyenne de la régénération en épinette blanche en fonction de la distance de la zone préservée du site de la coupe. La droite est tracée même si la relation n'est pas significative ($p = 0,189$).

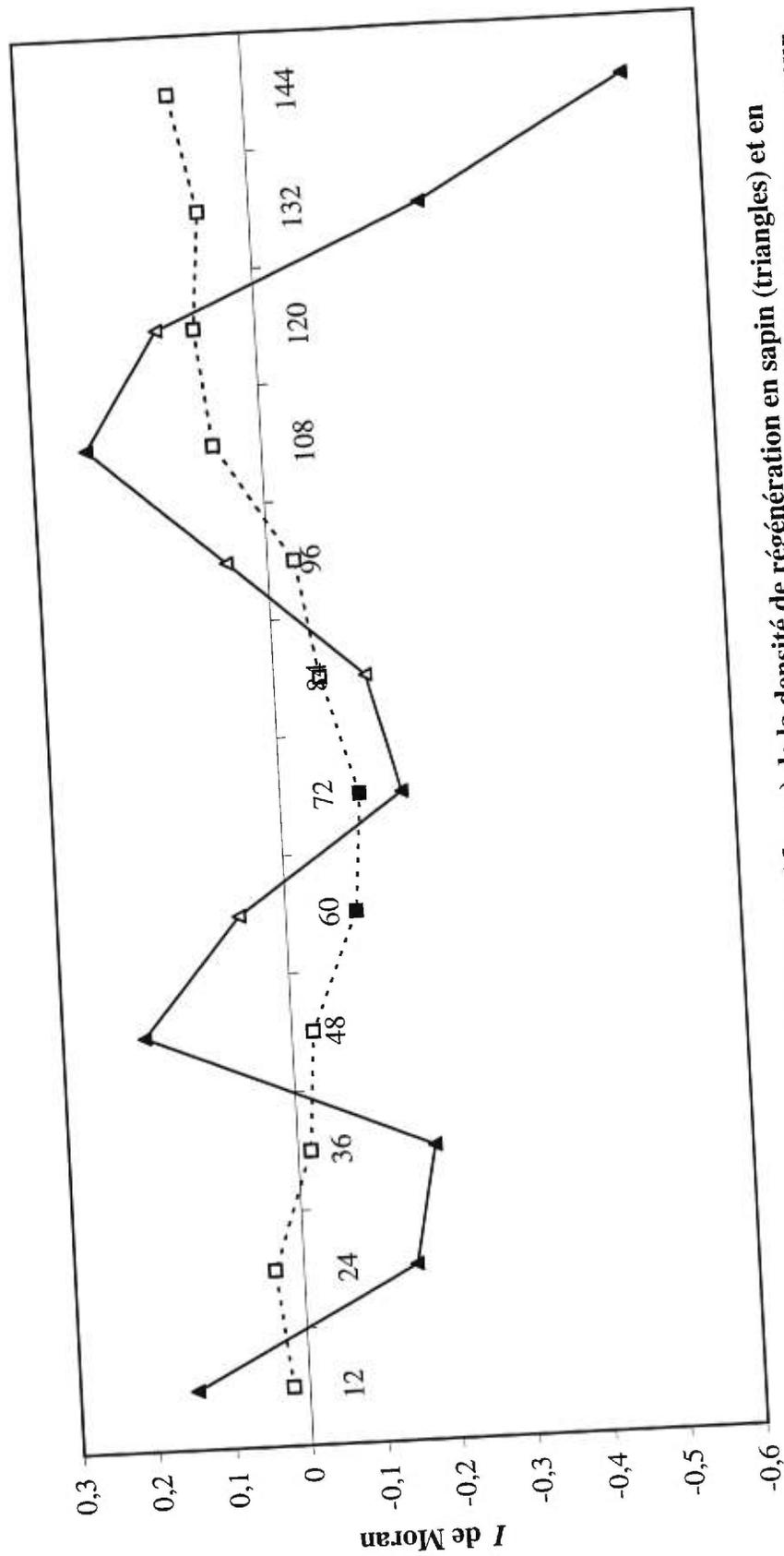


Figure 11. Corrélogrammes spatiaux (I de Moran) de la densité de régénération en sapin (triangles) et en épinette blanche (carrés) en fonction de la distance dans le transect F20 du site du feu. Le corrélogramme pour l'épinette blanche (courbe pointillée) n'est pas significatif dans son ensemble (Bonferroni, $p = 0,276$).

Discussion

Le sapin est l'espèce dont la régénération est la plus abondante sur le site d'étude comme en témoigne la figure 7. Cette constatation a également été faite par Bergeron et Charron (1994) qui ont observé, pour un site semblable, une forte dominance du sapin dans la régénération, suivi de l'épinette blanche. Galipeau *et al.* (1997) notent d'ailleurs que le sapin est reconnu comme ayant une meilleure capacité à s'établir sur une plus grande variété de substrats lorsque comparé à l'épinette blanche. Le sapin serait en effet l'espèce d'arbre tolérante à l'ombre qui se disperse le plus abondamment dans la forêt boréale (Carleton et Maycock 1978; Zasada *et al.* 1992). Selon Harvey et Bergeron (1989), la régénération abondante en sapin pourrait s'expliquer par sa production importante de graines, ses exigences moindres au niveau des lits de germination et/ou sa capacité à survivre pour de longues périodes sous couvert. Simard *et al.* (1998) attribuent à la grosseur de ses graines la distribution plus ubiquiste du sapin. La capacité du sapin à produire un nombre élevé de semis comparativement aux deux autres espèces à l'étude pourrait peut-être expliquer pourquoi les résultats sont plus probants pour cette espèce.

La présente étude montre que la distance d'une zone résiduelle est plus importante que les variables environnementales mesurées pour expliquer la répartition spatiale de la régénération après feu du sapin, de l'épinette blanche et du thuya dans la forêt boréale abitibienne. Ce point de vue est partagé par Galipeau *et al.* (1997), de même que par Kneeshaw et Bergeron (1996). Des résultats semblables ont également été rapportés pour d'autres systèmes par Leduc *et al.* (1992) et par Borcard *et al.* (1992). Par ailleurs, le pourcentage élevé de variation inexplicée présenté ici (63,99%) n'est pas un cas isolé puisque, en utilisant la même méthode, Borcard *et al.* (1992), Jean et Bouchard (1993) et Økland et Eilertsen (1994) ont obtenu des résultats similaires (63,30%, 51,10% et 63,60% respectivement). Selon ces auteurs, la très grande proportion de variation inexplicée pourrait être due à des facteurs non mesurés ou encore à de la variation stochastique. Il pourrait également s'agir de phénomènes dus à de l'autocorrélation spatiale à petite échelle (Pierre Legendre comm. pers.).

Dans le cas présent, il se pourrait qu'étant donné que l'étendue de variation des variables environnementales mesurées est faible, le pouvoir de discrimination en fonction de ces variables s'en trouve limité. Cela ne signifie pas pour autant que ces variables ne sont pas importantes dans la structure et la dynamique de la régénération du sapin de l'épinette blanche et du thuya. Leur manque de variabilité dans la région d'étude aura en fait permis de faire ressortir l'impact de la proximité des zones préservées. Malgré que la part de la stochasticité ou de l'autocorrélation spatiale à petite échelle ne soit pas écartée, il se pourrait également que certains facteurs qui n'ont pas été mesurés aient pu changer significativement les résultats. Ainsi, le substrat de germination est sans aucun doute l'un des facteurs les plus importants pour expliquer la répartition spatiale de la régénération (Côté et Bélanger 1991; Bergeron et Charron 1994; McLaren et Janke 1996; DeLong *et al.* 1997). Comme la présente étude se déroulait plus de 50 ans après le feu, il était impossible de mesurer ce facteur. D'autres facteurs, tels l'ombre, l'humidité, la température du sol, l'épaisseur de matière organique et la disponibilité d'éléments nutritifs n'ont pu être mesurés même s'ils ont vraisemblablement joué un rôle important dans l'établissement des semis. La compétition avec les arbustes, les herbacées, les graminées et les fougères pourrait aussi avoir un impact négatif sur l'établissement et/ou la croissance des semis (Harvey et Bergeron 1989; Ruel 1992; Galipeau *et al.* 1997). Il est également important de tenir compte du fait que, dans le cas présent, les arbres nés de la première cohorte, c'est-à-dire les premiers sapins, épinettes blanches et thuyas à s'être établis suite au feu, sont dorénavant en mesure de produire des graines. En effet, la période nécessaire au sapin pour arriver à maturité est d'environ 30 ans (Zasada *et al.* 1992). Cette période est aussi de 30 ans pour l'épinette blanche, avec une production optimale après 40 ans (Nienstaedt et Zasada 1990). Dans le cas du thuya, la production de graines débute quand l'arbre atteint environ 30 ans, mais est optimale après 75 ans (Johnston 1990). La présence d'une seconde cohorte a sans doute contribué à diluer le patron de répartition spatiale observé.

L'importance des zones résiduelles dans la répartition spatiale de la régénération se traduit par une diminution dans l'abondance de la régénération, de la bordure

d'une zone préservée jusqu'au centre de l'aire brûlée (Johnson 1992) ou coupée (Ackzell 1994; Hughes et Bechtel 1997). Il est d'ailleurs généralement admis que, dans ces cas, la courbe de dispersion des graines à partir d'une source suivra une exponentielle négative (Dobbs 1976; Green 1983; Fenner 1985; Larsen et Bliss 1988; Willson 1993; Chambers et MacMahon 1994; Houle 1995; Greene et Johnson 1989,1996; Kot *et al.* 1996; Schupp et Fuentes 1995; Cornett *et al.* 1997; Stewart *et al.* 1998). Les graphiques de densité de la régénération en fonction de la distance des zones préservées obtenus pour les transects B9 du site du feu et pour les sapins du site de la coupe (Figures 8 et 9) semblent correspondre à ce modèle. Malgré que la relation entre la densité de régénération en épinette blanche et la distance ne soit pas significative dans la présente étude (Figure 10), une autre étude (Dobbs 1976) a déjà montré que le modèle de l'exponentielle négative s'appliquait bel et bien à cette espèce. Selon Greene et Johnson (1995), à de courtes distances (< 300 m), la dispersion de graines est fonction des variations horizontales de vitesse du vent, de la géométrie de la source, et des courants de vent particuliers produits par un "effet de bordure" près de la limite de feu. Stewart *et al.* (1997) insistent quant à eux sur l'importance de la direction des vents dominants pour déterminer la distance de dispersion des graines. Par ailleurs, une étude de Hughes et Fahey (1988) n'a pas réussi à démontrer une influence significative des vents dominants sur la dispersion des graines. Bien que cette variable puisse avoir des répercussions sur les résultats de la présente étude, il faut cependant demeurer prudent lorsqu'il est question de comparer dispersion de graines et densité de régénération en fonction de la distance d'une zone préservée (Schupp et Fuentes 1995). Ainsi, Larsen et Bliss (1998) affirment que la structure spatiale de la régénération est le résultat des processus de dispersion, de germination, de survie et de compétition.

La dispersion secondaire des graines est un facteur très important à considérer dans une étude comme celle-ci. En effet, l'action des différents agents de dispersion secondaire (surtout le vent et les animaux) peut altérer considérablement la forme de la courbe de dispersion des graines en fonction de la distance d'une zone préservée, donc indirectement la répartition spatiale de la régénération dans un site perturbé. La disper-

sion secondaire des graines sur le dessus de la couverture nivale ne serait pas une hypothèse à envisager (Greene et Johnson 1995, 1997) puisque les arbres étudiés terminent leur période d'abscission à la fin octobre (Frank 1990; Johnston 1990; Nienstaedt et Zasada 1990). Selon Greene et Johnson (1995), les oiseaux ne jouent pas un rôle significatif dans la dispersion secondaire des graines sur de longues distances. Toutefois, des études approfondies seraient nécessaires pour attester du rôle possible de la faune aviaire sur la dispersion des graines de conifères sur des distances de l'ordre de quelques centaines de mètres. Quant à la dispersion secondaire des graines par les petits mammifères, certaines études suggèrent qu'elle pourrait, dans certains cas, transporter les graines plus loin que la dispersion primaire par le vent (Vander Wall 1992, 1993; Chambers et MacMahon 1994). Il est cependant important de noter que, compte tenu de l'énorme quantité de graines produite par le sapin et l'épinette blanche (Frank 1990; Nienstaedt et Zasada 1990), l'influence des petits mammifères est probablement limitée. D'ailleurs, les graines dispersées par les petits mammifères montrent souvent une structure spatiale agrégée puisque ces animaux entreposent les graines dans des caches (Vander Wall 1992). Ce n'est de toute évidence pas le cas dans la présente étude. Il faut également tenir compte du fait que les petits mammifères montrent souvent des préférences différentielles pour les graines de différentes espèces (Vander Wall 1994). À ce sujet, Price et Jenkins (1986) ont observé que les graines de sapin contiennent des toxines qui rebutent les petits rongeurs. Un dernier point important concernant la dispersion secondaire par les petits mammifères est que les populations déclinent durant ou peu après un feu et peuvent mettre plus de cinq ans pour se rétablir (Whelan 1986). Cela permet probablement l'établissement d'un nombre appréciable de semis.

Implications pour l'aménagement forestier

La présente étude montre que le sapin, le thuya et, dans une moindre mesure, l'épinette blanche, possèdent tous trois un patron de répartition spatiale particulier dans la forêt boréale de l'Abitibi. Même si ce patron demeure inexpliqué pour une large part, du moins avec les données disponibles ici, il n'en demeure pas moins que les variables environnementales et spatiales mesurées expliquent un peu plus de 36% de la variation dans la structure spatiale de la régénération. De plus, l'effet des variables spatiales est au moins deux fois plus important que celui des variables environnementales étudiées. Cette démonstration du rôle important des zones forestières résiduelles dans l'explication du patron de répartition spatiale de la régénération en sapin, en épinette blanche et en thuya dans la forêt boréale de l'Abitibi trouve des applications directe en aménagement forestier. En effet, puisque la présence de telles zones semble déterminante pour assurer le retour des espèces de fin de succession sur les sites perturbés, les pratiques sylvicoles pourraient être orientées de façon à laisser intactes certaines portions du territoire exploité, surtout dans les sites où la régénération pré-établie n'est pas présente en quantités suffisantes. Il sera important de déterminer la distance optimale qui devra séparer les îlots préservés de même que la taille optimale que devront avoir ces îlots. Les diagrammes de densité de la régénération en fonction de la distance d'une zone préservée présentés ici (Figures 8, 9 et 10) indiquent que la distance maximale de dispersion se situe entre 60 et 115 m selon l'espèce et l'endroit. Cette distance correspond assez bien, quoiqu'elle soit légèrement supérieure, à la distance moyenne de dispersion des graines des espèces étudiées, soit entre 25 et 60 m pour le sapin (Frank 1990), entre 10 et 60 m pour l'épinette blanche (Zasada et Lovig 1983) et entre 45 et 60 m pour le thuya (Johnston 1990). Ainsi, la distance optimale entre les îlots résiduels devrait se situer entre 120 et 230 mètres. Un autre paramètre important serait de déterminer la taille optimale que devraient avoir les îlots. Galipeau *et al.* (1997) suggèrent que l'impact des petits îlots résiduels (arbres isolés ou groupes d'arbres) sur la régénération est minimal compte tenu de la forte corrélation qu'ils ont observé entre la densité de régénération et la distance à la plus grande zone non brû-

lée. Toutefois, d'après Greene et Johnson (1996), un îlot dont le diamètre équivaldrait à seulement cinq hauteurs d'arbres serait suffisant, voire même optimal, pour influencer positivement le patron spatial de répartition de la régénération. Les résultats de la présente étude abondent en ce sens puisque, le long du transect F20, de petits îlots avaient une influence significative sur la répartition spatiale de la régénération (Figure 11). Il semblerait que même un arbre seul pourrait jouer un rôle important, comme l'ont démontré certains travaux récents sur le mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) Koch.) (Brian Harvey comm. pers.). Cependant, des recherches plus approfondies seraient nécessaires avant de pouvoir confirmer cette hypothèse.

Le concept de zones préservées à l'intérieur des zones exploitées se bute souvent à l'opposition des forestiers puisque ces derniers considèrent comme perdus ces arbres qui finiront par tomber sous l'effet du vent. Toutefois, Arnott et Beese (1997) ont montré qu'après trois ans, seulement 25% des arbres étaient tombés sous l'effet du vent dans la coupe à rétention d'arbres verts. Plusieurs alternatives à la coupe à blanc ont déjà été proposées dans la littérature (Burton *et al.* 1992; Lieffers *et al.* 1996; Arnott et Beese 1997; Bergeron et Harvey 1997; Fries *et al.* 1997). Parmi ces méthodes, les coupes progressives uniformes, consistant à laisser 200 tiges de plus de 17,5 cm de DHP par hectare coupé, semblent à prime abord trop coûteuses. Elles entraînent en effet une augmentation de 49% des coûts par rapport à une coupe à blanc traditionnelle (Arnott et Beese 1997). En comparaison, la coupe à rétention d'arbres verts (25 arbres/ha) et la coupe de jardinage par bouquets d'arbres (couper 50% du peuplement et attendre que la régénération atteigne 10 m de hauteur avant de couper l'autre moitié) n'entraînent que des augmentations de 12% des coûts lorsque comparées à la coupe à blanc (Arnott et Beese 1997). Cependant la coupe de jardinage par bouquets d'arbres résulte en une sous-utilisation du réseau routier créé. La coupe à rétention d'arbres verts semble donc à première vue l'alternative la plus intéressante. Kneeshaw et Bergeron (1997) affirment que l'aménagement des forêts basé sur l'abondance de la régénération préétablie devrait se concentrer essentiellement sur les peuplements mixtes étant donné la faible abondance de semis résineux dans les peuplements feuillus et

la forte compétition rencontrée dans les grandes trouées à l'intérieur des peuplements conifériens. De ce fait, quand un peuplement coniférien est coupé et que la régénération préétablie est faible ou absente, une solution envisageable serait de laisser quelques arbres matures, bien répartis sur le site (Arnott et Beese 1997; Fries *et al.* 1997). Une telle pratique, en plus d'encourager la régénération en espèces de fin de succession des sites coupés, permettrait de mimer un peu mieux le comportement complexe du feu, résultat des conditions atmosphériques, de la quantité et de la qualité du combustible, ainsi que du vent et de la topographie (van Wagner 1983). De plus, les quelques arbres laissés debout peuvent créer des zones ombragées qui améliorent le microclimat au sol durant les journées d'été, chaudes et sèches, comme c'est le cas dans les zones brûlées (Carleton et MacLellan 1994).

Selon Haddon (1997), la régénération naturelle joue un rôle beaucoup plus important que la plantation au Canada. Les nouvelles connaissances apportées par la présente étude concernant la répartition spatiale de la régénération naturelle de trois espèces de fin de succession aideront à modifier les méthodes de coupe forestière afin de mimer davantage les effets des perturbations naturelles comme le feu.

Remerciements

Les fonds pour la réalisation de cette étude ont été fournis par le Réseau des centres d'excellence (Gestion durable des forêts) et par le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (fonds accordés à M.-J. Fortin). Nous aimerions remercier Marc Bélanger pour son aide lors des travaux de terrain.

Bibliographie

- Ackzell, L. 1994. Natural regeneration on planted clear-cuts in boreal Sweden. *Scand. J. For. Res.* 9: 245-250.
- Archambault, L., Morissette, J. et Bernier-Cardou, M. 1998. Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir–yellow birch ecosystems of eastern Québec, Canada. *Forest Ecol. Manage.* 102: 61-74.
- Arnott, J. T. et Beese, W. J. 1997. Alternatives to clearcutting in BC coastal montane forests. *For. Chron.* 73: 670-678.
- Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecol. Manage.* 63: 247-300.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y. et Charron, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach. *Écoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Bergeron, Y. et Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecol. Manage.* 92: 235-242.
- Bergeron, Y., Bouchard, A., Gangloff, P. et Camiré, C. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébécourt et

de Roquemaure, Abitibi, Québec. Études écologiques 9. Université Laval, Québec.

- Bonan, G. B. 1992a. Processes in boreal forests. *Dans* A systems analysis of the global boreal forest. *Édité par* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 9-12.
- Borcard, D., Legendre, P. et Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Brais, S. 1994. Impacts des opérations forestières sur la productivité à long terme des écosystèmes forestiers. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles, Direction de l'environnement forestier.
- Brais, S. et Camiré, C. 1998. Soil compaction induced by careful logging in the clay-belt region of northwestern Quebec (Canada). *Can. J. Soil Sci.* 78: 197-206.
- Brais, S., Camiré, C. et Paré, D. 1995. Impacts of whole-tree harvesting and winter windrowing on soil pH and base status of clayey sites of northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 25: 997-1007.
- Carleton, T. J. et MacLellan, P. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: A comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Écoscience* 1: 141-152.
- Carleton, T. J. et Maycock, P. F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Can. J. Bot.* 56: 1157-1173.

- Chambers, J. C. et MacMahon, J. A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Cornett, M. W., Reich, P. B. et Puettmann, K. J. 1997. Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Écoscience* 4: 353-364.
- Corns, I. G. W. 1988. Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills. *Can. J. For. Res.* 18: 75-84.
- Côté, S. et Bélanger, L. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Can. J. For. Res.* 21: 1779-1795.
- Covington, W. W. 1981. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* 62: 41-48.
- DeLong, H. B., Lieffers, V. J. et Blenis, P. V. 1997. Microsite effects on first-year establishment and overwinter survival of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Can. J. For. Res.* 27: 1452-1457.
- Dobbs, R. C. 1976. White spruce seed dispersal in central British Columbia. *For. Chron.* 52: 225-228.
- Environnement Canada. 1993. Normales climatiques au Canada. Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique. Ottawa.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London.

- Frank, R. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. Balsam fir. *Dans Silvics of North America. Édité par R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 26-35.*
- Fries, C., Johansson, O., Pettersson, B. et Simonsson, P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecol. Manage. 94: 89-103.*
- Froehlich, H. A. 1979. Soil compaction from logging equipment: Effects on growth of young ponderosa pine. *J. Soil Water Conserv. 34: 276-278.*
- Galindo-Leal, C. et Bunnell, F. L. 1995. Ecosystem management: Implications and opportunities of a new paradigm. *For. Chron. 71: 601-606.*
- Galipeau, C., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. 1997. White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Can. J. For. Res. 27: 139-147.*
- Gamma Design Software. 1992. GS+. Geostatistics for the environmental sciences. Version 2.3. Gamma Design Software, P.O. Box 201, Plainwell, Michigan, USA.
- Geary, R. C. 1954. The contiguity ratio and statistical mapping. *Incorpor. Statist. 5: 115-145.*
- Green, D. S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia 56: 356-358.*

- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70: 339-347.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1995. Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Can. J. Bot.* 73: 1036-1045.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* 77: 595-609.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1997. Secondary dispersal of tree seeds on snow. *J. Ecol.* 85: 329-340.
- Haddon, B. 1997. The status of forest regeneration in Canada. *For. Chron.* 73: 586-589.
- Harvey, B. D. et Bergeron, Y. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 19: 1458-1469.
- Heinselman, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *Dans* Forest succession: Concepts and application. *Édité par* D. C. West, H. H. Shugart et D. B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Écoscience* 2: 238-244.
- Hughes, J. W. et Bechtel, D. A. 1997. Effect of distance from forest edge on regeneration of red spruce and balsam fir in clearcuts. *Can. J. For. Res.* 27: 2088-2096.

- Hughes, J. W. et Fahey, T. J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 115: 89-99.
- Johnson, E. A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnston, W. F. 1990. *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 580-589.
- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. 1996. Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Can. J. For. Res.* 26: 888-898.
- Kot, M., Lewis, M. A. et van den Driessche, P. 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77: 2027-2042.
- Lafond, R., Cauchon, C. et Ducruc, J.-P. 1992. *Pédologie forestière*. Modulo éditeur. Mont-Royal (Québec).
- Larsen, D. R. et Bliss, L. C. 1998. An analysis of structure of tree seedling populations on a Lahar. *Landscape Ecol.* 13: 307-322.
- Leduc, A., Drapeau, P., Bergeron, Y. et Legendre, P. 1992. Study of spatial components of forest cover using partial Mantel tests and path analysis. *J. Veg. Sci.* 3: 69-78.
- Legendre, P. et Fortin, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.

- Legendre, P. et Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier Science, Oxford (sous presse).
- Lieffers, V. J., Macmillan, R. B., MacPherson, D., Branter, K. et Stewart, J. D. 1996. Semi-natural and intensive silvicultural systems for the boreal mixedwood forest. *For. Chron.* 72: 286-292.
- MacDonald, B. 1995. The case for boreal mixedwood management: an Ontario perspective. *For. Chron.* 71: 725-734.
- McLaren, B. E. et Janke, R. A. 1996. Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royale National Park. *Can. J. For. Res.* 26: 782-793.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.
- Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 1497-1506.
- Nienstaedt, H. et Zasada, J. C. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. White spruce. *Dans Silvics of North America. Édité par R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 204-226.*
- Økland, R. H. et Eilertsen, O. 1994. Canonical correspondence analysis with variation partitioning: some comments and an application. *J. Veg. Sci.* 5: 117-126.
- Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.

- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *Dans* A systems analysis of the global boreal forest. *Édité par* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 144-169.
- Perala, D. A. 1990. *Populus tremuloides* Michx. Quaking aspen. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Hardwoods. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 555-569.
- Price, M. V. et Jenkins, S. H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. *Dans* Seed dispersal (Chapitre 5). *Édité par* D. R. Murray. Academic Press.
- Rowe, J. S. et Scotter, G. W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3: 444-464.
- Rudolph, T. D. et Laidly, P. R. 1990. *Pinus banksiana* Lamb. Jack pine. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 280-293.
- Ruel, J.-C. 1992. Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération. *Can. J. For. Res.* 22: 1408-1416.
- Safford, L. O., Bjorkbom, J. C. et Zasada, J. C. 1990. *Betula papyrifera* Marsh. Paper birch. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Hardwoods. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 158-171.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur ltée, Montréal.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.

- Schupp, E. W. et Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Simard, M.-J., Bergeron, Y. et Sirois, L. 1998. Conifer recruitment in the southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrates. *J. Veg. Sci.* (sous presse).
- Stewart, J. D., Hogg, E. H., Hurdle, P. A., Stadt, K. J., Tollestrup, P. et Lieffers, V. 1998. Dispersal of white spruce seed in mature aspen stands. *Can. J. Bot.* 76: 181-188.
- ter Braak, C. J. F. 1988. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis. Version 2.1. Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands.
- Vander Wall, S. B. 1992. The role of animals in dispersing a "wind-dispersed" pine. *Ecology* 73: 614-621.
- Vander Wall, S. B. 1993. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia* 96: 246-252.
- Vander Wall, S. B. 1994. Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.

- van Wagner, C. E. 1983. Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands. *Dans* The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Édité par* R. W. Wein et D. A. MacLean. John Wiley & Sons, New York. pp. 65-80.
- Viereck, L. A. et Johnston, W. F. 1990. *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Black spruce. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 227-237.
- Vincent, J. S. et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extinction des grands lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géog. phys. Quat.* 31: 357-372.
- Wartenberg, D. 1989. SAAP - a Spatial Autocorrelation Analysis Program, Version 4.3. Exeter Software, 100 North Country Road., Bldg. B., Setauket, NY.
- Whelan, R. J. 1986. Seed dispersal in relation to fire. *Dans* Seed dispersal (Chapitre 6). *Édité par* D. R. Murray. Academic Press.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- Zasada, J. et Lovig, D. 1983. Observations on primary dispersal of white spruce, *Picea glauca*, seed. *Can. Field-Nat.* 97: 104-106.
- Zasada, J., Sharik, T. L. et Nygren, M. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. *Dans* A systems analysis of the global boreal forest. *Édité par* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 85-125.

DEUXIÈME ARTICLE

Effet de changements de résolution spatiale sur l'efficacité de la classification d'un secteur de la forêt boréale

Hugo Asselin¹ et Marie-Josée Fortin²

¹Département de sciences biologiques et ²Département de géographie, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7.

Résumé

Avec l'avènement des concepts de rendement durable et de conservation de la biodiversité, les écologistes sont amenés à travailler à l'échelle de l'écosystème plutôt qu'à celle du peuplement. Cette approche nécessite évidemment de pouvoir couvrir de grandes superficies. Or, les campagnes de terrain visant à amasser l'information nécessaire à la caractérisation de peuplements forestiers pour fins d'aménagement ou d'exploitation demandent énormément de temps et d'argent. La photographie aérienne est déjà utilisée depuis longtemps dans ce contexte, comme c'est le cas dans la présente étude. Une série de photographies aériennes couvrant une période de 50 ans est utilisée pour suivre le processus de succession secondaire résultant d'un incendie forestier ayant eu lieu en 1944. Depuis quelques années, le domaine de l'imagerie satellitaire a progressé rapidement, si bien que cette technique est utilisée de plus en plus fréquemment pour des études visant à évaluer le couvert forestier. Évidemment, qu'il s'agisse de photographie aérienne ou d'imagerie satellitaire, le problème d'échelle surgit. Ainsi, le passage d'une résolution fine à une résolution plus grossière implique inévitablement une modification du type d'information de même qu'une perte d'information. La présente étude compare les classifications du couvert forestier obtenues de trois média différents: (1) une image satellitaire Landsat-TM (résolution de 25 X 25 m); (2) une photographie aérienne (résolution de 10 X 10 m); et (3) des données prises sur le terrain (information ponctuelle). Les classifications obtenues des trois média ne concordent que faiblement d'après les coefficients de Kappa calculés (variant entre 0,05 et 0,27). Toutefois, lorsqu'une forme pondérée du coefficient est utilisée, les valeurs obtenues augmentent considérablement (variant entre 0,11 et 0,45). Cette version pondérée du coefficient de Kappa correspond davantage à la réalité terrain et semble indiquer que, du moins dans le cas présent, l'image satellitaire est plus proche de cette réalité que ne l'est la photographie aérienne.

Introduction

Depuis quelques années, les écologistes sont amenés à étudier des régions de plus en plus larges à des fins de planification et de gestion des territoires. L'introduction des concepts de conservation de la biodiversité (Boyle 1991) et de rendement durable (Griss 1993) a mené au développement d'une approche écosystémique (*sensu* Rowe 1992) à la gestion des forêts. Cette approche, visant à étudier des écosystèmes entiers plutôt que de se limiter au niveau du peuplement, bénéficie de l'information qui peut être tirée des photographies aériennes, et des images satellitaires. L'information peut ainsi être acquise pour de plus grands territoires et à des intervalles de temps plus rapprochés. Des données de terrain sont toutefois nécessaires afin de valider la classification faite à partir de ces media. Par contre, de telles données ne sont pas toujours disponibles en raison de l'inaccessibilité de certaines régions et des coûts inhérents à la récolte. Ainsi, bien que l'usage de la photographie aérienne et de l'imagerie satellitaire soit de plus en plus répandu, le problème demeure encore quant à la fidélité de ces techniques par rapport à la réalité.

Le problème d'échelle d'observation est au cœur de la discipline qu'est la géographie. Un phénomène se produisant à une échelle donnée est souvent déterminé par des processus opérant à des échelles différentes (Meentemeyer 1989). Un changement d'échelle entraîne donc un changement des variables importantes (Turner 1990). De plus, l'habilité à détecter des patrons à large échelle se fait au coût d'une perte de résolution des détails à petite échelle (Wiens 1989). Ceci va donc avoir des impacts sur la quantification des variables environnementales, problématique au centre des préoccupations de la nouvelle discipline qu'est l'écologie du paysage (Bailey 1985; Addicott *et al.* 1987; Meentemeyer et Box 1987; Smith et Urban 1988; Meentemeyer 1989; Turner *et al.* 1989*a,b*; Turner 1990; Wiens 1989; Levin 1992; Costanza et Maxwell 1994).

Le passage d'une échelle d'observation à une autre a comme principal effet d'entraîner un changement d'information. La transition d'une résolution fine à grossière en agrégeant les données provenant d'échantillons avoisinants entraîne ainsi une diminution de la variance de la variable mesurée (Woodcock et Strahler 1987; Rastetter *et al.* 1992; Marceau *et al.* 1994b; Moody et Woodcock 1995; Quattrochi et Goodchild 1997). Néanmoins, il est important de noter que l'augmentation de l'unité d'échantillonnage, bien qu'elle résulte en une perte de variabilité, se traduit également par une augmentation de la prévisibilité (Meentemeyer et Box 1987; Levin 1992; Costanza et Maxwell 1994). Bien qu'il n'existe pas de méthode infaillible pour déterminer *a priori* l'échelle d'observation optimale (Marceau *et al.* 1994b), il existe tout de même un risque d'étudier un système à la mauvaise échelle, ce qui peut résulter en la détection de faux patrons (Wiens 1989).

Dans la présente recherche, une série de photographies aériennes couvrant une période de 50 ans a été utilisée afin de suivre l'évolution du couvert forestier suite à un incendie ayant eu lieu en 1944 dans la région du Lac Duparquet. Les photographies aériennes sont encore abondamment utilisées pour des études visant à suivre l'évolution du couvert forestier (Jean et Bouchard 1991; Pitt et Glover 1993; Mast *et al.* 1997; Pitt *et al.* 1997). Par ailleurs, il a déjà été suggéré par certains auteurs (Walker *et al.* 1986; Graham *et al.* 1987; Iverson *et al.* 1989; Green *et al.* 1993; Marceau *et al.* 1994a,b; Lobo *et al.* 1998) qu'un exercice semblable pourrait être réalisé à l'aide d'images satellitaires. Des doutes persistent néanmoins quant à l'efficacité de l'imagerie satellitaire par rapport à la photographie aérienne (Meyer et Werth 1990; Light 1996; Pitt *et al.* 1997). La présente étude compare l'information relative au couvert forestier classifiée à partir d'une photographie aérienne (1994), d'une image Landsat-TM (1995) et d'une campagne de terrain (1997).

Aire d'étude

L'aire d'étude se situe en Abitibi, dans la région du lac Duparquet (Figure 1), à environ 35 km au nord-ouest de Rouyn-Noranda (79° 01' O, 48° 30' N). Le lac Duparquet fait partie d'un vaste bassin versant se drainant dans la baie James, à travers le lac Abitibi. La région fait partie de la ceinture d'argile du nord du Québec et de l'Ontario. Cette grande région physiographique a été créée par les dépôts lacustres datant de l'extension maximale des lacs pro-glaciaires Barlow et Ojibway (Vincent & Hardy 1977). La station météorologique la plus proche est localisée à La Sarre, à environ 35 km au nord de l'aire d'étude. La température moyenne annuelle est de 0,8°C (Environnement Canada 1993) et la pluviométrie, relativement faible (800-900 mm/année), est répartie surtout durant la saison de croissance (Bergeron *et al.* 1983). La période sans gel dure environ 64 jours, mais des gels occasionnels peuvent toutefois survenir n'importe quand durant la saison végétative (Environnement Canada 1993). Le cycle de feu pour la région du lac Duparquet a été estimé à 63 ans pour la période antérieure à 1870 et à plus de 99 ans après 1870 (Bergeron 1991).

La région ayant fait l'objet de la campagne de terrain de 1997 est localisée directement aux abords sud du lac Duparquet. Avant le feu, le site était composé en majorité de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et de thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) (Bergeron & Charron 1994) avec aussi de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.). Au sud du site d'étude quelques affleurements rocheux sont peuplés par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) et par le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Au nord du site, la proximité du lac Duparquet a favorisé le développement de sols organiques tandis que le reste de l'aire d'étude est caractérisé par des dépôts d'argile glaciolacustre en bas de pente et de till glaciaire en haut de pente.

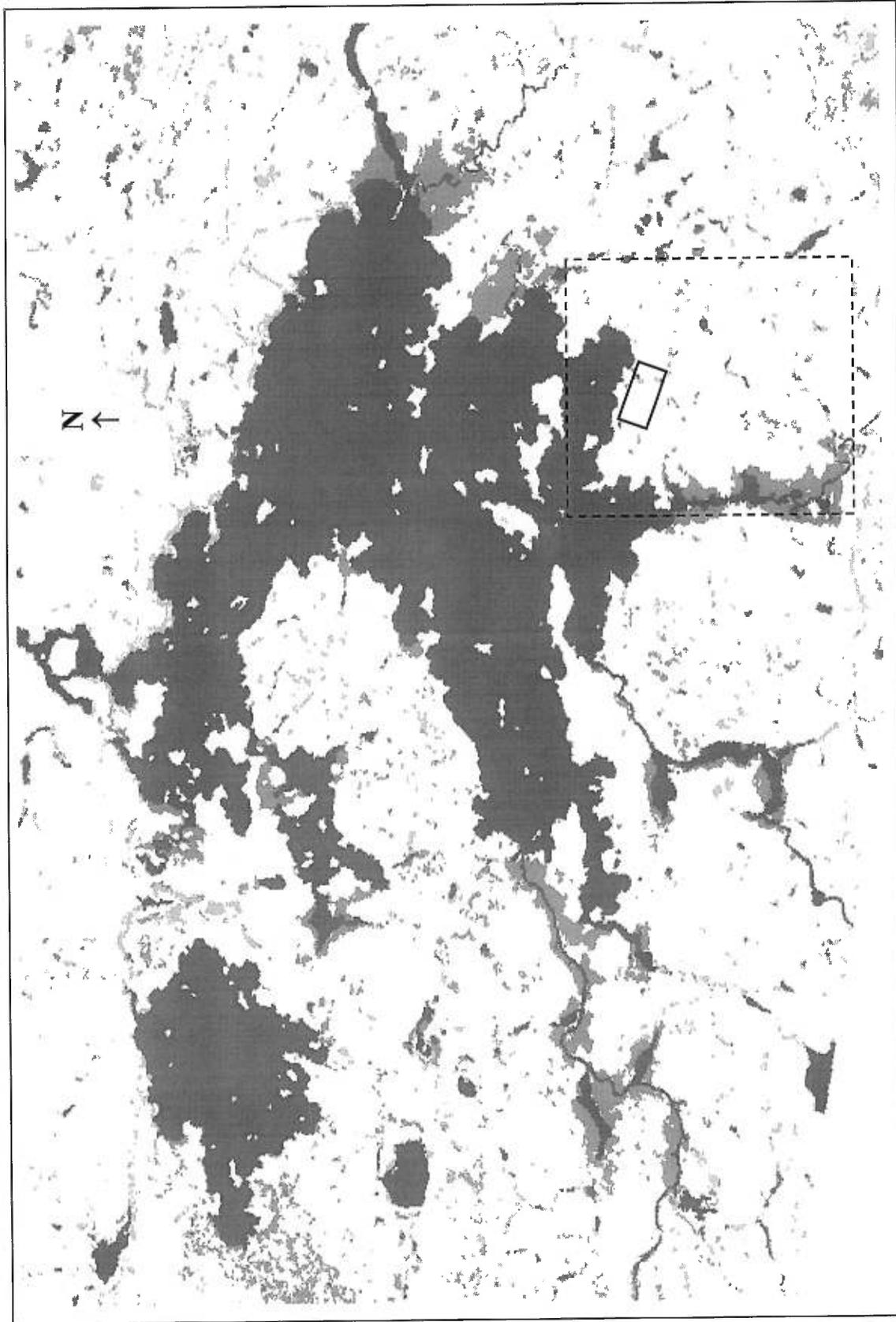


Figure 1. Région du lac Duparquet (d'après l'image satellitaire). La zone encadrée d'un trait pointillé représente l'aire couverte par chacune des cinq photographies aériennes (2839 ha). La zone encadrée d'un trait plein représente la superficie couverte lors de la campagne de terrain (42 ha).

Méthodes

Succession secondaire

Afin de suivre le processus de succession secondaire amorcé suite au feu de 1944, cinq photographies aériennes (1945, 1965, 1972, 1983 et 1994) ont été classifiées par photo-interprétation puis numérisées. Les photographies ont toutes été prises pendant l'été et sont à l'échelle 1:15 000 (1:12 500 pour celle de 1945). Ensuite, des histogrammes de fréquences ont été calculés pour chaque photographie afin de savoir quelles classes dominaient le paysage. Ce calcul de la superficie représentée par chaque catégorie de la classification donne un indice quantitatif des changements du paysage dans le temps (Mast *et al.* 1997). Des coefficients de Kappa (Cohen 1960) ont également été calculés pour comparer chaque photographie avec la précédente. Le coefficient de Kappa a été développé pour déterminer le niveau de concordance entre deux classifications par l'analyse d'un tableau de contingence. Deux classifications sont en parfait accord lorsque toutes les observations sont situées sur la diagonale du tableau de contingence. Les autres cellules du tableau, lorsqu'elles contiennent des valeurs plus grandes que 0, rendent compte des erreurs d'omission et de commission (Congalton *et al.* 1983). La formule du coefficient de Kappa est:

$$\bar{K} = \frac{N \sum_{i=1}^r x_{ii} - \sum_{i=1}^r x_{i+} x_{+i}}{N^2 - \sum_{i=1}^r x_{i+} x_{+i}}$$

où x_{ii} est un élément de la diagonale du tableau de contingence, x_{i+} est la somme d'une ligne, x_{+i} la somme d'une colonne et N le nombre total d'observations (Bishop *et al.* 1975; Hudson et Ramm 1987).

Effet de changements d'échelle

La classification du couvert forestier obtenue pour la photographie datant de 1994 (résolution de 100 m²) a été comparée à celles obtenues (1) d'une campagne de

terrain ayant eu lieu en 1997 et (2) d'une image satellitaire Landsat-TM datant de 1995 (résolution de 625 m²).

La campagne de terrain a permis d'échantillonner un total de 164 placettes circulaires de 400 m² (11,28 m de rayon) suivant une grille systématique dont les points sont espacés de 50 mètres. Les 164 placettes, couvrant une superficie d'environ 42 ha, ont été positionnées à l'aide d'un Système de Positionnement Global (GPS, Trimble Basic +) ayant une précision d'une quinzaine de mètres. À chacun des points d'échantillonnage, la surface terrière de toutes les espèces a été notée afin de pouvoir classifier chaque placette selon les critères de stratification du territoire forestier exposés dans *Le point d'observation écologique* (Gouvernement du Québec 1994) (Tableau I).

La classification de l'image satellitaire numérisée (résolution de 625 m²) est la plus grossière, c'est donc celle qui a été utilisée pour les comparaisons (Tableau I). Les comparaisons ont été réalisées à l'aide du coefficient de Kappa et ne portent que sur les 164 emplacements correspondant aux points d'échantillonnage de la campagne de terrain. Le coefficient de Kappa, de par la façon dont il est calculé, attribue un poids identique à toutes les cellules du tableau de contingence. Par contre, certaines d'entre elles représentent des erreurs de classification pouvant avoir des conséquences diamétralement opposées sur le processus de prise de décision des gestionnaires forestiers qui seraient amenés à utiliser le coefficient. Dans certains cas, deux valeurs de K semblables peuvent être liées à des tableaux de contingence très différents. Certaines lacunes de concordance entre classifications sont ainsi plus facilement acceptables que d'autres. Par exemple, dans le cas présent, l'erreur représentant une confusion entre feuillu et mixte porte moins à conséquences que celle qui représente la confusion entre feuillu et coniférien. Ainsi, afin de rendre compte avec plus d'efficacité de la réalité terrain, il faut pondérer le coefficient, comme le suggère Cohen (1968). La méthode de pondération présentée ici diffère cependant de celle proposée par cet auteur. L'idée gé-

Tableau I. Classification de la région couverte par les 164 points de la grille d'échantillonnage obtenue à chacune des trois résolutions spatiales. En caractère gras: la classification de l'image satellitaire est utilisée pour les comparaisons.

Données de terrain (Classification du Ministère des Ressources Naturelles du Québec)*	Photographie aérienne	Image satellitaire
Affleurement rocheux	Affleurement rocheux Roc avec arbustes	Affleurement rocheux
Terrain marécageux Terrain marécageux arbustif	Terrain marécageux Terrain marécageux arbustif	Zone humide
		Régénération
Bb Fi Pe	Feuille	Feuille
FnC	Arbustes indifférenciés	
BbE	Mixte à prédominance feuillue	Mixte
BbPg BbS BbR PeS FiE FiS FiR FnCS CFi	Mixte à prédominance co- niférienne	
EBb SBb SPe SFi SFnC RBb RFi		
CS EE	Coniférien	Coniférien

PgPg
 SC
 SS
 EPg

*Abréviations utilisées dans la classification du Ministère des Ressources Naturelles (*Le point d'observation écologique*, Gouvernement du Québec, 1994):

Bb: Bouleau blanc
 C: Thuya occidental
 E: Épinette noire et/ou rouge
 Fi: Feuillus intolérants
 FnC: Feuillus non commerciaux
 Pe: Peuplier faux-tremble
 Pg: Pin gris
 R: Résineux
 S: Sapin baumier et/ou épinette blanche

Lorsque deux abréviations sont combinées, la première représente l'espèce prédominante du peuplement.

nérale demeure la même et consiste à attribuer des poids différents aux cellules du tableau de contingence, selon que l'absence de concordance qu'elles représentent est plus ou moins acceptable sur des bases fixées par les objectifs de l'étude. Le poids le plus important est attribué aux cellules de la diagonale puisqu'elles représentent les cas de parfaite concordance. La méthode de Cohen (1968) attribue par la suite des poids de moins en moins importants aux cellules du tableau de contingence à mesure que l'erreur qu'elles représentent devient de moins en moins acceptable. Dans la méthode suggérée ici, les cellules représentant les erreurs les moins acceptables reçoivent le poids le plus élevé (sans toutefois l'être davantage que celui attribué aux cellules de la diagonale) et le poids diminue pour les erreurs plus acceptables. L'exemple de la présente recherche attribue donc un poids de 1 aux cellules de la diagonale et aux cellules représentant les erreurs les moins acceptables et un poids de 0,5 aux cellules représentant les autres erreurs.

Résultats - Discussion

Succession secondaire

L'évolution de la succession secondaire a été étudiée à partir de photographies aériennes des années 1945, 1965, 1972, 1983 et 1994 couvrant toutes le même territoire de 2839 ha (Figure 1). La superficie couverte par le lac Duparquet compte pour environ 20% de l'aire d'étude (Tableau II). Sur la photographie datant de 1945, une proportion équivalant à 52,5% de la région correspond à l'aire brûlée par le feu de 1944. Les terrains marécageux et les peuplements à prédominance coniférienne (jeunes et matures) qui les entourent comptent respectivement pour 4,8% et 9,7% du territoire. Beaucoup de surfaces rocheuses ont été mises à nu par le feu et couvrent 3,1% de la région considérée. Vingt ans plus tard, en 1965, l'aire brûlée par le feu de 1944 a été colonisée par des peuplements arbustifs mixtes à prédominance feuillue. Ces peuplements couvrent 31,4% du territoire. Les terrains marécageux ont pris de l'expansion et couvrent maintenant 11,6% du territoire. Selon la classification, les affleurements rocheux compteraient maintenant pour 13,7% de la surface à l'étude. Cela pourrait s'expliquer par le fait que plusieurs des troncs morts qui étaient demeurés debout suite au feu sont maintenant tombés. Sur la photographie de 1972, les peuplements arbustifs mixtes à prédominance feuillue couvrent encore environ 30% du territoire, mais en plus, 12,5% de la région est maintenant classifiée comme jeune peuplement mixte à prédominance feuillue. En 1983, la photographie montre que l'aire d'étude est couverte à 41,2% par de jeunes peuplements mixtes à prédominance feuillue. Le reste de la région est couvert par des terrains marécageux (7,2%) et les peuplements (jeunes et matures) à prédominance coniférienne qui y sont associés (16,4%). Finalement, en 1994, les peuplements mixtes à prédominance feuillue sont maintenant parvenus au stade mature et couvrent un peu plus de 30% de la superficie. Les peuplements à prédominance coniférienne couvrent quant à eux environ 20% de la superficie. Le reste est distribué plus ou moins également entre les terrains marécageux et les peuplements arbustifs et jeunes.

Tableau II. Pourcentage du territoire des photographies aériennes couvert par chaque élément de classification. La valeur la plus importante pour chaque année est en caractère gras.

Classes	1945	1965	1972	1983	1994
Plans d'eau	20,55	19,87	20,06	20,09	19,95
Surface brûlée	52,48	-	-	-	-
Affleurements rocheux	3,13	13,67	2,71	5,55	1,26
Affleurements rocheux avec arbustes	0,20	0,87	4,01	1,34	2,00
Terrain marécageux	1,46	3,78	2,28	66,51	7,98
Terrain marécageux arbustif	3,26	7,82	0,55	0,73	2,05
Arbustes indifférenciés	0,90	3,07	1,03	0,75	-
Feuillus arbustifs	-	0,21	1,07	0,63	-
Mixtes à prédominance feuillue (arbustifs)	-	31,42	29,22	-	-
Mixtes à prédominance coniférienne (arbustifs)	0,20	-	-	-	-
Mixtes à prédom. feuillue (arbustifs) avec feuillus jeunes	-	0,08	-	-	-
Conifères (arbustifs)	1,29	1,59	3,44	0,56	3,56
Feuillus jeunes	0,29	0,90	0,60	1,53	5,87
Mixtes à prédominance feuillue (jeunes)	-	0,06	12,52	41,21	-
Mixtes à prédominance coniférienne (jeunes)	4,20	2,83	1,12	0,54	0,23
Conifères (jeunes)	5,47	6,46	4,87	5,40	2,38
Feuillus matures	0,11	0,29	-	0,27	2,36
Mixtes à prédominance feuillue (matures)	0,20	2,86	1,89	1,29	31,86
Conifères et mixtes à prédom. conif. (matures)	3,94	1,98	12,37	11,00	17,80
Feuillus (vieux)	0,21	-	0,07	-	-
Conifères (vieux)	-	0,30	0,30	0,30	0,30
Mixtes (vieux)	2,10	1,96	1,90	2,31	2,38

Des coefficients de Kappa ont été calculés pour la comparaison de chaque photographie avec la précédente. Le coefficient le moins élevé (0,23) représente la comparaison entre la situation en 1945, soit un an après feu, et en 1965. Ensuite, la valeur de K augmente pour la comparaison 1965-1972 (0,38) et demeure relativement stable par la suite (0,39 et 0,34 pour les comparaisons 1972-1983 et 1983-1994 respectivement). Le paysage évolue donc de façon plus radicale dans les premiers temps de la succession secondaire, la quantité et l'importance des changements diminuant légèrement par la suite et demeurant stables. Il est important de noter que l'intervalle entre les deux premières photographies (20 ans) est plus grand que pour les autres, ce qui pourrait expliquer en partie la valeur de K plus basse obtenue dans ce cas. De plus, le processus

de succession secondaire n'est pas encore achevé dans la région à l'étude. En effet, la forêt en serait au tout début du stade 3 (maturité) du modèle proposé par Heinselman (1981) et Oliver (1981). La période d'établissement, qui ne dure pas plus de dix ans est terminée. La canopée de feuillus intolérants qui s'est développée durant le stade 2 commence à s'ouvrir par endroits à cause de la mortalité du bouleau possiblement due à la dernière épidémie de livrée des forêts (Bergeron et Charron 1994), laissant la voie libre aux conifères. Toutefois, d'autres endroits demeureront fortement dominés par le peuplier faux-tremble pour encore quelques années. Une période de sénescence suivra, durant laquelle le sapin et l'épinette blanche remplaceront les espèces pionnières (Bergeron et Dubuc 1989). Il y a donc lieu de croire que la stabilité des valeurs de Kappa observée entre 1965 et 1994 pourrait s'expliquer par le fait que ces quatre photographies ont toutes été prises pendant le même stade successional.

Effet de changements d'échelle

Les classifications obtenues à partir des données de terrain, de la photographie aérienne et de l'image satellitaire ne concordent que faiblement (tableaux III, IV et V). En effet, le coefficient de Kappa le plus élevé a été obtenu pour la comparaison terrain-image satellitaire (0,27; $\sigma^2 = 0,0049$). Pour les comparaisons photographie aérienne-image satellitaire et terrain-photographie aérienne, les K calculés sont respectivement de 0,12 ($\sigma^2 = 0,0059$) et 0,04 ($\sigma^2 = 0,0044$). Ces coefficients très bas semblent à prime abord difficiles à expliquer compte tenu du fait que la classification a été réduite à un minimum de six classes (Tableau I). Une explication possible, en plus de l'erreur humaine lors de la prise de données sur le terrain ou dans les processus de classification de la photographie aérienne et de l'image satellitaire est que les classes rares sont perdues lorsque la résolution devient plus grossière (Wiens 1989; Turner *et al.* 1989b, 1990). Ce faisant, le calcul de concordance à l'aide du coefficient de Kappa peut avoir des valeurs faibles à cause du changement de classification accompagnant les changements d'échelle. De plus, alors que la classification à partir des données de terrain se base sur des surfaces terrières (prises à 1,3 m du sol), les classifications de la photographie aérienne et de l'image satellitaire sont basées sur des images de la forêt

telle que vue d'en haut. Ainsi, lorsque l'espèce dominant la canopée forme un couvert assez dense, les espèces vivant en sous-couvert ne paraissent pas sur une photographie aérienne ou une image satellitaire. Cela peut résulter en certaines discordances de classification. Lorsque la version pondérée du coefficient de Kappa est utilisée, les K obtenus augmentent par près du double de leur valeur initiale passant à 0,45 ($\sigma^2 = 0,0046$), 0,22 ($\sigma^2 = 0,0077$) et 0,11 ($\sigma^2 = 0,0044$) pour les comparaisons terrain-image satellitaire, photographie aérienne-image satellitaire et terrain-photographie aérienne respectivement. Il est à noter que la modification apportée au calcul du coefficient n'a pas eu le même effet partout. En effet, dans le cas de la comparaison terrain-image satellitaire, les valeurs avant et après correction diffèrent par un facteur de 1,69. Ce facteur est de 1,85 pour la comparaison photographie aérienne-image satellitaire et 2,33 pour la comparaison terrain-photographie aérienne. Il s'agit d'une conséquence directe de la pondération appliquée au coefficient.

Tableau III. Photographie aérienne (lignes) et données de terrain (colonnes). * Valeurs ayant été divisées par deux pour la pondération du coefficient.

	Roc	Zone humide	Feuillu	Mixte	Coniférien	Total
Roc	0	0	0	0	0	0
Zone humide	0	2	0	2	2	6
Feuillu	1	0	40	*38	20	99
Mixte	0	5	*3	7	*2	17
Coniférien	0	1	14	*21	6	42
Total	1	8	57	68	30	164

Tableau IV. Image satellitaire (lignes) et données de terrain (colonnes). * Valeurs ayant été divisées par deux pour la pondération du coefficient.

	Roc	Zone humide	Feuille	Mixte	Coniférien	Régénération	Total
Roc	0	0	0	0	0	0	0
Zone humide	0	1	0	2	3	0	6
Feuille	0	0	21	*12	0	*0	33
Mixte	1	6	*31	43	*8	*0	89
Coniférien	0	1	4	*9	19	*0	33
Régénération	0	0	*1	*2	*0	0	3
Total	1	8	57	68	30	0	164

Tableau V. Image satellitaire (lignes) et photographie aérienne (colonnes). * Valeurs ayant été divisées par deux pour la pondération du coefficient.

	Zone humide	Feuille	Mixte	Coniférien	Régénération	Total
Zone humide	4	0	0	2	0	6
Feuille	0	29	*0	4	*0	33
Mixte	1	*48	12	*28	*0	89
Coniférien	1	19	*5	8	*0	33
Régénération	0	*4	*0	*0	0	3
Total	6	99	17	42	0	164

Conclusion

Les résultats de l'analyse des photographies aériennes présentée ici s'accordent plutôt bien avec ce qui a été observé sur le terrain (Asselin obs. pers.). La région ayant brûlé en 1944 en serait donc maintenant rendue au début du troisième stade du modèle de succession secondaire proposé par Heinselman (1981) et Oliver (1981). Malgré que le processus de succession secondaire après feu en forêt boréale puisse être suivi à l'aide de photographies aériennes, le niveau de concordance avec la réalité demeure limité. L'information qui peut être tirée de telles études, bien qu'elle soit plutôt générale, peut être très utile pour l'observation de phénomènes s'exprimant à des échelles plus larges. En effet, différents processus opèrent à différentes échelles (Addicott *et al.* 1987; Turner *et al.* 1989a,b; Levin 1992). D'ailleurs, Meentemeyer et Box (1987), s'appuyant sur les bases de la théorie de la hiérarchie (Allen et Starr 1982), affirment que le passage à une échelle plus grossière, même s'il s'accompagne parfois d'une perte de détails, peut aussi résulter en l'apparence de propriété émergentes dues au synergisme à un plus haut niveau d'intégration. Par ailleurs, lorsqu'un phénomène est observé à une échelle plus petite que celle à laquelle il s'exprime vraiment, la variance entre les pixels diminue et il en résulte une perte d'information, comme c'est le cas lorsque l'échelle utilisée est trop grande (Marceau *et al.* 1994a). De plus, à petite échelle, des phénomènes stochastiques peuvent rendre imprévisible le système à l'étude (Levin 1992).

Les résultats de cette étude montrent que la concordance entre les classifications du couvert forestier provenant de trois média différents est faible. Il ressort aussi des résultats que l'image satellitaire est plus conforme à la réalité terrain que la photographie aérienne. Ce constat navigue à contre-courant de l'idée générale selon laquelle la photographie aérienne serait plus appropriée que l'imagerie satellitaire pour effectuer le suivi du couvert forestier (Light 1996; Pitt *et al.* 1997). Un facteur pouvant expliquer la meilleure performance de l'image satellitaire dans la présente étude est que son interprétation implique moins de subjectivité que celle d'une photographie aérienne. Même lorsque des points de contrôle sont utilisés pour classifier une image

satellitaire, si ces points sont choisis sans ambiguïté pour leur représentativité, le niveau de subjectivité de la classification est gardé à un minimum. La faible concordance entre les classifications obtenues des trois media pourrait en partie s'expliquer par la façon dont K est calculé. En effet, la forme pondérée du coefficient suggérée ici donne des résultats plus sensibles à la réalité terrain.

Il ne sera sans doute jamais possible d'abolir complètement les campagnes d'échantillonnage sur le terrain au profit de l'usage de la photographie aérienne ou de l'imagerie satellitaire. L'usage de ces techniques permet toutefois de réduire les surfaces à échantillonner sur le terrain et les coûts qui y sont associés. Une approche multi-échelles a déjà été proposée pour les études portant sur des écosystèmes complets (Addicott *et al.* 1987; Turner *et al.* 1989a; Marceau *et al.* 1994a). Certains auteurs estiment que l'échelle temporelle devrait également être considérée vu son importance sur certains phénomènes détectés dans l'espace (Delcourt *et al.* 1983; Meentemeyer 1989; Turner *et al.* 1989a; Ives et Klopfer 1997).

Remerciements

Les fonds pour la réalisation de cette étude ont été fournis par le Réseau des centres d'excellence (Gestion durable des forêts) et par le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (fonds accordés à M.-J. Fortin). Nous aimerions remercier pour leur aide Marc Bélanger, Safa M. Ziga et Patrick Gaillon.

Bibliographie

- Addicott, J. F., Aho, J. M., Antolin, M. F., Padilla, D. K., Richardson, J. S. et Soluk, D. A. 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- Allen, T. F. H. et Starr, T. B. 1982. *Hierarchy*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bailey, R. G. 1985. The factor of scale in ecosystem mapping. *Environ. Manage.* 9: 271-276.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Bergeron, Y. et Charron, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach. *Écoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y., Bouchard, A., Gangloff, P. et Camiré, C. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébertcourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. *Études écologiques* 9. Université Laval, Québec.
- Bishop, Y. M. M., Fienberg, S. E. et Holland, P. W. 1975. *Discrete multivariate analysis: theory and practice*. M.I.T. Press.
- Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement of nominal scales. *Educ. Psychol. Measure.* 20: 37-46.

- Cohen, J. 1968. Weighted Kappa: Nominal scale agreement with provision for scaled disagreement or partial credit. *Psychol. Bull.* 70: 213-220.
- Congalton, R. G., Oderwald, R. G. et Mead, R. A. 1983. Assessing Landsat classification accuracy using discrete multivariate analysis statistical techniques. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 49: 1671-1678.
- Costanza, R. et Maxwell, T. 1994. Resolution and predictability: An approach to the scaling problem. *Landscape Ecol.* 9: 47-57.
- Delcourt, H. R., Delcourt, P. A. et Webb III, T. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 1: 153-175.
- Environnement Canada. 1993. Normales climatiques au Canada. Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique. Ottawa.
- Gouvernement du Québec. 1994. Le point d'observation écologique. Ministère des Ressources Naturelles, Gouvernement du Québec, Normes techniques. RN94-3078.
- Graham, R. L., Iverson, L. R. et Cook, E. A. 1987. Evaluating spatial patterns of forest productivity in a disturbed, mountainous landscape using Landsat data and GIS. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 68: 3-4.
- Green, D. R., Cummins, R., Wright, R. et Miles, J. 1993. A methodology for acquiring information on vegetation succession from remotely sensed imagery. *Dans Landscape ecology and GIS. Édité par R. Haines-Young, D. R. Green et S. Cousins.* Taylor & Francis, London.

- Heinselman, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *Dans* Forest succession: Concepts and application. *Édité par* D. C. West, H. H. Shugart et D. B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Hudson, W. D. et Ramm, C. W. 1987. Correct formulation of the Kappa coefficient of agreement. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 53: 421-422.
- Iverson, L. R., Graham, R. L. et Cook, E. A. 1989. Applications of satellite remote sensing to forested ecosystems. *Landscape Ecol.* 3: 131-143.
- Ives, A. R. et Klopfer, E. D. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology* 78: 1907-1913.
- Jean, M. et Bouchard, A. 1991. Temporal changes in wetland landscapes of a section of the St. Lawrence River, Canada. *Environ. Manage.* 15: 241-250.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Light, D. L. 1996. Film cameras or digital sensors? The challenge ahead for aerial imaging. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 62: 285-291.
- Lobo, A., Moloney, K., Chic, O. et Chiariello, N. 1998. Analysis of fine-scale spatial pattern of a grassland from remotely-sensed imagery and field collected data. *Landscape Ecol.* 13: 111-131.
- Marceau, D. J., Howarth, P. J. et Gratton, D. J. 1994a. Remote sensing and the measurement of geographical entities in a forested environment. 1. The scale and spatial aggregation problem. *Remote Sens. Env.* 49: 93-104.

- Marceau, D. J., Gratton, D. J., Fournier, R. A. et Fortin, J.-P. 1994*b*. Remote sensing and the measurement of geographical entities in a forested environment. 2. The optimal spatial resolution. *Remote Sens. Env.* 49: 105-117.
- Mast, J. N., Veblen, T. T. et Hodgson, M. E. 1997. Tree invasion within a pine/grassland ecotone: an approach with historic aerial photography and GIS modeling. *Forest Ecol. Manage.* 93: 181-194.
- Meentemeyer, V. 1989. Geographical perspectives of space, time, and scale. *Landscape Ecol.* 3: 163-173.
- Meentemeyer, V. et Box, E. O. 1987. Scale effects in landscape studies. *Dans Landscape heterogeneity and disturbance. Édité par M. G. Turner.* Springer-Verlag, NY, USA.
- Meyer, M. et Werth, L. 1990. Satellite data: management panacea or potential problem? *J. For.* 88: 10-13.
- Moody, A. et Woodcock, C. E. 1995. The influence of scale and the spatial characteristics of landscapes on land-cover mapping using remote sensing. *Landscape Ecol.* 10: 363-379.
- Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecol. Manage.* 3: 153-168.
- Pitt, D. G. et Glover, G. R. 1993. Large-scale 35-mm aerial photographs for assessment of vegetation-management research plots in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 23: 2159-2169.

- Pitt, D. G., Wagner, R. G., Hall, R. J., King, D. J., Leckie, D. G. et Runesson, U. 1997. Use of remote sensing for forest vegetation management: A problem analysis. *For. Chron.* 73: 459-477.
- Quattrochi, D. A. et Goodchild, M. F. 1997. *Scale in remote sensing and GIS*. CRC Press, Florida, USA.
- Rastetter, E. B., King, A. W., Cosby, B. J., Hornberger, G. M., O'Neill, R. V. et Hobbie, J. E. 1992. Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems. *Ecol. Appl.* 2: 55-70.
- Smith, T. M. et Urban, D. L. 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74: 143-150.
- Turner, M. G., Dale, V. H. et Gardner, R. H. 1989*a*. Predicting across scales: Theory development and testing. *Landscape Ecol.* 3: 245-252.
- Turner, M. G., O'Neill, R. V., Gardner, R. H. et Milne, B. T. 1989*b*. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecol.* 3: 153-162.
- Vincent, J. S. et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extinction des grands lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géog. phys. Quat.* 31: 357-372.
- Walker, J., Jupp, D. L. B., Penridge, L. K. et Tian, G. 1986. Interpretation of vegetation structure in Landsat MSS imagery: a case study in disturbed semi-arid eucalypt woodlands. Part 1. Field data analysis. *J. Env. Manage.* 23: 19-33.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.* 3: 385-397.

Woodcock, C. E. et Strahler, A. H. 1987. The factor of scale in remote sensing. *Remote Sens. Environ.* 21: 311-332.

Conclusion générale

Les analyses d'autocorrélation spatiale effectuées pour le premier article montrent qu'il existe un gradient sud-ouest–nord-est dans les variables environnementales du site du feu. Le nombre d'arbres matures des trois espèces étudiées (le sapin baumier, l'épinette blanche et le thuya occidental) suit également un gradient dans la même direction, avec de plus fortes densités au nord-est, sur les sites argileux ou à sol organique associés à de faibles pentes et à des drainages bons à imparfaits. Le sud-ouest, caractérisé par des affleurements rocheux à drainage rapide, contient les plus faibles densités d'arbres matures des trois espèces étudiées.

Les analyses canoniques de correspondance, figurant également dans le premier article, démontrent que dans le cas de la densité de régénération en sapin, épinette blanche et thuya, le patron de répartition spatiale est beaucoup plus fortement relié au nombre d'arbres matures et à leur distance qu'aux variables environnementales étudiées (dépôt de surface, drainage, pente, altitude). Ces résultats sont très importants puisqu'ils confirment l'importance des îlots préservés pour la régénération en espèces de fin de succession des sites perturbés. De plus, le corrélogramme présenté dans le premier article et représentant le patron d'autocorrélation spatiale des données de densité de régénération dans le transect F20 du site du feu montre que même un très petit groupe d'arbres matures (à la limite un seul) est suffisant pour influencer significativement le patron de répartition spatiale de la régénération en sapin. Toutefois, il est important d'interpréter avec prudence ces résultats puisque l'aire d'étude était très homogène en ce qui a trait aux variables environnementales. Il est normal que l'espace joue à ce moment un rôle plus important. Par contre, le pourcentage de variation expliqué par les variables spatiales étant plus de deux fois supérieur à celui expliqué par les variables environnementales, il est clair que l'espace occupe une place importante dans l'explication de la répartition spatiale de la régénération suite à une perturbation.

Ces résultats illustrent bien la nécessité de se tourner vers des méthodes d'exploitation forestière différentes dans les cas où, même avec la CPRS, la régénération préétablie n'est pas assez abondante. L'espacement optimal entre les arbres non coupés devrait se trouver entre 120 et 230 mètres selon ce qui peut être tiré de certains des graphiques de densité de la régénération en fonction de la distance de zones préservées présentés dans le premier article. Les arbres demeurant sur le site après coupe pourraient constituer une banque de graines importante pour la régénération. De plus, leur présence contribuerait à créer des microclimats favorables à l'établissement des semis, par la création de zones ombragées par exemple.

L'écologie forestière, de par ses préoccupations concernant le rendement durable et la conservation de la biodiversité, doit adopter une approche écosystémique de gestion. La photographie aérienne et l'imagerie satellitaire permettent d'effectuer un tel exercice à des intervalles de temps rapprochés et sur de très grandes superficies. Le deuxième article de la présente recherche démontre qu'il est possible de suivre le processus de succession secondaire après feu dans la forêt boréale à l'aide d'une série de photographies aériennes. L'utilisation d'outils tels que la photographie aérienne et l'imagerie satellitaire entraîne un inévitable problème d'échelle qui se reflète par les faibles valeurs des coefficients de Kappa calculés pour les comparaisons des classifications obtenues de trois media différents (données de terrain, photographie aérienne et image satellitaire). Toutefois, il est démontré qu'en utilisant une forme pondérée du coefficient de Kappa, des résultats plus réalistes en ce qui a trait à la réalité terrain peuvent être obtenus.

Depuis quelques années, l'idée selon laquelle une approche multi-échelles est nécessaire en écologie du paysage fait son chemin (Addicott *et al.* 1987; Turner *et al.* 1989a; Levin 1992; Marceau *et al.* 1994a; Brand et Parker 1995). Alors que les photographies aériennes et les images satellitaires permettent une approche à l'échelle du paysage, les campagnes de terrain demeurent primordiales pour pouvoir évaluer les phénomènes se manifestant à l'échelle locale. Sur le terrain, l'utilisation d'un plan

d'échantillonnage systématique-groupé (Fortin *et al.* 1989) pourrait permettre d'évaluer les phénomènes à plusieurs échelles, allant de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres.

Bibliographie

- Ackzell, L. 1994. Natural regeneration on planted clear-cuts in boreal Sweden. *Scand. J. For. Res.* 9: 245-250.
- Addicott, J. F., Ahò, J. M., Antolin, M. F., Padilla, D. K., Richardson, J. S. et Soluk, D. A. 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- Ahlgren, I. F. et Ahlgren, C. E. 1960. Ecological effects of forest fires. *Bot. Rev.* 26: 483-533.
- Allen, T. F. H. et Starr, T. B. 1982. *Hierarchy*. University of Chicago Press, Chicago.
- Archambault, L., Morissette, J. et Bernier-Cardou, M. 1998. Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir–yellow birch ecosystems of eastern Québec, Canada. *Forest Ecol. Manage.* 102: 61-74.
- Arnott, J. T. et Beese, W. J. 1997. Alternatives to clearcutting in BC coastal montane forests. *For. Chron.* 73: 670-678.
- Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecol. Manage.* 63: 247-300.
- Bailey, R. G. 1985. The factor of scale in ecosystem mapping. *Environ. Manage.* 9: 271-276.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.

- Bergeron, Y. et Charron, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach. *Écoscience* 1: 173-184.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Bergeron, Y. et Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecol. Manage.* 92: 235-242.
- Bergeron, Y., Bouchard, A., Gangloff, P. et Camiré, C. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. *Études écologiques* 9. Université Laval, Québec.
- Bishop, Y. M. M., Fienberg, S. E. et Holland, P. W. 1975. *Discrete multivariate analysis: theory and practice*. M.I.T. Press.
- Bonan, G. B. 1992a. Soil temperatures as an ecological factor in boreal forests. *Dans* A systems analysis of the global boreal forest. *Édité par* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 126-143.
- Bonan, G. B. 1992b. Processes in boreal forests. *Dans* A systems analysis of the global boreal forest. *Édité par* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 9-12.
- Bonan, G. B. et Shugart, H. H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 1-28.

- Borcard, D., Legendre, P. et Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Boyle, T. J. B. 1991. Biodiversity of Canadian forests: Current status and future challenges. *For. Chron.* 68: 444-453.
- Brais, S. 1994. Impacts des opérations forestières sur la productivité à long terme des écosystèmes forestiers. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles, Direction de l'environnement forestier.
- Brais, S. et Camiré, C. 1998. Soil compaction induced by careful logging in the clay-belt region of northwestern Quebec (Canada). *Can. J. Soil Sci.* 78: 197-206.
- Brais, S., Camiré, C. et Paré, D. 1995. Impacts of whole-tree harvesting and winter windrowing on soil pH and base status of clayey sites of northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 25: 997-1007.
- Burton, P. J., Balisky, A. C., Coward, L. P., Cumming, S. G. et Kneeshaw, D. D. 1992. The value of managing for biodiversity. *For. Chron.* 68: 225-237.
- Carleton, T. J. et MacLellan, P. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: A comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Écoscience* 1: 141-152.
- Carleton, T. J. et Maycock, P. F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Can. J. Bot.* 56: 1157-1173.
- Chambers, J. C. et MacMahon, J. A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.

- Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement of nominal scales. *Educ. Psychol. Measure.* 20: 37-46.
- Cohen, J. 1968. Weighted Kappa: Nominal scale agreement with provision for scaled disagreement or partial credit. *Psychol. Bull.* 70: 213-220.
- Congalton, R. G., Oderwald, R. G. et Mead, R. A. 1983. Assessing Landsat classification accuracy using discrete multivariate analysis statistical techniques. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 49: 1671-1678.
- Cornett, M. W., Reich, P. B. et Puettmann, K. J. 1997. Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Écoscience* 4: 353-364.
- Corns, I. G. W. 1988. Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills. *Can. J. For. Res.* 18: 75-84.
- Costanza, R. et Maxwell, T. 1994. Resolution and predictability: An approach to the scaling problem. *Landscape Ecol.* 9: 47-57.
- Côté, S. et Bélanger, L. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Can. J. For. Res.* 21: 1779-1795.
- Covington, W. W. 1981. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* 62: 41-48.

- Dansereau, P.-R. et Bergeron, Y. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 25-32.
- Delcourt, H. R., Delcourt, P. A. et Webb III, T. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 1: 153-175.
- DeLong, H. B., Lieffers, V. J. et Blenis, P. V. 1997. Microsite effects on first-year establishment and overwinter survival of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Can. J. For. Res.* 27: 1452-1457.
- Dix, R. L. et Swan, M. A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest of Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* 49: 657-676.
- Dobbs, R. C. 1976. White spruce seed dispersal in central British Columbia. *For. Chron.* 52: 225-228.
- Environnement Canada. 1993. Normales climatiques au Canada. Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique. Ottawa.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, London.
- Fortin, M.-J., Drapeau, P. et Legendre, P. 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio* 83: 209-222.
- Frank, R. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. Balsam fir. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 26-35.

- Fries, C., Johansson, O., Pettersson, B. et Simonsson, P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecol. Manage.* 94: 89-103.
- Froehlich, H. A. 1979. Soil compaction from logging equipment: Effects on growth of young ponderosa pine. *J. Soil Water Conserv.* 34: 276-278.
- Galindo-Leal, C. et Bunnell, F. L. 1995. Ecosystem management: Implications and opportunities of a new paradigm. *For. Chron.* 71: 601-606.
- Galipeau, C., Kneeshaw, D. et Bergeron, Y. 1997. White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Can. J. For. Res.* 27: 139-147.
- Gamma Design Software. 1992. GS+. Geostatistics for the environmental sciences. Version 2.3. Gamma Design Software, P.O. Box 201, Plainwell, Michigan, USA.
- Geary, R. C. 1954. The contiguity ratio and statistical mapping. *Incorpor. Statist.* 5: 115-145.
- Gouvernement du Québec. 1994. Le point d'observation écologique. Ministère des Ressources Naturelles, Gouvernement du Québec, Normes techniques. RN94-3078.
- Graham, R. L., Iverson, L. R. et Cook, E. A. 1987. Evaluating spatial patterns of forest productivity in a disturbed, mountainous landscape using Landsat data and GIS. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 68: 3-4.

- Green, D. R., Cummins, R., Wright, R. et Miles, J. 1993. A methodology for acquiring information on vegetation succession from remotely sensed imagery. *Dans Landscape ecology and GIS. Édité par R. Haines-Young, D. R. Green et S. Cousins.* Taylor & Francis, London.
- Green, D. S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia* 56: 356-358.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70: 339-347.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1995. Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Can. J. Bot.* 73: 1036-1045.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* 77: 595-609.
- Greene, D. F. et Johnson, E. A. 1997. Secondary dispersal of tree seeds on snow. *J. Ecol.* 85: 329-340.
- Griss, P. 1993. Implementing sustainable forests: A Canadian commitment. *For. Chron.* 69: 535-538.
- Haddon, B. 1997. The status of forest regeneration in Canada. *For. Chron.* 73: 586-589.
- Harvey, B. D. et Bergeron, Y. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 19: 1458-1469.

- Heinselman, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *Dans* Forest succession: Concepts and application. *Édité par* D. C. West, H. H. Shugart et D. B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Hocq, M. 1994. Géologie du Québec. Les publications du Québec. MM 94-01.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Écoscience* 2: 238-244.
- Hudson, W. D. et Ramm, C. W. 1987. Correct formulation of the Kappa coefficient of agreement. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 53: 421-422.
- Hughes, J. W. et Bechtel, D. A. 1997. Effect of distance from forest edge on regeneration of red spruce and balsam fir in clearcuts. *Can. J. For. Res.* 27: 2088-2096.
- Hughes, J. W. et Fahey, T. J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 115: 89-99.
- Iverson, L. R., Graham, R. L. et Cook, E. A. 1989. Applications of satellite remote sensing to forested ecosystems. *Landscape Ecol.* 3: 131-143.
- Ives, A. R. et Klopfer, E. D. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology* 78: 1907-1913.
- Jean, M. et Bouchard, A. 1991. Temporal changes in wetland landscapes of a section of the St. Lawrence River, Canada. *Environ. Manage.* 15: 241-250.

- Johnson, E. A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnston, B. E. 1993. Forests and UNCED '92: A foundation for the future. For. Chron. 69: 539-544.
- Johnston, W. F. 1990. *Thuja occidentalis* L. Northern White-Cedar. Dans Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 580-589.
- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. 1996. Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. Can. J. For. Res. 26: 888-898.
- Kot, M., Lewis, M. A. et van den Driessche, P. 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. Ecology 77: 2027-2042.
- Lafond, R., Cauchon, C. et Ducruc, J.-P. 1992. Pédologie forestière. Modulo éditeur. Mont-Royal (Québec).
- Larsen, D. R. et Bliss, L. C. 1998. An analysis of structure of tree seedling populations on a Lahar. Landscape Ecol. 13: 307-322.
- Leduc, A., Drapeau, P., Bergeron, Y. et Legendre, P. 1992. Study of spatial components of forest cover using partial Mantel tests and path analysis. J. Veg. Sci. 3: 69-78.
- Legendre, P. et Fortin, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio 80: 107-138.

- Legendre, P. et Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier Science, Oxford (sous presse).
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Lieffers, V. J., Macmillan, R. B., MacPherson, D., Branter, K. et Stewart, J. D. 1996. Semi-natural and intensive silvicultural systems for the boreal mixedwood forest. *For. Chron.* 72: 286-292.
- Light, D. L. 1996. Film cameras or digital sensors? The challenge ahead for aerial imaging. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 62: 285-291.
- Lobo, A., Moloney, K., Chic, O. et Chiariello, N. 1998. Analysis of fine-scale spatial pattern of a grassland from remotely-sensed imagery and field collected data. *Landscape Ecol.* 13: 111-131.
- MacDonald, B. 1995. The case for boreal mixedwood management: an Ontario perspective. *For. Chron.* 71: 725-734.
- Marceau, D. J., Howarth, P. J. et Gratton, D. J. 1994a. Remote sensing and the measurement of geographical entities in a forested environment. 1. The scale and spatial aggregation problem. *Remote Sens. Environ.* 49: 93-104.
- Marceau, D. J., Gratton, D. J., Fournier, R. A. et Fortin, J.-P. 1994b. Remote sensing and the measurement of geographical entities in a forested environment. 2. The optimal spatial resolution. *Remote Sens. Environ.* 49: 105-117.

- Mast, J. N., Veblen, T. T. et Hodgson, M. E. 1997. Tree invasion within a pine/grassland ecotone: an approach with historic aerial photography and GIS modeling. *Forest Ecol. Manage.* 93: 181-194.
- McLaren, B. E. et Janke, R. A. 1996. Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royale National Park. *Can. J. For. Res.* 26: 782-793.
- Meentemeyer, V. 1989. Geographical perspectives of space, time, and scale. *Landscape Ecol.* 3: 163-173.
- Meentemeyer, V. et Box, E. O. 1987. Scale effects in landscape studies. *Dans Landscape heterogeneity and disturbance. Édité par M. G. Turner.* Springer-Verlag, NY, USA.
- Meyer, M. et Werth, L. 1990. Satellite data: management panacea or potential problem? *J. For.* 88: 10-13.
- Moody, A. et Woodcock, C. E. 1995. The influence of scale and the spatial characteristics of landscapes on land-cover mapping using remote sensing. *Landscape Ecol.* 10: 363-379.
- Moran, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37: 17-23.
- Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 1497-1506.

- Nienstaedt, H. et Zasada, J. C. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. White spruce. *Dans Silvics of North America. Édité par R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 204-226.*
- Økland, R. H. et Eilertsen, O. 1994. Canonical correspondence analysis with variation partitioning: some comments and an application. *J. Veg. Sci. 5: 117-126.*
- Oliver, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecol. Manage. 3: 153-168.*
- Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology 74: 2215-2230.*
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *Dans A systems analysis of the global boreal forest. Édité par H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 144-169.*
- Perala, D. A. 1990. *Populus tremuloides* Michx. Quaking aspen. *Dans Silvics of North America. Édité par R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Hardwoods. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 555-569.*
- Pitt, D. G. et Glover, G. R. 1993. Large-scale 35-mm aerial photographs for assessment of vegetation-management research plots in eastern Canada. *Can. J. For. Res. 23: 2159-2169.*
- Pitt, D. G., Wagner, R. G., Hall, R. J., King, D. J., Leckie, D. G. et Runesson, U. 1997. Use of remote sensing for forest vegetation management: A problem analysis. *For. Chron. 73: 459-477.*

- Price, M. V. et Jenkins, S. H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. *Dans* Seed dispersal (Chapitre 5). *Édité par* D. R. Murray. Academic Press.
- Quattrochi, D. A. et Goodchild, M. F. 1997. Scale in remote sensing and GIS. CRC Press, Florida, USA.
- Rastetter, E. B., King, A. W., Cosby, B. J., Hornberger, G. M., O'Neill, R. V. et Hobbie, J. E. 1992. Aggregating fine-scale ecological knowledge to model coarser-scale attributes of ecosystems. *Ecol. Appl.* 2: 55-70.
- Richard, P. J. H., Larouche, A. et Bouchard, M. A. 1982. Âge de la déglaciation finale et histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Nouveau-Québec. *Géog. phys. Quat.* 36: 63-90.
- Rowe, J. S. 1992. The ecosystem approach to forestland management. *For. Chron.* 68: 222-224.
- Rowe, J. S. et Scotter, G. W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3: 444-464.
- Rudolph, T. D. et Laidly, P. R. 1990. *Pinus banksiana* Lamb. Jack pine. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 280-293.
- Ruel, J.-C. 1992. Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération. *Can. J. For. Res.* 22: 1408-1416.
- Safford, L. O., Bjorkbom, J. C. et Zasada, J. C. 1990. *Betula papyrifera* Marsh. Paper birch. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Hardwoods. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 158-171.

- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur ltée, Montréal.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- Schupp, E. W. et Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Simard, M.-J., Bergeron, Y. et Sirois, L. 1998. Conifer recruitment in the southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrates. *J. Veg. Sci.* (sous presse).
- Smith, T. M. et Urban, D. L. 1988. Scale and resolution of forest structural pattern. *Vegetatio* 74: 143-150.
- Stewart, J. D., Hogg, E. H., Hurdle, P. A., Stadt, K. J., Tollestrup, P. et Lieffers, V. 1998. Dispersal of white spruce seed in mature aspen stands. *Can. J. Bot.* 76: 181-188.
- ter Braak, C. J. F. 1988. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis. Version 2.1. Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.10. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands.
- Tolonen, K. 1983. The post-glacial fire record. *Dans* The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Édité par* R. W. Wein et D. A. MacLean. John Wiley & Sons, New York. pp. 21-44.

- Turner, M. G. 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecol.* 4: 21-30.
- Turner, M. G., Dale, V. H. et Gardner, R. H. 1989a. Predicting across scales: Theory development and testing. *Landscape Ecol.* 3: 245-252.
- Turner, M. G., O'Neill, R. V., Gardner, R. H. et Milne, B. T. 1989b. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecol.* 3: 153-162.
- Vander Wall, S. B. 1992. The role of animals in dispersing a "wind-dispersed" pine. *Ecology* 73: 614-621.
- Vander Wall, S. B. 1993. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia* 96: 246-252.
- Vander Wall, S. B. 1994. Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.
- van Wagner, C. E. 1983. Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands. *Dans* The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Édité par* R. W. Wein et D. A. MacLean. John Wiley & Sons, New York. pp. 65-80.
- Viereck, L. A. et Johnston, W. F. 1990. *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Black spruce. *Dans* Silvics of North America. *Édité par* R. H. Burns et B. H. Honkala. Vol. 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654. pp. 227-237.

- Vincent, J. S. et Hardy, L. 1977. L'évolution et l'extinction des grands lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géog. phys. Quat.* 31: 357-372.
- Walker, J., Jupp, D. L. B., Penridge, L. K. et Tian, G. 1986. Interpretation of vegetation structure in Landsat MSS imagery: a case study in disturbed semi-arid eucalypt woodlands. Part 1. Field data analysis. *J. Env. Manage.* 23: 19-33.
- Wartenberg, D. 1989. *SAAP* - a Spatial Autocorrelation Analysis Program, Version 4.3. Exeter Software, 100 North Country Rd., Bldg. B., Setauket, NY.
- Whelan, R. J. 1986. Seed dispersal in relation to fire. *Dans* Seed dispersal (Chapitre 6). *Édité par* D. R. Murray. Academic Press.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecol.* 3: 385-397.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- Woodcock, C. E. et Strahler, A. H. 1987. The factor of scale in remote sensing. *Remote Sens. Environ.* 21: 311-332.
- Wright, H. E. et Heinselman, M. L. 1973. Ecological role of fire. *Quat. Res.* 3: 319-328.
- Zasada, J. et Lovig, D. 1983. Observations on primary dispersal of white spruce, *Picea glauca*, seed. *Can. Field-Nat.* 97: 104-106.
- Zasada, J., Sharik, T. L. et Nygren, M. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. *Dans* A systems analysis of the global boreal forest. *Édité par* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan. Cambridge University Press. pp. 85-125.