UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TEMISCAMINGUE

QUELS SONT LES ELEMENTS THEORIQUES QUI POURRAIENT EXPLIQUER LES DIFFERENTS TYPES DE RELATIONS ENTRE STRATES DANS UN ECOSYSTEME FORESTIER ?

RAPPORT DE SYNTHÈSE ENVIRONNEMENTALE PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

MARINE PACÉ

QUESTION

Une forêt est composée de plusieurs strates (les arbres, les arbustes, les herbacées, les bryophytes et lichens). Dans certaines situations, les différentes strates ont une influence significative causale les unes sur les autres [p.ex. influence de l'ouverture de la voûte forestière sur la composition du sous-bois (Fenton et Bergeron 2006)], mais dans d'autres situations les deux strates semblent être indépendantes (p.ex. la composition des herbacées et la composition des arbres (Légaré *et al.* 2002)) ou simplement corrélées (sans liens causaux entre elles).

En utilisant un ou des systèmes comme base : **Quels sont les éléments théoriques qui** pourraient expliquer cette variation ?

Un grand merci à Morgane et Emilie, pour leur relecture et leurs commentaires sur le rapport, et merci à mes voisines de l'IC 211 pour m'avoir supportée ces deux derniers mois.

TABLE DES MATIERES

1.	Introduction
2.	Méthodes4
3.	Liens entre strates : interdépendance ou réponses similaires a un même
en	vironnement 6
	3.1. Lien causal entre strates6
	3.2. Corrélation non causale entre strates
	3.3. Complexité des liens entre strates : effets d'interaction
4.	Absence de lien entre strates : éléments de réponse compatibles avec l'approche
dé	terministe 17
	4.1. Réponse à des facteurs environnementaux opérant à des niveaux différents 18
	4.2. Une question d'échelle ?
	4.3. Variations génotypiques intraspécifiques, plasticité phénotypique et interactions biotiques intra-strates
	4.4. Y a-t-il un renforcement des liens entre strates au cours de la succession ? 24
5.	Importance des processus stochastiques dans la structuration d'une communauté
ré	duction des liens entre strates27
	5.1. Assemblage d'une communauté : entre déterminisme et stochasticité
	5.2. Contraintes de dispersion : contexte spatial et caractéristiques de l'espèce
	5.3. Importance des facteurs historiques : perturbations et dispersion33
6.	Conclusion
Bi	bliographie39

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste non exhaustive de publications traitant des effets du couvert forestier
sur les strates du sous-bois8
Tableau 2 : Cycle de vie d'un arbre et sensibilité à différents gradients
environnementaux
Tableau 3 : Liste non exhaustive de publications ayant mesuré les liens entre strates
forestières et environnement
Tableau 4 : Liste non exhaustive de publications ayant mesuré l'importance relative des
processus déterministes (partition de niches) versus stochastiques pour expliquer le
patron compositionnel de différents types de communautés végétales forestières30
Tableau 5 : Récapitulatif des types de relations possibles entre strates forestières 37
Tableau 6 : Récapitulatif des facteurs responsables du découplage des variations entre
strates38
LISTE DES FIGURES
LISTE DES FIGURES Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière2
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière2
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière2 Figure 2 : Diversité des relations entre strates
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière
Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière

Résumé: Plusieurs éléments théoriques sont susceptibles d'expliquer la nature différente des relations entre strates forestières. Les strates sont liées entre elles (i) lorsqu'elles s'affectent mutuellement via des interactions biotiques et/ou la modification endogène de facteurs environnementaux, ou (ii) lorsqu'elles répondent de manière uniforme aux mêmes facteurs environnementaux et/ou perturbations. L'absence de liens étroits entre strates forestières peut résulter quant à elle : (i) de réponses à des facteurs environnementaux opérant à des niveaux différents de la stratification forestière; (ii) de réponses aux mêmes gradients environnementaux et/ou perturbation mais à des échelles spatiale et/ou temporelle différentes; (iii) d'un fort recouvrement de niches entre espèces qui affaiblit les associations spécifiques et tend à découpler les fractions de communauté ; (iv) d'interactions biotiques intra-strates qui altèrent la correspondance compositionnelle inter-strate; (v) de l'intervention de facteurs stochastiques et de leur empreinte historique sur le patron de la communauté végétale forestière. Les publications recensées font état de liens relativement faibles entre strates forestières. Le faible pouvoir prédictif des facteurs environnementaux nous laisse supposer que les processus stochastiques jouent un rôle important lors de la structuration de la communauté végétale. En d'autres termes, les facteurs stochastiques constituent sans doute l'une des principales sources de découplage entre strates.

Mots clés : Stratification forestière, covariation verticale, indépendance entre strates, structuration d'une communauté, facteurs de couplage, facteurs de découplage.

Abstract: The different types of relationships among forest strata can be explained by several theoretical elements. Strata are linked with one another (i) when they affect each other *via* biotic interactions and/or endogenous alteration of environmental factors, or (ii) when they respond in a similar way to the same environmental factors and/or perturbations. The independence among forest strata can be due to: (i) responses to different patterns of environmental factors operating at different levels in the forest; (ii) different responses to the same environmental gradients and/or perturbations, given the spatial and temporal scales; (iii) an important niche overlap among species which weakens specific associations and tends to uncouple community fractions; (iv) biotic interactions within strata which impair the compositional correspondence among strata; (v) stochastic factors and their historic footprint on the pattern in which the different forest layers are organised. Globally, scientific literature shows weak relationships among forest strata. The lack of predictive power from environmental factors underlines the potentially important role of stochastic processes during forest community assembly. Most likely, stochastic processes heavily contribute to explain the independent variations of strata attributes.

Key words: Forest stratification, vertical covariation, independence of strata, forest community structuring, coupling factors, decoupling factors.

1. INTRODUCTION

Les écosystèmes forestiers se distinguent des autres systèmes terrestres par leur grande hétérogénéité verticale. C'est pourquoi le concept de stratification, largement utilisé pour les systèmes aquatiques et littoraux, a été étendu à l'étude des écosystèmes forestiers (Smith, 1973; Parker et Brown, 2000; Alemmeren Jamir et al., 2006). Il est défini par Moffett (2000) comme une distribution verticale non-uniforme de la végétation qui peut être utilisée pour déterminer deux types d'hétérogénéité: des gradients lorsque la distribution est continue ou des strates individuelles lorsque la distribution est discontinue. Certains auteurs remettent en cause le recours au terme de stratification dont la signification peut être perçue comme floue et dépendante du contexte (Parker et Brown, 2000). D'autres soutiennent qu'une application flexible de ce terme est centrale à son utilité, mais qu'il est important que chaque étude établisse clairement la définition à laquelle elle se réfère (Moffett, 2000).

Dans le cadre de cette synthèse, le terme de strate réfère à un groupe d'espèces végétales présentant une certaine unité de forme et de hauteur (sensu Gilliam et Roberts, 2003a). De cette façon, on peut subdiviser la communauté végétale forestière en quatre strates principales (par ordre de taille décroissante) : les arbres, les arbustes, les herbacées et les bryophytes/lichens (Figure 1). Une strate au sens large peut regrouper des espèces dont les cycles de vie sont très différents. Un arbre passe par différentes classes de taille et peut donc appartenir, suivant sa classe d'âge, à la strate herbacée (stade plantule), arbustive (jeune plant) ou ligneuse (arbre adulte). Dans leurs travaux sur la strate herbacée, Gilliam et Roberts (2003a) distinguent les espèces résidentes (herbacées au sens strict) des espèces transitoires (espèces ligneuses en croissance). Les espèces transitoires font certes face à des conditions environnementales similaires du fait de leur taille (aérienne et souterraine), mais elles répondent à des impératifs différents en termes de croissance et de reproduction.

Fondamentalement, la notion de strate repose sur un découpage vertical de la communauté et donc sur la notion de hauteur. Autrement dit, l'appartenance d'un individu à une strate nous renseigne sur les facteurs environnementaux auxquels il est soumis (microclimat, disponibilité en lumière, en nutriments etc.) plus que sur son appartenance à un groupe fonctionnel. Cependant, il est évident que ces deux notions se recoupent, notamment dans le cas des espèces résidentes. La stratification forestière est d'ailleurs

décrite par Wilson (1989) comme un exemple rare de différenciation claire entre guildes écologiques (*i.e.* groupes fonctionnels) dans une communauté végétale.

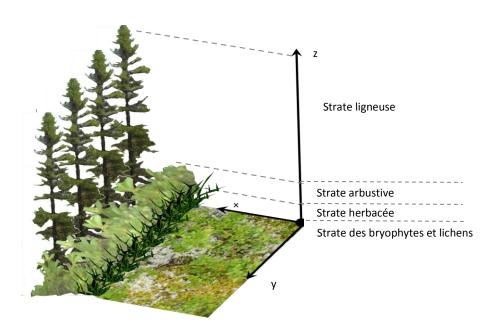


Figure 1 : Organisation spatiale simplifiée d'une communauté végétale forestière. L'organisation spatiale d'une communauté végétale forestière est décrite selon deux composantes : son agencement sur un plan horizontal (x ; y) et sa structuration sur un axe vertical (z).

Une meilleure compréhension des liens entre strates forestières pourrait avoir des implications importantes en écologie appliquée en permettant notamment d'inférer le patron d'une communauté dans son ensemble à partir des caractéristiques d'une seule strate (Gilliam et Roberts, 2003b). Par exemple, l'étude de la répartition des communautés forestières à grande échelle peut reposer sur la strate dominante, interprétée à partir de photos aériennes et/ou satellites (Leboeuf et al., 2012; Imhof et al., 2013). Cependant, pour être en mesure de caractériser la communauté entière en se basant uniquement sur la composition de la strate ligneuse supérieure, il est indispensable de comprendre les relations que cette strate entretient avec les strates forestières inférieures. On se rapporte au même raisonnement lorsque l'on utilise entre autres les espèces de la strate herbacée pour juger de la qualité d'un site forestier (Strong et al., 1991; Álvarez-Álvarez et al., 2013). Ces espèces sont qualifiées d'indicatrices dans la mesure où leurs exigences environnementales sont très spécifiques, notamment en termes de conditions édaphiques. Ainsi, leur présence à un endroit donné est souvent très liée aux propriétés du sol, et peut de cette façon témoigner du potentiel productif d'un site forestier.

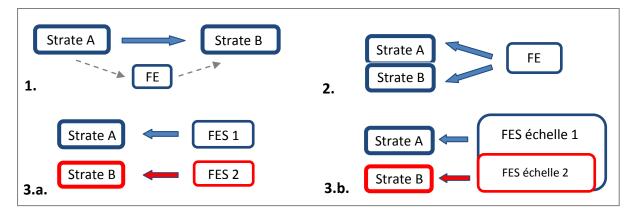


Figure 2 : Diversité des relations entre strates.

(1) La strate A est liée à la strate B par un lien causal direct (les attributs de la strate A modulent les facteurs environnementaux structurant la strate B). (2) Les strates A et B sont « simplement corrélées » : elles dépendent des mêmes facteurs environnementaux sans dépendre directement l'une de l'autre (absence de lien causal). (3) Les deux strates sont indépendantes et non corrélées entre elles : (a) elles dépendent de facteurs différents ou (b) elles dépendent du ou des mêmes facteurs mais à des échelles différentes. Une couleur de cadre correspond à un type de variations. FE : Facteur(s) environnemental(aux) ou stochastique(s).

Deux strates sont liées entre elles ou corrélées si leurs patrons d'organisation horizontale présentent des variations similaires ou interdépendantes. Ces liens peuvent être mis en évidence via la mise en parallèle inter-strate de plusieurs types de variables : la composition spécifique en termes d'occurrence (Ádám et al., 2013) ou d'abondance (Légaré et al., 2001 ; Hart et Chen, 2008; Bartels et Chen, 2012), la richesse spécifique (Hart et Chen, 2008; Bartels et Chen, 2012 ; Reich et al., 2012) ou encore la production de biomasse (Cavard et al., 2011). La nature des relations entre strates forestières semble très variable (Figure 2). (i) Certaines études font état d'une relation causale entre strates (Fenton et Bergeron, 2006) : le patron d'organisation horizontale d'une strate dépend directement ou indirectement des attributs d'une autre strate par des relations de cause à effet. (ii) Dans d'autres cas, les strates sont indépendantes mais corrélées entre elles (Bradfield et Scagel, 1984) : elles ne dépendent pas directement les unes des autres (absence d'effets causaux), mais répondent à des facteurs environnementaux similaires (facteurs permanents sensu Légaré et al., 2002). Ces deux premiers types de relations ont été largement abordés dans la littérature scientifique, et ont fait l'objet de plusieurs validations (Gilliam et Roberts, 2003b ; Barbier et al., 2008). (iii) Dans un troisième cas de figure, les strates semblent être indépendantes et non corrélées entre elles (McCune et Antos, 1981a ; Légaré et al., 2002) : les facteurs structurant les patrons horizontaux diffèrent selon les strates considérées, ce qui mène à un découplage des variations entre strates.

Compte-tenu de la variété des résultats obtenus lorsque l'on cherche à identifier et à quantifier les liens entre strates forestières, on peut se questionner sur les éléments théoriques susceptibles d'expliquer la nature différente des relations entre strates dans un écosystème forestier.

Ce travail de synthèse a trois objectifs principaux : (i) faire le point sur la nature des liens entre strates forestières et comprendre les facteurs à l'origine de la covariation ; (ii) discuter du rôle complexe de l'environnement pour expliquer l'absence de liens entre strates ; (iii) déterminer l'importance des facteurs stochastiques dans la structuration de la communauté végétale forestière et discuter des effets induits sur la force des liens entre strates. Ainsi, nous discuterons dans un premier temps des facteurs à l'origine de la covariation entre strates: les liens causaux ou les simples corrélations s'expliquent entre autres par l'intervention de facteurs environnementaux et/ou l'existence d'interactions biotiques interstrates. Dans un second temps, nous verrons que chaque strate peut répondre de manière différente à un même environnement, ce qui explique en partie pourquoi elles sont susceptibles de varier de manière indépendante. On considérera que les éléments de réponse apportés sont compatibles avec l'approche déterministe dans la mesure où ils peuvent s'appliquer dans une communauté végétale principalement structurée par des facteurs environnementaux. En d'autres termes, ils sont compatibles avec le concept de niche écologique tel qu'il a été défini par Hutchinson (1959). Enfin, la troisième partie de ce travail traitera de l'importance potentielle des facteurs stochastiques pour expliquer le patron d'une communauté végétale et de la manière dont ils participent au découplage des variations entre strates forestières.

2. METHODES

Ce travail de synthèse repose sur une revue de la littérature publiée et accessible *via* les bases de données disponibles sur internet. La plupart des documents auxquels elle fait référence sont des articles scientifiques publiés dans des revues à comité de lecture. Elle s'appuie également sur quelques ouvrages scientifiques de référence numérisés et disponibles en ligne. Cette étude ne prétend pas être une revue exhaustive de la littérature

existante sur les relations inter-strates dans les écosystèmes forestiers. Bien qu'un certain nombre de travaux se soient intéressés à la question de manière relativement directe (Bradfield et Scagel, 1984 ; Gagnon et Bradfield, 1986 ; Gilliam et Roberts, 2003b), notamment dans le cas des relations entre strate ligneuse et strates du sous-bois (Barbier *et al.*, 2008 ; Bartels et Chen, 2012 ; Yu et Sun, 2013), d'autres travaux sont susceptibles d'y répondre de manière indirecte, en s'intéressant par exemple à l'assemblage des communautés forestières (Belyea et Lancaster, 1999 ; Svenning et Skov, 2002 ; Gastauer et Meira-Neto, 2013). Par ailleurs, suivant l'époque et/ou la localisation géographique de l'étude, les auteurs peuvent avoir recours à des termes et champs sémantiques différents. Ainsi, le nombre de publications traitant directement et indirectement des relations entre strates forestières peut être assez difficile à évaluer.

La sélection des articles scientifiques provient en grande partie d'une recherche par mots clés à partir des plateformes Scopus et ISI Web of Science, ainsi que du moteur de recherches Google Scholar. Dans un premier temps, la recherche de publications s'est basée sur les termes forest strata relationship, forest layers relationship, forest overstory understory relationship, forest overstory understory effect. Cette première sélection regroupe des articles dont l'objectif principal était de déterminer la présence ou l'absence de liens entre strates forestières et d'identifier les facteurs environnementaux à l'origine des patrons d'organisation observés. Lorsque ces liens étaient absents ou faibles et que les facteurs environnementaux n'expliquaient pas ou peu les variations observées, les auteurs ont émis des hypothèses quant au rôle des facteurs stochastiques dans l'assemblage des communautés végétales. C'est pourquoi au fur et à mesure de la lecture, d'autres articles sont venus s'ajouter à la liste préalablement établie, et ce à partir de la bibliographie des articles consultés et de nouvelles recherches par mots clés incluant les termes forest community assembly stochastic factor. Bien que ces articles ne se posent pas directement la question des relations entre strates, les processus qu'ils cherchent à mettre en évidence sont susceptibles de nous éclairer sur l'absence de liens constatée dans plusieurs études. La plupart des articles obtenus à partir de ces recherches bibliographiques portent sur les forêts boréales et tempérées. Les études sur les forêts tropicales et subtropicales ont été plus difficiles à obtenir : en plus d'être moins nombreuses, une partie d'entre elles n'étaient pas accessibles en raison de contraintes linguistiques.

3. LIENS ENTRE STRATES : INTERDEPENDANCE OU REPONSES SIMILAIRES A UN MEME ENVIRONNEMENT

Quelques études se sont intéressées spécifiquement aux liens entre strates forestières (McCune et Antos, 1981a; Bradfield et Scagel, 1984; Gagnon et Bradfield, 1986), mais la plupart se focalise principalement sur les liens entre la strate ligneuse supérieure (couvert forestier) et l'ensemble des strates inférieures composant le sous-bois (Publications répertoriées dans le Tableau 1). Deux strates sont corrélées entre elles si leurs patrons d'organisation varient de manières similaires sur un plan horizontal. Les liens entre strates peuvent être de deux types (Gilliam et Roberts, 2003b): (i) dans le cas des liens causaux directs, la strate A affecte le patron d'organisation de la strate B via des interactions biotiques et/ou la modification endogène de facteurs environnementaux; (ii) en cas de simple corrélation, la strate A répond de manière similaire aux mêmes facteurs environnementaux que la strate B. A chaque fois, l'assemblage des communautés est contrôlé par des facteurs déterministes d'origine biotique ou abiotique. Il devrait de ce fait être relativement prévisible.

3.1. Lien causal entre strates : la strate A affecte le patron d'organisation de la strate B

L'influence d'une strate A sur une strate B peut résulter de deux types de mécanismes écologiques : (i) la strate A influe sur les facteurs environnementaux structurant la strate B (exemple de l'effet des attributs structurels du peuplement sur la disponibilité en lumière et les conditions microclimatiques au niveau des strates du sous-bois) ; (ii) la strate A influe sur la strate B *via* des interactions biotiques telles que la compétition pour les ressources. Les principaux liens causaux entre strates rapportés dans la littérature sont les effets réciproques du couvert forestier sur le sous-bois (Tableau 1).

3.1.1. Effets du couvert forestier sur le sous bois :

A partir d'observations sur le terrain (*i.e.* sans manipulation expérimentale), on soupçonne des effets du couvert sur le sous-bois lorsque l'on montre que les attributs de la strate supérieure (composition, densité...) sont liés à des modifications d'un ou plusieurs facteurs environnementaux (température, humidité, transmission lumineuse, disponibilité

en nutriments...) et que la modification de ces facteurs environnementaux est liée à une modification des attributs des strates inférieures (composition, richesse spécifique, abondance, production de biomasse...). Un autre moyen d'observer les effets du couvert sur le sous-bois est de s'intéresser aux effets de la coupe sur le patron d'organisation horizontale des strates forestières inférieures (Gilliam, 2002 ; MacDonald *et al.*, 2014).

Les effets de la strate ligneuse supérieure sur le sous-bois passent principalement par l'altération des conditions environnementales sous couvert forestier (Gilliam et Roberts, 2003b; Hart et Chen, 2006; Barbier *et al.*, 2008). Ces effets sont liés entre autres aux attributs structurels épigés du peuplement ligneux et à la modification des conditions édaphiques (Figure 3).

Les attributs structurels du peuplement ont des effets sur plusieurs facteurs environnementaux susceptibles d'influencer l'assemblage des communautés du sous-bois : (i) la quantité et la qualité de la lumière transmise (Wagner *et al.*, 2011), affectées entre autres par la composition du peuplement ligneux (Messier *et al.*, 1998 ; Bartemucci *et al.*, 2006) et par sa densité (Reich *et al.*, 2012) ; (ii) les conditions microclimatiques au niveau des strates du sous-bois (humidité et température) et l'atténuation de leurs variations au cours de la journée et de l'année (Von Arx *et al.*, 2013) ; (iii) l'eau de pluie (Økland *et al.*, 1999 ; Barbier *et al.*, 2008 ; Wagner *et al.*, 2011) et (iv) les dépôts atmosphériques (Augusto *et al.*, 2003) filtrés à travers le couvert forestier.

Les arbres ont également des effets sur les caractéristiques physico-chimiques et biologiques de la partie supérieure du sol forestier (Augusto *et al.*, 2003). Le système racinaire des arbres adultes peut avoir une influence directe sur la composition et/ou l'activité des communautés microbiennes et mycorhiziennes du sol (Prescott et Grayston, 2013). De cette manière, il influe directement sur un ensemble de conditions édaphiques susceptibles de favoriser ou de défavoriser l'installation de plusieurs espèces du sous-bois. Par exemple, les plantes mycohétérotrophes dépendent très étroitement de la nature et de la structure du réseau mycorhizien et donc des espèces végétales pré-établies (Massicotte *et al.*, 2011; Imhof *et al.*, 2013). Par ailleurs, l'effet des arbres sur le sol peut passer par leur production de litière (Augusto *et al.*, 2003; Wagner *et al.*, 2011). Les propriétés de la matière morte déterminent sa décomposabilité, et donc la disponibilité en nutriments à long-terme pour les strates du sous-bois. L'accumulation plus ou moins importante de litière

Tableau 1 : Liste non exhaustive de publications traitant des effets du couvert forestier sur les strates du sous-bois (i.e. Arbustes, Herbacées et/ou Bryophytes/lichens).

	Variables r	mesurées	Lien			
Type de forêt	Couvert	Sous-bois	Significa- tivité*	Force**	Publications	
Tempérée	Composition spécifique	Composition spécifique (occurrence et abondance)	Oui	Faible	Goslee <i>et al</i> , 2003 (strate arbustive) ; Corney <i>et al</i> , 2006 ; Yu et Sun, 2013	
				NA	Whitney et Foster, 1988; Gilliam et al, 1995 (1); Augusto et al, 2003	
			Non	-	McCune et Antos, 1981 (2); Goslee et al, 2003 (strate herbacée)	
		Richesse spécifique et/ou indice de diversité	Oui	Modérée à grande	Berger et Puettmann, 2000 ; Mölder <i>et al</i> , 2008	
				Faible	Yu et Sun, 2013	
				NA	Augusto et al, 2003	
	Densité du peuplement	Composition spécifique	Oui	Faible	Adàm <i>et al</i> , 2013 ; Yu et Sun, 2013	
	ligneux/ouverture du couvert	(occurrence et abondance)		NA	Holeska, 2003; Kern et al, 2013; Qin et al, 2011	
			Non	-	Frelich et al, 2003 (3)	
		Richesse spécifique et/ou	Oui	Faible	Yu et Sun, 2013 ; Halpern et Lutz, 2013	
		indices de diversité		NA	Van Couwenberghe <i>et al</i> , 2011 ; Vockenhuber <i>et al</i> , 2011	
		Abondance, biomasse et structure (hauteur)	Oui	Modérée à grande	McKenzie et al, 2000	
				Faible	Halpern et Lutz, 2013	
				NA	Van Couwenberghe <i>et al</i> , 2011 ; Vockenhuber <i>et al</i> , 2011 ;	
			Non	-	Lindh, 2005	
		Floraison	Oui	Modérée à grande	Lindh, 2005	
	Composition spécifique	Composition spécifique (occurrence et abondance)	Oui	Faible	Légaré et al, 2001	
Boréale				NA	Hart et Chen, 2008	
			Non	-	Bartemucci et al, 2006	
		Richesse spécifique et/ou	Oui	NA	Hart et Chen, 2008; Bartels et Chen, 2012	
		indices de diversité	Non	-	Légaré et al, 2001	
		Abondance, biomasse et structure (hauteur)	Oui	Modérée à grande	Klinka et al, 1996 (strate arbustive); Légaré et al, 2002 (strate arbustive); Cavard et al, 2011; Larade et Bork, 2011	
				Faible	Bartemucci et al, 2006;	
				NA	Bartels et Chen, 2012	
			Non	-	Klinka <i>et al</i> , 1996 (herbacées et bryophytes/ lichens) ; Légaré <i>et al</i> , 2002 (strate herbacée)	
	Densité du peuplement	Composition spécifique	Oui	Faible	Fenton et Bergeron, 2006	
	ligneux/ouverture du couvert	(occurrence et abondance)		NA	Reich et al, 2012	
			Non	-	Chen et al, 2004	
		Richesse spécifique	Oui	NA	Reich et al, 2012	
Tropicale	Composition spécifique	Composition spécifique (occurrence et abondance)	Oui	NA	Turner et al, 1996	
Subtropicale		Richesse spécifique et indices de diversité	Non	-	Both <i>et al</i> , 2011	

Notes associées au Tableau 1 :

- * Au moins une des strates du sous-bois est liée aux variations du couvert (si la strate n'est pas précisée) ; la catégorisation est basée sur la probabilité critique obtenue lors des tests statistiques (valeur seuil = 0,05) ;
- ** Deux classes de liens ont été établies à partir des pourcentages de la variance expliquée dans chacune des études consultées : les liens sont considérés comme modérés à forts lorsque les attributs d'une strate A expliquent au moins 30 % des variations horizontales d'une strate B ; ils sont considérés comme faibles lorsqu'ils en expliquent moins de 30 % ; NA = Non Applicable (lié à la méthode statistique utilisée).
- (1) Gilliam et al, 1995 : le couvert forestier est lié au sous-bois uniquement dans la forêt la plus mature ;
- **(2) McCune et Antos,** 1981 : les relations sont globalement non significatives entre strates, excepté le lien entre arbres et bryophytes (probabilité critique = 0.03) ;
- **(3) Frelich** *et al*, 2003 : les tests sont effectués pour différentes associations d'herbacées et d'arbustes. Globalement, très peu de liens sont observés entre la composition du sous-bois et le couvert forestier.

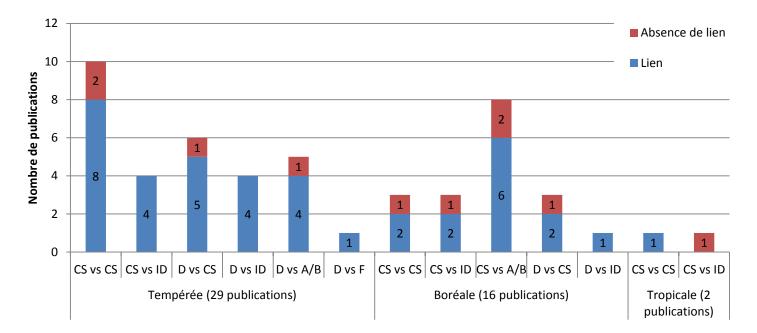


Figure 3 : Distribution des références répertoriées dans le Tableau 1 selon le type de forêt, les variables utilisées pour la description du couvert ou des strates du sous-bois, et selon la nature des résultats obtenus (significativité ou non des liens entre strate ligneuse supérieure et strates du sous-bois).

A vs B: Attribut du couvert versus Attribut des strates du sous-bois; Attributs du couvert : CS = Composition spécifique ; D = Densité/ouverture du couvert forestier ; Attributs des strates du sous-bois : ID = Indice(s) de diversité ; A/B = Abondance/production de biomasse ; F = Floraison.

non décomposée a des répercussions sur les conditions microclimatiques et hydriques du sol forestier (Barbier *et al.*, 2008). D'autre part, il a été montré que la litière de certains ligneux contenait des composés phytotoxiques susceptibles d'affecter les espèces végétales des strates du sous-bois ainsi que les communautés microbiennes et mycorhiziennes du sol (Barbier *et al.*, 2008 ; Chu *et al.*, 2014).

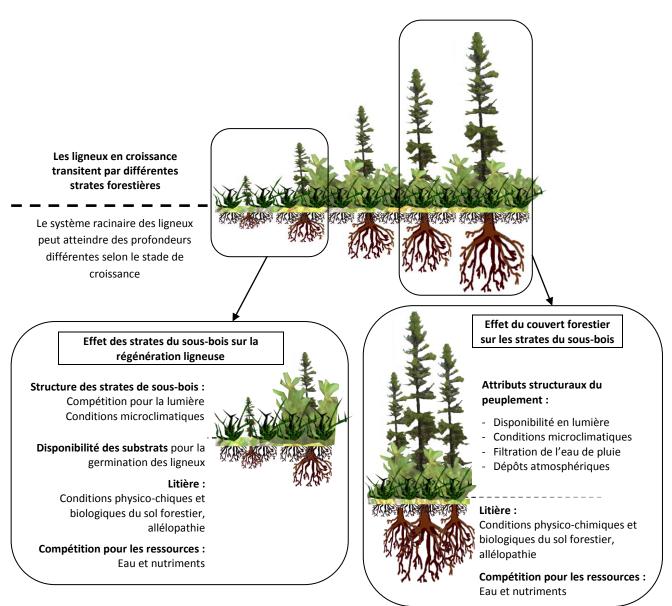


Figure 4: Liens causaux entre strates forestières.

Liens causaux réciproques entre strate ligneuse et strates du sous-bois : les ligneux adultes affectent les strates du sous-bois, les strates du sous-bois affectent la strate ligneuse en devenir. Suivant leur classe de taille, les ligneux ne sont pas sensibles aux mêmes facteurs environnementaux.

Les arbres peuvent affecter les communautés du sous-bois par des interactions de compétition directe pour les ressources. Bien qu'un ligneux adulte soit en général enraciné plus profondément que les espèces herbacées ou arbustives du sous-bois (Figure 3), certaines espèces ligneuses sont caractérisées par un enracinement superficiel et sont donc plus susceptibles de rentrer en compétition pour l'eau et les nutriments (Barbier *et al.*, 2008). La structure racinaire des ligneux a également un effet sur la distribution spatiale de l'eau dans le sol forestier (Lindh, 2005 ; Wagner *et al.*, 2011).

En résumé, les attributs de la strate ligneuse supérieure influencent les conditions environnementales et la disponibilité des ressources pour le sous-bois. Ils ont donc des répercussions sur les patrons d'organisation et/ou les attributs des strates inférieures

(Tableau 1). Les plantes vasculaires et non vasculaires du sous-bois sont impactées par la présence des arbres pour des raisons différentes (Økland et al., 1999; Hart et Chen, 2008): les bryophytes sont principalement affectées par les précipitations filtrées par le couvert et la durée d'hydratation; la répartition des herbacées est quant à elle plus dépendante des radiations entrantes et de l'humidité du sol. Plusieurs études font état d'un effet positif des feuillus sur le couvert en arbustes et en herbacées, et négatif sur le couvert en bryophytes et lichens (Augusto et al., 2003; Cavard et al., 2011; Bartels et Chen, 2012). La densité et la diversité de la strate arbustive ont également des effets sur la strate herbacée (Corney et al., 2006; Ádám et al., 2013), notamment via ses effets sur la disponibilité en lumière au niveau du sol forestier (Messier et al., 1998; Bartemucci et al., 2006). Les gradients de lumière verticaux affectent la structure des herbacées (Bartemucci et al., 2006) en jouant notamment sur la manière dont est allouée la biomasse aux différentes parties de la plante (Wagner et al., 2011). Par ailleurs, les liens souterrains entre espèces, notamment via le réseau mycorhizien, peuvent jouer un rôle très important pour expliquer le patron d'organisation horizontale de la communauté végétale forestière (Massicotte et al., 2011).

Les effets du couvert sur le sous-bois dépendent des variables retenues pour caractériser les strates arbustive, herbacée et/ou bryophytique/lichénique (Tableau 1 et Figure 3). Plusieurs études ont montré que les attributs du couvert avait des effets significatifs sur la composition du sous-bois (Légaré et al., 2001 ; Hart et Chen, 2008 ; Yu et Sun, 2013), sur sa richesse spécifique et sa diversité (Hart et Chen, 2008 ; Mölder et al., 2008 ; Bartels et Chen, 2012), sur sa biomasse totale (Cavard et al., 2011), ou encore sur sa structure (Bartemucci et al., 2006). Si l'on se réfère au pourcentage de la variance expliquée, les effets du couvert forestier sont plus prononcés sur la biomasse (Cavard et al., 2011), la structure (Bartemucci et al., 2006) et la floraison (Lindh, 2005) du sous-bois que sur sa composition en espèces ou sa diversité (Légaré et al., 2001; Fenton et Bergeron, 2006). D'autres études ont abouti à des résultats différents, montrant par exemple que la composition et/ou la densité du couvert n'étaient pas corrélées à la composition du sous-bois (Frelich et al., 2003 ; Goslee et al., 2005 ; Bartemucci et al., 2006), ou à l'abondance de la strate herbacée (Klinka et al., 1996 ; Légaré et al., 2002 ; Lindh, 2005). Lindh (2005) a montré un effet de la densité du couvert sur la floraison mais pas sur la composition spécifique des herbacées : alors que les patrons de distribution des espèces changent lentement et peuvent être asynchrones avec les conditions du couvert, la floraison serait plus susceptible de refléter les conditions courantes du peuplement.

3.1.2. Effets du sous-bois sur le couvert :

L'effet principal des strates du sous-bois sur la strate ligneuse supérieure passe par la facilitation ou non de la régénération (Gilliam et Roberts, 2003b). Comme il l'a été évoqué en introduction, les arbres transitent par chacune des strates forestières au cours de leur croissance. Suivant son stade de développement, l'arbre ne va pas être sensible aux mêmes facteurs (Gonzalez et al., 2009) et va être soumis à des conditions environnementales très différentes (Figure 4). La composition et la structure des strates du sous-bois affectent la disponibilité en substrats favorables à la germination et les conditions de croissance des jeunes arbres (Mallik, 2003; Nilsson et Wardle, 2005; Thiffault et al., 2013). Du fait de leur taille, les jeunes arbres en croissance sont largement affectés par la compétition aérienne (lumière) et souterraine (eau et nutriments) avec les espèces résidentes des strates inférieures (Nilsson et Wardle, 2005; Hart et Chen, 2006; Gilliam, 2007). Les effets du sous-bois sur le peuplement ligneux peuvent avoir des conséquences très importantes : la formation de ce que Royo et Carson (2006) ont appelé les strates récalcitrantes de sous-étage peut aller jusqu'à modifier la vitesse et la direction de la succession forestière.

Bien que les espèces résidentes du sous-bois contribuent moins à la séquestration du carbone que le peuplement ligneux, le renouvellement de leur biomasse est plus rapide (Nilsson et Wardle, 2005 ; Gilliam, 2007 ; Cavard *et al.*, 2011). La litière des strates inférieures peut donc influencer de manière non négligeable les conditions édaphiques de l'écosystème forestier, en affectant entre autres l'activité des communautés microbiennes du sol et le contenu en nutriments du sol forestier. Eisenhauer *et al.* (2011) ont par ailleurs montré que la diversité de la strate herbacée était liée à l'activité microbienne et à la densité en microarthropodes du sol forestier, ce qui souligne l'importance de cette strate dans les processus écosystémiques du sol. Certaines espèces du sous-bois produisent des composés allélopathiques pouvant affecter les jeunes ligneux et leurs mycorhizes (Crittenden, 1999 ; Mallik, 2003 ; Chiapusio *et al.*, 2013). Ces composés phénoliques réduisent le pH du sol et affectent l'activité des micro-organismes décomposeurs, menant à une réduction de la quantité d'azote disponible pour les jeunes arbres (Mallik, 2003). La litière peu décomposée peut s'accumuler et affecter les conditions physico-chimiques du sol : par exemple, la litière

de mousse se décompose moins rapidement et forme une épaisse couche fibrique retenant l'humidité et modifiant les conditions d'oxygénation du sol forestier (Nilsson et Wardle, 2005; Fenton *et al.*, 2006). Ces modifications édaphiques peuvent affecter la régénération ligneuse (Simard *et al.*, 2007; Simard *et al.*, 2009) *via* entre autres une réduction de la croissance des jeunes arbres (St-Denis *et al.*, 2010).

Les strates du sous-bois sont également susceptibles d'affecter les arbres adultes *via* la compétition pour les ressources souterraines (eau et nutriments) et la modification des conditions physico-chimiques et biologiques du sol forestier. Ces effets s'appliquent à un degré moindre que pour les jeunes plants étant données les différences morphologiques entre les plantes du sous-bois et les ligneux de taille adulte (Figure 4).

3.1.3. Dynamique temporelle des liens causaux entre strates forestières

Les relations causales entre strates reposent sur des processus d'origine biotique. C'est pourquoi elles sont menées à changer au cours de la succession forestière. Les espèces ligneuses ont très peu d'influence sur l'environnement lumineux et microclimatique du sousbois en début de succession. Elles commencent à affecter ces conditions environnementales au moment de la fermeture du couvert (Lindh, 2005; Hart et Chen, 2006). A partir d'un suivi sur le long-terme, Halpern et Lutz (2013) ont montré que les effets de la fermeture du couvert sur les strates du sous-bois dépendent des attributs initiaux des strates forestières inférieures (productivité et composition du sous-bois avant la fermeture du couvert). Cette étude, comme d'autres menées sur le long-terme (Murphy et McCarthy, 2014), rappellent l'importance des conditions initiales lorsque l'on s'intéresse à des patrons ou à des processus tels que la réponse du sous-bois à la fermeture du couvert forestier. Ceci explique en partie pourquoi la mise en évidence de liens causaux entre strates forestières peut s'avérer difficile dans le cas d'expériences à court terme qui substituent le temps par l'espace. En effet, la variabilité des conditions initiales entre sites peut rendre plus difficile le recours à la chronoséquence.

3.2. Corrélation non causale entre strates : les strates A et B sont structurées par les mêmes facteurs environnementaux

En cas de lien causal entre strates, les facteurs environnementaux structurant la communauté végétale sont endogènes. Autrement dit, ils sont modulés par la composante biotique de l'écosystème forestier. Dans le cas d'une corrélation non causale entre strates forestières, les patrons d'organisation horizontale sont structurés par des facteurs environnementaux exogènes (ou facteurs permanents sensu Légaré et al, 2002).

Les espèces des différentes strates peuvent se retrouver associées car elles sont adaptées aux mêmes conditions environnementales (Gilliam et Roberts, 2003b; Wagner et al., 2011): type de dépôts de surface, paramètres climatiques, topographie, etc. Les changements observés dans les patrons d'organisation horizontale des différentes strates sont similaires du fait de leurs réponses parallèles aux mêmes gradients environnementaux (Bradfield et Scagel, 1984; Gagnon et Bradfield, 1986; Gilliam, 2007). Si l'on se base sur ce principe, il est théoriquement possible d'estimer les conditions édaphiques d'un site à partir d'un certain assemblage d'espèces (Barbier et al., 2008; Mataji et al., 2010) ou de juger de la qualité d'un site forestier à partir des données d'abondance de certaines espèces herbacées (Strong et al., 1991). Par ailleurs, la force des liens entre strates, du fait de l'implication des gradients environnementaux, est susceptible de varier selon l'échelle ou la zone d'étude considérée. En effet, il est possible que l'on mesure des liens plus forts entre strates lorsque la zone d'étude regroupe des sites de conditions abiotiques très différentes, et donc une diversité bêta importante (McCune et Antos, 1981a; Gilliam et Roberts, 2003b).

Il est possible de confondre lien causal et simple corrélation entre strates lors d'observations directes sur le terrain (Barbier et al., 2008). Carleton et Maycock (1981) ont d'ailleurs rapporté que la plupart du temps, lorsqu'une espèce du sous-bois semble être spécifique à un type de couvert, cette spécificité peut être attribuée à une préférence commune pour un certain type de substrat plutôt qu'à un effet causal direct. Corney et al (2006) ont également montré qu'à l'échelle du Royaume-Uni, la composition du couvert et les attributs structurels du peuplement n'expliquent qu'une partie réduite des variations compositionnelles de la strate herbacée du sous-bois comparée à la proportion expliquée par d'autres gradients environnementaux permanents. Cependant, dans le cadre de cette étude à grande échelle, les gradients environnementaux plus fins tels que les effets de la

composition du couvert et de la présence de trouées sur la disponibilité en lumière sont relativement dilués par des gradients plus importants à l'échelle nationale tels que le pH du sol et le climat.

3.3. Complexité des liens entre strates : effets d'interaction

Les liens entre strates forestières peuvent être difficiles à mettre en évidence du fait de leur complexité. Légaré et al. (2002) montrent un effet très significatif de l'interaction entre la composition du couvert forestier et le dépôt de surface sur l'abondance et la productivité de la strate arbustive. Autrement dit, la relation entre le couvert et le sous-bois est complexe et dépend également de facteurs abiotiques permanents tels que le dépôt de surface. De même, la mise en évidence de spécificités entre couvert et sous-bois n'est souvent possible que pour un régime de perturbations donné (De Grandpre et al., 2003). L'effet d'une strate sur une autre peut également dépendre des attributs d'une troisième strate. Bartemucci et al. (2006) ont montré que les attributs structurels de la strate ligneuse supérieure n'avaient pas d'effet sur la composition de la strate herbacée, notamment parce qu'en cas d'ouverture du couvert, la lumière est interceptée par une strate arbustive plus dense. En d'autres termes, l'effet de la strate arbustive s'ajoute à celui de la strate ligneuse supérieure, ce qui aboutit à une homogénéisation de la disponibilité en lumière au niveau de la strate herbacée peu importe le degré d'ouverture du couvert forestier supérieur. Fenton et Bergeron (2006) ont constaté un effet relativement important de l'interaction entre le couvert forestier, le degré de paludification et le couvert en espèces éricacées sur la composition spécifique de la strate des bryophytes. Sachant que la paludification est un processus endogène à la strate des bryophytes, les changements s'opérant dans la communauté des sphaignes sont donc le résultat des effets interactifs de la strate ligneuse supérieure, de la strate éricacée et de la strate des bryophytes elle-même.

L'établissement et la croissance des jeunes ligneux lorsqu'ils transitent par les strates inférieures nécessitent des conditions environnementales particulières pouvant dépendre des attributs du couvert (Kern *et al.*, 2013 ; Von Arx *et al.*, 2013). Les jeunes arbres sont moins affectés par la compétition avec les espèces résidentes des strates inférieures sous un couvert forestier suffisamment dense (Wagner, 2010). Autrement dit, la strate ligneuse supérieure a un effet indirect sur les espèces ligneuses transitoires des strates inférieures *via*

la limitation de l'abondance et de la supériorité compétitive des espèces herbacées résidentes. Ces deux éléments témoignent de l'effet de la strate ligneuse supérieure sur la strate ligneuse en devenir et de l'importance du maintien d'un certain degré de couverture pour favoriser la régénération forestière (Wagner *et al.*, 2011 ; Von Arx *et al.*, 2013).

Le patron d'une communauté est le résultat de l'intervention d'une multitude de facteurs environnementaux. Ces derniers peuvent être modulés ou non par la composante biotique et sont susceptibles d'interagir entre eux. Ainsi, la réponse d'une communauté à un facteur environnemental peut dépendre du niveau d'un ou plusieurs autres facteurs. C'est pourquoi l'analyse des facteurs pris individuellement peut mener à de mauvaises interprétations des mécanismes impliqués (Barbier et al., 2008).

La communauté végétale forestière est composée de plusieurs strates co-occurrentes dans le temps et l'espace. Ces dernières sont donc soumises à des facteurs environnementaux relativement similaires (facteurs abiotiques permanents tels que le dépôt de surface) et/ou dépendants des attributs de la communauté végétale (facteurs environnementaux modulés par la composante biotique tels que les conditions microclimatiques ou édaphiques). De plus, les strates forestières sont susceptibles de s'affecter mutuellement *via* des interactions biotiques inter-strates. Ainsi, on pourrait s'attendre à ce que l'ensemble de ces processus aboutissent à des liens relativement étroits entre strates forestières. Or, si l'on se fie aux résultats généralement obtenus à l'échelle de la station forestière, ceci ne semble pas être le cas (Carleton et Maycock, 1981 ; Sagers et Lyon, 1997 ; Decocq, 2002). La question qui se pose alors est celle de savoir pourquoi l'on observe si peu de cohérence entre strates à cette échelle notamment en termes de composition spécifique.

4. ABSENCE DE LIEN ENTRE STRATES : ELEMENTS DE REPONSE COMPATIBLES AVEC L'APPROCHE DETERMINISTE

A l'échelle du paysage, il semble possible d'établir des liens entre strates forestières (détermination de types écologiques). Cependant, ces liens ne sont pas si évidents lorsque l'on se réfère à l'échelle de la station forestière. L'ensemble des liens entre strates rapportés dans la première partie de ce travail, bien que significatifs, sont pour la plupart relativement faibles (McKenzie et al., 2000; Légaré et al., 2002; Yu et Sun, 2013), surtout lorsqu'il s'agit de corrélation entre gradients compositionnels (Légaré et al., 2001; Qin et al., 2011; Ádám et al., 2013): les variations des attributs de la strate A n'expliquent qu'une faible proportion des variations des attributs de la strate B. Par ailleurs, plusieurs études montrent un découplage clair entre les variations compositionnelles des strates forestières (Carleton et Maycock, 1981; Sagers et Lyon, 1997; Decocq, 2002). L'analyse de classification mène à l'obtention de plusieurs groupements par strate, et montre souvent que leur distribution ne correspond pas ou du moins très peu d'une strate à l'autre (McCune et Antos, 1981a ; Bradfield et Scagel, 1984 ; Sagers et Lyon, 1997). Cette absence apparente de liens étroits entre strates peut s'expliquer à différents niveaux par des arguments compatibles avec l'approche déterministe (McCune et Antos, 1981a ; Bradfield et Scagel, 1984) : (i) les différentes strates forestières, du fait de leur position verticale, répondent à des patrons de facteurs environnementaux différents; (ii) les espèces associées à chacune des strates répondent différemment aux mêmes gradients environnementaux du fait de leur différence de taille et de sensibilité spatiale ; (iii) le cycle de vie des espèces et le taux de réponse biotique après perturbation diffèrent selon les strates, menant à un décalage temporel des variations compositionnelles ; (iv) les variations génotypiques intraspécifiques et la plasticité phénotypique affaiblissent les associations entre espèces et tendent à découpler les fractions de communauté; (v) des interactions biotiques intra-strates sont susceptibles d'altérer la correspondance compositionnelle inter-strate. Pour chacun de ces points, les patrons d'organisation horizontale des différentes strates répondent à des facteurs environnementaux. Soit les facteurs environnementaux auxquels sont soumis les strates sont différents (i), soit les strates répondent différemment aux mêmes gradients environnementaux (ii), soit elles répondent aux mêmes facteurs environnementaux mais de manière décalée dans le temps (iii) ou de manière moins visible (iv et v).

4.1. Réponse à des facteurs environnementaux opérant à des niveaux différents

Suivant leur position verticale, les strates sont soumises à des conditions environnementales contrastées (disponibilité en lumière, en eau, conditions micro-climatiques...). Elles sont donc susceptibles d'être structurées par des gradients environnementaux différents, ce qui pourrait contribuer à expliquer le découplage observé entre strates forestières (McCune et Antos, 1981a ; Sagers et Lyon, 1997 ; Decocq, 2002).

Le même gradient environnemental peut ne pas être perçu de la même manière selon la strate considérée : alors qu'il est important pour expliquer le patron d'organisation horizontale d'une strate A, il peut être d'une importance moindre pour expliquer le patron d'organisation horizontale d'une strate B co-occurrente. Un premier exemple serait celui de la ressource en eau (Sagers et Lyon, 1997) : alors que les arbres reposent pour la plupart sur des ressources en eau relativement profondes et peuvent être affectés par la position topographique, les plantes du sous-bois ont recours à des sources en eau de surface et sont plus dépendantes des événements pluvieux sans être trop affectées par la topographie. Ainsi, alors que le patron d'organisation horizontale de la strate ligneuse répond aux variations topographiques, le patron d'organisation horizontale des strates du sous-bois ne répond que peu à ce gradient environnemental.

Un autre exemple serait celui de la ressource en lumière. Dans l'étude de Légaré *et al.* (2002), alors que l'abondance de la strate arbustive est liée à la composition du peuplement ligneux et semble répondre de manière importante à la disponibilité en lumière, la strate herbacée n'est que peu affectée par ce facteur étant données les faibles variations d'intensité lumineuse à 50 centimètres au-dessus du sol (Messier *et al.*, 1998 ; Légaré *et al.*, 2002). Les variations de composition entre strates arbustive et herbacée peuvent être couplées sous un couvert forestier fermé dans la mesure où elles répondent à des gradients environnementaux similaires (Bradfield et Scagel, 1984). Cependant, ces deux strates sont susceptibles de diverger en cas d'ouverture du couvert car le facteur lumière devient prépondérant pour la structuration de la strate arbustive (Klinka *et al.*, 1996). Dans une autre étude, McEwan *et al.* (2005) ont rapporté que les espèces ligneuses de la strate herbacée et de la strate arbustive sont fortement corrélées à la fertilité du sol et au pH alors que les espèces de la strate ligneuse supérieure sont structurée le long d'un gradient de fertilité et d'élévation. Les plantes de canopée sont soumises à une large gamme de disponibilité en lumière liée à l'exposition et à l'élévation, alors que les plantes des strates

inférieures répondent souvent à des gammes de disponibilité plus restreintes notamment lorsqu'elles sont sous un couvert fermé (Sagers et Lyon, 1997). Alors que les conséquences de l'élévation et d'exposition sont grandes pour la strate ligneuse supérieure, elles n'ont que peu ou pas d'importance pour les strates sous-jacentes pour lesquelles l'intensité lumineuse est tamponnée par les strates supérieures (Messier et al., 1998 ; Légaré et al., 2002). Les strates du sous-bois peuvent d'ailleurs abriter des espèces très peu dépendantes des conditions lumineuses : les espèces mycohétérotrophes vont jusqu'à s'affranchir du processus de photosynthèse en puisant le carbone depuis les plantes autotrophes environnantes via des connections mycorhiziennes (Massicotte et al., 2011).

En se référant à ce type d'approche, on peut se demander si la modification des conditions environnementales par la composante biotique de l'écosystème au moment de la fermeture du couvert forestier est susceptible d'exacerber les contrastes de variations entre strates *via* la modification des facteurs dominants à l'origine du patron d'assemblage des communautés du sous-bois. Cependant et comme il l'a été vu dans la première partie de ce travail (3.1.), les liens causaux entre strates sont sources de couplage plus que de divergence. La nuance à apporter ici, et qui sera développée dans la suite de ce travail (voir paragraphe 4.4.), c'est que la relation de simple corrélation entre strates peut être remplacée par des relations causales au fur et à mesure de la structuration verticale de la communauté forestière. En d'autres termes, les liens entre strates sont conservés mais peuvent être de nature différente. Cette transition depuis des variations similaires vers des variations interdépendantes entre strates forestières peut aboutir à un renforcement des liens.

4.2. Une question d'échelle?

Le découplage des variations entre strates peut être le résultat des contrastes de taille et/ou de cycle de vie entre les espèces associées aux différents niveaux de la stratification. Il peut résulter (i) de réponses à un même gradient environnemental mais à des échelles spatiales différentes ou (ii) de réponses à une même perturbation mais à des vitesses différentes.

4.2.1. Echelle spatiale:

Les règles d'assemblage d'une forêt stratifiée résultent de l'interaction de processus intervenant à des niveaux différents : on ne peut élucider les mécanismes à l'origine du

patron de la communauté forestière en ne considérant qu'une seule échelle (Belyea et Lancaster, 1999). La modélisation déterministe des relations entre strates forestières est rendue plus difficile par le problème de la multiplicité des échelles (Suchar et Crookston, 2010). Le contraste de taille entre les espèces des différentes strates peut avoir des répercussions importantes sur le patron d'organisation des fractions de la communauté forestière.

L'hétérogénéité des sites dans les paysages forestiers est souvent plus grande que dans les autres types de paysage (Wagner *et al.*, 2011). Les gradients présumés continus à l'échelle du paysage ou de la station peuvent être discontinus à une échelle plus fine (Sagers et Lyon, 1997), et peuvent donc être perçus de manière différente suivant la strate considérée (Figure 5). Les espèces des strates du sous-bois, du fait de leur taille réduite et de leur dépendance à des ressources et conditions très localisées, sont beaucoup plus sensibles aux variations environnementales à l'échelle fine que les arbres adultes (Rey Benayas, 1995; Decocq, 2002). C'est sans doute l'une des raisons pour lesquelles les liens entre strates bryophytique/lichénique, herbacée et arbustive semblent être plus forts que les liens entre ces mêmes strates et les variations du peuplement ligneux (Bradfield et Scagel, 1984; Berger et Puettmann, 2000). Le pouvoir de résolution d'un assemblage d'espèces est inversement proportionnel à la taille de leur espace vital (Decocq, 2002). Ces différences de sensibilité liées à la taille sont reproduites tout au long du cycle de vie de l'arbre (Gonzalez *et al.*, 2009) : les espèces ligneuses répondent à des facteurs différents selon la strate forestière à laquelle ils appartiennent (Tableau 2).

Tableau 2 : Cycle de vie d'un arbre et sensibilité à différents gradients environnementaux. Inspiré de Nakashizuka (2001).

Stade de développement de l'arbre	Graine	Plantule	Jeune plant	Adulte
Strate (position verticale)	Sol	Strate herbacée	Strate arbustive	Strate ligneuse
Hétérogénéité horizontale (disponibilité en eau et nutriments)	-	++	++	+
Hétérogénéité verticale (disponibilité en lumière)	-	+	++	++
Perturbation (herbivorie, graminovorie)	++	++	+	+

L'approche synusiale vise à déterminer au sein de chaque strate des assemblages redondants d'espèces (i.e. synusies ou entités phytosociologiques) formant des patches de

végétation homogènes du point de vue de leur structure, de leur dynamique et de leur écologie afin de les traiter comme des unités de végétation (Daubenmire, 1952 ; Decocq, 2002 ; Holeksa, 2003). A partir de ce type d'approche, Decocq (2002) montre que plusieurs synusies herbacées peuvent être associées à une seule et même synusie ligneuse : les assemblages d'espèces ligneuses varient à des échelles plus larges que les assemblages d'espèces herbacées. Dans ce sens, Rey Benayas (1995) et McCune et Antos (1981b) ont montré que la diversité végétale diminue depuis les strates inférieures vers les strates supérieures. Selon eux, les variations de diversité sont à relier aux différents degrés de différenciation environnementale à l'échelle de chaque strate (Figure 5).

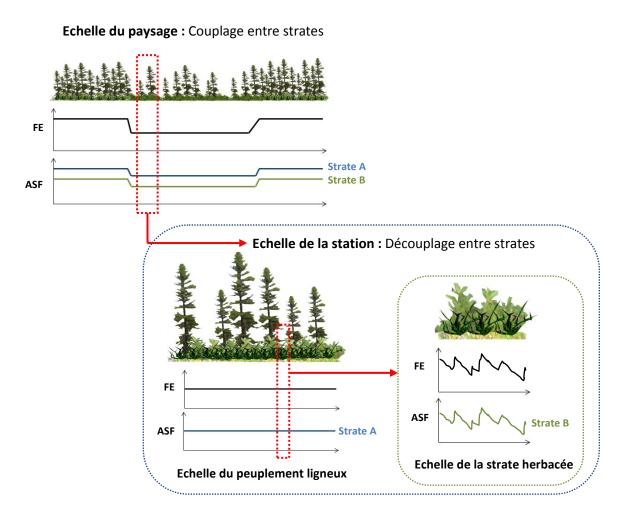


Figure 5 : Importance de l'échelle lorsqu'il est question de liens entre strates forestières.

FE : Facteur(s) environnemental/aux (pH, disponibilité en nutriments, humidité, topographie, etc.);

ASF : Attribut(s) des strates forestières (composition spécifique, productivité, diversité, etc.);

Strate A : Strate ligneuse supérieure ; Strate B : Strate herbacée.

Les strates du sous-bois ne présentent pas toujours une sensibilité marquée aux gradients environnementaux à une échelle fine. Dans le cadre de leur étude en forêt tempérée, Frelich et al. (2003) montrent que les variations à petite échelle de l'intensité lumineuse et de la disponibilité en azote n'ont qu'une influence modérée sur la structure des communautés du sous-bois. Selon eux, les petites variations de ces deux facteurs environnementaux ne sont pas suffisantes pour causer des différenciations compositionnelles dans les strates du sous-bois.

4.2.2. Echelle temporelle :

Le découplage des variations entre strates peut être le résultat d'un décalage temporel des réponses des espèces à leur environnement. Les taux de réponse biotique après perturbation varient selon les strates considérées (McCune et Antos, 1981a). Ces variations sont liées entre autres à des contrastes spécifiques de cycle de vie et de vitesse de rotation entre individus.

Les différents taux de réponse biotique après perturbation peuvent mener à un découplage des variations entre strates forestières dans le cas de peuplements forestiers jeunes: alors que les strates du sous-bois ont un turnover rapide (Cavard et al., 2011) et répondent relativement bien aux gradients environnementaux (Decocq, 2002), le peuplement ligneux n'a pas encore atteint son équilibre d'après perturbation et l'exclusion compétitive ne joue pas (encore) un rôle prépondérant dans l'assemblage de la strate ligneuse supérieure (McCune et Allen, 1985). Autrement dit, les relations espècesenvironnement sont moins fortes pour la strate ligneuse supérieure que pour les strates inférieures (Bradfield et Scagel, 1984; Gonzalez et al., 2009). Du fait de son taux de rotation plus lent, la strate ligneuse supérieure est plus étroitement liées à des facteurs spatiaux et à des perturbations plus anciennes (Gonzalez et al., 2009). A l'inverse, du fait de sa plus grande sensibilité aux gradients environnementaux et de son turnover généralement plus rapide (Cavard et al., 2011), la strate herbacée est celle qui répond le plus aux hétérogénéités de l'environnement (Rey Benayas, 1995 ; Decocq, 2002). Les espèces des strates inférieures sont également affectées par des perturbations de taille réduite telles que l'herbivorie qui n'affectent pas les strates supérieures (Corney et al., 2006). Les perturbations localisées sont plus fréquentes que les perturbations à plus large échelle. L'équilibre des fractions de communauté des strates inférieures peut donc être perturbé plus fréquemment que celui des strates forestières supérieures. Les différences de sensibilité et de taux de réponse biotique entre strates et l'occurrence de perturbations à des échelles variées mènent à l'obtention d'une mosaïque spatiale d'assemblages asynchrones (Halpern et Lutz, 2013). L'asynchronie des réponses aux perturbations affaiblit les relations entre strates forestières.

4.3. Variations génotypiques intraspécifiques, plasticité phénotypique et interactions biotiques intra-strates.

Les variations génotypiques intraspécifiques et la plasticité phénotypique affaiblissent les associations entre espèces et tendent à découpler les fractions de communauté (McCune et Antos, 1981a). Elles affaiblissent les assemblages à deux niveaux : entre espèces d'une même strate et entre espèces de strates différentes. Une grande partie des espèces forestières sont des espèces généralistes, que ce soit en forêt tempérée (Corney et al., 2006) ou en forêt boréale (Hart et Chen, 2006). Ces espèces peuvent tolérer une large gamme de conditions environnementales, et l'on observe pour certaines d'entre elles des recouvrements considérables entre habitats (Carleton et Maycock, 1981 ; Hart et Chen, 2006).

Une même espèce de sous-bois peut être associée à différents types de couverts. Sur les 410 taxons du sous-bois boréal étudiés par Carleton et Maycock, seuls 121 étaient spécifiques à un groupement d'espèces ligneuses en particulier. Cette faible dépendance aux types de peuplements ligneux et à leurs attributs structurels peut être liée à une large gamme de tolérance pour ce qui est de la disponibilité en lumière (Bartemucci *et al.*, 2006). De même, Qin *et al.* (2011) ont montré que seuls 27 % des espèces retrouvées dans le sousbois des trouées forestières manifestaient une association significative à ce type d'habitat.

Bradfield et Scagel (1984) avancent une autre hypothèse pour expliquer l'absence de lien entre strates : les interactions entre certaines espèces (inhibition ou facilitation) peuvent altérer des réponses similaires à un même environnement. Cet argument semble assez peu valable dans le cas d'interactions biotiques inter-strates dans le sens où ces relations d'inhibition ou de facilitation entre espèces viendraient plutôt uniformiser les assemblages stratifiés (comme dans le cas de liens causaux entre strates). Cependant, il semble valable

dans le cas où les relations inter-strates se retrouvent altérées par des interactions biotiques intra-strates.

4.4. Y a-t-il un renforcement des liens entre strates au cours de la succession?

Gilliam et al. (1995) ont comparé, à l'échelle de la station, les liens entre strates forestières dans deux types de peuplement ligneux : deux peuplements jeunes (20 ans après coupe totale) versus deux peuplements matures (plus de 70 ans après coupe sélective). Le sous-bois et le couvert n'étaient pas liés dans les peuplements jeunes alors qu'ils l'étaient dans les peuplements matures. Selon ces mêmes auteurs, ces résultats montrent que les liens entre strates se développent au fur et à mesure de la succession et se renforcent avec l'âge du peuplement (temps depuis la dernière perturbation, voir Figure 6). Au cours de la succession, la strate herbacée est d'abord influencée par des facteurs exogènes (caractéristiques du sol) puis par une proportion grandissante de facteurs endogènes (caractéristiques du peuplement). La transition entre ces deux types de facteurs serait liée à la fermeture progressive du couvert, et notamment au remplacement des espèces ligneuses héliophiles par des espèces tolérantes à l'ombre qui laissent passer une quantité moindre de lumière (Gilliam et al., 1995; Messier et al., 1998). Après la fermeture complète du couvert, la strate herbacée se retrouve affectée par les attributs structurels du peuplement et le lien entre strate ligneuse et strate herbacée est alors plus étroit (Gilliam et al., 1995 ; Gilliam et Roberts, 2003b; Lindh, 2005). L'occurrence d'une nouvelle perturbation viendrait altérer les liens entre strates via l'ouverture du couvert forestier (Gilliam et al., 1995 ; Gilliam et Roberts, 2003b).

Avant la fermeture du couvert, les strates forestières sont possiblement liées par des réponses à des gradients environnementaux similaires (corrélation non causale entre strates). La modification endogène des conditions environnementales au moment de la fermeture du couvert forestier implique une modification des facteurs dominants à l'origine du patron des communautés du sous-bois. L'hypothèse selon laquelle les liens entre strates se resserrent après la fermeture du couvert forestier repose sur l'idée que le lien causal entre couvert et sous-bois est plus fort que le lien de simple corrélation qu'il est susceptible d'annuler.

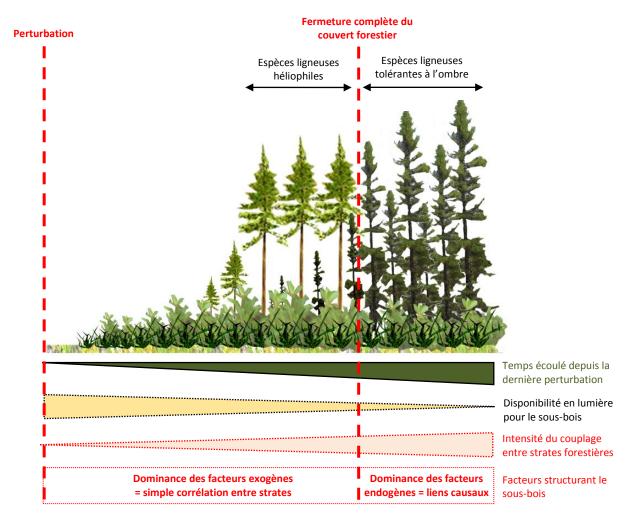


Figure 6: Resserrement des liens entre couvert et sous-bois au cours de la succession.

La fermeture progressive du couvert forestier mène à une modification des facteurs structurant l'assemblage des strates du sous-bois (représentation simplifiée d'une succession forestière post-perturbation).

Dans leur étude menée sur le long terme (30 ans), Halpern et Lutz (2013) se sont intéressés à l'évolution temporelle du sous-bois de plusieurs peuplements forestiers de compositions ligneuses comparables. Ils s'attendaient à ce que la fermeture de la canopée réduise les variations entre peuplements forestiers et mène à une convergence des propriétés de la communauté végétale. Ils ont donc supposé que la succession forestière tendrait à converger progressivement vers un climax théorique (Clements, 1936), pour lequel on peut s'attendre à avoir des liens plus étroits et une certaine cohérence entre strates. Or, les auteurs de cette étude montrent que les sous-bois des peuplements distincts géographiquement ne montrent aucune convergence en termes de richesse, de couvert et de biomasse. Dans ce cas, la fermeture du couvert n'a pas permis de renforcer les liens entre

les strates forestières. Ces résultats ne valident pas l'hypothèse selon laquelle les liens de causalité entre strates renforcent la cohérence de leurs variations.

Il est possible qu'avec l'âge (i.e. temps écoulé depuis la dernière perturbation), les peuplements ligneux répondent plus clairement aux gradients environnementaux. La lenteur du renouvellement des individus ligneux implique un délai relativement long avant que le processus d'exclusion compétitive puisse s'appliquer à la strate ligneuse supérieure (voir 4.2.2). Cet argument semble cohérent avec l'hypothèse d'un renforcement des liens entre strates avec le temps écoulé depuis la dernière perturbation. Cependant, les raisons invoquées sont différentes : elles ne résident pas dans le rôle grandissant des facteurs endogènes versus exogènes pour expliquer les patrons de communauté, mais plutôt dans le renforcement du lien entre strate ligneuse supérieure et environnement.

L'existence de liens entre strates forestières repose sur des phénomènes déterministes. Elle n'est possible que si les patrons des différentes strates de végétation dépendent de facteurs environnementaux et/ou d'interactions biotiques. Beaucoup d'études ont tenté d'expliquer les patrons d'organisation des communautés végétales forestières à partir de variables environnementales (Publications du Tableau 3). D'autres ont tenté de prédire des indices de couvert et de biomasse du sous-bois à partir de modèles déterministes (Suchar et Crookston, 2010). On remarque cependant que globalement, le pouvoir prédictif des facteurs environnementaux est relativement limité (Tableau 3). Autrement dit, l'approche déterministe à elle seule n'est pas suffisante pour rendre compte de la structuration des communautés végétales forestières. La composante stochastique joue un rôle non négligeable et constitue probablement l'une des principales causes du découplage des variations entre strates à l'échelle de la station forestière.

5. IMPORTANCE DES PROCESSUS STOCHASTIQUES DANS LA STRUCTURATION D'UNE COMMUNAUTE : REDUCTION DES LIENS ENTRE STRATES

Jusque ici, nous avons tenté d'expliquer l'existence ou l'absence de liens entre strates forestières en nous appuyant sur leur dépendance à des interactions biotiques et/ou à des facteurs environnementaux d'origine abiotique (facteurs exogènes physiques ou chimiques) ou biotique (facteurs environnementaux modulés par la composante biotique). Nous nous sommes donc reposés sur la théorie déterministe selon laquelle les espèces écologiquement différentes se retrouvent dans des niches réalisées prédictibles (Hutchinson, 1959). La théorie stochastique suggère quant à elle que l'assemblage des communautés peut reposer sur des processus aléatoires ou semi-aléatoires. La théorie neutre unifiée de la biodiversité et de la biogéographie (Hubbell, 2001) en est un cas extrême dans la mesure où elle repose sur l'idée que la présence des espèces dans une communauté peut être expliquée en se basant uniquement sur des processus stochastiques. Malgré l'apparente dichotomie entre déterminisme et stochasticité, le patron d'assemblage des communautés végétales forestières est très probablement le résultat de l'intervention conjointe de ces deux composantes (Fukami et al., 2005; Ellis et Ellis, 2010; Royo et Ristau, 2013). Ainsi, alors que l'existence de liens entre strates forestières n'est permise que par l'intervention de facteurs déterministes (facteurs environnementaux et/ou interactions biotiques), l'absence de lien entre strates forestières peut résulter de processus déterministes (tels que ceux exposés dans la partie 4.) et/ou de l'intervention de facteurs stochastiques. Sachant que l'intervention de processus stochastiques favorise l'indépendance entre strates forestières, il s'agira dans un premier temps de discuter de l'importance relative des facteurs déterministes versus facteurs stochastiques pour expliquer le patron d'une communauté. Nous nous intéresserons ensuite aux processus stochastiques susceptibles de participer au découplage des variations entre strates forestières (dispersion et perturbations) : (i) les espèces associées à chacune des strates peuvent ne pas avoir les mêmes contraintes de dispersion, ce qui implique un décalage temporel lors de la recolonisation d'un milieu perturbé et/ou des effets spatiaux différents selon les strates ; (ii) l'influence durable des facteurs historiques sur le patron d'une communauté permet un certain maintien dans le temps de l'indépendance des strates forestières vis-à-vis de leur environnement et donc visà-vis des autres strates de végétation.

5.1. Assemblage d'une communauté : entre déterminisme et stochasticité

Alors que les pourcentages de variance expliquée par les variables environnementales sont relativement grands lorsque l'on traite de biomasse (Légaré et al., 2002; Cavard et al., 2011) ou de floraison (Lindh, 2005), les facteurs environnementaux n'ont qu'un faible pouvoir prédictif pour ce qui est de la distribution des espèces à l'échelle de la station forestière (Publications répertoriées dans le tableau 3). Bien entendu, une étude, la plus poussée qu'elle soit, ne peut prendre en compte l'ensemble des facteurs environnementaux influant sur une communauté. Cependant, les variables environnementales relevées sont souvent nombreuses (Gagnon et Bradfield, 1986) et à chaque fois choisies du fait de leur pertinence. Il peut donc paraître très étonnant que les facteurs mesurés n'expliquent qu'une proportion si faible de la variance (Tableau 3). Par ailleurs, d'autres études ont montré que la composition spécifique de certaines fractions de la communauté végétale forestière n'était pas liée aux facteurs environnementaux mesurés (Bradfield et Scagel, 1984; Goslee et al., 2005; Lyon et Gross, 2005). Ainsi, il semble que la composante stochastique joue un rôle non négligeable dans l'assemblage d'une communauté et qu'elle constitue probablement l'une des principales causes de découplage des variations entre strates forestières.

Plusieurs études ont tenté d'évaluer l'importance relative des processus déterministes versus stochastiques pour expliquer le patron d'organisation d'une communauté végétale (Tableau 4). Fenton et Bergeron (2013) ont montré que les processus stochastiques étaient prépondérants lors de l'assemblage d'une communauté bryophytique en forêt boréale. Pour en arriver à cette conclusion, ils se sont basés sur l'évolution temporelle de la composition des communautés bryophytiques après feux de sévérités différentes. Dans une logique déterministe, les communautés tendent à converger avec le temps vers une structure commune indépendante de l'histoire d'assemblage et exclusivement déterminée par les conditions environnementales. Dans le cas d'une communauté végétale forestière stratifiée, la nature prévisible du patron de communauté est susceptible de permettre l'établissement de liens entre les strates de végétation. En cas de dominance des processus stochastiques, l'augmentation des survenues aléatoires avec le temps mène à une divergence progressive des communautés vers des états de plus en plus différents. En d'autres termes, elle peut mener à une accentuation des contrastes de variations entre les strates forestières.

Tableau 3 : Liste non exhaustive de publications ayant mesuré les liens entre strates forestières et environnement.

Towns do	Publication	Variables environnementales mesurées	Communau		Pourcentage	
Type de forêt			Variable(s) mesurées			de la variance expliquée
		- I		Arbres	Non	-
	Bradfield et Scagel, 1984	Topographie, caractéristiques du sol (pH, contenu en nutriments, humidité)	Composition spécifique	Arbustes Herbacées Bryophytes	Oui	< 16 %
	Corney et al, 2006	Conditions topographiques, édaphiques, climatiques, couvert forestier, régime de perturbations	Composition	Herbacées	Oui	19,7 %
			Composition spécifique	Arbres	Non	-
	Gonzalez et al, 2009	Topographie, caractéristiques du sol (pH)		Arbustes Herbacées (espèces ligneuses)	Oui	≤ 32 %
Tempérée	Lindh, 2 005	Topographie, exposition, caractéristiques du sol, densité du peuplement ligneux	Floraison	Herbacées	Oui	≤ 58%
	Lyon et Gross,	Topographie, caractéristiques du	Composition	Arbres	Oui	-
	2005	sol (pH, contenu en nutriments)	spécifique	Arbustes	Non	-
	McCune et Allen, 1985	Conditions lumineuses, régime hydrique, élévation, caractéristiques du sol (contenu en nutriments)	Composition spécifique	Arbres Arbustes Herbacées (espèces ligneuses)	Oui	10 %
	McEwan et al, 2005	Caractéristiques du sol (fertilité, pH), topographie, régime hydrique, conditions lumineuses	Composition spécifique et abondance	Arbustes Herbacées (espèces ligneuses)	Oui	-
	Suchar et	Caractéristiques du sol, topographie, variables climatiques productivité	Abondance et	Arbustes	Oui	≤ 27 %
	Crookston, 2010		productivité	Herbacées	Non	-
	Cavard et al, 2011	Composition du peuplement ligneux, nutriments du sol, conditions lumineuses	Biomasse, taux de croissance annuelle	Arbustes Herbacées Bryophytes	Oui	≤ 79 %
	Chen <i>et al,</i> 2004	Indice de qualité de site, caractéristiques du sol, variables climatiques	Composition et diversité	Arbustes Herbacées Bryophytes	Oui	< 31 %
	Fenton et Bergeron, 2006	Ouverture du couvert, présence d'Ericacées, caractéristiques du sol, régime hydrique	Composition spécifique	Bryophytes	Oui	22,35 %
Boréale	Gagnon et Bradfield, 1984	Caractéristiques du sol, topographie, régime hydrique	Composition spécifique	Arbres Arbustes Herbacées Bryophytes	Oui	< 18 %
	Légaré et al, 2001	Age et composition du peuplement ligneux, dépôt de surface	Composition spécifique	Arbustes Herbacées	Oui	15.80 %
	Légaré <i>et al</i>, 2002	Composition du peuplement	Abondance et	Arbustes	Oui	≤ 64 %
	2002	ligneux, dépôt de surface	productivité	Herbacées	Non	-
	Rey Bernayas, 1995	Drainage, altitude et pH	Diversité	Arbres Arbustes Herbacées Bryophytes	Oui	≤ 46,1 %
Tropicale	Both <i>et al</i> , 2011	Caractéristiques du sol (contenu en nutriments, litière, humidité)	Diversité	Herbacées	Oui	Faible
-11 opicale	Gastauer et Meira- Neto, 2013	Topographie, caractéristiques du sol (contenu en nutriments, pH)	Composition et richesse spécifique	Arbres	Oui	12,9 %

Plusieurs études suggèrent que la composante stochastique peut jouer un rôle prépondérant lors de l'assemblage d'une communauté végétale (Trowbridge, 2007; Both *et al.*, 2011; Qin *et al.*, 2011). Au contraire, d'autres auteurs montrent que la partition des niches écologiques entre espèces constitue le processus principal à l'origine du patron des communautés (Gilbert et Lechowicz, 2004; Karst *et al.*, 2005; Kern *et al.*, 2013). Il semble que la balance entre stochasticité et déterminisme soit relativement variable selon la fraction de communauté étudiée (Tableau 4). Par exemple, les communautés de bryophytes, du fait de leurs caractéristiques morphologiques (petite taille), de leur capacité relativement limitée de dispersion et de la nature éphémère de certains de leurs habitats, sont plus enclines à être structurées par des facteurs stochastiques que par des facteurs environnementaux (Fenton et Bergeron, 2013). Par conséquent, les variations compositionnelles de la strate bryophytique peuvent ne pas correspondre aux variations des autres strates forestières du fait de la faible spécificité de ses réponses vis-à-vis des contraintes environnementales.

Tableau 4: Liste non exhaustive de publications ayant mesuré l'importance relative des processus déterministes (partition de niches) versus stochastiques pour expliquer le patron compositionnel de différents types de communautés végétales forestières.

Type de forêt	Publication	Strates ciblées	Processus dominant	
	Gilbert et Lechowicz, 2004	Herbacées et arbustes	Partition de niches	
	Karst et al, 2005	Fougères	Partition de niches	
	Kern <i>et al</i> , 2013	Herbacées (trouées forestières)	Partition de niches	
Tempérée	Qin et al, 2011	Herbacées (trouées forestières)	Stochasticité	
	Svenning et Flemming, 2002	Herbacées et arbustes	Stochasticité ou partition de niches suivant l'espèce	
	Trowbridge, 2007	Herbacées (milieux inondés)	Stochasticité	
Davásla	Fenton et Bergeron, 2013	Bryophytes	Stochasticité	
Boréale	Flinn <i>et al</i> , 2010	Herbacées et bryophytes	Stochasticité (dispersion)	
Tropicale ou	Both <i>et al</i> , 2011	Herbacées	Stochasticité	
subtropicale	Jones <i>et al</i> , 2006	Fougères	Partition de niches	

A partir d'une démarche expérimentale, Fukami *et al.* (2005) ont montré que les communautés végétales divergent en termes de composition spécifique mais sont susceptibles de converger en termes de traits fonctionnels. Ainsi, on peut s'attendre à ce que les liens entre strates soient plus visibles en termes de répartition des groupes fonctionnels (cohérence fonctionnelle entre strates) qu'en termes de variations

compositionnelles. L'échelle spatiale et la gamme de variations environnementales affectent la balance entre déterminisme et stochasticité (Svenning et Skov, 2002 ; Karst et al., 2005 ; Flinn et al., 2010): plus l'échelle spatiale est réduite, plus les variations environnementales diminuent et plus les sources de variations aléatoires augmentent. Cette considération explique en partie pourquoi la force des corrélations entre strates peut dépendre de l'échelle spatiale considérée (McCune et Antos, 1981a ; Gilliam et Roberts, 2003b) : plus le gradient environnemental est étroit, plus les sources de variations aléatoires augmentent et plus les strates vont varier de manière indépendante. Ceci pourrait également expliquer pourquoi la distribution des espèces à des échelles plus fines n'est pas forcément liée à des variations dans les conditions environnementales (Frelich et al., 2003). De même, plus l'échelle est grande, plus les gradients environnementaux sont importants et plus le pourcentage d'explicabilité de la distribution des espèces est grand. En d'autres termes, le patron de distribution des espèces est mieux expliqué par les variables environnementales à l'échelle du paysage qu'à l'échelle de la station forestière. Par ailleurs, la composante déterministe joue un rôle plus important dans le cas d'habitats peu favorables (Gastauer et Meira-Neto, 2013) : la communauté végétale est fortement affectée par des filtres environnementaux (milieux acides par exemple), ce qui augmente la proportion d'espèces spécialistes adaptées à ce type de milieu et possiblement les liens de simple corrélation entre strates forestières.

5.2. Contraintes de dispersion : contexte spatial et caractéristiques de l'espèce

Comme il l'a été évoqué précédemment (partie 4.2.2), l'indépendance des variations entre strates forestières peut résulter d'un décalage temporel entre les réponses des différentes strates à une même perturbation. Ce décalage peut être lié à des différences de cycles de vie, mais aussi à des contraintes de dispersion qui peuvent être contrastées suivant le niveau de végétation considéré. Dans cette partie, il sera question de la manière dont les contraintes de dispersion affectent l'assemblage d'une communauté végétale et participent au découplage des variations entre strates forestières.

La présence d'une espèce à un endroit donné n'est possible que si l'espèce en question (i) parvient jusqu'au site considéré, (ii) tolère les conditions environnementales du milieu et (iii) persiste face aux interactions biotiques (Belyea et Lancaster, 1999). La dispersion conditionne l'arrivée d'une espèce sur un site, elle constitue donc une première étape clé

qui affecte largement le patron d'assemblage d'une communauté végétale (Svenning et Skov, 2002 ; Pharo et Lindenmayer, 2009 ; Flinn *et al.*, 2010). Il s'agit d'un processus semi-aléatoire dans la mesure où il dépend également de contraintes mesurables et relativement prévisibles (Belyea et Lancaster, 1999 ; Vellend *et al.*, 2007) susceptibles de différer suivant le niveau de la stratification considéré : les contraintes de dispersion sont déterminées d'une part par le contexte spatial de la communauté (proximité d'une source d'individus reproducteurs) et d'autre part par des caractéristiques spécifiques à l'espèce (allocation à la reproduction et mode de dispersion).

5.2.1. Contexte spatial et effets de voisinage :

L'importance du contexte spatial pour expliquer le patron compositionnel d'une communauté est un sujet largement abordé dans la littérature scientifique (Svenning et Skov, 2002 ; Cottenie, 2005) et l'importance relative des processus spatiaux *versus* environnementaux a été testé pour différentes communautés végétales (Halvorsen Økland *et al.*, 2003 ; Jones *et al.*, 2006 ; Flinn *et al.*, 2010). Les modèles de méta-communauté permettent d'intégrer les processus environnementaux dans un contexte spatial (Cottenie, 2005) et se déclinent en plusieurs paradigmes suivant les degrés de dispersion et de différenciation écologique entre espèces (Cottenie, 2005 ; Göthe *et al.*, 2013). Le modèle neutre de Hubbel (2001) se base sur l'hypothèse d'une équivalence écologique totale entre espèces et met en exergue l'importance des processus spatiaux pour structurer la dynamique des communautés (Cottenie, 2005 ; Etienne et Alonso, 2007). Dans un modèle tel que celui de Hubbel (2001), l'intervention de processus strictement stochastiques annulerait toute possibilité de liens entre strates forestières. Les variations aux différents niveaux de la stratification seraient alors complètement indépendantes.

La dispersion est très liée au contexte spatial : la présence et la distance des sources d'individus reproducteurs (graines et propagules) conditionnent l'arrivée des espèces sur un site donné et donc l'assemblage de la communauté. Les contraintes de dispersion sont plus susceptibles d'affecter le patron de répartition des espèces à l'échelle locale (échelle de la station) qu'à des échelles plus globales (Svenning et Skov, 2002). Les espèces peuvent former des agglomérations spatiales par effet de voisinage lorsqu'elles ont recourt à la reproduction clonale ou lorsque les conditions locales sont favorables et/ou la distance de dispersion de l'espèce en question est limitée (Frelich et Reich, 1995 ; Frelich *et al.*, 2003).

Selon Frelich *et al.* (2003), l'indépendance des effets de voisinage entre strate ligneuse et strates du sous-bois pourrait contribuer à expliquer l'absence de lien apparent entre strates forestières.

5.2.2. Potentiel de dispersion des espèces et vitesse de colonisation :

Les potentiels de dispersion varient selon l'espèce et/ou les groupes fonctionnels considérés: (i) la quantité de ressources allouée à la reproduction peut être variable selon les espèces (Convey et Smith, 1993); (ii) la distance de dispersion et la vitesse de colonisation sont très liées au mode de dispersion (Bossuyt *et al.*, 1999; Nekola et White, 1999). Plus le potentiel de dispersion d'une espèce est limité, plus sa répartition dépend de facteurs stochastiques et moins sa présence est corrélée aux variables environnementales (Verheyen *et al.*, 2004; Flinn *et al.*, 2010; Fenton et Bergeron, 2013). De manière générale, les potentiels de dispersion diffèrent selon les groupes fonctionnels et donc selon les strates forestières considérées. Le délai nécessaire à la recolonisation après perturbation n'est pas le même aux différents niveaux de la stratification forestière et le décalage induit peut mener à un découplage des variations compositionnelles entre strates (McCune et Antos, 1981a; Whitney et Foster, 1988; Gilliam et Roberts, 2003b). Dans ce sens, le sous-bois d'une forêt âgée est plus susceptible d'abriter des espèces à colonisation lente que celui d'une forêt jeune (Bossuyt *et al.*, 1999; Ádám *et al.*, 2013).

Les contraintes de dispersion (contexte spatial et potentiel de dispersion des espèces) peuvent largement affecter l'historique d'assemblage d'une communauté végétale sans pour autant l'expliquer entièrement (Belyea et Lancaster, 1999). Elles sont susceptibles d'avoir des effets durables sur le patron de la communauté dans la mesure où elles influencent l'ordre d'arrivée des espèces dans un habitat nouvellement généré après perturbation.

5.3. Importance des facteurs historiques : perturbations et dispersion

Gleason (1926) résume bien le rôle incontournable des facteurs stochastiques dans l'assemblage d'une communauté végétale : « La végétation d'une zone est simplement la résultante de deux facteurs, l'immigration fluctuante et fortuite des végétaux et un environnement tout aussi fluctuant et variable. » Ces facteurs stochastiques, autrement qualifiés de facteurs historiques (McCune et Antos, 1981a ; McCune et Allen, 1985), peuvent

avoir des effets durables sur le patron de la communauté végétale et contribuer à l'indépendance des variations entre strates forestières. Les sources de stochasticité se situent à deux niveaux principaux : l'historique de perturbations (génération de l'habitat et modification du contexte spatial) et l'historique de colonisation (ordre d'arrivée des espèces dans l'habitat nouvellement généré).

5.3.1. Historique de perturbations :

L'empreinte historique de perturbations peut créer des écarts entre strates forestières. Ces perturbations, lorsqu'elles sont modérées, peuvent affecter la structure ou la productivité d'une strate de végétation sans avoir de répercussions sur les autres (Suchar et Crookston, 2010). Les perturbations plus sévères, qu'elles soient naturelles (feu, chablis...) ou anthropiques (coupes forestières, conversion culturale de sites forestiers...), modifient l'équilibre d'une communauté et peuvent être à l'origine de la création de nouveaux habitats et/ou de la libération d'habitats déjà existants (Verheyen et al., 2004). Elles ont également des effets sur le contexte spatial de la communauté (fragmentation de l'habitat, extinction locale et/ou éloignement des sources génotypiques). Ainsi, l'empreinte historique des perturbations mène au découplage des variations entre strates forestières pour plusieurs raisons: (i) la création de nouveaux habitats et/ou la libération d'habitats préexistants mène à une arrivée contingente aléatoire et asynchrone des espèces lors de l'assemblage des différentes fractions de la communauté végétale ; (ii) les effets induits sur le contexte spatial de la communauté sont susceptibles d'exacerber les écarts liés aux contraintes de dispersion (accentuation des différences en termes de vitesse de colonisation).

Le type de perturbation et le processus de génération de l'habitat peuvent avoir des effets durables sur le patron d'une communauté (Reich *et al.*, 2001 ; Hart et Chen, 2008 ; Fenton et Bergeron, 2013). L'historique d'un site et de ses perturbations affecte la composition de la banque de graines, de propagules et la persistance de rhizomes dont dépendent largement les patrons de régénération naturelle (Verheyen *et al.*, 2004 ; Barbier *et al.*, 2008 ; Royo et Ristau, 2013). Le régime de perturbations, notamment le taux de récurrence des feux dans une communauté végétale donnée, peut largement influencer les patrons de régénération après perturbation (De Grandpre *et al.*, 2003). En forêt boréale, les espèces du sous-bois se distinguent par leur capacité à tolérer les perturbations, notamment *via* le recours à différents types de stratégies reproductives (De Grandpre *et al.*, 2003) : (i)

fort taux de dispersion (espèces à stratégie r, d'après le continuum r-K de Pianka, 1970) ; (ii) forte capacité de régénération à partir d'organes souterrains ; (iii) capacité de résistance au feu ; (iv) production de graines résistantes et persistantes dans le sol forestier ; (v) espèces de fin de succession intolérantes à la récurrence de perturbations. La diversité des espèces du sous-bois en termes de stratégies reproductives aboutit à des patrons de régénérations différents selon les régimes de perturbations, ce qui pourrait contribuer à expliquer le manque de spécificité entre couvert forestier et sous-bois. Selon Carleton et Maycock (1981), l'absence de lien entre strates du sous-bois et strate ligneuse pourrait être lié à la nature différente de la régénération après feu en forêt boréale : la régénération in situ est plus probable pour des espèces herbacées dont des parties souterraines ou les banques de graines du sol persistent, à la différence des banques de graines aériennes des conifères, qui recolonisent le site depuis des patches adjacents. Par ailleurs, l'historique de perturbations peut rendre plus difficile la lecture de liens causaux entre strates (Lindh, 2005). La présence d'îlots résiduels boisés dans un champ de coupe est susceptible de faciliter l'installation de certaines espèces herbacées dans un environnement qui leur est globalement peu favorable. Selon Lindh (2005), la distribution des espèces herbacées dans le sous-bois d'une forêt régénérée après coupe peut correspondre aux vestiges de cet effet de facilitation plutôt qu'aux effets causaux du couvert forestier sur le sous-bois après re-fermeture du couvert. C'est pourquoi selon elle, l'effet négatif de la densité des ligneux sur la performance de la strate herbacée est sans doute plus directement visible sur la floraison.

Les effets du passé cultural d'un site forestier peuvent persister pendant plusieurs décennies voire plus (Dambrine et al., 2007; Gilliam, 2007; Vellend et al., 2007). Ils se traduisent par l'homogénéisation des communautés végétales et par un affaiblissement des relations espèces-environnement (Goslee et al., 2005; Vellend et al., 2007). Ces différences ne sont pas liées à des contrastes d'hétérogénéité environnementale mais plutôt à des filtres de dispersion qui contraignent le pool d'espèces colonisant initialement les anciennes terres culturales (Gilliam, 2007; Vellend et al., 2007). C'est pourquoi les espèces dotées d'un fort potentiel de dispersion sont représentées de manière disproportionnée dans les forêts nouvellement reconverties, à l'inverse des espèces à colonisation lente (Bossuyt et al., 1999; Verheyen et al., 2004; Vellend et al., 2007). Comme pour les autres perturbations qui réduisent les liens entre espèces et environnement, les effets induits par le passé cultural

d'une forêt nouvellement reconvertie peuvent atténuer les correspondances compositionnelles entre strates forestières.

5.3.2. Historique de colonisation :

Plusieurs études ont montré que l'ordre d'arrivée des espèces peut influencer le patron de la communauté (Fukami *et al.*, 2005 ; Trowbridge, 2007 ; Fukami *et al.*, 2010). La contingence historique (contrôlée en partie par les contraintes de dispersion) et les règles d'assemblage liées aux interactions biotiques peuvent produire des effets de priorité (Belyea et Lancaster, 1999 ; Fukami *et al.*, 2005 ; Trowbridge, 2007) : la première espèce établie sur le site est susceptible de faciliter ou d'inhiber l'installation d'une autre, et donc d'imposer une certaine direction à l'assemblage de la communauté. La contingence historique, au même titre que les conditions environnementales d'un milieu, affecte la composition spécifique d'une communauté (Fukami *et al.*, 2005 ; Trowbridge, 2007). Ces considérations s'opposent au paradigme strictement déterministe du contrôle par dominance, selon lequel les processus d'exclusion compétitive mènent à un état d'équilibre unique pour un ensemble donné de conditions environnementales (Begon *et al.*, 2006). Les effets persistants de la contingence historique sur le patron de la communauté végétale forestière affaiblissent la relation entre espèce et environnement, réduisant du même coup la cohérence des variations compositionnelles entre strates forestières.

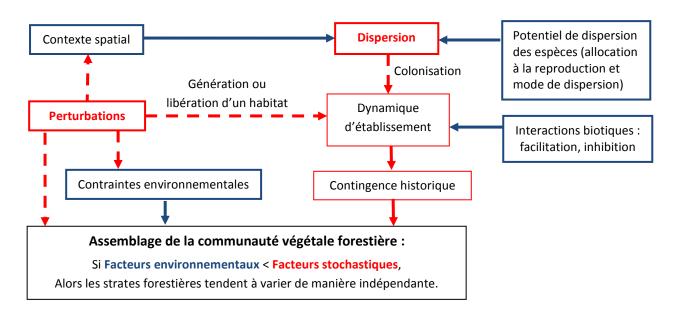


Figure 7 : Représentation schématique de l'influence des processus stochastiques sur l'assemblage d'une communauté végétale forestière. Les sources de stochasticité et les processus stochastiques sont représentés en rouge ; les facteurs relativement prévisibles sont encadrés en bleu.

6. CONCLUSION

Plusieurs éléments théoriques sont susceptibles d'expliquer la nature différente des relations entre strates forestières (Tableaux 5 et 6). Les strates sont liées entre elles : (i) lorsqu'elles s'affectent mutuellement via des interactions biotiques et/ou la modification endogène de facteurs environnementaux ; (ii) lorsqu'elles répondent de manière uniforme aux mêmes facteurs environnementaux et/ou perturbations. La mise en évidence de liens causaux entre strates forestières dépend des variables considérées pour caractériser les fractions de communauté mais aussi de la prise en compte du contexte temporel. La mise en évidence de liens de simple corrélation entre strates peut quant à elle être largement dépendante de l'échelle à laquelle on se réfère. La littérature scientifique recensée dans le cadre de cette synthèse fait état de liens relativement faibles entre strates forestières. L'absence de liens étroits entre strates peut résulter de différents processus (Tableau 6) : (i) les facteurs environnementaux structurant les fractions de communauté diffèrent selon la position verticale de la strate considérée ; (ii) les conditions environnementales ne sont pas perçues de la même manière du fait des contrastes de taille entre les groupes fonctionnels stratifiés ; (iii) les contrastes de cycle de vie entre les espèces des différentes strates mènent à des décalages temporels de réponse aux perturbations ; (iv) un fort recouvrement de niches écologiques entre espèces peut altérer les réponses compositionnelles de la communauté aux contraintes environnementales, et ainsi réduire la cohérence des variations entre strates; (v) des interactions biotiques de facilitation ou d'inhibition intra-strates altèrent les liens entre strates forestières ; (vi) l'intervention de facteurs stochastiques (liés à la dispersion et aux perturbations) et leur empreinte historique sur le patron de la communauté participent largement au découplage des variations compositionnelles entre strates.

Tableau 5 : Récapitulatif des types de relations possibles entre strates forestières.

Couplage entre strates			Absence de lien entre strates	
Relations causales		Relations non causales	Absence de nen entre strates	
Interactions biotiques inter-strates	Modification endogène des facteurs environnementaux	Réponses similaires aux mêmes facteurs environnementaux exogènes	Réponses différentes à un même environnement	Intervention de processus aléatoires ou semi-aléatoires aux différents niveaux de la stratification forestière
	Déterminisme :		Stochasticité: importance de l'historique d'assemblage	

Tableau 6 : Récapitulatif des facteurs responsables du découplage des variations entre strates.

Déterminisme : facteurs environnementaux	Stochasticité : facteurs historiques
 Réponses à des gradients environnementaux différents Réponses aux mêmes gradients environnementaux et/ou perturbations MAIS: A des échelles spatiales différentes De manière décalée dans le temps De manière plus ou moins visibles (variabilité génotypique intraspécifique, plasticité phénotypique, interactions biotiques d'inhibition ou de facilitation intra-strates) 	 Historique de perturbations naturelles (feu, herbivorie) ou anthropiques (coupe, passé cultural) Historique d'assemblage de la communauté: Dispersion = processus semi-aléatoire (importance du contexte spatial et des caractéristiques spécifiques à l'espèce) Effets de voisinage indépendants entre strates et décalage temporel de réponse à la perturbation. Dynamique d'établissement (étroitement liée à l'historique de perturbations) Effets de priorité et réduction du lien espèceenvironnement.

Le patron d'organisation d'une communauté végétale forestière dépend : (i) des conditions abiotiques de l'habitat (facteurs environnementaux exogènes) ; (ii) de la dynamique interne à la communauté (facteurs environnementaux endogènes et interactions biotiques) et (iii) de l'empreinte historique de facteurs stochastiques tels que l'occurrence de perturbations et le hasard de la dispersion. Si l'on se fie aux résultats des articles recensés dans le cadre de cette synthèse, on remarque que le pouvoir prédictif des facteurs environnementaux est relativement faible à l'échelle de la station forestière. Autrement dit, il est possible que la composante stochastique joue un rôle majeur dans la structuration d'une communauté végétale, réduisant inéluctablement la force des liens entre strates forestières.

Comme il l'a été évoqué en introduction, il serait intéressant dans la pratique de pouvoir prédire les caractéristiques de l'ensemble de la communauté végétale forestière à partir des attributs d'une seule strate. Cependant, cette démarche n'est envisageable qu'en cas de liens étroits entre strates forestières. Or, les liens ayant été quantifiés jusqu'alors à l'échelle de la station sont souvent très faibles et leur détection peut dépendre de plusieurs paramètres (contexte environnemental, type de forêt, échelle d'étude). Ainsi, bien que cette possibilité offre des perspectives attrayantes, il semble qu'une grande partie des liens quantifiés entre strates ne soient pas suffisamment fiables à l'échelle de la station pour être généralisables. En d'autres termes, même s'il est relativement possible d'inférer le type écologique d'une communauté végétale forestière à partir des caractéristiques d'une seule strate à l'échelle du paysage, il nous est impossible de recourir à une inférence plus précise,

notamment lorsque l'on se réfère à l'échelle de la station. La complexité des écosystèmes forestiers est telle que la caractérisation des attributs d'une strate forestière ne nous permet pas de nous affranchir de la caractérisation de l'ensemble de la communauté.

BIBLIOGRAPHIE

Ádám, R., P. Ódor et J. Bölöni. 2013. "The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests." *Community Ecology.* **14** (1): 101-109.

Alemmeren Jamir, S., K. Upadhaya et H. N. Pandey. 2006. "Life form composition and stratification of montane humid forests in Meghalaya, northeast India." *Tropical Ecology.* **47** (2): 183-190.

Álvarez-Álvarez, P., M. Barrio-Anta, A. Cámara-Obregón et J. M. R. dos Santos Bento. 2013. "Ground vegetation as an indicator of site quality: Effect of non-site factors on the productivity of newly established chestnut plantations in northwestern Spain." *Journal of Forest Research.* **18** (5): 407-417.

Augusto, L., J.-L. Dupouey et J. Ranger. 2003. "Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests." *Annals of Forest Science*. **60** (8): 823-831.

Barbier, S., F. Gosselin et P. Balandier. 2008. "Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests." *Forest Ecology and Management.* **254** (1): 1-15.

Bartels, S. F. et H. Y. Chen. 2012. "Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient." *Journal of Vegetation Science*.

Bartemucci, P., C. Messier et C. D. Canham. 2006. "Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec." *Canadian Journal of Forest Research.* **36** (9): 2065-2079.

Begon, M., C. Townsend et J. L. Harper. 2006. "Ecology form individuals to ecosystems." *Ecology form individuals to ecosystems.*

Belyea, L. R. et J. Lancaster. 1999. "Assembly rules within a contingent ecology." *Oikos.* 402-416.

Berger, A. L. et K. J. Puettmann. 2000. "Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota." *The American Midland Naturalist.* **143** (1): 111-125.

Bossuyt, B., M. Hermy et J. Deckers. 1999. "Migration of herbaceous plant species across ancient—recent forest ecotones in central Belgium." *Journal of Ecology.* **87** (4): 629-638.

- Both, S., T. Fang, M. Böhnke, H. Bruelheide, C. Geißler, P. Kühn, T. Scholten, S. Trogisch et A. Erfmeier. 2011. "Lack of tree layer control on herb layer characteristics in a subtropical forest, China." *Journal of Vegetation Science.* **22** (6): 1120-1131.
- **Bradfield, G. E. et A. Scagel.** 1984. "Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine spruce-fir forests, southeastern British Columbia." *Vegetatio.* **55** (2): 105-114.
- **Carleton, T. et P. Maycock.** 1981. "Understorey-canopy affinities in boreal forest vegetation." *Canadian Journal of Botany.* **59** (9): 1709-1716.
- **Cavard, X., Y. Bergeron, H. Y. Chen et D. Paré.** 2011. "Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understorey: Mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata." *Journal of Vegetation Science.* **22** (6): 1105-1119.
- Chen, H. Y., S. Légaré et Y. Bergeron. 2004. "Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in Populus tremuloides stands of northern British Columbia, Canada." *Canadian Journal of Botany.* 82 (9): 1314-1323.
- **Chiapusio, G., V. E. Jassey, M. I. Hussain et P. Binet.** 2013. Evidences of Bryophyte Allelochemical Interactions: The Case of Sphagnum. "Allelopathy", Springer: 39-54.
- Chu, C., P. E. Mortimer, H. Wang, Y. Wang, X. Liu et S. Yu. 2014. "Allelopathic effects of Eucalyptus on native and introduced tree species." *Forest Ecology and Management*. (0).
- Clements, F. E. 1936. "Nature and structure of the climax." *Journal of Ecology.* **24** (1): 252-284.
- **Convey, P. et R. I. L. Smith.** 1993. "Investment in sexual reproduction by Antarctic mosses." *Oikos*. 293-302.
- Corney, P., M. Le Duc, S. Smart, K. Kirby, R. Bunce et R. Marrs. 2006. "Relationships between the species composition of forest field-layer vegetation and environmental drivers, assessed using a national scale survey." *Journal of Ecology.* **94** (2): 383-401.
- **Cottenie, K.** 2005. "Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics." *Ecology Letters.* **8** (11): 1175-1182.
- **Crittenden, P.** 1999. "Aspects of the ecology of mat-forming lichens." *Rangifer.* **20** (2-3): 127-139.
- Dambrine, E., J.-L. Dupouey, L. Laüt, L. Humbert, M. Thinon, T. Beaufils et H. Richard. 2007. "Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture." *Ecology.* **88** (6): 1430-1439.
- **Daubenmire, R.** 1952. "Forest Vegetation of Northern Idaho and Adjacent Washington, and Its Bearing on Concepts of Vegetation Classification." *Ecological Monographs.* **22** (4): 301-330.
- **De Grandpre, L., Y. Bergeron, T. Nguyen, C. Boudreault et P. Grondin.** 2003. "Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forest of Quebec." *The herbaceous layer in forests of eastern North America. Edited by FS Gilliam and MR Roberts. Oxford University Press, New York.* 238-261.

- **Decocq, G.** 2002. "Patterns of plant species and community diversity at different organization levels in a forested riparian landscape." *Journal of Vegetation Science.* **13** (1): 91-106.
- Eisenhauer, N., K. Yee, E. A. Johnson, M. Maraun, D. Parkinson, D. Straube et S. Scheu. 2011. "Positive relationship between herbaceous layer diversity and the performance of soil biota in a temperate forest." *Soil Biology and Biochemistry.* **43** (2): 462-465.
- Ellis, C. J. et S. C. Ellis. 2010. "Quantifying the role of deterministic assembly and stochastic drift in a natural community of Arctic mosses." *Oikos.* **119** (3): 465-474.
- **Etienne, R. S. et D. Alonso.** 2007. "Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence." *Journal of Statistical Physics.* **128** (1-2): 485-510.
- **Fenton, N. et Y. Bergeron.** 2013. "Stochastic processes dominate during boreal bryophyte community assembly." *Ecology.*
- **Fenton, N., S. Légaré, Y. Bergeron et D. Paré.** 2006. "Soil oxygen within boreal forests across an age gradient." *Canadian journal of soil science.* **86** (1): 1-9.
- **Fenton, N. J. et Y. Bergeron.** 2006. "Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light." *Journal of Vegetation Science.* **17** (1): 65-76.
- **Flinn, K. M., T. C. Gouhier, M. J. Lechowicz et M. J. Waterway.** 2010. "The role of dispersal in shaping plant community composition of wetlands within an old-growth forest." *Journal of Ecology.* **98** (6): 1292-1299.
- **Frelich, L. E., J. L. Machado et P. B. Reich.** 2003. "Fine-scale environmental variation and structure of understorey plant communities in two old-growth pine forests." *Journal of Ecology.* **91** (2): 283-293.
- **Frelich, L. E. et P. B. Reich.** 1995. "Neighborhood effects, disturbance, and succession in forests of the western Great Lakes region." *Ecoscience. Sainte-Foy.* **2** (2): 148-158.
- Fukami, T., I. A. Dickie, J. Paula Wilkie, B. C. Paulus, D. Park, A. Roberts, P. K. Buchanan et R. B. Allen. 2010. "Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities." *Ecology Letters*. **13** (6): 675-684.
- **Fukami, T., T. Martijn Bezemer, S. R. Mortimer et W. H. Putten.** 2005. "Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly." *Ecology Letters.* **8** (12): 1283-1290.
- **Gagnon, D. et G. E. Bradfield.** 1986. "Relationships among forest strata and environment in southern coastal British Columbia." *Canadian Journal of Forest Research.* **16** (6): 1264-1271.
- **Gastauer, M. et J. A. A. Meira-Neto.** 2013. "Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly." *Folia Geobotanica*. 1-17.
- **Gilbert, B. et M. J. Lechowicz.** 2004. "Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* **101** (20): 7651-7656.

- **Gilliam, F. S.** 2002. "Effects of harvesting on herbaceous layer diversity of a central Appalachian hardwood forest in West Virginia, USA." *Forest Ecology and Management.* **155** (1-3): 33-43.
- **Gilliam, F. S.** 2007. "The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems." *BioScience*. **57** (10): 845-858.
- **Gilliam, F. S. et M. R. Roberts** 2003a. "The herbaceous layer in forests of eastern North America", Oxford University Press.
- **Gilliam, F. S. et M. R. Roberts.** 2003b. "Interactions between the herbaceous layer and overstory canopy of eastern forests." *The herbaceous layer in forests of eastern North America. Oxford University Press, New York, New York, USA.* 198-223.
- **Gilliam, F. S., N. L. Turrill et M. B. Adams.** 1995. "Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests." *Ecological Applications*. 947-955.
- **Gleason, H. A.** 1926. "The individualistic concept of the plant association." *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* **53** (1): 7-26.
- **Gonzalez, M., M. Deconchat et G. Balent.** 2009. "Woody plant composition of forest layers: The importance of environmental conditions and spatial configuration." *Plant Ecology.* **201** (1): 305-318.
- **Goslee, S. C., W. A. Niering, D. L. Urban et N. L. Christensen.** 2005. "Influence of environment, history and vegetative interactions on stand dynamics in a Connecticut forest." *Journal of the Torrey Botanical Society.* **132** (3): 471-482.
- **Göthe, E., D. G. Angeler et L. Sandin.** 2013. "Metacommunity structure in a small boreal stream network." *Journal of Animal Ecology.* **82** (2): 449-458.
- **Halpern, C. B. et J. A. Lutz.** 2013. "Canopy closure exerts weak controls on understory dynamics: A 30-year study of overstory-understory interactions." *Ecological Monographs.* **83** (2): 221-237.
- Halvorsen Økland, R., K. Rydgren et T. Økland. 2003. "Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity." *Ecology.* **84** (7): 1909-1919.
- **Hart, S. A. et H. Y. Chen.** 2006. "Understory vegetation dynamics of North American boreal forests." *Critical Reviews in Plant Sciences.* **25** (4): 381-397.
- **Hart, S. A. et H. Y. Chen.** 2008. "Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest." *Ecological Monographs.* **78** (1): 123-140.
- **Holeksa, J.** 2003. "Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest." *Plant Ecology.* **168** (1): 57-67.
- **Hubbell, S. P.** 2001. "The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32)", Princeton University Press.

- **Hutchinson, G. E.** 1959. "Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?" *The American Naturalist.* **93** (870): 145-159.
- **Imhof, S., H. B. Massicotte, L. H. Melville et R. L. Peterson.** 2013. Subterranean morphology and mycorrhizal structures. "Mycoheterotrophy", Springer: 157-214.
- Jones, M. M., H. Tuomisto, D. B. Clark et P. Olivas. 2006. "Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns." *Journal of Ecology.* **94** (1): 181-195.
- **Karst, J., B. Gilbert et M. J. Lechowicz.** 2005. "Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales." *Ecology.* **86** (9): 2473-2486.
- **Kern, C. C., R. A. Montgomery, P. B. Reich et T. F. Strong.** 2013. "Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest." *Journal of Plant Ecology.* **6** (1): 101-112.
- Klinka, K., H. Y. H. Chen, Q. Wang et L. De Montigny. 1996. "Forest canopies and their influence on understory vegetation in early- seral stands on west Vancouver Island." *Northwest Science.* **70** (3): 193-200.
- **LaRade, S. E. et E. W. Bork.** 2011. "Short communication: Aspen forest overstory relations to understory production." *Canadian Journal of Plant Science.* **91** (5): 847-851.
- **Leboeuf, A., R. A. Fournier, J. E. Luther, A. Beaudoin et L. Guindon.** 2012. "Forest attribute estimation of northeastern Canadian forests using QuickBird imagery and a shadow fraction method." *Forest Ecology and Management.* **266**: 66-74.
- **Légaré, S., Y. Bergeron, A. Leduc et D. Paré.** 2001. "Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec." *Canadian Journal of Botany.* **79** (9): 1019-1027.
- **Légaré, S., Y. Bergeron et D. Paré.** 2002. "Influence of forest composition on understory cover in boreal mixed-wood forests of western Quebec." *Silva Fennica.* **36** (1): 353-366.
- **Lindh, B. C.** 2005. "Effects of conifer basal area on understory herb presence, abundance, and flowering in a second-growth Douglas-fir forest." *Canadian Journal of Forest Research.* **35** (4): 938-948.
- **Lyon, J. et N. M. Gross.** 2005. "Patterns of plant diversity and plant—environmental relationships across three riparian corridors." *Forest Ecology and Management.* **204** (2): 267-278.
- **MacDonald, R. L., H. Y. H. Chen, B. P. Palik et E. E. Prepas.** 2014. "Influence of harvesting on understory vegetation along a boreal riparian-upland gradient." *Forest Ecology and Management.* **312**: 138-147.
- **Mallik, A.** 2003. "Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keytsone species change." *Critical Reviews in Plant Sciences.* **22** (3-4): 341-366.

- Massicotte, H. B., R. L. Peterson, L. H. Melville, D. L. Luoma et D. Southworth. 2011. "Biology of Mycoheterotrophic and Mixotrophic Plants." *Biocomplexity of Plant-Fungal Interactions*. 109.
- Mataji, A., P. Moarefvand, S. B. Kafaki et M. Madanipour Kermanshahi. 2010. "Understory vegetation as environmental factors indicator in forest ecosystems." *International Journal of Environmental Science and Technology.* **7** (4): 629-638.
- **McCune, B. et T. Allen.** 1985. "Will similar forests develop on similar sites?" *Canadian Journal of Botany.* **63** (3): 367-376.
- **McCune, B. et J. A. Antos.** 1981a. "Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana." *Ecology.* 1196-1204.
- **McCune, B. et J. A. Antos.** 1981b. "Diversity relationships of forest layers in the Swan Valley, Montana." *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* 354-361.
- **McEwan, R. W., R. N. Muller et B. C. McCarthy.** 2005. "Vegetation-environment relationships among woody species in four canopy-layers in an old-growth mixed mesophytic forest." *Castanea.* **70** (1): 32-46.
- McKenzie, D., C. B. Halpern et C. R. Nelson. 2000. "Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington, U.S.A." *Canadian Journal of Forest Research.* **30** (10): 1655-1666.
- **Messier, C., S. Parent et Y. Bergeron.** 1998. "Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests." *Journal of Vegetation Science*. **9** (4): 511-520.
- **Moffett, M. W.** 2000. "What's "Up"? A Critical Look at the Basic Terms of Canopy Biology1." *Biotropica*. **32** (4a): 569-596.
- **Mölder, A., M. Bernhardt-Römermann et W. Schmidt.** 2008. "Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech?" *Forest Ecology and Management.* **256** (3): 272-281.
- **Murphy, S. J. et B. C. McCarthy.** 2014. "Temporal change in the herbaceous understory community of an old-growth forest: from seasons to decades." *Plant Ecology.* 1-12.
- **Nakashizuka, T.** 2001. "Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests." *Trends in Ecology & Evolution.* **16** (4): 205-210.
- **Nekola, J. C. et P. S. White.** 1999. "The distance decay of similarity in biogeography and ecology." *Journal of Biogeography.* **26** (4): 867-878.
- **Nilsson, M. C. et D. A. Wardle.** 2005. "Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest." *Frontiers in Ecology and the Environment.* **3** (8): 421-428.
- Økland, R. H., K. Rydgren et T. Økland. 1999. "Single-tree influence on understorey vegetation in a Norwegian boreal spruce forest." *Oikos.* 488-498.

- **Parker, G. G. et M. J. Brown.** 2000. "Forest Canopy Stratification—Is It Useful?" *The American Naturalist.* **155** (4): 473-484.
- **Pharo, E. J. et D. B. Lindenmayer.** 2009. "Biological legacies soften pine plantation effects for bryophytes." *Biodiversity and Conservation.* **18** (7): 1751-1764.
- **Prescott, C. E. et S. J. Grayston.** 2013. "Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs." *Forest Ecology and Management.* **309**: 19-27.
- Qin, X., G. Li, D. Wang, R. Liu, G. Yang, Y. Feng et G. Ren. 2011. "Determinism versus chance in canopy gap herbaceous species assemblages in temperate abies-betula forests." *Forest Ecology and Management*. **262** (6): 1138-1145.
- Reich, P. B., P. Bakken, D. Carlson, L. E. Frelich, S. K. Friedman et D. F. Grigal. 2001. "Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests." *Ecology.* **82** (10): 2731-2748.
- **Reich, P. B., L. E. Frelich, R. A. Voldseth, P. Bakken et E. C. Adair.** 2012. "Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity." *Journal of Ecology.* **100** (2): 539-545.
- **Rey Benayas, J. M.** 1995. "Patterns of diversity in the strata of boreal montane forest in British Columbia." *Journal of Vegetation Science.* **6** (1): 95-98.
- **Royo, A. A. et W. P. Carson.** 2006. "On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession." *Canadian Journal of Forest Research.* **36** (6): 1345-1362.
- **Royo, A. A. et T. E. Ristau.** 2013. "Stochastic and deterministic processes regulate spatio-temporal variation in seed bank diversity." *Journal of Vegetation Science.* **24** (4): 724-734.
- **Sagers, C. L. et J. Lyon.** 1997. "Gradient analysis in a riparian landscape: contrasts among forest layers." *Forest Ecology and Management.* **96** (1): 13-26.
- **Simard, M., P. Y. Bernier, Y. Bergeron, D. Paré et L. Guérine.** 2009. "Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: Effect of time since fire and topography." *Canadian Journal of Forest Research.* **39** (3): 546-552.
- **Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, P. Y. Bernier et D. Pare.** 2007. "Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils." *Ecol Appl.* **17** (6): 1619-1637.
- **Smith, A. P.** 1973. "Stratification of Temperate and Tropical Forests." *The American Naturalist.* **107** (957): 671-683.
- **St-Denis, A., D. Kneeshaw et Y. Bergeron.** 2010. "The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands." *Forest Ecology and Management.* **259** (3): 469-476.
- **Strong, W., D. Pluth, G. L. Roi et I. Corns.** 1991. "Forest understory plants as predictors of lodgepole pine and white spruce site quality in west-central Alberta." *Canadian Journal of Forest Research.* **21** (11): 1675-1683.

- **Suchar, V. A. et N. L. Crookston.** 2010. "Understory cover and biomass indices predictions for forest ecosystems of the Northwestern United States." *Ecological Indicators.* **10** (3): 602-609.
- **Svenning, J. C. et F. Skov.** 2002. "Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalø, Denmark): The importance of environment and dispersal." *Plant Ecology.* **160** (2): 169-185.
- **Thiffault, N., N. J. Fenton, A. D. Munson, F. Hébert, R. A. Fournier, O. Valeria, R. L. Bradley, Y. Bergeron, P. Grondin et D. Paré.** 2013. "Managing Understory Vegetation for Maintaining Productivity in Black Spruce Forests: A Synthesis within a Multi-Scale Research Model." *Forests.* **4** (3): 613-631.
- **Trowbridge, W. B.** 2007. "The role of stochasticity and priority effects in floodplain restoration." *Ecological Applications.* **17** (5): 1312-1324.
- **Turner, I. M., H. T. W. Tan et K. S. Chua.** 1996. "Relationships between herb layer and canopy composition in a tropical rain forest successional mosaic in Singapore." *Journal of Tropical Ecology.* **12** (6): 843-851.
- Van Couwenberghe, R., C. Collet, E. Lacombe et J.-C. Gégout. 2011. "Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients." *Forest Ecology and Management*. **262** (8): 1483-1490.
- Vellend, M., K. Verheyen, K. M. Flinn, H. Jacquemyn, A. Kolb, H. Van Calster, G. Peterken, B. J. Graae, J. Bellemare et O. Honnay. 2007. "Homogenization of forest plant communities and weakening of species—environment relationships via agricultural land use." *Journal of Ecology.* **95** (3): 565-573.
- **Verheyen, K., M. Vellend, H. Van Calster, G. Peterken et M. Hermy.** 2004. "Metapopulation dynamics in changing landscapes: a new spatially realistic model for forest plants." *Ecology.* **85** (12): 3302-3312.
- Vockenhuber, E. A., C. Scherber, C. Langenbruch, M. Meißner, D. Seidel et T. Tscharntke. 2011. "Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **13** (2): 111-119.
- **Von Arx, G., E. Graf Pannatier, A. Thimonier et M. Rebetez.** 2013. "Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: Potential implications for seedling establishment in a changing climate." *Journal of Ecology.* **101** (5): 1201-1213.
- **Wagner, S., H. Fischer et F. Huth.** 2011. "Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments." *European Journal of Forest Research.* **130** (1): 17-40.
- Whitney, G. et D. R. Foster. 1988. "Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England." *The Journal of Ecology.* 867-876.
- **Wilson, J. B.** 1989. "A null model of guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rain forest." *Oecologia.* **80** (2): 263-267.
- **Yu, M. et O. J. Sun.** 2013. "Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem." *Forest Ecology and Management.* **300**: 14-20.