

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

FACTEURS EXPLIQUANT LA COMPOSITION ET LA DIVERSITÉ DE LA
VÉGÉTATION VASCULAIRE DE SOUS-BOIS DES PEUPELEMENTS DE
PEUPLIERS FAUX-TREMBLES DANS LA FORÊT BORÉALE AU CANADA

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
MAUDE CRISPO

JUIN 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

« *Il y a plus dans les forêts que dans les livres.* » – Saint Bernard de Clairvaux

Un instant de répit au milieu d'une longue marche en forêt. Nous prenons le temps d'admirer la beauté de notre décor, d'en respirer les effluves, d'en observer les subtilités. Nous contempons un paysage qui semble figé dans le temps, comme une photographie. Cette image, cet état ponctuel que nous observons, constitue pourtant le résultat précaire de l'enchevêtrement complexe de facteurs physiques et d'interactions biologiques, le bilan momentané des conditions présentes et des événements passés.

La végétation de sous-bois, même sous le couvert protecteur des grands arbres, n'échappe pas à ces processus. Ces tapis de plantes et d'arbustes se sont assemblés sous la férule d'une multitude de variables difficiles à dissocier, allant des conditions climatiques régionales à la plus fine des variations du microrelief. Mais quels sont ces mécanismes? Quelle est leur importance relative? C'est autour de ces interrogations que s'est développée ma recherche qui vise à évaluer comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois de peuplements de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx.) de la forêt boréale canadienne sont influencées par le régime des feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité physique du milieu.

Cette étude a été réalisée avec le soutien financier du *Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada* (CRSNG) et du *Fonds de Recherche Nature et Technologies du Québec* (FRQNT).

REMERCIEMENTS

« Qui a peur des feuilles ne doit pas approcher de la forêt. » – Jacques Amiot

Il y a dans ce geste quelque chose de magique, d'enchanteur. Ce n'est qu'à la toute fin de la rédaction de son mémoire que l'on prend sereinement sa plume pour partager enfin toute la reconnaissance que l'on éprouve envers ces nombreuses personnes qui nous ont accompagnés dans ce processus, parfois brièvement, le temps d'un coup de pouce bienfaiteur, parfois tout au long de notre parcours, en véritables complices.

Je tiens d'abord à remercier mes directeurs, Yves Bergeron et Alain Leduc. Merci de m'avoir accueillie dans votre équipe et de m'avoir confié un si beau projet. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir offert un soutien sans failles. Merci pour vos conseils, votre aide, votre patience et votre grande compréhension. J'ai été honorée de faire partie de votre labo et j'en conserverai un souvenir impérissable.

« Si, marchant dans la forêt, tu rencontres deux fois le même arbre, c'est que tu es perdu. » – Proverbe chinois

Merci à mon équipe de terrain qui est partie avec moi pour une grande aventure à travers les peupleraies du Canada, merci à Albanie Leduc, Jean-Bastien Lambert et Mathieu Latutrie. Ce fut un périple inoubliable à bord de notre super roulotte, un périple bercé par le son d'un sifflet et de ritournelles; parsemé d'ours noirs et de moustiques; arrosé de bons vins ontariens et de chartreuse et pimenté de nos nombreux délires immortalisés dans une chanson et quelques étranges photos. Merci pour votre amitié, votre aide, votre implication enthousiaste, votre ouverture d'esprit, vos bons repas, votre humour et votre très agréable compagnie. Je retournerais n'importe quand vivre dans ces quelques mètres carrés avec vous! Merci Albanie de m'avoir si bien introduite dans la grande famille du labo, tu es une amie spéciale pour moi. Merci JB pour ton expertise exceptionnelle qui m'aura grandement facilité la tâche, je t'en

suis très reconnaissante. D'autres mercis bien sincères à ceux qui ont aussi contribué à la réussite de ce voyage, Dave Gervais, Raynald Julien et un merci tout spécial pour Danielle Charron, grande manitou de la logistique de terrain, opératrice efficace et dévouée au quotidien.

« Le délire d'interprétation ne commence qu'où l'homme mal préparé prend peur dans cette forêt d'indices. » – André Breton

Merci à mes autres contributeurs, Pierre Nlungu, Suzanne Brais et Rémi St-Amant pour le partage de données. Merci à Pierre Legendre pour ses conseils avisés et son enseignement passionné des statistiques. Merci à Jocelyn Forget, Jacques Brisson, Daniel Kneeshaw, Alain Leduc et Yves Bergeron pour votre appui lors de mes demandes de bourses, votre soutien a certainement fait une différence. Merci au personnel du CEF pour votre disponibilité et vos belles initiatives qui créent une véritable cohésion entre les étudiants et les chercheurs.

« Arbres de la forêt, vous connaissez mon âme. » – Victor Hugo

Ma maîtrise aura aussi été le berceau de moult amitiés durables et sincères. Je me serai tant enrichie à vos côtés, merci énormément pour tous ces beaux moments : Albanie, Annie-Claude, Aurélie, Aurore, Cécile, Emeline, Éric, Dave, Jean-Bastien, Jeanne, Jean-Simon, Johann, Julie, Krystel, Luana, Maryse, Maxime, Nicolas, Olivier, Pierre, Samira, Sandrine, Simon, Sophie, Sylvain, Vincent... Et une pensée très spéciale pour mes alcoolytes préférées, merci pour votre soutien indéfectible, puisse notre amitié perdurer au-delà du temps et des frontières.

« Lorsqu'on a aimé [un homme] de tous ses yeux, de tous ses matins, de toutes les forêts, champs, sources et oiseaux, on sait qu'on ne l'a pas encore aimé assez et que le monde n'est qu'un commencement de tout ce qui vous reste à faire. » – Romain Gary

Ah, Louis... Merci infiniment pour ton extraordinaire présence à mes côtés et ton soutien presque surhumain. Merci de me tirer toujours vers le haut, de me faire

confiance et de me faire sentir si spéciale. Merci pour ton amour chevaleresque, tes convictions contagieuses, ta loyauté inébranlable, ton engagement sincère, tes attentions, ta volonté de toujours faire mieux, ta compagnie tellement plaisante, parfois délirante, merci tout simplement de faire partie de ma vie. Je chéris notre complicité qui dépasse tout ce que j'aurais pu imaginer. Il y a beaucoup de toi dans ce mémoire.

« Sur terre les humains passent comme les feuilles : si le vent fait tomber les unes sur le sol, la forêt vigoureuse, au retour du printemps, en fait pousser bien d'autres; chez les hommes ainsi les générations l'une à l'autre succèdent. » – Homère

Merci à ma famille, Lorraine, Jean-Yves, Louis-Philippe et Laurie. Merci pour votre soutien rempli d'amour, votre disponibilité et votre humour complètement débile que j'apprécie tant. Merci d'avoir jeté les bases de ce que je suis devenue et de m'aimer inconditionnellement. Merci à toute ma famille élargie et une pensée spéciale pour deux grandes dames qui se sont éteintes pendant ma maîtrise, Mamie et Jeannine, j'aurais aimé partager ma joie avec vous, je sais que vous auriez été fières, je pense souvent à vous. Et merci à ma très chère belle-famille, merci pour votre intérêt, votre présence, vos conseils et votre grande générosité.

Et finalement, merci à mes amis de la Vieille Garde qui m'accompagnent depuis des lustres (ou presque) dans toutes mes folles aventures. Vous faites partie de ma famille et je vous aime profondément. Je n'ose pas vous nommer, puisque ce serait indécent d'exposer ainsi à quel point je suis chanceuse d'avoir tant de magnifiques personnes autour de moi. Merci pour tout.

« I don't know where I'm going from here, but I promise it won't be boring. » – David Bowie

*La Nature est un temple où de vivants piliers
Laissent parfois sortir de confuses paroles
L'homme y passe à travers des forêts de symboles
Qui l'observent avec des regards familiers.*

Charles Baudelaire

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
REMERCIEMENTS	iii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xiii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xv
RÉSUMÉ	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique	1
État des connaissances	4
Définir et mesurer les communautés végétales	4
Composition et diversité de la végétation de sous-bois de la forêt boréale au Canada	7
Limitation de la diversité végétale par la disponibilité des ressources	13
Objectifs	15
CHAPITRE I	
FACTEURS EXPLIQUANT LA COMPOSITION ET LA DIVERSITÉ DE LA VÉGÉTATION VASCULAIRE DE SOUS-BOIS DE PEUPELEMENTS DE PEUPLIERS FAUX-TREMBLES (<i>Populus tremuloides</i> Michx) DANS LA FORÊT BORÉALE AU CANADA	19
1.1 Résumé	20
1.2 Introduction	21
1.3 Méthodologie	26
1.3.1 Région à l'étude et sélection des sites	26
1.3.2 Relevés de végétation	28
1.3.3 Variables explicatives	28
1.3.4 Analyse de la composition végétale	32
1.3.5 Indices de diversité	34
1.3.6 Analyse descriptive des indices de diversité et sélection de modèles	36
1.4 Résultats	40

1.4.1	Analyse de la composition végétale.....	40
1.4.2	Analyse descriptive des indices de diversité par ensemble régional.....	47
1.4.3	Sélection de modèles hiérarchique – Richesse spécifique bonifiée.....	51
1.4.4	Sélection de modèles hiérarchique – Diversité bêta intrasite totale.....	54
1.4.5	Sélection de modèles hiérarchique – Équitabilité des espèces.....	56
1.5	Discussion.....	58
1.5.1	Composition végétale.....	58
1.5.2	Richesse spécifique.....	66
1.5.3	Diversité bêta intrasite totale.....	71
1.5.4	Équitabilité des espèces.....	74
1.6	Conclusion.....	78
1.7	Références.....	80
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	96
	ANNEXE A	
	SCHÉMA DU PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE DANS LES SITES.....	101
	ANNEXE B	
	DÉTAILS DU CALCUL DE L'INDICE D'HÉTÉROGÉNÉITÉ LOCALE	102
	ANNEXE C	
	DÉTAILS DU CALCUL DE L'AMBIANCE FORESTIÈRE.....	105
	BIBLIOGRAPHIE.....	107

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1	Carte des sites échantillonnés dans la forêt boréale au Canada et leur classe d'indice forêt météo maximal moyen.....27
1.2	Diagramme de Shepard illustrant la relation monotone croissante entre les distances observées dans la configuration engendrée par l'ordination et les dissimilarités observées entre les sites.....40
1.3	Cadrage multidimensionnel non métrique des sites en fonction de la composition végétale vasculaire de leur sous-bois. Les variables représentées par des vecteurs gris pâle (HET, DRAIN et AMB) ne sont pas significativement corrélées à la position des sites. Les variables représentées par des vecteurs noirs (DJ, lnCEC, LAT (latitude), PLUIE, LAI et sqFWI) sont corrélées à la position des sites dans le cadrage (valeur-p \leq 0,005). Les isoplèthes représentent la longitude et elles sont aussi corrélées à la position des sites (valeur-p < 0,001). Les points rosés représentent les espèces.....41
1.4	Graphique de la richesse spécifique estimée à l'aide de deux estimateurs non paramétriques basés sur l'abondance des espèces et comparaison avec les valeurs de richesse spécifique partielle et de richesse spécifique bonifiée.....47
1.5	Diagrammes à bandes des moyennes des trois indices de diversité pour l'ensemble des sites au Canada (TOUS) et par ensemble régional (marge d'erreur de 95 %). Les astérisques dans le 2 ^e diagramme indiquent des valeurs significativement différentes dans l'ensemble régional concerné.....49
1.6	Boîtes à moustaches représentant la dispersion des trois indices de diversité pour l'ensemble du pays, pour l'Est et l'Ouest du Canada, et pour la province de l'Ontario. Les effectifs des échantillons sont en gris au-dessus des boîtes. E = étendue des données.....50

- 1.7 Diagrammes des valeurs observées en fonction des valeurs prédites pour les modèles globaux locaux et régionaux (ces derniers incluent les variables locales sélectionnées s'il y a lieu), rho de Spearman ρ et R^2 ajusté de la régression multiple, pour les trois paramètres de diversité.....52
- A.1 Schéma du plan d'échantillonnage dans les sites : disposition des quadrats (carrés noirs) dans chaque parcelle circulaire de 400 m². Les quadrats sont distancés d'un mètre. P = emplacement des photos hémisphériques; N = nord; O = ouest; S = Sud; E = est.....101
- C.1 Exemple d'une image satellitaire (*Landsat*) quadrillée utilisée pour le calcul de l'ambiance forestière.....106

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1	Tableau des variables locales et régionales sélectionnées pour leur effet potentiel sur la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles dans la forêt boréale au Canada.....30
1.2	Tableau des ensembles régionaux utilisés pour l'analyse des paramètres de diversité, de l'échelle la plus fine (PROV) à l'échelle la plus large (REG2).....37
1.3	Tableau des modèles candidats pour les deux échelles d'analyse (locale et régionale) de la sélection de modèles hiérarchique et les variables qui y sont incluses.....39
1.4	Tableau des moyennes des variables explicatives pour l'Ouest et l'Est du Canada et des résultats de leur régression linéaire en fonction de la longitude.....43
1.5	Tableau des moyennes des variables environnementales pour chacun des groupes de sites obtenus par un groupement hiérarchique.....45
1.6	Tableau des espèces les plus spécifiques et fidèles aux groupes obtenus par un groupement hiérarchique en fonction des variables environnementales, leur indice <i>INDVAL</i> , leur spécificité au groupe de sites (A_{kj}), leur fidélité au groupe (B_{kj}) et leur classification de tolérance aux feux selon Rowe (1983).....46
1.7	Résultats de la sélection de modèles hiérarchique et des inférences multimodèles pour les analyses locale et régionale de la richesse spécifique bonifiée. Les paramètres sont en caractères gras et en italiques lorsque leur intervalle de confiance à 95 % n'inclut pas zéro. Les variables retenues dans le modèle final sont en rouge.....53

- 1.8 Résultats de la sélection de modèles hiérarchique et des inférences multimodèles pour les analyses locale et régionale de la diversité bêta intrasite totale. Les paramètres sont en caractères gras et en italiques lorsque leur intervalle de confiance à 95 % n'inclut pas zéro. Les variables retenues dans le modèle final sont en rouge.....55
- 1.9 Résultats de la sélection de modèles hiérarchique et des inférences multimodèles pour les analyses locale et régionale de l'équitabilité des espèces. Les paramètres sont en caractères gras et en italiques lorsque leur intervalle de confiance à 95 % n'inclut pas zéro. Les variables retenues dans le modèle final sont en rouge.....57
- 1.10 Tableau des espèces végétales vasculaires communément retrouvées dans le sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles des forêts-parcs à trembles canadiennes, selon Moss (1932).....62
- B.1 Tableau des détails du calcul de l'indice relatif d'hétérogénéité locale (HET).....103

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AB	Alberta
AICc	Critère d'Akaike de second ordre (<i>Akaike information criterion with correction for finite sample sizes</i>)
AMB	Ambiance forestière
BDtotale	Diversité bêta intrasite totale (<i>Beta diversity total</i>)
CB	Colombie-Britannique
CEC	Capacité d'échange cationique
DJ	Total annuel moyen de degrés-jours (température de référence de 0 °C)
DRAIN	Classe de drainage
E	Est
HET	Indice d'hétérogénéité locale
<i>INDVAL</i>	Indice de la valeur indicatrice d'une espèce (<i>Indicator value index</i>)
ISF	Indice de surface foliaire
LAI	Indice de surface foliaire moyen (<i>Leaf Area Index</i>)
LAT	Latitude
LONG	Longitude
lnCEC	Logarithme naturel de la capacité d'échange cationique moyenne
MB	Manitoba
N	Nord
NMDS1	Premier axe du cadrage multidimensionnel non métrique (<i>Nonmetric Multidimensional Scaling</i>)
NMDS2	Deuxième axe du cadrage multidimensionnel non métrique (<i>Nonmetric Multidimensional Scaling</i>)
O	Ouest
ON	Ontario
PLUIE	Total annuel moyen des précipitations sous forme de pluie
QC	Québec

S	Sud
SK	Saskatchewan
sqFWI	Racine carrée de l'indice forêt météo maximal moyen (<i>square root of the Forest Fire Weather index</i>)
Valeur-p	Probabilité d'obtenir la même valeur ou une valeur extrême si l'hypothèse nulle était vraie (<i>p-value</i>)

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

A_{kj}	Spécificité de l'espèce j dans le groupe k
B_{kj}	Fidélité de l'espèce j dans le groupe k
cm	Centimètre
E	Étendue des données
E_{var}	Indice d'équitabilité des espèces
I.C. 95 %	Intervalle de confiance à 95 %
K	Nombre de paramètres dans un modèle
\ln	Logarithme naturel
\log	Logarithme
mm	Millimètre
m	Mètre
m^2	Mètre carré
r	Coefficient de Bravais-Pearson
R^2	Coefficient de détermination
S	Richesse spécifique
w_i	Poids d'Akaike
ΔAICc	Distance au meilleur modèle (delta du critère d'Akaike)
$^{\circ}\text{C}$	Degré Celsius
α	Diversité alpha
β	Diversité bêta
γ	Diversité gamma
π	Pi
ρ	rho de Spearman
Σ	Opérateur de sommation

RÉSUMÉ

Malgré sa superficie importante, la diversité de la végétation vasculaire de la forêt boréale canadienne est relativement limitée. On n'y retrouve en effet qu'un peu moins de 300 espèces de plantes. Pourtant, elle joue un rôle important dans les écosystèmes forestiers, affectant la succession des peuplements, le cycle des nutriments et la composition faunique. Il apparaît donc primordial d'acquérir davantage de connaissances à son sujet, notamment sur les facteurs environnementaux qui interviennent dans l'assemblage des communautés végétales. Cette étude vise donc à évaluer comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois de peuplements de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx) de la forêt boréale au Canada sont influencées par des conditions locales et des variables régionales, telles que le régime de feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu.

À cet effet, la végétation vasculaire de sous-bois a été échantillonnée dans 33 peupleraies le long d'un gradient transcontinental de précipitations et de régimes de feux, s'étendant de l'ouest à l'est du Canada. Après une analyse descriptive de la composition végétale, des sélections de modèles emboîtées ont été réalisées afin d'identifier les meilleurs modèles de facteurs locaux et régionaux de la richesse spécifique, de la diversité bêta intrasite totale et de l'équitabilité des espèces. Bien que la composition végétale change le long du gradient transcontinental, la richesse spécifique moyenne et la diversité bêta intrasite totale moyenne sont similaires à l'ouest et à l'est du Canada et ne varient donc pas en fonction du gradient longitudinal, mais apparaissent plutôt sous l'influence de variables locales. La richesse spécifique augmente ainsi avec l'augmentation de la capacité d'échanges cationiques du sol, le total annuel moyen de degrés-jours et l'hétérogénéité physique du site mesuré avec un indice élaboré aux fins de cette étude. La diversité bêta intrasite totale est aussi liée positivement à l'indice d'hétérogénéité locale et elle diminue avec l'augmentation de l'indice de surface foliaire de la canopée. L'équitabilité moyenne, quant à elle, diminue graduellement à travers le territoire pour être près de 25 % plus faible dans les peuplements de l'Est. Elle est influencée négativement par l'augmentation des précipitations et elle augmente avec le total annuel de degrés-jours et l'ambiance forestière. Les variables environnementales jouent ainsi un rôle important dans l'établissement de la végétation et agissent sur la structuration des assemblages locaux par la sélection ou l'élimination des espèces à partir du réservoir régional, lui-même établi par des processus historiques.

MOTS-CLÉS : végétation vasculaire de sous-bois, forêt boréale, peuplements de peupliers faux-trembles, composition et diversité végétales, gradient longitudinal, facteurs environnementaux.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

Au moment même où nous portons le regard sur une forêt, nous n'en observons qu'une image qui semble figée dans le temps, à l'instar d'un cliché photographique. Cet état momentané que nous observons constitue toutefois le résultat étoffé de l'enchevêtrement complexe d'événements passés et de conditions présentes, de l'assemblage délicat de facteurs physiques et d'interactions vivantes. La forêt n'est donc pas uniforme, elle est une véritable mosaïque d'entités distinctes qui se modifient dans le temps et dans l'espace. Mais quels sont les facteurs qui peuvent expliquer le caractère dynamique et la grande variabilité des assemblages végétaux?

Depuis ses débuts, l'étude de l'écologie des communautés végétales ne fait pas consensus et des visions contrastantes concernant les processus d'assemblage des plantes se sont multipliées au fil du temps. La prolifération de ces différentes perspectives au sein de la communauté scientifique témoigne en elle-même de la complexité du phénomène. Au début du siècle, deux approches se sont rapidement distinguées. D'abord celle de Clements (1916) qui délimitait clairement les communautés en combinaisons non aléatoires d'espèces interdépendantes et regroupées en unités qui pouvaient être définies, classées et caractérisées. Une association végétale était donc hautement prédictible et convergeait toujours vers un stade plus ou moins final déterminé par les conditions physiques environnantes.

D'un autre côté se trouvait l'approche de Gleason (1926) qui présentait les variables environnementales comme une continuité de gradients sur lesquels s'établissait un continuum de végétation. Les communautés végétales délimitées étaient un artefact causé par la juxtaposition des distributions d'espèces qui répondaient

individuellement aux divers facteurs environnementaux. Malgré cette opposition, les deux visions admettaient l'idée que les espèces se retrouvaient ensemble dans un espace donné selon leurs réponses similaires à l'environnement et dans un certain état d'équilibre avec leur habitat.

À cette vision relativement statique se sont rapidement ajoutés divers points de vue dans lesquels la notion de succession forestière, mise de l'avant comme principal moteur de changement de la composition, s'est graduellement nuancée. Des conceptions moins déterministes, dans lesquelles l'idée d'état stable (climax) a notamment été contestée, se sont tranquillement développées. On laissait alors davantage d'espace à la diversité des voies de développement engendrée notamment par les perturbations et la contingence historique, aux processus aléatoires et aux différences de perception dues à l'échelle d'observation (Bazzaz, 1996).

Plus récemment, la théorie de Hubbell (2001), qui s'inscrit comme une extension de la biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967), proposait un modèle neutre de diversité démographique, entièrement stochastique, reposant uniquement sur les processus historiques de spéciation, de dispersion, d'extinction et de migration. Les espèces étaient alors considérées écologiquement neutres, donc fonctionnellement équivalentes entre elles (Hubbell, 2005). Cette vision s'opposait au cadre conceptuel, proposé depuis plusieurs années déjà, de la répartition des espèces déterminée par les niches écologiques, ces dernières référant d'abord à l'ensemble des ressources nécessaires à la croissance et la reproduction d'une espèce, mais aussi à l'ensemble des variables environnementales et des relations interspécifiques (comme la compétition) qui viennent empêcher, limiter ou favoriser son existence dans la communauté (Hutchison, 1957; Tilman, 1982; Leibold, 1995; Chase et Leibold, 2003).

Encore aujourd'hui, pour plusieurs, la coexistence des espèces serait principalement basée sur la dimension et l'abondance des niches écologiques – déterminée majoritairement par l'hétérogénéité des ressources – et sur les différences historiques d'adaptation résultant du compromis nécessaire entre les capacités de colonisation ou de concurrence (Hastings, 1980; Tilman, 1994; Götzenberger *et al.*, 2012). D'autres accordent cependant plus de poids à la biogéographie insulaire et à ses théories subséquentes qui tiennent compte essentiellement des processus régionaux dans la distribution des espèces, la composition végétale étant, pour ces derniers, essentiellement le produit d'événements stochastiques de migration. Dans cette optique, les seules limites à la diversification seraient représentées par le réservoir régional d'espèces disponibles (lui-même déterminé par les taux de spéciation et d'extinction) et les contraintes liées à leur dispersion dans l'environnement (Rees *et al.*, 2001; Godfray et Lawton, 2001). Le maintien de la diversité est donc assuré selon ces derniers par l'immigration de compétiteurs équivalents et selon les autres par la coexistence dynamique de compétiteurs aux exigences distinctes et exclusives qui occupent ainsi des niches différentes (Adler *et al.*, 2007; Levine et HilleRisLambers, 2009).

Malgré la séparation plutôt arbitraire de ces vues, cette dichotomie entre les processus stochastiques et déterministes polarise toujours le débat et constitue les deux extrémités d'un gradient conceptuel sur lequel se positionnent les différentes visions modernes (Fargione *et al.*, 2003; Götzenberger *et al.*, 2012). De fait, plusieurs auteurs s'accordent maintenant sur l'importance et l'interaction de tous ces processus, à plusieurs échelles, dans la structuration des communautés végétales (Ricklefs, 1987; Zobel, 1997; Götzenberger *et al.*, 2012). Ainsi, dans une vision conceptuelle moderne plus intégrative, les différents facteurs constitueraient des filtres hiérarchiques agissant sur la structuration de l'assemblage observé localement. Cette optique impliquerait la prise en compte de tous les processus écologiques et historiques participant à la sélection ou à l'élimination des espèces à partir d'un réservoir et qui

détermineraient au final la composition locale dans un espace défini (Keddy, 1992; Ricklefs, 2004; Weiher *et al.*, 2011).

Au regard de ces multiples perspectives, il apparaît néanmoins grandement nécessaire d'améliorer encore davantage nos connaissances sur les divers mécanismes qui influencent la structure, la composition et la diversité des communautés végétales, et ce à diverses échelles. La recherche des principaux processus qui expliquent l'assemblage des communautés reste d'ailleurs un sujet majeur en écologie des communautés végétales (Götzenberger *et al.*, 2012).

État des connaissances

Définir et mesurer les communautés végétales

Déterminer quels processus ont le plus d'influence sur la structure et la composition de la végétation nécessite d'abord d'être capable de décrire une communauté. Un des moyens d'y parvenir est de s'intéresser à sa diversité. Les principaux indicateurs de la diversité spécifique sont la richesse, qui réfère au nombre d'espèces présentes dans un assemblage, et l'équitabilité qui décrit la régularité de la distribution, ou en d'autres termes, l'abondance relative de chacune des espèces (Lloyd et Ghelardi, 1964; Whittaker, 1972).

La richesse spécifique rend compte du nombre d'espèces dans une communauté aux limites définies. Un de ses principaux déterminants est l'hétérogénéité de l'habitat via les processus de différenciation des niches, de compétition interspécifique et par le biais des perturbations. De façon évidente, une augmentation de la diversité de

l'habitat fournit un canevas sur lequel peuvent survenir plus de différenciations et de spécialisations (Whittaker et Levin, 1977; Huston, 1979; Shmida et Wilson, 1985).

La diversité spécifique est classiquement évaluée à plusieurs niveaux emboîtés qui ont été nommés et décrits par Whittaker (1960, 1972). La diversité alpha (α) représente la diversité locale, mesurée à l'intérieur d'un site uniforme et délimité. La diversité gamma (γ) est similaire à la diversité alpha, mais elle prend en compte un système plus large et estime le nombre total d'espèces présentes à partir d'un ensemble de communautés échantillonnées dans un même habitat. Elle représente en fait la diversité régionale. Finalement, la variation de la composition en espèces entre différents sites au sein d'une même région d'intérêt fait référence à la diversité bêta (β).

La diversité bêta peut se décomposer en deux aspects de la structure des communautés. D'abord, la diversité bêta directionnelle mesure le changement dans la composition des communautés le long d'un gradient spatial ou temporel prédéfini (*turnover*). Ensuite, la diversité bêta non directionnelle, quant à elle, ne réfère pas à un gradient explicite, mais met plutôt l'accent sur la variation de la composition dans l'espace, plus précisément entre différentes unités d'échantillonnage. La diversité bêta peut être ainsi perçue comme une mesure de l'hétérogénéité en termes de composition en espèces (Vellend, 2001).

Les processus qui créent et maintiennent la diversité bêta peuvent être explorés sous l'angle de trois hypothèses écologiques. Premièrement, celle de l'hypothèse nulle qui stipule que la composition végétale est uniforme à large échelle. Cela implique une faible diversité bêta et suggère que les communautés sont probablement dominées par une cohorte d'espèces supérieures aux autres. Deuxièmement, l'un peut plutôt supposer que la distribution des espèces fluctue de façon aléatoire et autocorrélée spatialement. Cette hypothèse met l'accent sur la dispersion historique comme facteur

structurant et réfère surtout aux modèles neutres supposant que toutes les espèces sont des compétitrices équivalentes. La variation est ainsi créée par les limites de la dispersion des espèces provenant aléatoirement du réservoir régional. La diversité bêta augmente ainsi lorsqu'on s'éloigne d'un point d'intérêt et donc, lorsque l'on augmente notre échelle d'observation ou la taille de la région échantillonnée. Finalement, la distribution des espèces dans l'espace peut aussi être liée aux conditions environnementales. Cette hypothèse réfère à la théorie des niches écologiques et perçoit le paysage comme une mosaïque de paramètres physiques sur lesquels s'établit une végétation contrôlée localement par les caractéristiques biotiques et abiotiques des sites (Tuomisto *et al.*, 1995; Pitman *et al.*, 1999; He, 2005; Legendre *et al.*, 2005).

Le nombre d'espèces dans une association ne peut donc pas suffire à la décrire. Une population incluant plusieurs espèces, mais dont l'une d'elles domine largement l'espace n'est pas perçue intuitivement comme plus diverse qu'une communauté avec un moins grand nombre d'espèces, mais dont les effectifs sont similaires. Pour un nombre d'individus donné, la plus grande présence de certaines espèces entraîne mathématiquement la rareté des autres : le maximum de diversité serait donc atteint lorsque les espèces ont une répartition régulière. La prise en compte de l'équitabilité, ou de la contribution de chaque espèce au total de la biomasse ou au nombre total d'individus, est donc nécessaire (Whittaker, 1965; Pielou, 1977).

L'équitabilité des espèces révèle certaines informations sur la structure d'une communauté, notamment sur la compétition interspécifique pour l'utilisation des ressources. La dominance de quelques espèces sur plusieurs autres peut laisser croire qu'elles sont plus compétitives dans le contexte spécifique de cette association biologique et de cet environnement abiotique. En ce qui a trait aux processus sous-jacents, plusieurs vues ont été proposées. Par exemple, Grime (1979, 1987) suppose que les espèces les plus compétitives sont celles qui sont les plus habilitées à capter

un maximum de ressources. Ainsi, dans un environnement productif où les ressources sont abondantes, elles dominent l'habitat et contribuent ainsi à diminuer l'équité en diminuant la valeur sélective (*fitness*) des autres espèces. Dans une autre optique, Tilman (1982, 1987) définit plutôt un bon compétiteur par sa capacité à utiliser des ressources qui sont justement peu abondantes. Dans ce contexte, les espèces dominantes sont celles qui arrivent à tirer profit d'un environnement peu productif et à tolérer la rareté des ressources. Malgré cette antinomie apparente, le rôle de ces deux mécanismes (la capacité à puiser les ressources et la tolérance à un environnement pauvre) dans la détermination de la structure d'une communauté fait plutôt consensus (Grace, 1991).

Composition et diversité de la végétation de sous-bois de la forêt boréale au Canada

Les forêts recouvrent environ 30 % du territoire terrestre mondial et sont réparties dans quatre grands biomes : tropical, subtropical, tempéré et boréal. Parmi ces biomes, la zone boréale est la plus nordique et elle représente l'une des plus importantes aires biogéoclimatiques. Elle traverse une grande variété de conditions climatiques, édaphiques et topographiques, en plus de comprendre de grands milieux humides, de nombreux systèmes aquatiques et des assemblages végétaux adaptés à ces conditions qui ont colonisé graduellement le paysage depuis la dernière grande glaciation (FAO, 2010; Brandt *et al.*, 2013).

Dans les forêts canadiennes, ce sont principalement les conifères qui dominent la zone boréale, avec la présence marquée de l'épinette noire (*Picea mariana* (Miller) Britton, Sterns & Poggenburgh), de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), du sapin baumier (*Abies balsamea* (Linnaeus) Miller), du mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) et du pin gris (*Pinus banksiana* Lambert). Cependant, de

larges zones sont aussi couvertes par des espèces feuillues, principalement le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux), le peuplier baumier (*Populus balsamifera* Linnaeus) et le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marshall), qui peuvent se retrouver en peuplements purs, ou plus communément, en forêts mixtes aux côtés des conifères (NFI, 2013). Cette région est en réalité caractérisée par une mosaïque complexe de types forestiers dont la structure et la proportion relative des espèces varient d'est en ouest du pays en relation avec le large gradient climatique et les différents régimes de perturbation, mais aussi en fonction des dépôts de surface et des caractéristiques physiques du paysage (Bergeron *et al.*, 2014).

Dans la forêt boréale canadienne, le changement longitudinal le plus important est au niveau des précipitations. Ces dernières, en relation avec la topographie, ont une influence directe sur la récurrence des feux de forêt qui y sont largement répandus (De Grandpré *et al.*, 2003). Les précipitations moyennes de 300 à 600 mm par année dans les forêts boréales de l'Ouest canadien (à l'est des Rocheuses) augmentent de 600 à 1200 mm dans celles de l'Est, entraînant ainsi une différence au niveau de la disponibilité des ressources et de la productivité des sites, mais aussi au niveau des intervalles de feux. Ces derniers passent donc d'environ 75 ans pour l'Ouest, où les feux ont aussi une plus grande envergure, à environ 150 ans et plus pour les forêts boréales de l'est du Canada, qui subissent aussi des feux de moindre ampleur (Hart et Chen, 2006).

Même si la plupart arrivent à s'établir dans l'ensemble de la zone boréale, les espèces arborescentes dominantes varient aussi d'un bout à l'autre du pays en fonction de la variation des facteurs environnementaux (Bergeron *et al.*, 2014). Par exemple, l'abondance des précipitations dans l'est de la forêt boréale canadienne induit un régime de feux plus long qui entraîne des peuplements plus vieux caractérisés par une plus grande proportion de conifères (Lesieur *et al.*, 2002). Ainsi, le sapin baumier joue un rôle clé dans les peuplements de l'Est, alors qu'il est quasi absent des

peuplements de l'Ouest. Du côté des espèces feuillues, c'est le bouleau blanc qui est le plus abondant sur les dépôts de till dans l'Est, alors que le peuplier faux-tremble domine autant sur les territoires argileux que sur les dépôts de till dans l'Ouest canadien (Bergeron, 2000; Bergeron *et al.*, 2014).

Les communautés végétales du sous-bois sont tout aussi dynamiques. Elles changent considérablement avec la structure et la composition de l'étage dominant qui peut faire varier la disponibilité de la lumière (Roberts, 1992; Canham *et al.*, 1994; Aubin *et al.*, 2000; Bartemucci *et al.*, 2006; Yu et Sun, 2013), de l'eau (Bauhus et Messier, 1999; Ewers *et al.*, 2002; Barbier *et al.*, 2009) et des nutriments dans le sol (Augusto *et al.*, 2002; Prescott, 2002), en plus d'affecter les caractéristiques de la litière et les propriétés physico-chimiques du sol (Sydes et Grime, 1981; Kuiters et Denneman, 1987; Souto *et al.*, 1994; Augusto *et al.*, 2003; Barbier *et al.*, 2008). Mais au-delà de l'influence que les diverses strates végétales de la forêt exercent les unes sur les autres, la composition des peuplements boréaux et de leur sous-bois résulte en réalité d'une interaction complexe entre le climat, les radiations solaires, la topographie, la géologie, la disponibilité des ressources, l'humidité, la composition des sols, les feux de forêt et les autres perturbations telles que les infestations (Bonan et Shugart, 1989; Soja *et al.*, 2006).

La plupart des plantes boréales ont une large gamme de tolérance d'habitats résultant du chevauchement considérable entre les milieux et qui se traduit par une quantité très réduite de plantes endémiques (Carleton et Maycock, 1978; Qian *et al.*, 2003). Malgré sa grande superficie, la forêt boréale nord-américaine supporte un peu moins de 300 espèces de plantes vasculaires réparties dans près d'une cinquantaine de familles. À son plus diversifié, un peuplement peut contenir aux environs de six espèces arborescentes et un maximum de 77 plantes dans son sous-bois (La Roi, 1967; Qian *et al.*, 2003; Hart et Chen, 2006).

La variation des espèces végétales de sous-bois dans le paysage boréal serait principalement expliquée par des facteurs écologiques locaux, tels que les caractéristiques physiques des sites et les interactions biologiques, mais aussi par des facteurs régionaux, tels que les conditions climatiques (Shmida et Wilson, 1985; Carleton *et al.*, 1985; De Grandpré *et al.*, 2003). Parmi les variables locales les plus importantes, on retrouverait la disponibilité de la lumière, le type de sol caractérisé principalement par les dépôts de surface, leur pH et leur teneur en nutriments, et le régime hydrique via le drainage (Bergeron et Bouchard, 1983; Chipman et Johnson, 2002; Légaré *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2004; Hart et Chen, 2006). Le climat, défini par les précipitations et la température, déterminerait quant à lui la succession et la distribution des écosystèmes forestiers le long de ses gradients.

Le climat a aussi le potentiel d'affecter le régime de feux de forêt par son influence sur la composition végétale et par la mise en place des conditions propices aux déclenchements des incendies (Shugart *et al.*, 2000; Soja *et al.*, 2006). Considérés comme l'un des principaux facteurs structurant les processus écologiques de la forêt boréale, les feux de forêt, pour leur part, viennent altérer la structure des communautés en termes d'âge des peuplements, de composition en espèces et de diversité (Van Wagner 1978; Pickett et White, 1985; Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron *et al.*, 1998; Weir *et al.*, 2000; Lesieur *et al.*, 2002). Ainsi, les feux de forêt participent directement à la création d'une mosaïque dans le couvert forestier qui offre alors un milieu hétérogène où viennent s'inscrire les variations de la composition des strates inférieures (Whittaker et Levin, 1977; Carleton et Maycock, 1978; Heinselman, 1981; Légaré *et al.*, 2001), dont les membres présentent nombre de stratégies adaptatives pour persister dans un tel contexte (Chipman et Johnson, 2002; De Grandpré *et al.*, 2003; Hart et Chen, 2006).

Localement, la diversité et l'abondance des plantes auraient tendance à augmenter après les feux d'intensité modérée qui enlèvent une partie du sol forestier, augmentant

la disponibilité de la lumière, des nutriments et des espaces à coloniser pour l'établissement de nouvelles espèces, en plus de permettre à l'ancienne communauté de se rétablir (Grubb, 1977; Hart et Chen, 2008). Les opportunités de colonisation diminueraient avec la fermeture de la canopée et l'immobilisation des nutriments dans le sol, ce qui favoriserait alors les espèces plus tolérantes à l'ombre (De Grandpré *et al.*, 1993; Messier *et al.*, 1998). Une parcelle trop souvent soumise aux incendies ou à des feux de trop grande intensité pourrait toutefois voir sa diversité diminuée par la destruction définitive des propagules des herbacées et du lit de semences présents dans l'humus et le sol forestier (Bergeron et Dubuc, 1989).

Les perturbations mineures comme les chablis, les épidémies d'insectes et le dépérissement de la canopée interviennent et agissent dans un peuplement entre deux feux successifs. Ces perturbations sont donc plus fréquentes lorsque le cycle des feux est suffisamment long pour permettre aux événements stochastiques, aux maladies et au développement successional de se produire et de préserver ainsi un niveau supérieur de biodiversité (Bonan et Shugart, 1989; Gromtsev, 2002; Hart et Chen, 2008). C'est pourquoi elles auraient une importance particulière dans les forêts de l'est de l'Amérique du Nord où elles maintiendraient la diversité du sous-bois et contrôleraient la dynamique de l'étage dominant (De Grandpré et Bergeron, 1997; Harper *et al.*, 2002).

La variation spatiale de la diversité végétale des sous-bois est principalement liée à un gradient latitudinal qui produit une diminution de la richesse avec l'augmentation de la latitude, par le déclin de la température et de la productivité liée aux cycles de nutriments plus lents et à la paludification (Bonan et Shugart, 1989; De Grandpré *et al.*, 2003). On retrouve ainsi plus d'herbacées au sud, alors que ce sont les bryophytes, les lichens et les éricacées qui dominent les sols des peuplements principalement composés de conifères des territoires plus au nord (Rowe, 1972; Carleton, 1979). La majorité des études ont toutefois portées sur la forêt boréale

méridionale, là où les activités commerciales et la population humaine prennent essentiellement place, et peu d'études ont abordé directement la diversité du sous-bois le long d'un gradient latitudinal dans la forêt boréale nord-américaine (Hart et Chen, 2006).

Les changements longitudinaux dans la composition et la diversité de la végétation de sous-bois sont généralement moins prononcés que ceux engendrés par la latitude. Au Canada, le gradient le plus important est au niveau des précipitations, de plus en plus abondantes en allant vers l'est du pays, qui ont une influence directe sur la récurrence des feux de forêt, la productivité et les types de peuplements (Larsen, 1980; Weir *et al.*, 2000; Hart et Chen, 2006; Bergeron *et al.*, 2014). Encore une fois, peu d'études sont venues apporter des informations sur la variation de la composition et de la diversité des espèces de sous-bois à travers tout le pays, si ce n'est celle de Qian *et al.* (1998) qui s'est penchée sur la diversité du sous-bois de peuplements d'épinettes noires et d'épinettes blanches.

Les auteurs ont trouvé une plus grande richesse spécifique et générique des plantes vasculaires dans les deux types de peuplements au centre du pays, dans les forêts du bouclier central, une région de transition liée à une plus grande diversité dans l'étage dominant et à un régime de perturbations intermédiaires. Ce contexte permet probablement la coexistence de plusieurs espèces aux stratégies compétitives différentes, en plus de représenter une zone de transition dans la distribution longitudinale des espèces herbacées associées aux divers peuplements (Grubb, 1977; Carleton et Maycock, 1981; Qian *et al.*, 1998; Hart et Chen, 2008). Parallèlement, les peuplements de l'est du pays, qui subissent un cycle de feu plus long, sont globalement plus vieux et donc potentiellement moins diversifiés qu'au centre, alors que les cycles de feux plus courts dans les peuplements de l'ouest empêchent l'établissement de certaines espèces moins résistantes et souvent associées aux

communautés de fin de succession (De Grandpré *et al.*, 1993; Chipman et Johnson, 2002; Wardle *et al.*, 2004).

Pour ce qui est de la variation de la composition végétale à travers le continent, l'étude de Qian *et al.* (1998) met principalement en relief l'autocorrélation liée à la distribution spatiale des espèces, elle-même attribuée essentiellement aux processus de spéciation, d'extinction, d'immigration et d'adaptation qui déterminent les réservoirs régionaux d'espèces. Lorsque les données proviennent d'un aussi large gradient, le principal patron détecté par une ordination multivariée est souvent dû à la position géographique des sites plutôt qu'à des conditions écologiques similaires. Les limites à la diversification sont alors principalement représentées par les contraintes liées à la dispersion des espèces dans l'environnement (Rees *et al.*, 2001; Godfray et Lawton, 2001).

Limitation de la diversité végétale par la disponibilité des ressources

Bien qu'en comparaison avec d'autres écosystèmes forestiers les forêts boréales ont des conditions climatiques plus difficiles et moins de ressources disponibles, la composition de leurs sous-bois ne se limite pas qu'à des plantes tolérantes au stress; certaines espèces réagissent rapidement et positivement à l'augmentation de la disponibilité de ressources (Arii et Turkington, 2002; Chávez et Macdonald, 2010a).

La richesse augmente généralement dans les sites où le niveau des ressources disponibles est élevé, ce qui suggère une augmentation du nombre de niches écologiques et que la structure des communautés y soit étroitement liée (Tilman et Pacala, 1993; Tilman, 2007). Une forêt plus productive, dans laquelle l'abondance des ressources et le recyclage rapide des nutriments favorisent une plus grande

diversité des plantes de sous-bois, a aussi l'avantage de produire un environnement spatial plus hétérogène, par l'abondance de bois mort au sol par exemple. Cela augmente potentiellement le nombre de niches disponibles et semble même pouvoir, dans certains cas, compenser l'effet négatif de la diminution de la lumière (causée par le développement de la canopée) sur la richesse et l'abondance des strates inférieures (Tilman et Pacala, 1993; Légaré *et al.*, 2001; Chen *et al.*, 2004).

Bien que la lumière soit reconnue comme étant la principale ressource limitant l'établissement et la croissance des plantes vasculaires dans tous les écosystèmes forestiers, incluant la forêt boréale (Rowe, 1956; Chen, 1997; De Grandpré *et al.*, 2003), il n'y a pas de relation significative entre la couverture totale de la canopée et la productivité du sous-bois dans les forêts de l'Ouest canadien. La lumière n'y est donc pas un facteur limitant parce que celle parvenant au sol (plus de 20 %) serait au-dessus du seuil requis par la majorité des plantes (Lieffers et Stadt, 1994; Chen *et al.*, 2004). Une augmentation de la disponibilité de la lumière n'induit pas non plus une augmentation de la biomasse des arbustes, ce qui laisse croire à un contrôle de la végétation plutôt par la disponibilité de l'eau et des nutriments (Chen *et al.*, 2004). La composition des forêts plus sèches de l'ouest varie donc selon les besoins nutritifs des végétaux et la meilleure croissance des plantes plus compétitives ne suffit pas à limiter la croissance des autres (Huston, 1994; Chen *et al.*, 2004; Hart et Chen, 2008). Cette compétition racinaire est symétrique chez les espèces végétales, ce qui contribue à augmenter l'équitabilité entre les espèces en termes de répartition dans l'espace (Ricklefs et Miller, 2005).

C'est le contraire dans les forêts de l'est, bénéficiant de précipitations plus abondantes, où une ouverture dans la canopée produit une augmentation significative de la biomasse du sous-bois, laissant alors supposer un contrôle de la végétation par la disponibilité de la lumière (Messier *et al.*, 1998; Légaré *et al.*, 2002; Brais *et al.*, 2004). Ce phénomène implique l'existence d'une compétition asymétrique pour la

lumière entre les différentes classes de grandeurs dans la communauté végétale, car les plantes les plus hautes peuvent intercepter la majorité de la lumière et occuper plus d'espace. C'est pourquoi une ouverture dans la canopée, provoquant une augmentation de la transmission lumineuse, sera souvent compensée par une baisse de luminosité engendrée par l'expansion d'un autre étage, tel celui des arbustes (Chen, 1997; Messier *et al.*, 1998; Schwinning et Weiner, 1998; Kohyama et Takada, 2009), menant donc à une faible équitabilité entre les espèces du sous-bois. D'ailleurs, une des différences majeures entre les peuplements de l'ouest et de l'est est l'absence des forêts de l'ouest de l'érable à épis (*Acer spicatum* Lam.) qui peut influencer grandement la disponibilité de la lumière sous les peuplements de peupliers et de bouleaux et réduire, voire inhiber, la croissance de certaines espèces dans ces conditions (La Roi, 1967; Hart et Chen, 2006).

Objectifs

Cette étude vise à évaluer comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois de peuplements de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx.) – en termes d'abondance, de richesse spécifique, d'équitabilité et de diversité bêta intrasite totale – sont influencées par le régime de feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources (eau, nutriments et lumière) et l'hétérogénéité du milieu. Afin de limiter l'effet de la strate arborescente sur la variation de la composition du sous-bois, et de mettre ainsi en relief l'effet des autres variables environnementales, l'échantillonnage des 33 sites a été effectué uniquement à travers des peuplements similaires de peupliers faux-trembles.

Cette étude compare donc les communautés végétales de sous-bois des peupleraies de l'ouest, du centre et de l'est du pays, mais aussi chacun des sites entre eux, le long

d'un gradient transcontinental de précipitations et de risque de feux dans la forêt boréale au Canada. Elle cherche ainsi à évaluer l'importance des processus déterministes dans l'assemblage des végétaux, tels que la compétition pour l'utilisation des ressources engendrée par les différences régionales climatiques et par les conditions locales du site. Ainsi, par l'analyse de la diversité des espèces et de la distribution de la composition végétale en fonction de diverses variables environnementales, l'étude vise à cerner les critères de similarité de la composition végétale à l'intérieur et entre les populations et à discerner ainsi les principaux processus en jeu dans la coexistence des espèces et dans la structuration des communautés végétales des sous-bois de la forêt boréale au Canada.

Plusieurs questions ont été soulevées :

- (1) La composition végétale vasculaire des sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles de la forêt boréale du Canada varie-t-elle le long du gradient environnemental en fonction des variables liées au climat et au régime de feux? La composition végétale varie-t-elle plutôt en fonction de variables locales, telles que la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu? Ou la composition varie-t-elle simplement de façon graduelle et longitudinale, d'une extrémité à l'autre du pays, les sites situés plus près géographiquement les uns des autres partageant une communauté végétale plus similaire? Ainsi, les compositions des sites de l'ouest et de l'est constituent-elles, en quelque sorte, des réservoirs régionaux d'espèces pouvant se juxtaposer au centre du pays avec une plus ou moins grande amplitude selon les espèces?
- (2) L'activité plus importante des feux de forêt et la sécheresse dans l'Ouest canadien limitent-elles la composition des communautés végétales de sous-bois majoritairement aux espèces résistantes à ces conditions arides, diminuant ainsi leur richesse spécifique moyenne par rapport aux forêts de l'est du Canada? Ces

dernières, soumises à un régime de feux moins intense et bénéficiant de plus de précipitations, abritent-elles autant des espèces résistantes que d'autres moins adaptées à ces perturbations, et donc, ont-elles une richesse spécifique plus élevée en moyenne? Dans la même optique, les régions soumises à un régime de perturbations intermédiaires, principalement au centre du transect continental, présentent-elles les richesses les plus élevées, ce contexte permettant la coexistence de plusieurs espèces aux stratégies compétitives différentes, en plus de représenter une zone de transition dans la distribution longitudinale des espèces végétales? Finalement, la richesse spécifique dépend-elle plutôt uniquement de facteurs locaux liés aux conditions du site?

- (3) La disponibilité des ressources influence-t-elle la structure végétale du sous-bois? La composition des sous-bois de l'Ouest canadien, soumis à un climat plus sec à l'est des Rocheuses, serait principalement contrôlée par la disponibilité de l'eau et des nutriments (Chen *et al.*, 2004). Ainsi, comme aucune espèce n'arrive à utiliser toutes les ressources disponibles à large échelle, les espèces se partagent-elles l'espace plus équitablement en termes de distribution relative? Cependant, cela peut-il former des communautés plus hétérogènes, les espèces avantagées variant dans l'espace selon leurs stratégies et contribuant ainsi à augmenter la diversité spatiale intrasite?
- (4) À l'est, où les précipitations sont plus abondantes, le principal facteur influençant l'établissement des végétaux serait plutôt la lumière (Légaré *et al.*, 2002). Dans ces conditions, certaines plantes plus compétitives arrivent-elles à occuper un plus grand espace et à limiter l'expansion des autres en leur faisant ombrage, diminuant ainsi l'équitabilité des espèces? Malgré cela, puisque ces mêmes espèces arrivent à utiliser efficacement les ressources nutritives qui sont abondantes, occupent-elles uniformément tout l'espace pour former ainsi des communautés plus homogènes?

Le mémoire présenté ici se décline en trois sections :

- (1) Une revue de littérature (section précédente) faisant état des connaissances sur les paramètres de mesure des communautés végétales, sur les facteurs influençant la composition et la diversité de la végétation de sous-bois dans la forêt boréale canadienne et sur la limitation de la diversité végétale par la disponibilité des ressources.
- (2) Un chapitre unique présentant les résultats de la recherche sous la forme d'un article scientifique rédigé en français.
- (3) Une conclusion générale faisant le bilan des résultats les plus saillants et des principaux apports scientifiques.

CHAPITRE I

FACTEURS EXPLIQUANT LA COMPOSITION ET LA DIVERSITÉ DE LA VÉGÉTATION VASCULAIRE DE SOUS-BOIS DE PEUPEMENTS DE PEUPLIERS FAUX-TREMBLES (*Populus tremuloides* Michx) DANS LA FORÊT BORÉALE AU CANADA

Maude Crispo, Alain Leduc et Yves Bergeron

Centre d'étude de la Forêt (CEF), Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, succursale Centre-Ville, Montréal (Québec), H3C 3P8, Canada.

Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445, boul. de l'Université, Rouyn-Noranda (Québec), J9X 5E4, Canada.

1.1 Résumé

Malgré sa superficie importante, la diversité de la végétation vasculaire de la forêt boréale canadienne est relativement limitée. On n'y retrouve en effet qu'un peu moins de 300 espèces de plantes. Pourtant, elle joue un rôle important dans les écosystèmes forestiers, affectant la succession des peuplements, le cycle des nutriments et la composition faunique. Il apparaît donc primordial d'acquérir davantage de connaissances à son sujet. Cette étude vise donc à évaluer comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois de peuplements de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx) de la forêt boréale au Canada sont influencées par des conditions locales et des variables régionales, telles que le régime de feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu.

À cet effet, la végétation vasculaire de sous-bois a été échantillonnée dans 33 peupleraies le long d'un gradient transcontinental de précipitations et de régimes de feux, s'étendant de l'ouest à l'est du Canada. Après une analyse descriptive de la composition végétale, des sélections de modèles emboîtées ont été réalisées afin d'identifier les meilleurs modèles de facteurs locaux et régionaux de la richesse spécifique, de la diversité bêta intrasite totale et de l'équitabilité des espèces. Bien que la composition végétale change le long du gradient transcontinental, la richesse spécifique moyenne et la diversité bêta intrasite totale moyenne sont similaires à l'ouest et à l'est du Canada et ne varient donc pas en fonction du gradient longitudinal, mais apparaissent plutôt sous l'influence de variables locales. La richesse spécifique augmente ainsi avec l'augmentation de la capacité d'échanges cationiques du sol, le total annuel moyen de degrés-jours et l'hétérogénéité physique du site mesuré avec un indice élaboré aux fins de cette étude. La diversité bêta intrasite totale est aussi liée positivement à l'indice d'hétérogénéité locale et elle diminue avec l'augmentation de l'indice de surface foliaire de la canopée. L'équitabilité moyenne, quant à elle, diminue graduellement à travers le territoire pour être près de 25 % plus faible dans les peuplements de l'Est. Elle est influencée négativement par l'augmentation des précipitations et elle augmente avec le total annuel de degrés-jours et l'ambiance forestière. Les variables environnementales jouent ainsi un rôle important dans l'établissement de la végétation et agissent sur la structuration des assemblages locaux par la sélection ou l'élimination des espèces à partir du réservoir régional, lui-même établi par des processus historiques.

MOTS-CLÉS : végétation vasculaire de sous-bois, forêt boréale, peuplements de peupliers faux-trembles, composition et diversité végétales, gradient longitudinal, facteurs environnementaux.

1.2 Introduction

La région boréale en Amérique du Nord s'étend de la chaîne Brooks en Alaska jusqu'à la province de Terre-Neuve et occupe une bande de près de 1000 kilomètres ou de plus de 10 degrés de latitude par endroits. Elle couvre environ 29 % du continent nord-américain et est elle-même couverte d'environ 58 % de forêts et de terrains boisés (Brandt, 2009). Malgré sa superficie importante, la diversité de sa végétation vasculaire est relativement limitée. On n'y retrouverait qu'un peu moins de 300 espèces de plantes réparties dans 47 familles (La Roi, 1967). La richesse se concentre principalement dans la strate du sous-bois. Bien qu'elle soit beaucoup plus diversifiée que la strate arborescente, la végétation de sous-bois demeure un compartiment méconnu et souvent peu considéré dans un contexte d'aménagement ou de conservation. Pourtant, elle joue un rôle important dans les écosystèmes forestiers, affectant la succession et la régénération des peuplements, le cycle des nutriments et la composition faunique (Økland et Eilertsen, 1996; Messier *et al.*, 1998; Nilsson et Wardle, 2005; Hart et Chen, 2006; Macdonald et Fenniak, 2007).

Il n'est cependant pas aisé de distinguer les principaux facteurs influençant la distribution des assemblages végétaux sur un territoire aussi vaste. De fait, elle est toujours le résultat de l'enchevêtrement complexe d'événements passés et de conditions présentes, de la conjonction élaborée de facteurs physiques locaux et régionaux et d'interactions vivantes. Plusieurs mécanismes se produisent donc à différentes échelles spatiales et temporelles et opèrent dans des directions variées pour former divers patrons de composition et de diversité. Plusieurs ont été mis en lumière, notamment ceux liés au climat, à l'hétérogénéité des habitats, à la productivité biologique et à la latitude géographique (Carleton *et al.*, 1985; Schluter et Ricklefs, 1993; Scheiner et Rey Benayas, 1994; Chipman et Johnson, 2002).

Plus précisément, la variation des espèces végétales de sous-bois dans le paysage boréal serait principalement expliquée par des facteurs écologiques locaux, tels que les caractéristiques physiques des sites et les interactions biologiques, mais aussi par des facteurs régionaux, tels que les conditions climatiques (Shmida et Wilson, 1985; Carleton *et al.*, 1985; De Grandpré *et al.*, 2003). Parmi les variables locales les plus importantes, on retrouverait la disponibilité de la lumière, le type de substrat du sol caractérisé principalement par les dépôts de surface, leur pH et leur teneur en nutriments, et le régime hydrique via le drainage (Bergeron et Bouchard, 1983; Chipman et Johnson, 2002; Légaré *et al.*, 2002; Chen *et al.*, 2004; Hart et Chen, 2006). Le climat, défini par les précipitations et la température, déterminerait quant à lui la succession et la distribution des écosystèmes forestiers le long de ses gradients.

Le climat a aussi le potentiel d'affecter le régime de feux de forêt par son influence sur la composition végétale et par la mise en place des conditions propices aux déclenchements des incendies (Shugart *et al.*, 2000; Soja *et al.*, 2006). Considérés comme l'un des principaux facteurs structurant les processus écologiques de la forêt boréale, les feux de forêt, pour leur part, viennent altérer la structure des communautés en termes d'âge des peuplements, de composition en espèces et de diversité (Van Wagner 1978; Pickett et White, 1985; Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron *et al.*, 1998; Weir *et al.*, 2000). Ces événements perturbateurs structurent aussi fortement la composition des sous-bois dont les membres présentent nombre de stratégies adaptatives pour persister dans un tel contexte (Chipman et Johnson, 2002; De Grandpré *et al.*, 2003; Hart et Chen, 2006). De plus, ils participent directement à la création d'une mosaïque dans le couvert forestier qui offre alors un milieu hétérogène où viennent s'inscrire les variations de la composition des strates inférieures (Whittaker et Levin, 1977; Carleton et Maycock, 1978; Heinselman, 1981; Légaré *et al.*, 2001).

En effet, les communautés végétales de sous-bois changent considérablement avec la nature de l'étage dominant (Légaré *et al.*, 2002; Barbier *et al.*, 2008; Hart et Chen, 2008; Yu et Sun, 2013). La composition de la canopée influence celle des autres étages principalement en faisant varier la disponibilité de la lumière (Roberts, 1992; Canham *et al.*, 1994; Aubin *et al.*, 2000; Bartemucci *et al.*, 2006; Yu et Sun, 2013), de l'eau (Bauhus et Messier, 1999; Ewers *et al.*, 2002; Barbier *et al.*, 2009) et des nutriments dans le sol (Augusto *et al.*, 2002; Prescott, 2002), mais aussi en affectant les caractéristiques de la litière (épaisseur, température, humidité, communautés fauniques et microbiennes) et en changeant les propriétés physico-chimiques du sol par le relâchement de substances allélopathiques spécifiques (Sydes et Grime, 1981; Kuiters et Denneman, 1987; Souto *et al.*, 1994; Augusto *et al.*, 2003; Barbier *et al.*, 2008).

À grande échelle, la variation de la diversité végétale des sous-bois est principalement liée à un gradient latitudinal qui produit une diminution de la richesse avec l'augmentation de la latitude par le déclin de la température et de la productivité liée aux cycles de nutriments plus lents et à la paludification (Bonan et Shugart, 1989; De Grandpré *et al.*, 2003). Toutefois, peu d'études ont porté sur des gradients longitudinaux (p. ex. Qian *et al.*, 1998). Dans la forêt boréale canadienne, le changement longitudinal le plus important est au niveau des précipitations. Ces dernières, en relation avec la topographie, ont une influence directe sur la récurrence des feux de forêt qui y sont largement répandus (Larsen, 1980; De Grandpré *et al.*, 2003). Les précipitations moyennes de 300 à 600 mm par année dans les forêts boréales de l'Ouest canadien augmentent de 600 à 1200 mm dans celles de l'Est, entraînant ainsi une différence au niveau de la disponibilité des ressources, mais aussi au niveau des intervalles de feux. Ces derniers passent donc d'environ 75 ans pour l'ouest, où les feux ont aussi une plus grande envergure, à environ 150 ans et plus pour les forêts boréales de l'est du Canada, qui subissent aussi des feux de moindre ampleur (Hart et Chen, 2006; Bergeron *et al.*, 2014).

Cette étude vise donc à déterminer comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois sont influencées par le régime de feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu, le long d'un gradient transcontinental de précipitations dans la forêt boréale au Canada. Elle cherche ainsi à évaluer l'importance des processus déterministes dans l'assemblage des végétaux, tels que la compétition pour l'utilisation des ressources, et à mettre en évidence l'adaptation au régime de perturbations et aux conditions climatiques comme facteur structurant de la végétation. Afin de limiter l'effet de la strate arborescente sur la variation de la composition du sous-bois, et de mettre ainsi en relief l'effet des autres variables environnementales, l'échantillonnage a été effectué uniquement à travers des peuplements similaires de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx.).

Dans ce contexte particulier, plusieurs questions ont été soulevées :

- (1) La composition végétale vasculaire des sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles de la forêt boréale du Canada varie-t-elle le long du gradient environnemental en fonction des variables liées au climat et au régime de feux? La composition végétale varie-t-elle plutôt en fonction de variables locales, telles que la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu? Ou la composition varie-t-elle simplement de façon graduelle et longitudinale, d'une extrémité à l'autre du pays, les sites situés plus près géographiquement les uns des autres partageant une communauté végétale plus similaire? Ainsi, les compositions des sites de l'ouest et de l'est constituent-elles, en quelque sorte, des réservoirs régionaux d'espèces distincts pouvant se juxtaposer au centre du pays avec une plus ou moins grande amplitude selon les espèces?
- (2) L'activité plus importante des feux de forêt et la sécheresse dans l'Ouest canadien limitent-elles la composition des communautés végétales de sous-bois

majoritairement aux espèces résistantes à ces conditions arides, diminuant ainsi leur richesse spécifique moyenne par rapport aux forêts de l'est du Canada? Ces dernières, soumises à un régime de feux moins intense et bénéficiant de plus de précipitations, abritent-elles autant des espèces résistantes que d'autres moins adaptées à ces perturbations, et donc, ont-elles une richesse spécifique plus élevée en moyenne? Dans la même optique, les régions soumises à un régime de perturbations intermédiaires, principalement au centre du transect continental, présentent-elles les richesses les plus élevées, ce contexte permettant la coexistence de plusieurs espèces aux stratégies compétitives différentes, en plus de représenter une zone de transition dans la distribution longitudinale des espèces végétales? Finalement, la richesse spécifique dépend-elle plutôt uniquement de facteurs locaux liés aux conditions du site?

- (3) La disponibilité des ressources influence-t-elle la structure végétale du sous-bois? La composition des sous-bois de l'Ouest canadien, soumis à un climat plus sec à l'est des Rocheuses, serait principalement contrôlée par la disponibilité de l'eau et des nutriments (Chen *et al.*, 2004). Ainsi, comme aucune espèce n'arrive à utiliser toutes les ressources disponibles à large échelle, les espèces se partagent-elles l'espace plus équitablement en termes de distribution relative? Cependant, cela peut-il former des communautés plus hétérogènes, les espèces avantagées variant dans l'espace selon leurs stratégies et contribuant ainsi à augmenter la diversité bêta intrasite?
- (4) À l'est, où les précipitations sont plus abondantes, le principal facteur influençant l'établissement des végétaux serait plutôt la lumière (Légaré *et al.*, 2002). Dans ces conditions, certaines plantes plus compétitives arrivent-elles à occuper un plus grand espace et à limiter l'expansion des autres en leur faisant ombrage, diminuant ainsi l'équitabilité des espèces? Malgré cela, puisque ces mêmes espèces arrivent à utiliser efficacement les ressources nutritives qui sont

abondantes, occupent-elles uniformément tout l'espace pour former ainsi des communautés plus homogènes?

1.3 Méthodologie

1.3.1 Région à l'étude et sélection des sites

La forêt boréale canadienne est caractérisée par une mosaïque complexe de communautés forestières dominées essentiellement par des peuplements de conifères (particulièrement dans l'est) composés principalement de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) et du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Dans sa portion plus méridionale, quelques feuillus y résident en peuplements mixtes ou purs. Bien qu'ils occupent tous deux le territoire d'un océan à l'autre du pays, le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marshall) constitue la principale espèce feuillue dans les forêts de l'Est canadien, tandis que le peuplier faux-tremble domine sur les dépôts de tills et d'argile dans celles de l'Ouest (La Roi, 1967; Larsen, 1980; Bergeron *et al.*, 2000).

L'échantillonnage s'est déroulé dans des peuplements matures (âgés de 40 à 90 ans) composés d'un minimum de 70 % de peupliers faux-trembles, une essence sélectionnée pour sa distribution transcontinentale et sa tolérance à une grande variété de conditions physiques. Des placettes circulaires de 400 m² ont été positionnées arbitrairement dans des peuplements sur sol mésique. De plus, les communautés choisies devaient avoir une surface d'au moins un hectare et se situer à plus de 50 mètres des routes, cours d'eau ou perturbations majeures afin d'éviter les effets de bordure. Les sites étaient sélectionnés sur un terrain plat ou en mi-pente d'un léger

dénivellation (maximum 15 %) et à des altitudes variant généralement entre 250 et 700 mètres au-dessus de la mer. Un site a été établi environ à chaque longitude selon la disponibilité des peuplements de peupliers faux-trembles. Ces derniers étaient repérés à l'aide des cartes écoforestières disponibles. La directive initiale de suivre la région isotherme de $0\pm 1^{\circ}\text{C}$ (période 1971-2000) a été observée lorsque possible, mais plusieurs sites ne s'y retrouvent pas parce qu'il était difficile de trouver des routes d'accès. Au final, les 33 sites s'étendent du 66^e au 122^e méridien et du 48^e au 58^e parallèle (Figure 1.1).

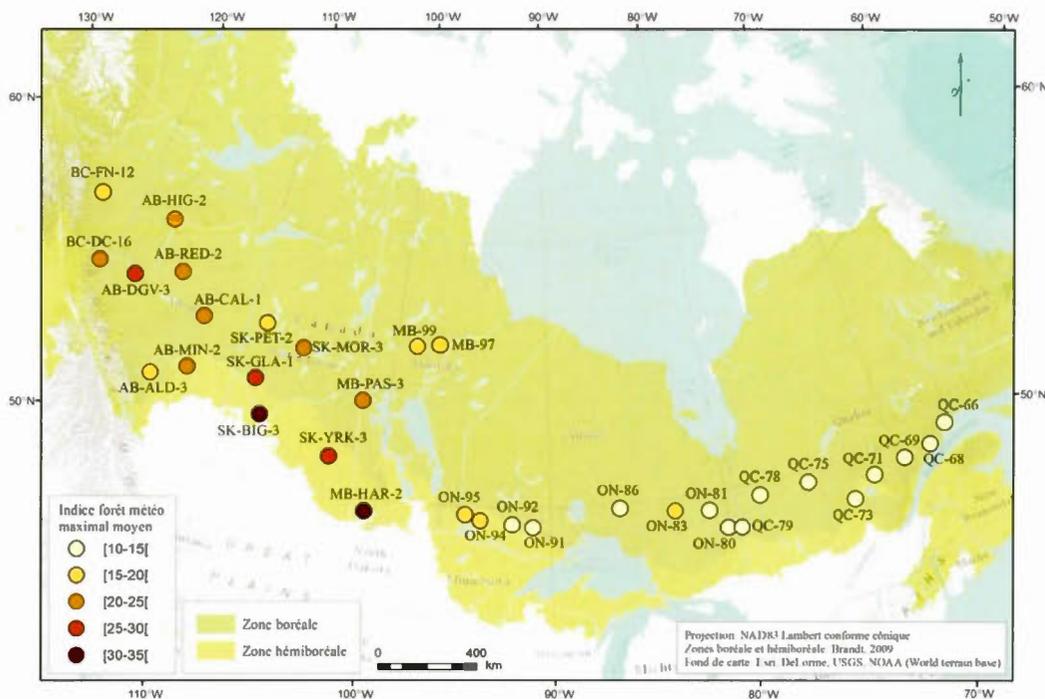


Figure 1.1 Carte des sites échantillonnés dans la forêt boréale au Canada et leur classe d'indice forêt météo maximal moyen

1.3.2 Relevés de végétation

Dans chacune des placettes circulaires, 20 quadrats de 1 m² ont été disposés en forme de croix, chacune des branches comportant cinq quadrats et pointant aux quatre points cardinaux (Annexe A). Un relevé de la végétation de sous-bois a été effectué à l'intérieur de chaque quadrat de 1 m². Il consistait à identifier toutes les espèces herbacées et arbustives et à définir le pourcentage de recouvrement pour chacune des espèces, correspondant à la proportion de la station occupée par les projections verticales au sol de l'appareil aérien de l'espèce. Le pourcentage était évalué visuellement par deux observateurs et les espèces très peu abondantes (moins de 1 % de recouvrement) se voyaient attribuer un recouvrement de 0,5 %. De la même manière, un pourcentage de recouvrement a été établi pour le bois mort au sol. Finalement, après avoir échantillonné les 20 quadrats, chaque placette de 400 m² a été parcourue par deux observateurs (les mêmes pour tout l'échantillonnage) pendant 10 minutes afin de repérer des espèces qui n'auraient pas été présentes dans les quadrats. Ces espèces ont été ajoutées au total des espèces retrouvées dans les sous-quadrats pour le calcul de la richesse spécifique (Section 1.3.5).

1.3.3 Variables explicatives

Les variables ont été sélectionnées pour leur effet potentiel sur la diversité et la composition de la végétation vasculaire de sous-bois. Dans l'ensemble, elles représentent les grands thèmes de l'étude : le climat, le risque de feux et la disponibilité des ressources en termes de régime hydrique, de nutriments disponibles, de lumière et d'habitats potentiels (hétérogénéité du milieu). Elles ont été divisées en deux groupes. Le premier groupe contient les variables locales qui sont restreintes à

l'échelle de la parcelle (400 m²). Le deuxième contient les variables régionales qui caractérisent une région plus large autour du site, dans un rayon d'un à quelques kilomètres (Tableau 1.1). Toutes les variables ont été centrées réduites afin d'éliminer leur dimension physique.

Le régime de feux a été représenté par l'indice forêt météo maximal moyen. Cet indice est formé de six composantes qui tiennent compte des effets de la teneur en eau des combustibles et du vent sur le comportement des incendies et procure une estimation du risque maximal moyen d'occurrence d'un feu de forêt, évalué en fonction des conditions météorologiques (Wotton, 2009). Il a été transformé par sa racine carrée afin d'obtenir une distribution normale des résidus (sqFWI). Le climat a été caractérisé par le total annuel moyen du nombre de degrés-jours avec une température de référence de 0 °C (DJ) et le total annuel moyen des précipitations sous forme de pluie en mm (PLUIE). Ces trois variables sont une moyenne des données générées sur une période de 30 ans par le logiciel *BioSIM* 9 (Régnière et Saint-Amant, 2008), en interpolant pour chacun de nos sites les données des stations météorologiques compilées par Environnement Canada, de 1981 à 2010 (Environnement Canada, 2013).

Afin de caractériser la transmission lumineuse dans le sous-bois des peuplements, des photographies hémisphériques ont été prises au centre et à 7,5 mètres du centre, aux quatre points cardinaux, pour un total de cinq photos par parcelle (Annexe A). Pour chaque point, une photo a été prise après avoir écarté les arbustes (hauteur < 4 mètres) autour de l'appareil posé sur un trépied à un mètre de hauteur, nivelé perpendiculairement au sol et orienté vers le nord. Les photos ont été analysées avec le logiciel *Gap Light Analyzer* 2.0 (Frazer *et al.*, 1999) afin de mesurer l'indice de surface foliaire moyen (LAI). Cet indice représente la productivité du site et il est inversement proportionnel à l'ouverture de la canopée, et donc, à la disponibilité de la lumière dans le sous-bois.

Tableau 1.1 Tableau des variables locales et régionales sélectionnées pour leur effet potentiel sur la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles dans la forêt boréale au Canada

Variables	Abréviation	Description	Hypothèse biologique
<i>Variables locales</i>			
Indice relatif d'hétérogénéité locale	HET	Indice relatif du degré d'hétérogénéité locale combinant les indices de relief, de pierrosité et de chablis et le recouvrement relatif moyen de bois mort.	Hétérogénéité physique
Capacité d'échange cationique	lnCEC	Log naturel de la teneur moyenne en éléments cationiques échangeables de l'horizon minéral (B) du sol (cmol ₍₊₎ /kg).	Disponibilité des éléments cationiques dans le sol
Classe de drainage général	DRAIN	Indice du niveau de drainage général du site selon les classes proposées par <i>Le point d'observation écologique</i> (Saucier et al. 1994).	Régime hydrique local
Indice de surface foliaire	LAI	Indice de surface foliaire moyen, calculé à partir de 5 photos hémisphériques de la canopée (<i>Leaf Area Index</i>).	Disponibilité de la lumière et productivité
<i>Variables régionales</i>			
Ambiance forestière	AMB	Proportion de forêts intactes dans un rayon de 1 km autour du site.	Hétérogénéité du paysage
Total annuel moyen du nombre de degrés-jours	DJ	Nombre total moyen de degrés-jours par an (1981-2010) avec température de référence de 0 °C.	Longueur de la saison de croissance
Total annuel moyen des précipitations sous forme de pluie	PLUIE	Total annuel moyen des précipitations sous forme de pluie en mm (1981-2010).	Régime hydrique régional
Indice forêt météo maximal moyen	sqFWI	Racine carrée du risque de feux maximal moyen (1981-2010) (<i>square root of the Forest Fire Weather index</i>).	Estimation du risque d'occurrence d'un feu de forêt

Le régime hydrique local a été déterminé par la classe de drainage générale du site (DRAIN) établie selon les classes proposées par *Le point d'observation écologique* (Saucier *et al.*, 1994). La capacité d'échange cationique (CEC) a été utilisée comme mesure de la disponibilité des nutriments dans le sol. Elle constitue une indication de la capacité de rétention des éléments nutritifs sous forme de cations et donc, de la fertilité potentielle des sols. Comme elle est fortement liée au pH, à la texture et à la présence de matière organique dans le sol, elle constitue en quelque sorte une variable synthèse très spécifique à chacun des sites (Baize, 2000). La CEC moyenne a été déterminée par la méthode Mehlich-3 sur des échantillons du sol minéral prélevés à 15 cm sous la matière organique, aux quatre points cardinaux des parcelles. Les données de CEC, d'abord exprimées en centimoles de charges par kilogramme de terre sèche, ont été transformées par leur log naturel pour améliorer la linéarité de leur relation avec les variables réponses (lnCEC).

Finalement, la disponibilité des habitats potentiels, ou l'hétérogénéité du milieu physique, a été déterminée à deux échelles. D'abord à l'échelle du site avec un indice relatif d'hétérogénéité locale (HET) représentant la diversité de niches écologiques engendrées par l'hétérogénéité spatiale. Cet indice a été conçu afin de caractériser, en une seule valeur numérique relative, l'hétérogénéité physique du site en termes de présence de bois mort au sol, d'irrégularité du microrelief (monticules et dépressions), de présence de rochers au sol et de présence de chablis ou volis créant potentiellement des îlots de lumière (pour les détails du calcul, voir Annexe B). À l'échelle régionale, l'hétérogénéité du milieu a été caractérisée par l'ambiance forestière (AMB) qui représente la proportion de forêt intacte dans un rayon d'un kilomètre autour du site (pour les détails du calcul, voir Annexe C). Cette variable a été sélectionnée afin de prendre en compte l'apport potentiel d'espèces atypiques possiblement engendré par une proportion plus importante de milieux ouverts ou perturbés à proximité du peuplement, tels que des terres agricoles, des routes ou des territoires de coupe.

1.3.4 Analyse de la composition végétale

Un cadrage multidimensionnel non métrique (*Nonmetric Multidimensional Scaling*) a été effectué afin d'obtenir une représentation de la composition végétale. Au lieu de se baser uniquement sur des mesures de distances, comme le font les analyses en coordonnées principales, cette méthode s'appuie plutôt sur une échelle ordinale, donc en utilisant des rangs, ce qui la rend plus flexible. Il s'agit d'une procédure itérative qui construit d'abord une structure initiale des sites en deux dimensions, pour ensuite effectuer la régression de cette configuration en fonction des distances observées (dissimilitudes) entre les sites, afin de déterminer le décalage des valeurs prédites et la configuration initiale. L'ampleur avec laquelle les points de la configuration diffèrent de cette représentation détermine le degré de stress. La représentation finale est issue d'une analyse en composantes principales qui fait pivoter la dernière configuration de façon à ce que les sites aient leur variance maximale le long du premier axe (Kruskal, 1964; Minchin, 1987). Pour un site, les données d'abondances des vingt sous-quadrats ont d'abord été additionnées, puis transformées avec la méthode Hellinger. Ensuite, des distances euclidiennes ont été calculées sur ces données transformées. Cette transformation permet le traitement de données fortement asymétriques – comme le sont souvent les données d'abondances d'espèces – en plus d'éclipser le problème des doubles zéros (Legendre et Legendre, 2012).

Cette méthode permet aux sites de s'exprimer uniquement en fonction de leur composition végétale, sans la contrainte de variables explicatives. Cependant, ces dernières ont été ajoutées à la représentation *a posteriori*, afin d'observer la distribution des sites en relation avec les facteurs d'intérêt. Les variables spatiales de la latitude (LAT) et de la longitude (LONG) ont été ajoutées aux variables environnementales pour cette analyse. La variable LONG a été ajoutée sous forme d'isoplèthes élaborées par un modèle additif généralisé, une méthode d'interpolation

qui cherche la surface lissée la moins déformée possible passant par tous les points (sites). Les autres variables ont été ajoutées sous la forme de vecteurs. La projection des points sur ces vecteurs représente la corrélation maximale des objets avec les variables. Ces dernières ont été testées selon un modèle de régression par permutations, avec les coordonnées des objets sur les axes NMDS1 et NMDS2 comme variables indépendantes. En rajoutant les variables *a posteriori*, on inverse en quelque sorte la régression puisque les variables environnementales deviennent alors les variables réponses. Cela nous impose donc une prudence dans l'interprétation de la fraction expliquée par le coefficient de détermination. Finalement, les espèces ont été ajoutées au graphique selon leurs coordonnées moyennes pondérées, à la façon de l'analyse des correspondances (Kruskal 1964; Legendre et Legendre, 2012).

Par la suite, des analyses ont été effectuées pour tenter d'identifier des espèces plus spécifiques et plus fidèles aux différentes associations de sites observées dans l'ordination. L'objectif était d'identifier des espèces qui avaient une plus grande probabilité de se retrouver en plus grande abondance ou même strictement dans un groupe de sites basé sur des conditions environnementales particulières. Les sites ont d'abord été partitionnés par un groupement hiérarchique de Ward (1963) à partir du calcul d'une matrice de distances de Gower (1971) appliqué sur les sites en fonction des variables environnementales significativement corrélées aux objets dans le cadrage multidimensionnel non métrique (sans les variables spatiales). Puisque les groupes étaient similaires à ceux observés dans l'ordination, les espèces d'intérêt ont été recherchées par le calcul de leur indice *INDVAL* (*indicator value index*) proposé par Dufrêne et Legendre (1997) et De Cáceres *et al.* (2010). Il s'agit d'une méthode asymétrique qui permet de prendre en compte la spécificité des espèces basée sur leur abondance (A_{kj}) et leur fidélité basée sur leur présence dans les sites du groupe (B_{kj}). Les analyses ont été effectuées avec la librairie *Indicspecies* de De Cáceres et Jansen (2015) dans le progiciel *R* 3.0.1 (R Core Team, 2013). Les espèces ont été sélectionnées sur la base de leur indice *INDVAL* (supérieur ou égal à 0,40) et de la

significativité de l'association espèce/groupe (valeur-p $\leq 0,05$) testée par 999 permutations. Finalement, leur classification selon leur tolérance aux feux selon Rowe (1983) a été spécifiée afin d'identifier des traits liés au régime de feux.

1.3.5 Indices de diversité

En plus de la variable réponse de la composition végétale, des indices de diversité ont été calculés pour les 33 sites afin de caractériser la structure de la végétation. La richesse spécifique correspond au nombre total des espèces rencontrées dans un site donné. Comme il est présumé que plusieurs espèces ne sont pas recensées ou détectées lors du processus d'échantillonnage, un nombre supplémentaire doit être estimé puis ajouté au total des espèces rencontrées. Dans cette optique, des valeurs de richesse spécifique bonifiée ont été définies. Elles correspondent au total des espèces échantillonnées dans les 20 quadrats d'un site auxquelles ont été ajoutées celles repérées en dehors des quadrats, pendant les dix minutes d'observation, dans le périmètre de 400 m² de la parcelle. Ces valeurs ont été comparées à celles obtenues via le calcul de deux estimateurs non paramétriques, *Chao* et *ACE*. Ces estimateurs produisent une courbe cumulative d'abondance d'espèces à partir de laquelle la richesse spécifique, correspondant à l'asymptote de la courbe, peut être extrapolée.

$$\text{CHAO } S_P = S_0 + a_1 * \frac{a_1 - 1}{2 * (a_2 + 1)}$$

S_P est le nombre d'espèces extrapolé; S_0 est le nombre d'espèces observées;
 a_1 et a_2 représentent les espèces présentes seulement dans 1 ou 2 sous-quadrats.

$$\text{ACE} \quad S_P = S_{abund} + \frac{S_{rare}}{C_{ace}} + \frac{a_1}{C_{ace} * \text{gamma}^2}$$

$$\text{où } C_{ace} = \frac{1-a_1}{N_{rare}}$$

$$\text{et } \text{gamma}^2 = \max \left(\frac{S_{rare}}{C_{ace} (\sum_{i=1}^{10} i^{*(i-1)*a_i})} \div \frac{N_{rare}}{(N_{rare}-1)} - 1; 0 \right)$$

S_{abund} est le nombre d'espèces abondantes et S_{rare} le nombre d'espèces rares. Les espèces rares ont une valeur d'abondance maximale arbitraire de 10; N_{rare} est l'abondance totale des espèces rares; a_i réfère au nombre d'espèces avec une abondance i .

L'équitabilité réfère à la régularité de la distribution des espèces et donc à leur abondance relative. Elle a été mesurée à partir de l'indice E_{var} proposé par Smith et Wilson (1996) et qui satisfait plusieurs critères intéressants, notamment l'indépendance à la richesse spécifique et la sensibilité aux espèces rares. Cet indice se situe entre 0 et 1.

$$E_{var} = 1 - 2/\pi \arctan \left\{ \sum_{s=1}^S \left(\ln(x_s) - \sum_{t=1}^S \ln(x_t) / S \right)^2 / S \right\}$$

S est le nombre d'espèces observées;

x_s est l'abondance de l'espèce s et x_t est l'abondance de l'espèce t ;

\arctan est l'arc tangente exprimé en radian.

Finalement, la diversité bêta non directionnelle totale à l'intérieur de chaque site, ou l'hétérogénéité intrasite, a été déterminée par la variance totale observée dans les données d'abondances d'espèces d'un site à travers les vingt sous-quadrats, selon la méthode proposée par Legendre et De Cáceres (2013). Ici, les données ont d'abord été transformées par la méthode de Hellinger qui permet ensuite le calcul de la distance euclidienne entre les objets. Le calcul de la diversité bêta intrasite totale (BDtotale) correspond à la somme totale des carrés dans le tableau d'abondances d'espèces (variance totale) divisée par le nombre de degrés de liberté. Cet indice est situé entre 0 et 1 lorsque les données ont subi une transformation de Hellinger.

$$BD_{totale} = VAR(Y) = SS(Y)/(n - 1)$$

VAR(Y) est la variance totale observée dans le tableau de données d'abondances d'espèces Y (lignes = sites et colonnes = espèces);

SS(Y) est la somme totale des carrés dans le tableau d'abondances d'espèces Y;
(n - 1) est le nombre de degrés de liberté.

1.3.6 Analyse descriptive des indices de diversité et sélection de modèles

Une analyse descriptive de la variance et de la dispersion des indices de diversité a d'abord été conduite à plusieurs échelles à travers trois ensembles régionaux définis arbitrairement selon la position géographique des sites dans le pays (Tableau 1.2). Cela permettait de vérifier s'il existait des différences de diversité compositionnelle et structurelle entre les provinces et les grandes régions du Canada, le long du gradient longitudinal. Ces ensembles régionaux n'ont pas été pris en compte dans la sélection de modèles qui a été plutôt élaborée en prenant chacun des sites comme objet.

Tableau 1.2 Tableau des ensembles régionaux utilisés pour l'analyse des paramètres de diversité, de l'échelle la plus fine (PROV) à l'échelle la plus large (REG2)

Nom de l'ensemble	Divisions	Provinces incluses	Nombre de sites
PROV	Par province	Colombie-Britannique (CB)	2
		Alberta (AB)	6
		Saskatchewan (SK)	5
		Manitoba (MB)	4
		Ontario (ON)	8
		Québec (QC)	8
		REG1	OUEST
	CENTRE	MB, ON	12
	EST	QC	8
REG2	OUEST	CB, AB, SK, MB	17
	EST	ON, QC	16

Ensuite, des sélections de modèles hiérarchiques ont ensuite été effectuées pour chacun des indices de diversité afin de répondre à ces questions : (1) La richesse spécifique, l'équitabilité des espèces et la diversité bêta intrasite totale sont-elles influencées par des variables locales caractéristiques de la parcelle? (2) Ces mêmes paramètres de diversité sont-ils influencés par des variables régionales agissant à plus grande échelle? (3) Parmi ces variables, quelles sont celles qui expliquent le mieux la variation des indices de diversité? Les analyses ont été effectuées avec la librairie *AICcmodavg* de Mazerolle (2015) dans le progiciel *R* 3.0.1 (R Core Team, 2013).

Une première sélection de modèles a été réalisée pour les variables locales. Toutes les combinaisons avec les quatre variables ont été considérées comme plausibles d'un point de vue écologique. Les modèles ont été ordonnés selon leur AICc. La distance

au meilleur modèle (ΔAICc) et le poids d'Akaike (w_i), ont aussi été calculés. Une inférence multimodèle a été effectuée pour les variables incluses dans les modèles avec un delta AICc inférieur à trois. Pour chacune de ces variables, le calcul de la moyenne pondérée a été réalisé avec un intervalle de confiance de 95 % (lorsque l'intervalle inclut zéro, la variable n'a pas d'effet sur la variation de l'indice). Les mêmes opérations ont été effectuées pour l'analyse des variables régionales en incluant dans tous les modèles les variables locales s'étant révélées significatives lors de l'inférence multimodèle. Le modèle nul pour l'analyse régionale était donc constitué des prédicteurs locaux sélectionnés, si de tels prédicteurs avaient d'abord été retenus par la première sélection (Tableau 1.3).

Finalement, la proportion de la variance expliquée par chacune des covariables du meilleur modèle a été évaluée à partir d'un (pseudo) coefficient de détermination R^2 selon la méthode proposée par Burnham et Anderson (2002). La formule calcule en fait la proportion du total de l'information structurelle qui est expliquée par chacune des variables à l'intérieur du meilleur modèle en utilisant les logarithmes naturels des fonctions de vraisemblance (*log-likelihood*).

$$R^2 = \frac{\text{Loglik3} - \text{Loglik1}}{\text{Loglik2} - \text{Loglik1}}$$

Loglik1 est le log naturel de la fonction de vraisemblance du modèle nul;

Loglik2 est le log naturel de la fonction de vraisemblance du meilleur modèle;

Loglik3 est le log naturel de la fonction de vraisemblance du modèle incluant seulement la variable d'intérêt.

Tableau 1.3 Tableau des modèles candidats pour les deux échelles d'analyse (locale et régionale) de la sélection de modèles hiérarchique et les variables qui y sont incluses

Échelle d'analyse	Modèle	Variables incluses
Locale	Mod 1	lnCEC + DRAIN + HET + LAI*
	Mod 2	lnCEC + DRAIN + HET
	Mod 3	lnCEC + DRAIN + LAI
	Mod 4	lnCEC + HET + LAI
	Mod 5	DRAIN + HET + LAI
	Mod 6	lnCEC + DRAIN
	Mod 7	lnCEC + HET
	Mod 8	lnCEC + LAI
	Mod 9	DRAIN + HET
	Mod 10	DRAIN + LAI
	Mod 11	HET + LAI
	Mod 12	lnCEC
	Mod 13	DRAIN
	Mod 14	HET
	Mod 15	LAI
	Mod 16	MODÈLE NUL
Régionale	Mod 1	Variable (s) locale (s)** + DJ + AMB + sqFWI (ou PLUIE)‡
	Mod 2	Variable (s) locale (s) + AMB + DJ
	Mod 3	Variable (s) locale (s) + AMB + sqFWI (ou PLUIE)
	Mod 4	Variable (s) locale (s) + DJ + sqFWI (ou PLUIE)
	Mod 5	Variable (s) locale (s) + AMB
	Mod 6	Variable (s) locale (s) + DJ
	Mod 7	Variable (s) locale (s) + sqFWI (ou PLUIE)
	Mod 8	Variable (s) locale (s) ou MODÈLE NUL

* Voir le Tableau 1.1 pour la signification des abréviations.

** Pour l'analyse régionale, la ou les variables locales sont celles qui auront été d'abord sélectionnées par l'analyse locale.

‡ La variable sqFWI a été utilisée pour l'analyse de la richesse spécifique et la variable PLUIE a été utilisée pour l'analyse de l'équitabilité des espèces et de la diversité bêta intrasite totale. Les deux variables ayant une forte corrélation, elles ont été choisies en fonction de l'hypothèse écologique.

1.4 Résultats

1.4.1 Analyse de la composition végétale

Le cadrage multidimensionnel non métrique à deux dimensions de la composition végétale donne une représentation sans contraintes des sites en fonction de leur composition végétale avec un degré de stress de 0,167 et 85,9 % de la variabilité des distances issues de la configuration est expliquée par les dissimilarités entre les sites (Figure 1.2).

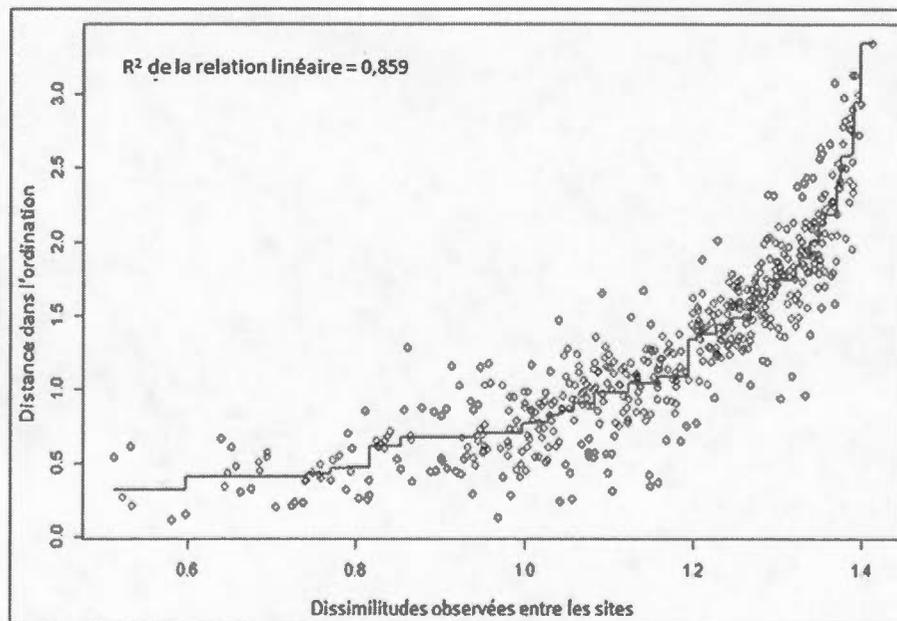


Figure 1.2 Diagramme de Shepard illustrant la relation monotone croissante entre les distances observées dans la configuration engendrée par l'ordination et les dissimilarités observées entre les sites

On peut voir sur l'ordination les sites des provinces de l'Ouest canadien (Colombie-Britannique, Alberta, Saskatchewan et Manitoba) se positionner dans les cadrans de gauche, alors que les sites de l'Ontario et du Québec se situent dans les cadrans de droite. L'ordination laisse donc paraître deux bassins régionaux d'espèces potentielles qui se croisent plus ou moins au centre du pays, à la frontière du Manitoba et de l'Ontario. Les sites situés plus près géographiquement les uns des autres partagent donc une communauté végétale similaire et autocorrélée spatialement (Figure 1.3).

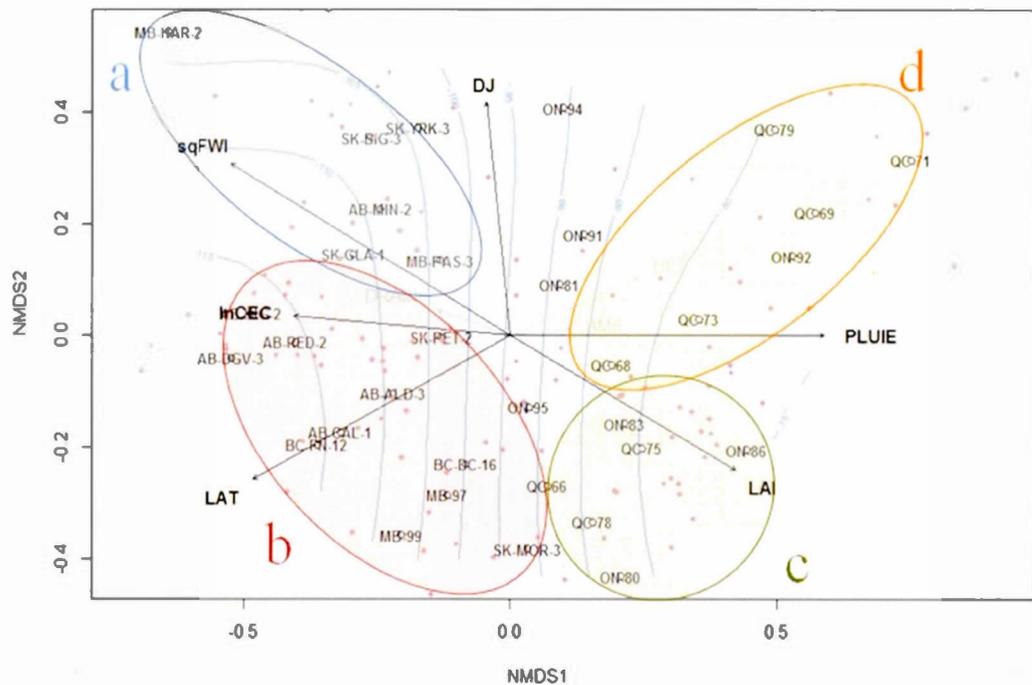


Figure 1.3 Cadrage multidimensionnel non métrique des sites en fonction de la composition végétale vasculaire de leur sous-bois. Les variables représentées par des vecteurs gris pâle (HET, DRAIN et AMB) ne sont pas significativement corrélées à la position des sites. Les variables représentées par des vecteurs noirs (DJ, lnCEC, LAT (latitude), PLUIE, LAI et sqFWI) sont corrélées à la position des sites dans le cadrage (valeur- $p \leq 0,005$). Les isoplètes représentent la longitude et elles sont aussi corrélées à la position des sites (valeur- $p < 0,001$). Les points rosés représentent les espèces.

Les variables spatiales sont corrélées significativement aux objets dans l'ordination. La latitude LAT est représentée par un vecteur, alors que la régularité des isoplèthes témoigne de la linéarité de la relation entre la longitude LONG et les coordonnées des sites sur le premier axe. La majorité des variables explicatives sont corrélées à la position des sites dans le graphique, à l'exception des variables de l'ambiance forestière AMB, de l'indice relatif d'hétérogénéité locale HET et de la classe de drainage DRAIN (vecteurs gris pâle dans la figure 1.3). Ces trois variables ne présentent pas non plus de corrélation avec la longitude (Tableau 1.4). Le nombre annuel moyen de degrés-jours DJ, la racine carrée de l'indice forêt météo maximal moyen sqFWI, le total annuel moyen des précipitations sous forme de pluie PLUIE, le logarithme naturel de la capacité d'échanges cationiques lnCEC et l'indice de surface foliaire moyen LAI sont toutes des variables de l'environnement physique corrélées à la position des sites (vecteurs noirs dans la figure 1.3). Elles sont aussi corrélées à la longitude de façon significative (Tableau 1.4), à l'exception de la variable DJ.

La position des vecteurs par rapport aux sites dans le cadrage multidimensionnel nous permet de remarquer que certains assemblages de sites sont corrélés à des variables environnementales. Ainsi, les sites de l'Alberta, de la Saskatchewan et du Manitoba situés plus au sud, à la frontière de l'écorégion des forêts-parcs à trembles canadiennes (*Aspen parkland*), partagent des compositions floristiques similaires, corrélées à l'aridité particulière de cette région se traduisant par moins de précipitations sous forme de pluie, par plus de degrés-jours en moyenne et par un risque maximal moyen d'occurrence de feux plus élevé. Les sites se regroupent ensemble dans le cadran supérieur gauche du graphique (Figure 1.3.a). Les sites plus au nord de ces mêmes provinces et ceux de la Colombie-Britannique sont, quant à eux, regroupés ensemble dans le cadran inférieur gauche, la composition de ces sites semblant principalement corrélée à la latitude et probablement aux conditions moins arides qui y sont associées (Figures 1.3.b). Aussi, les sites de l'est de l'Ontario et de

certains sites du Québec semblent avoir des compositions semblables liées à un indice de surface foliaire plus élevé (Figure 1.3.c). Finalement, plusieurs sites de l'Est du Québec se regroupent dans le cadran supérieur droit du graphique. Ils partagent probablement un cortège floristique associé aux précipitations plus abondantes et à un régime de feux moins intense retrouvés à ces longitudes plus orientales (Figure 1.3.d).

Tableau 1.4 Tableau des moyennes des variables explicatives pour l'Ouest et l'Est du Canada et des résultats de leur régression linéaire en fonction de la longitude

Variable ^a	Moyenne Ouest ^{**}	Moyenne Est ^{**}	Valeur-p	Relation linéaire avec la longitude		
				Estimé	R ²	Valeur-p
PLUIE	358,0 ± 40,6	599,9 ± 47,2	< 0,001	6,66	0,77	< 0,001
sqFWI	4,75 ± 0,49	3,68 ± 0,31	< 0,001	-0,03	0,55	< 0,001
lnCEC	2,61 ± 1,09	0,59 ± 1,67	< 0,001	-0,05	0,22	0,004
LAI	1,83 ± 0,33	2,25 ± 0,31	0,001	0,01	0,19	0,006
DRAIN	2,88 ± 0,93	2,56 ± 0,96	0,339	-0,01	0,00	0,507
HET	0,328 ± 0,186	0,452 ± 0,218	0,087	0,00	0,00	0,382
DJ	2280,3 ± 200,7	2327,5 ± 219,6	0,524	-1,45	0,00	0,504
AMB	0,557 ± 0,167	0,606 ± 0,146	0,373	0,00	0,04	0,140

Note : Les variables en caractères gras ont une relation linéaire significative avec la longitude.

^a Voir le Tableau 1.1 pour la signification des abréviations.

^{**} Voir l'ensemble régional REG2 dans le Tableau 1.2 pour les sites inclus dans Ouest et Est.

De plus, les peupleraies se regroupent en associations similaires qu'elles soient divisées selon leur composition végétale présentée dans l'ordination (Figure 1.3) ou selon leurs variables environnementales du regroupement hiérarchique (Tableaux 1.5 et 1.6). Une première association regroupe six sites qui bordent l'écorégion des

forêts-parcs à trembles canadiennes (*Aspen parkland*), au sud des provinces de l'ouest. Leur composition floristique commune est possiblement adaptée à l'aridité particulière de cette région qui se traduit par moins de précipitations annuelles sous forme de pluie, plus de degrés-jours en moyenne annuellement et un risque maximal moyen d'occurrence de feux plus élevé. De plus, l'indice de surface foliaire y est moins élevé, témoignant d'une ouverture de la canopée plus importante et donc, d'une température et d'une disponibilité de la lumière possiblement plus élevées au niveau du sous-bois (Tableau 1.5). Ces sites sont caractérisés par douze espèces qui y sont nettement plus abondantes, la plupart ayant plus de 70 % de leur abondance dans cette région (Tableau 1.6). Ces espèces sont tolérantes aux feux de forêts (*Endurer*) ou sont des espèces pionnières qui ont la capacité de coloniser rapidement et efficacement un site perturbé et ouvert (*Invader*).

Le deuxième groupe inclut onze peupleraies situées plus au nord des provinces de l'ouest du Canada. Cette association est principalement caractérisée par sept espèces que l'on peut normalement retrouver à travers tout le pays, mais dont l'abondance (au moins 50 %) est concentrée dans ces sites. Leurs classes de tolérance aux feux de forêt sont variées (Tableau 1.6). La région est aussi caractérisée par une certaine aridité (moins de précipitations) et un régime de feux plus élevé qu'à l'est du pays, mais le nombre annuel de degrés-jours moyen y est moins élevé que pour le premier groupe dont les parcelles sont situées plus au sud (Tableau 1.5).

Le troisième groupe est composé de cinq sites de l'ouest de l'Ontario et seules quatre espèces, principalement des espèces pionnières (*Invader*), y sont plus spécifiques. Les régimes de feux et hydriques y sont intermédiaires. Le quatrième groupe inclut des sites de l'est de l'Ontario et de l'ouest du Québec et les six espèces qui leur sont plus spécifiques ont habituellement une distribution qui se limite à ces deux provinces. Leurs classes de tolérance aux feux varient, bien que la plupart y soient adaptées (*Endurer*). Finalement, la dernière association de sites regroupe les six peupleraies les

plus à l'est du Québec et les quatre espèces qui les caractérisent sont principalement des espèces intolérantes aux feux de forêt (*Avoider*) qui ont l'habitude de s'installer dans les forêts plus âgées. Elles ont une distribution qui est limitée aux provinces de l'Ontario et du Québec et pour la plupart, plus de 75 % de leur abondance se situe dans ces parcelles uniquement (Tableau 1.6). Le régime de feux y est moins intense qu'à l'ouest du pays et les précipitations y sont plus abondantes (Tableau 1.5).

Tableau 1.5 Tableau des moyennes des variables environnementales pour chacun des groupes de sites obtenus par un groupement hiérarchique

Variable	Groupe 1*	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4	Groupe 5	Valeur-p
sqFWI	A 5,30 ± 0,32	B 4,44 ± 0,21	C 3,91 ± 0,34	CD 3,73 ± 0,17	D 3,44 ± 0,21	< 0,001
PLUIE (mm)	A 355,9 ± 32,8	A 359,2 ± 45,8	B 565,9 ± 22,3	BC 585,2 ± 40,5	C 640,6 ± 40,2	< 0,001
LAI	A 1,49 ± 0,18	B 2,03 ± 0,22	B 2,08 ± 0,28	B 2,31 ± 0,42	B 2,31 ± 0,21	0,008
lnCEC	A 2,73 ± 0,71	A 2,54 ± 1,28	B -0,34 ± 1,25	A 2,63 ± 0,80	B -0,34 ± 0,74	0,001
DJ	AD 2448 ± 209	B 2188 ± 128	AC 2589 ± 160	BDE 2302 ± 78	BE 2130 ± 57	0,815
AMB	A 0,53 ± 0,23	A 0,57 ± 0,13	A 0,49 ± 0,12	A 0,62 ± 0,17	A 0,69 ± 0,09	0,149
HET	A 0,26 ± 0,18	A 0,37 ± 0,19	A 0,56 ± 0,29	A 0,34 ± 0,15	A 0,46 ± 0,18	0,304
DRAIN	A 3,17 ± 1,75	A 2,73 ± 1,01	A 1,80 ± 0,45	A 3,60 ± 0,55	A 2,33 ± 0,82	0,721

Note : Des lettres identiques indiquent l'absence de différence statistique entre ces groupes.

* Voir le Tableau 1.6 pour les sites inclus dans chacun des groupes.

Tableau 1.6 Tableau des espèces les plus spécifiques et fidèles aux groupes obtenus par un groupement hiérarchique en fonction des variables environnementales, leur indice *INDVAL*, leur spécificité au groupe de sites (A_{kj}), leur fidélité au groupe (B_{kj}) et leur classification de tolérance aux feux selon Rowe (1983)

Groupe de sites		Espèces indicatrices	<i>INDVAL</i>	A_{kj}	B_{kj}	Classe de tolérance
GROUPE 1		<i>Symphoricarpos albus</i>	0,91	0,91	1,00	Endurer
BC-DC-16	BC-FN-12	<i>Cornus sericea</i> spp. <i>sericea</i>	0,63	0,76	0,83	Endurer
AB-MIN-2	AB-DGV-3	<i>Vicia americana</i>	0,55	0,66	0,83	Endurer
SK-GLA-1	SK-YRK-3	<i>Taraxacum officinale</i>	0,52	0,78	0,67	Invader
SK-BIG-3	MB-HAR-2	<i>Galium boreale</i>	0,50	0,60	0,83	Invader
		<i>Corylus cornuta</i>	0,49	0,73	0,67	Invader
		<i>Lathyrus venosus</i>	0,48	0,96	0,50	Invader
		<i>Prunus virginiana</i>	0,46	0,92	0,50	Invader
		<i>Lonicera dioica</i>	0,46	0,55	0,83	Endurer
		<i>Carex</i> spp.	0,44	0,66	0,67	Invader
		<i>Shepherdia canadensis</i>	0,44	0,88	0,50	Endurer
		<i>Sanicula marilandica</i>	0,43	0,86	0,50	Invader
GROUPE 2		<i>Mertensia paniculata</i>	0,66	0,91	0,73	Endurer
AB-CAL-1	AB-HIG-2	<i>Rosa acicularis</i>	0,57	0,57	1,00	Endurer
AB-RED-2	AB-ALD-3	<i>Linnaea borealis</i>	0,57	0,63	0,91	Avoider
SK-MOR-3	SK-PET-2	<i>Virbunum edule</i>	0,56	0,61	0,91	Evader
MB-PAS-3	MB-99	<i>Actaea</i> sp.	0,49	0,77	0,64	Endurer
MB-97		<i>Orthilia secunda</i>	0,48	0,59	0,82	Avoider
		<i>Lathyrus ochroleucus</i>	0,46	0,56	0,82	Invader
GROUPE 3		<i>Lycopodium obscurum</i>	0,57	0,57	1,00	Endurer
ON-95	ON-94	<i>Oryzopsis asperifolia</i>	0,53	0,53	1,00	Invader
ON-92	ON-91	<i>Luzula parviflora</i>	0,40	1,00	0,40	Invader
ON-80		<i>Osmunda claytoniana</i>	0,40	1,00	0,40	Invader
GROUPE 4		<i>Clintonia borealis</i>	0,55	0,55	1,00	Endurer
ON-86	ON-83	<i>Diervilla lonicera</i>	0,50	0,50	1,00	Endurer
ON-81	QC-79	<i>Lycopodium clavatum</i>	0,49	0,61	0,80	Endurer
QC-78		<i>Ribes glandulosum</i>	0,44	0,73	0,60	Evader
		<i>Goodyera repens</i>	0,40	1,00	0,40	Avoider
		<i>Lonicera hirsuta</i>	0,40	1,00	0,40	-
GROUPE 5		<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,57	0,86	0,67	Avoider
QC-75	QC-73	<i>Sorbus americana</i>	0,53	0,79	0,67	Avoider
QC-71	QC-69	<i>Taxus canadensis</i>	0,50	1,00	0,50	Avoider
QC-68	QC-66	<i>Acer spicatum</i>	0,46	0,56	0,83	Invader

Note : Les indices A_{kj} et B_{kj} vont de 0 à 1. L'indice *INDVAL* est le résultat de leur produit.

1.4.2 Analyse descriptive des indices de diversité par ensemble régional

Le calcul des estimateurs CHAO et ACE de la richesse spécifique a permis de constater qu'ils avaient tendance tous deux à sous-estimer la richesse « réelle », du moins, lorsqu'on les compare aux valeurs de richesse bonifiée (Figure 1.4). Les richesses bonifiées incluent les espèces trouvées dans les 20 quadrats d'un mètre carré (la richesse partielle), auxquelles ont été ajoutées les nouvelles espèces trouvées par deux observateurs dans l'ensemble de la parcelle de 400 m² en dix minutes. Ce sont donc ces valeurs de richesses bonifiées qui ont été retenues pour les analyses subséquentes.

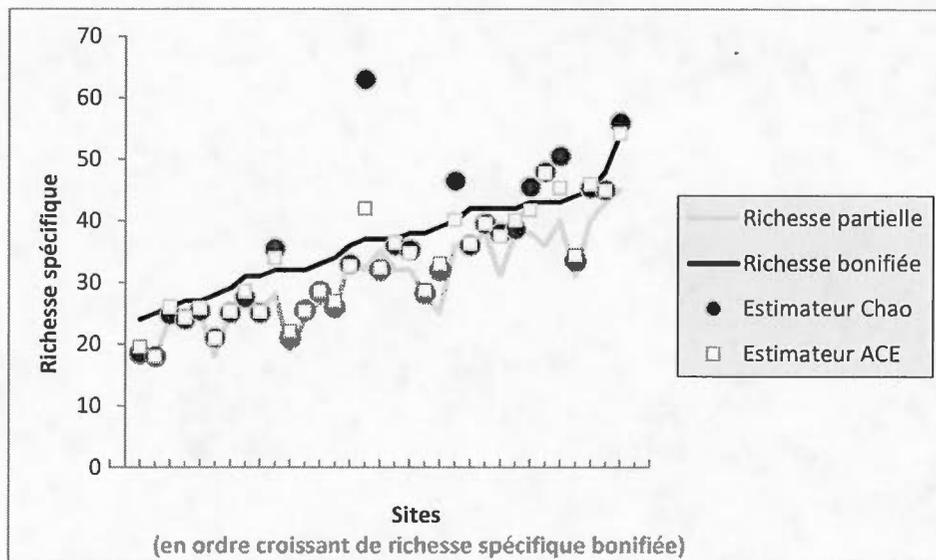


Figure 1.4 Graphique de la richesse spécifique estimée à l'aide de deux estimateurs non paramétriques basés sur l'abondance des espèces et comparaison avec les valeurs de richesse spécifique partielle et de richesse spécifique bonifiée

Les moyennes de richesses spécifiques bonifiées ne sont pas différentes, peu importe l'ensemble régional considéré. Contrairement à notre hypothèse de départ, les richesses spécifiques des sites sont donc similaires d'une région à l'autre, sans différence entre les peuplements de l'ouest et de l'est, ni à plus petite échelle entre les provinces. Il en est de même pour les valeurs de diversité bêta intrasite totale ou BD_{totale} (Figure 1.5). La grande dispersion des données de richesse spécifique et de BD_{totale} à travers le pays laisse supposer que des facteurs pourraient intervenir plus localement dans l'association des espèces en limitant ou en favorisant une plus grande richesse spécifique et/ou une plus grande hétérogénéité intrasite à l'échelle de la parcelle. Il est aussi intéressant de noter que ces indices ont des étendues similaires à l'intérieur des deux grandes régions. De fait, la région de l'est du Canada et celle de l'ouest semblent couvrir chacune l'ensemble des possibilités de diversités compositionnelle et structurelle des peuplements, tout comme la province de l'Ontario à elle seule. Cela laisse supposer que les diverses régions (ouest, centre et est du pays) contiennent l'éventail des conditions potentiellement structurantes des communautés végétales de sous-bois dans les peuplements de peupliers faux-trembles en forêt boréale au Canada (Figure 1.6).

En moyenne, les espèces se distribuent jusqu'à 25 % plus équitablement dans les sites de l'ouest du pays que dans ceux de l'est, suivant le sens de l'hypothèse de départ. Cela peut se vérifier pour l'ensemble REG2 (valeur- $p = 0,021$) et pour l'ensemble REG1 (valeur- $p = 0,014$) lorsque l'on fait une comparaison de moyennes par paire avec correction Bonferroni pour tests multiples. Les moyennes d'équitabilité ne sont toutefois pas significativement différentes lorsqu'on les considère à plus petite échelle, c'est-à-dire par province (Figure 1.5).

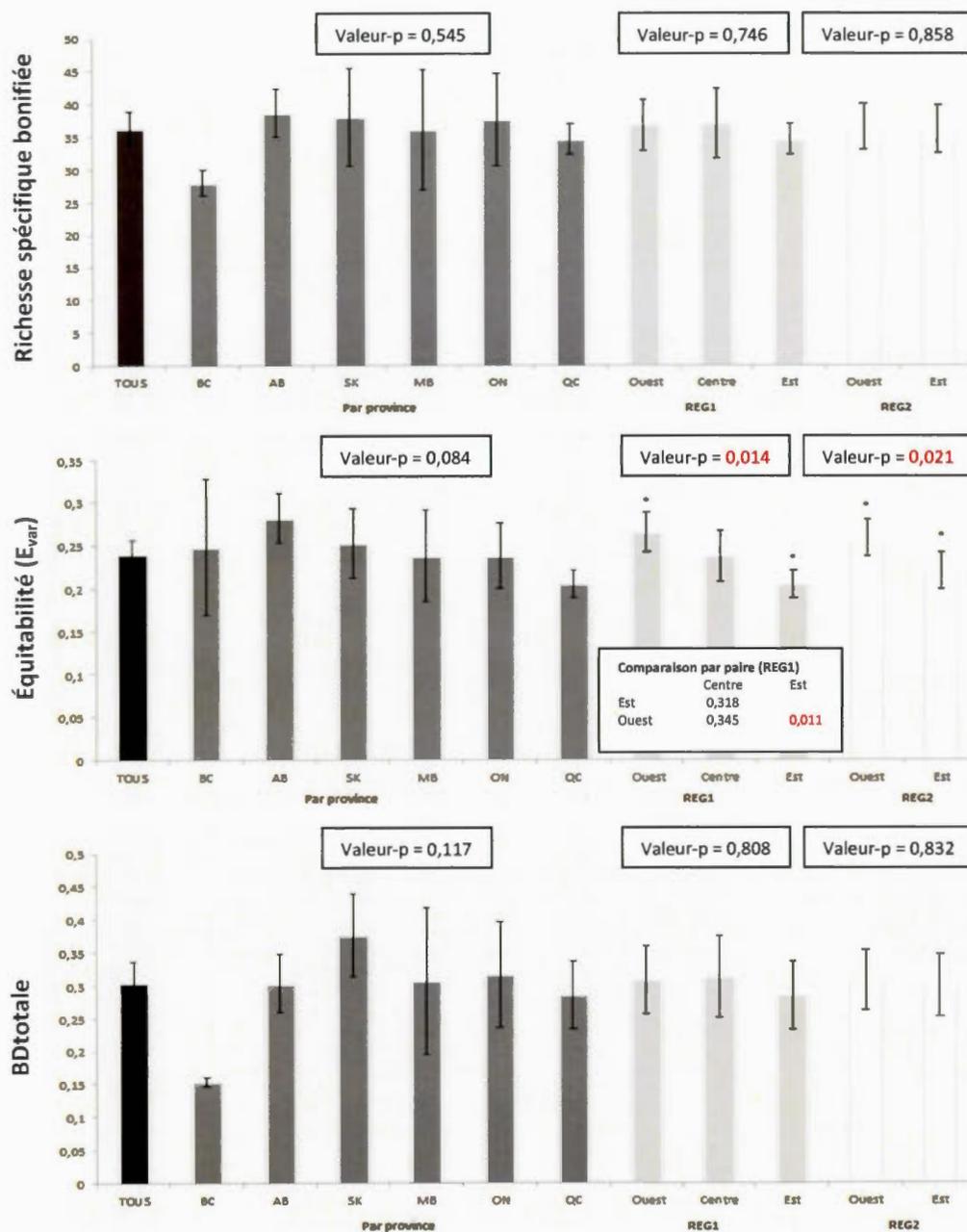


Figure 1.5 Diagrammes à bandes des moyennes des trois indices de diversité pour l'ensemble des sites au Canada (TOUS) et par ensemble régional (marge d'erreur de 95%). Les astérisques dans le 2^e diagramme indiquent des valeurs significativement différentes dans l'ensemble régional concerné.

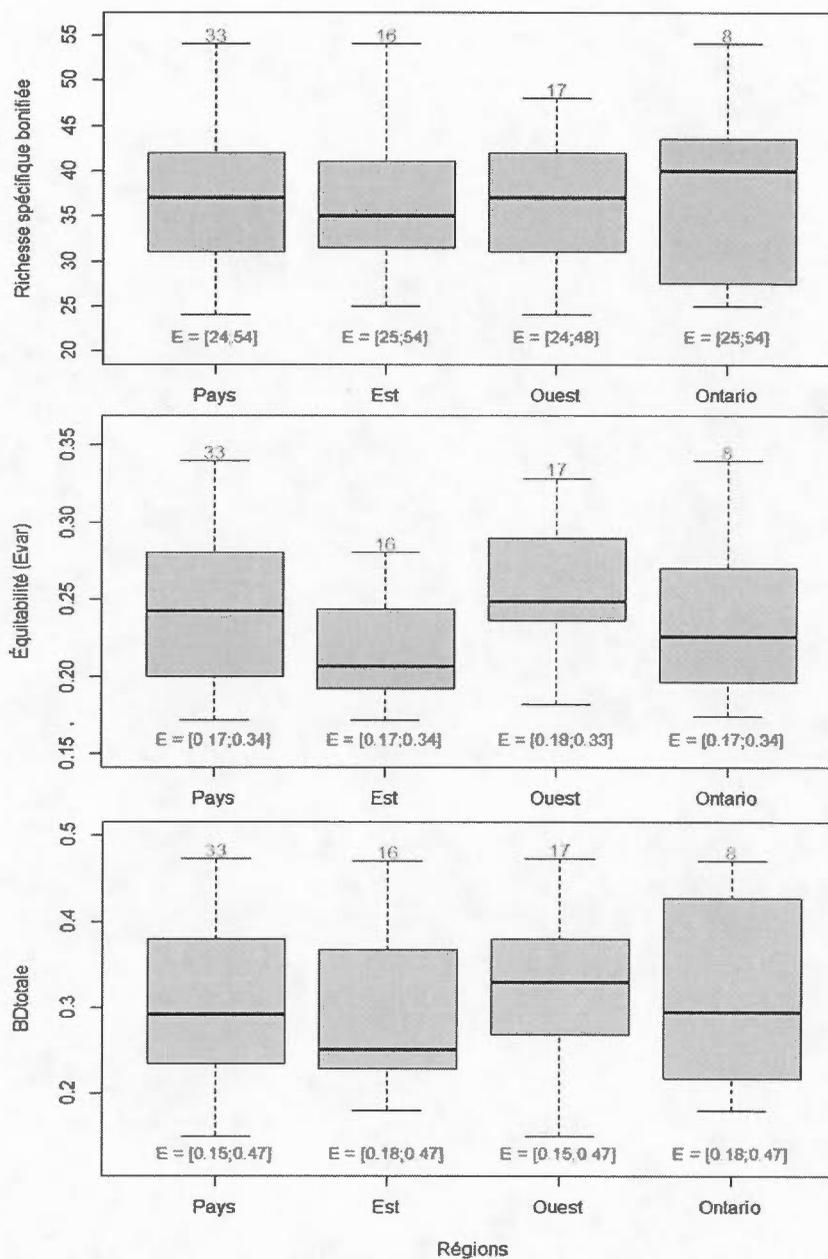


Figure 1.6 Boîtes à moustaches représentant la dispersion des trois indices de diversité pour l'ensemble du pays, pour l'Est et l'Ouest du Canada, et pour la province de l'Ontario. Les effectifs des échantillons sont en gris au-dessus des boîtes. E = étendue des données.

1.4.3 Sélection de modèles hiérarchique – Richesse spécifique bonifiée

Les valeurs prédites par le modèle global local et les valeurs observées sont corrélées de façon linéaire avec un rho de Spearman de 0,53 (Figure 1.7). Le modèle incluant les variables lnCEC et HET est 34 fois plus parcimonieux que le modèle nul et 5,5 fois plus parcimonieux que le modèle global incluant les quatre paramètres. Quatre modèles parmi les seize proposés semblent équivalents ($\Delta AICc < 3$). Le calcul de la moyenne pondérée des coefficients des variables et de leurs intervalles de confiance à 95 % nous confirme toutefois que seules les variables locales lnCEC et HET ont un effet positif sur la richesse spécifique. Ces variables ont donc été incluses dans l'analyse régionale (Tableau 1.7.A).

Les valeurs prédites par le modèle global régional et les valeurs observées sont corrélées de façon linéaire avec un rho de Spearman de 0,60 (Figure 1.7). Le modèle incluant les variables locales et DJ est 4,5 fois plus parcimonieux que le modèle n'incluant que les variables locales. Trois modèles semblent équivalents ($\Delta AICc < 3$), mais le calcul de la moyenne pondérée des coefficients des variables et de leurs intervalles de confiance à 95 % nous confirme que seules les variables lnCEC, HET et DJ ont un effet positif sur la richesse spécifique. Ainsi, 39 % de la variation de la richesse spécifique expliquée par le modèle est attribuable au logarithme naturel de la capacité d'échange cationique, 27 % au total annuel moyen de degrés-jours et 4 % à l'indice relatif d'hétérogénéité locale (Tableau 1.7.B).

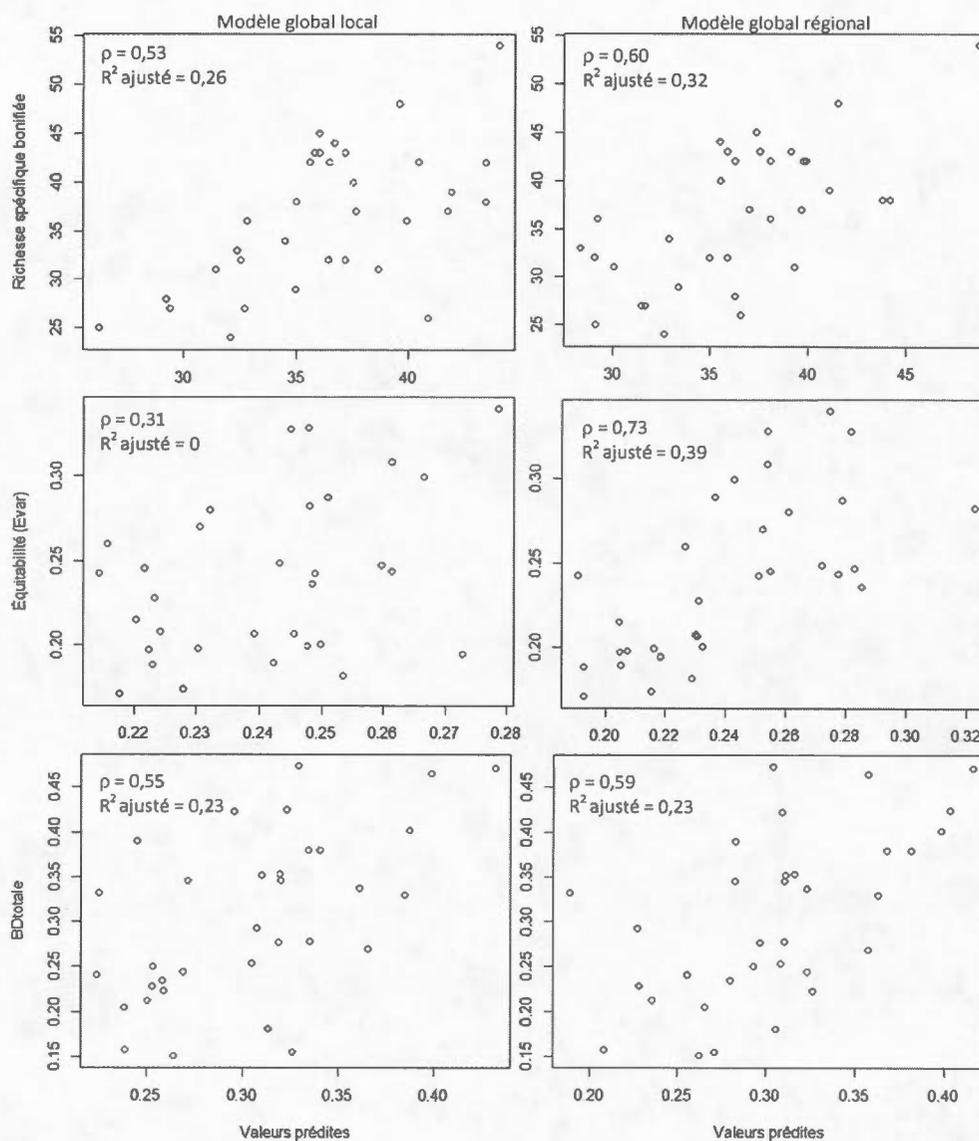


Figure 1.7 Diagrammes des valeurs observées en fonction des valeurs prédites pour les modèles globaux locaux et régionaux (ces derniers incluent les variables locales sélectionnées s'il y a lieu), rho de Spearman ρ et R^2 ajusté de la régression multiple, pour les trois paramètres de diversité

Tableau 1.7 Résultats de la sélection de modèles hiérarchique et des inférences multimodèles pour les analyses locale et régionale de la richesse spécifique bonifiée. Les paramètres sont en caractères gras et en italiques lorsque leur intervalle de confiance à 95 % n'inclut pas zéro. Les variables retenues dans le modèle final sont en rouge.

A – FACTEURS LOCAUX INFLUENÇANT LA RICHESSE SPÉCIFIQUE						
Modèle	Variables incluses	Log-likelihood	<i>K</i>	AICc	Δ AICc	w_i
Mod 7	lnCEC + HET	-105,68	4	220,79	0,00	0,33
Mod 2	lnCEC + HET + DRAIN	-104,82	5	221,86	1,07	0,20
Mod 4	lnCEC + HET + LAI	-105,42	5	223,06	2,27	0,11
Mod 12	lnCEC	-108,26	3	223,35	2,56	0,09

Variable	Estimé pondéré	Erreur standard inconditionnelle	Borne inférieure I.C. 95 %	Borne supérieure I.C. 95 %	% de la variance
<i>lnCEC</i>	<i>3,750</i>	<i>1,411</i>	<i>0,984</i>	<i>6,516</i>	<i>57,3</i>
<i>HET</i>	<i>2,728</i>	<i>1,232</i>	<i>0,313</i>	<i>5,143</i>	<i>5,9</i>
DRAIN	2,040	1,554	-1,006	5,086	-
LAI	0,870	1,250	-1,581	3,321	-

B – FACTEURS LOCAUX ET RÉGIONAUX INFLUENÇANT LA RICHESSE SPÉCIFIQUE						
Modèle	Variables incluses	Log-likelihood	<i>K</i>	AICc	Δ AICc	w_i
Mod 6	lnCEC + HET + DJ	-102,775	5	217,772	0,000	0,519
Mod 4	lnCEC + HET + DJ + sqFWI	-102,506	6	220,312	2,540	0,146
Mod 2	lnCEC + HET + DJ + AMB	-102,705	6	220,642	2,869	0,124

Variable	Estimé pondéré	Erreur standard inconditionnelle	Borne inférieure I.C. 95 %	Borne supérieure I.C. 95 %	% de la variance
<i>lnCEC</i>	<i>4,212</i>	<i>1,206</i>	<i>1,847</i>	<i>6,576</i>	<i>38,7</i>
<i>HET</i>	<i>2,398</i>	<i>1,167</i>	<i>0,111</i>	<i>4,686</i>	<i>4,0</i>
<i>DJ</i>	<i>2,528</i>	<i>1,080</i>	<i>0,410</i>	<i>4,645</i>	<i>26,5</i>
sqFWI	-0,611	1,524	-3,598	2,376	-
AMB	0,310	1,142	-1,928	2,549	-

1.4.4 Sélection de modèles hiérarchique – Diversité bêta intrasite totale

Les valeurs prédites par le modèle global local et les valeurs observées sont corrélées de façon linéaire avec un rho de Spearman de 0,55 (Figure 1.7). Le modèle incluant les variables lnCEC, HET et LAI semble particulièrement équivalent au modèle suivant composé des variables HET et LAI. Ces deux modèles sont environ deux fois plus parcimonieux que le troisième modèle en liste qui inclut les variables lnCEC et LAI. Le calcul de la moyenne pondérée des coefficients des variables et de leurs intervalles de confiance à 95 % nous confirme que le modèle contenant les variables HET et LAI est le meilleur modèle, la variable LAI ayant un effet négatif et la variable HET un effet positif sur la diversité bêta intrasite totale. Ces variables ont donc été incluses dans l'analyse régionale (Tableau 1.8.A).

Les valeurs prédites par le modèle global régional et les valeurs observées sont corrélées de façon linéaire avec un rho de Spearman de 0,59 (Figure 1.7). Les deux premiers modèles sélectionnés sont équivalents, l'un ne contenant que les variables locales (HET et LAI) et l'autre les variables locales et AMB. Ces deux modèles sont environ 2,2 fois plus parcimonieux que le modèle incluant à la fois les variables locales et les variables AMB et DJ. Le calcul de la moyenne pondérée des coefficients des variables et de leurs intervalles de confiance à 95 % nous confirme que seules les variables locales HET et LAI ont un effet sur la diversité bêta intrasite totale, l'augmentation de LAI la faisant diminuer et celle de HET la faisant augmenter. Ainsi, 34 % de la variation de la diversité bêta intrasite totale expliquée par le modèle est attribuable à l'indice relatif d'hétérogénéité locale et 34 % à l'indice de surface foliaire moyen (Tableau 1.8.B).

Tableau 1.8 Résultats de la sélection de modèles hiérarchique et des inférences multimodèles pour les analyses locale et régionale de la diversité bêta intrasite totale. Les paramètres sont en caractères gras et en italiques lorsque leur intervalle de confiance à 95 % n'inclut pas zéro. Les variables retenues dans le modèle final sont en rouge.

A – FACTEURS LOCAUX INFLUENÇANT LA DIVERSITÉ BÊTA						
Modèle	Variables incluses	Log-likelihood	K	AICc	Δ AICc	w_i
Mod 4	lnCEC + HET + LAI	38,146	5	-64,070	0,000	0,279
Mod 11	HET + LAI	36,666	4	-63,903	0,167	0,257
Mod 7	lnCEC + HET	35,943	4	-62,458	1,612	0,125
Mod 5	HET + LAI + DRAIN	36,969	5	-61,716	2,354	0,086
Mod 1	lnCEC + HET + LAI + DRAIN	38,152	6	-61,073	2,997	0,062

Variable	Estimé pondéré	Erreur standard inconditionnelle	Borne inférieure I.C. 95 %	Borne supérieure I.C. 95 %	% de la variance
<i>HET</i>	<i>0,043</i>	<i>0,017</i>	<i>0,011</i>	<i>0,076</i>	<i>33,7</i>
<i>LAI</i>	<i>-0,034</i>	<i>0,016</i>	<i>-0,066</i>	<i>-0,003</i>	<i>34,2</i>
lnCEC	0,029	0,018	-0,006	0,065	-
DRAIN	0,006	0,020	-0,033	0,044	-

B – FACTEURS LOCAUX ET RÉGIONAUX INFLUENÇANT LA DIVERSITÉ BÊTA						
Modèle	Variables incluses	Log-likelihood	K	AICc	Δ AICc	w_i
Mod 5	HET + LAI + AMB	38,103	5	-63,983	0,000	0,290
Mod 8	HET + LAI	36,666	4	-63,903	0,080	0,279
Mod 2	HET + LAI + AMB + DJ	38,797	6	-62,363	1,620	0,129
Mod 6	HET + LAI + DJ	37,186	5	-62,150	1,833	0,116
Mod 7	HET + LAI + PLUIE	36,668	5	-61,114	2,869	0,069
Mod 3	HET + LAI + AMB + PLUIE	38,108	6	-60,986	2,998	0,065

Variable	Estimé pondéré	Erreur standard inconditionnelle	Borne inférieure I.C. 95 %	Borne supérieure I.C. 95 %	% de la variance
<i>HET</i>	<i>0,035</i>	<i>0,016</i>	<i>0,003</i>	<i>0,066</i>	<i>33,7</i>
<i>LAI</i>	<i>-0,041</i>	<i>0,017</i>	<i>-0,074</i>	<i>-0,008</i>	<i>34,2</i>
PLUIE	0,026	0,016	-0,005	0,057	-
DJ	0,016	0,015	-0,014	0,046	-
AMB	0,001	0,018	-0,035	0,036	-

1.4.5 Sélection de modèles hiérarchique – Équitabilité des espèces

Les valeurs prédites par le modèle global local et les valeurs observées ne semblent pas corrélées de façon linéaire avec un rho de Spearman relativement faible de 0,31 (Figure 1.7). De fait, le modèle nul a le plus grand poids d'Akaike et il est 1,5 fois plus parcimonieux que celui incluant seulement la variable lnCEC. Huit modèles assemblant de diverses manières les variables locales semblent lui être équivalents ($\Delta \text{AICc} < 3$). Le calcul de la moyenne pondérée des coefficients des variables et de leurs intervalles de confiance à 95 % nous confirme qu'aucune variable locale n'a un effet sur l'équitabilité des espèces. Il n'y a donc aucune variable locale incluse dans l'analyse régionale (Tableau 1.9.A).

Les valeurs prédites par le modèle global régional et les valeurs observées sont corrélées de façon linéaire avec un rho de Spearman de 0,73 (Figure 1.7). Le modèle global incluant les trois variables régionales est 6,6 fois plus parcimonieux que le modèle excluant la variable AMB. Ce modèle lui est peut-être équivalent, bien qu'il ait un delta AICc près de quatre. Le calcul de la moyenne pondérée des coefficients des variables et de leurs intervalles de confiance à 95 % nous confirme que la variable PLUIE a un effet négatif et les variables DJ et AMB ont un effet positif sur l'équitabilité des espèces. Ainsi, 39 % de la variation de l'équitabilité des espèces expliquée par le modèle est attribuable au total annuel moyen de précipitations sous forme de pluie, 21 % au total annuel moyen de degrés-jours et 9 % à l'ambiance forestière (Tableau 1.9.B).

Tableau 1.9 Résultats de la sélection de modèles hiérarchique et des inférences multimodèles pour les analyses locale et régionale de l'équitabilité des espèces. Les paramètres sont en caractères gras et en italiques lorsque leur intervalle de confiance à 95 % n'inclut pas zéro. Les variables retenues dans le modèle final sont en rouge.

A – FACTEURS LOCAUX INFLUENÇANT L'ÉQUITABILITÉ						
	Variabiles incluses	Log-likelihood	K	AICc	Δ AICc	w_i
Mod 16	MODÈLE NUL	53,915	2	-103,429	0,000	0,197
Mod 12	lnCEC	54,748	3	-102,668	0,761	0,135
Mod 7	lnCEC + HET	55,848	4	-102,267	1,163	0,110
Mod 15	LAI	54,446	3	-102,065	1,364	0,100
Mod 14	HET	54,250	3	-101,672	1,757	0,082
Mod 13	DRAIN	54,127	3	-101,426	2,003	0,072
Mod 11	HET + LAI	55,094	4	-100,759	2,670	0,052
Mod 8	lnCEC + LAI	54,937	4	-100,445	2,985	0,044

Variable	Estimé pondéré	Erreur standard inconditionnelle	Borne inférieure I.C. 95 %	Borne supérieure I.C. 95 %	% de la variance
lnCEC	0,012	0,010	-0,006	0,031	-
HET	0,011	0,009	-0,007	0,029	-
LAI	-0,008	0,009	-0,026	0,010	-
DRAIN	0,004	0,010	-0,016	0,024	-

B – FACTEURS LOCAUX ET RÉGIONAUX INFLUENÇANT L'ÉQUITABILITÉ						
Modèle	Variabiles incluses	Log-likelihood	K	AICc	Δ AICc	w_i
Mod 1	PLUIE + DJ + AMB	63,660	5	-115,099	0,000	0,769
Mod 4	PLUIE + DJ	60,369	4	-111,309	3,790	0,116

Variable	Estimé pondéré	Erreur standard inconditionnelle	Borne inférieure I.C. 95 %	Borne supérieure I.C. 95 %	% de la variance
<i>PLUIE</i>	<i>-0,025</i>	<i>0,007</i>	<i>-0,038</i>	<i>-0,011</i>	<i>38,6</i>
<i>DJ</i>	<i>0,018</i>	<i>0,007</i>	<i>0,005</i>	<i>0,031</i>	<i>20,6</i>
<i>AMB</i>	<i>0,017</i>	<i>0,007</i>	<i>0,003</i>	<i>0,030</i>	<i>8,9</i>

1.5 Discussion

1.5.1 Composition végétale

Les sites se distribuent selon les prémisses attendues : les sites situés plus près géographiquement les uns des autres partagent une composition végétale plus similaire et autocorrélée spatialement. La végétation varie graduellement le long du premier axe de l'ordination et donc, le long du gradient longitudinal. Les sites de l'ouest partagent une communauté plus similaire entre eux qu'avec les sites de l'est et inversement. Ainsi, on peut voir sur l'ordination les sites des provinces de l'Ouest canadien (Colombie-Britannique, Alberta, Saskatchewan et Manitoba) se positionner dans les cadrans de gauche, alors que les sites de l'Ontario et du Québec se situent dans les cadrans de droite. L'ordination laisse donc paraître deux bassins régionaux d'espèces potentielles qui se croisent plus ou moins au centre du pays, à la frontière du Manitoba et de l'Ontario.

Dans ce contexte, les diverses variables de l'environnement pourraient jouer le rôle de filtres, conjointement aux processus historiques, en agissant sur la structuration des assemblages locaux par la sélection ou l'élimination des espèces à partir du réservoir régional (Keddy, 1992). Il est cependant peu aisé de mettre en relief des patrons de distribution d'assemblages d'espèces liés à des facteurs écologiques lorsque les données sont récoltées sur un très long gradient géographique, tel un continent. Dans cette situation, la structure détectée est souvent attribuable à l'autocorrélation spatiale des espèces engendrée principalement par les processus historiques de migration, de spéciation et d'extinction, comme l'avait aussi soulevé Qian *et al.* (1998) dans une étude similaire réalisée dans des peuplements d'épinettes noires et d'épinettes blanches. En d'autres mots, deux sites très éloignés pourraient

présenter des conditions physiques similaires, mais des compositions floristiques complètement différentes; alors que deux sites rapprochés à l'environnement physique différent pourraient tout de même partager un certain nombre d'espèces.

Depuis le plus récent maximum glaciaire, les écosystèmes de l'Amérique du Nord se sont développés en fonction du moment de la déglaciation et de leur position latitudinale (Ritchie, 1987; Dyke, 2004). Cependant, chacune des espèces de plantes a réagi individuellement à ces changements climatiques (Ritchie, 1987; Prentice, 1992; Jackson *et al.*, 1997), produisant une variété d'associations végétales diversifiées dans l'espace et évoluant rapidement à travers le temps, particulièrement dans les 500 dernières années de l'Holocène (Overpeck *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 2004; Brandt, 2013). Cette hétérogénéité spatiale et temporelle, engendrée par la distribution historique propre à chaque espèce, tend donc à brouiller l'effet des caractéristiques de l'environnement sur la composition taxonomique de la végétation à une aussi large échelle (DeFries *et al.*, 1999; Colinvaux *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2004).

Malgré cela, il est possible d'observer les sites se répartir dans une combinaison de gradients écologiques et spatiaux dans l'ordination. Dans l'étude de Qian *et al.* (1998), le deuxième axe de leur analyse des correspondances se différencie essentiellement entre les peuplements d'épinettes noires et ceux d'épinettes blanches et donc, aux processus écologiques particuliers qui leur sont associés. Puisque notre étude s'est déroulée uniquement dans des peuplements de peupliers faux-trembles similaires, il est alors possible de mettre en relief d'autres facteurs agissant sur la composition végétale que celui, très important, de l'effet de l'étage dominant. Même en gardant cette variable stable, la végétation des sous-bois de peuplements de peupliers est reconnue pour varier considérablement d'un endroit à l'autre, notamment parce qu'ils peuvent dominer la canopée et supporter une communauté de plantes dans une vaste gamme de conditions physiques (Mueggler et Campbell, 1982).

Ainsi, les sites de l'Alberta, de la Saskatchewan et du Manitoba situés plus au sud, à la frontière de l'écorégion des forêts-parcs à trembles canadiennes (*Aspen parkland*), partagent des compositions floristiques similaires, corrélées à l'aridité particulière de cette région qui se traduit par moins de précipitations annuelles sous forme de pluie, plus de degrés-jours en moyenne annuellement et un risque maximal moyen d'occurrence de feux plus élevé. De plus, l'indice de surface foliaire y est moins élevé que partout au pays. Cela se traduit par une température et une disponibilité de la lumière plus élevées au niveau du sous-bois. Les espèces qu'on y retrouve sont d'ailleurs bien caractéristiques de cette région écotone qui sépare les forêts boréales des prairies canadiennes et dans laquelle les peuplements de peupliers faux-trembles dominant dans un paysage façonné par un régime de feux naturellement élevé (Moss, 1932; Mueggler, 1985).

L'analyse des espèces présentes plus spécifiquement dans ces sites révèle effectivement un ensemble de plantes adaptées à ces conditions. Il est d'abord composé d'espèces pionnières, non tolérantes à l'ombre, qui ont une importante production de semences et une bonne capacité de dispersion leur permettant de recoloniser rapidement un espace perturbé et ouvert. Ce sont les espèces invasives (*invaders*) selon la classification de Rowe (1983), telles que *Galium boreale*, *Taraxacum officinale*, *Prunus virginiana* et *Sanicula marilandica*. L'autre moitié de l'ensemble est ensuite constitué d'espèces « phénix », capables de repousser après le passage d'un feu à partir de racines, de souches, de rhizomes ou d'autres organes souterrains. Ce sont les espèces tolérantes ou résistantes (*endurers*), telles que *Symphoricarpos albus*, *Cornus sericea* ssp. *sericea*, *Corylus cornuta* et *Lonicera dioica*.

Symphoricarpos albus est une espèce qui est particulièrement spécifique à cette région. Un peu plus de 90 % de son abondance se situe dans cette association de sites et elle est présente dans toutes les peupleraies de ce groupe. Il s'agit d'un petit arbuste

très tolérant aux feux de forêt, même à ceux dont l'intensité est élevée, grâce à des rhizomes résistants bien enfoncés dans le sol minéral qui lui permettent d'être parmi les premières espèces à recoloniser un site après feu (Miller, 1977; Haeussler *et al.*, 1990). Il peut survivre même lorsque les ressources nutritives sont rares et c'est probablement pourquoi il est souvent retrouvé sur les sols rocailloux ou à texture grossière de l'Alberta (Watson *et al.*, 1980). Il peut aussi être considéré comme une espèce indicatrice des sites ouverts (Youngblood *et al.*, 2006).

Ensuite, parmi les plantes mises en relief par leur indice *INDVAL*, on retrouve aussi trois espèces fixatrices d'azote : *Vicia americana*, *Lathyrus venosus* et *Shepherdia canadensis*. Ces espèces ont tendance à coloniser des sites ouverts de début de succession. À mesure que la disponibilité de l'ammonium ou des nitrates augmente dans le sol et que la disponibilité de la lumière diminue, l'occurrence de ce type d'espèces tend à diminuer (Pate, 1983). *Shepherdia canadensis*, par exemple, est un petit arbuste tolérant aux feux de forêt (McLean, 1968) et très résistant aux sols pauvres en nutriments, à tel point qu'il peut aisément dominer les peuplements ouverts les plus xérophytiques en Alberta (Viereck et Little, 1972; La Roi et Hnatiuk, 1980). Quant à *Lathyrus venosus*, il s'agit d'une espèce typique des prairies et elle se retrouve plus abondamment sur les sites récemment brûlés (White et Madany, 1978).

Tous ces éléments mettent en relief un cortège floristique adapté à un régime de feux plus intense et à des conditions climatiques plus arides, où les peuplements pionniers dominant le paysage non loin des prairies. Ce groupe d'espèces correspond à la composition végétale typique des sous-bois de peuplements de peupliers de la région des forêts-parcs à trembles canadiennes (Tableau 1.10).

Tableau 1.10 Tableau des espèces végétales vasculaires communément retrouvées dans le sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles des forêts-parcs à trembles canadiennes, selon Moss (1932)

Plantes graminées	Plantes herbacées	Arbustes
<i>Bromus ciliatus</i>	<i>Aralia nudicaulis</i>	<i>Amelanchier alnifolia</i>
<i>Calamagrostis canadensis</i>	<i>Chamerion angustifolium</i> ssp. <i>angustifolium</i>	<i>Corylus cornuta</i>
<i>Elymus trachycaulus</i> ssp. <i>subsecundus</i>	<i>Cornus canadensis</i>	<i>Prunus</i> sp
<i>Elymus trachycaulus</i> ssp. <i>trachycaulus</i>	<i>Fragaria vesca</i> ssp. <i>americana</i>	<i>Rosa</i> sp
	<i>Galium triflorum</i>	<i>Symphoricarpos albus</i>
	<i>Lathyrus ochroleucus</i>	<i>Viburnum edule</i>
	<i>Mertensia paniculata</i>	
	<i>Rubus pubescens</i>	
	<i>Symphotrichum ciliolatum</i>	
	<i>Thalictrum venulosum</i>	
	<i>Vicia americana</i>	

Note : Les noms d'espèces ont été corrigés selon les nouvelles classifications taxonomiques en vigueur, selon la base de données ITIS (*Integrated Taxonomic Information System*), novembre 2015.

Les sites plus au nord des provinces de l'ouest sont regroupés ensemble dans le cadran inférieur gauche de l'ordination. La composition de ces sites semble principalement corrélée à la latitude dans l'ordination. Les espèces présentes correspondent aussi aux plantes communément retrouvées dans les peuplements de peupliers des forêts-parcs à trembles canadiennes (Tableau 1.10), notamment *Mertensia paniculata*, *Rosa acicularis*, et *Viburnum edule*. Elles continuent en quelque sorte la liste amorcée par l'ensemble précédent, rappelant ici la convergence de la composition végétale dans ces peuplements de l'Ouest canadien ou en d'autres mots, l'existence d'un réservoir régional d'espèces. Cependant, leur distribution plus abondante et plus spécifique aux sites plus au nord rappelle aussi l'importance des conditions climatiques et du régime de feu comme facteurs (filtres) influençant potentiellement l'établissement des espèces dans un habitat donné.

Par exemple, *Rosa acicularis* est une espèce arbustive retrouvée dans l'ensemble des provinces du Canada. Elle peut facilement repousser après un feu de forêt grâce à ses rhizomes bien enfoncés dans le sol minéral. Sa régénération varie toutefois en fonction de la région et même en fonction du site (Rowe, 1983). On la retrouve ainsi plus fréquemment et plus abondamment dans les sites plus humides de l'Ouest canadien que dans les régions plus arides. Elle peut aussi dominer la régénération des sites soumis à un cycle de feu très court dans le nord de la Colombie-Britannique et en Alaska (Parminter, 1983; Hamilton, 1988). À l'inverse, elle se retrouve plus sporadiquement et de façon moins abondante dans les sites du nord-est de l'Amérique du Nord, où elle ne semble pas être aussi tolérante aux feux (Wright, 1972).

Viburnum edule est aussi une espèce retrouvée dans l'ensemble du pays et qui se régénère rapidement après un feu. Comme *Rosa acicularis*, sa distribution dépend toutefois des conditions plus spécifiques de l'habitat. Sa distribution méridionale est limitée par les températures moyennes trop élevées et les conditions plus xériques. Parallèlement, sa présence plus au nord témoigne de sa grande résistance au froid et de sa capacité à pousser à des températures plus basses (Haeussler et Coates, 1986). Ces facteurs pourraient expliquer sa présence plus marquée dans le nord des provinces de l'ouest. Cet arbuste a une distribution plus limitée à l'est du pays, où les peuplements sont globalement plus vieux et plus fermés, probablement à cause de sa tolérance modérée à l'ombre et du fait qu'il n'y ait pas suffisamment de feux pour stimuler la germination des graines emmagasinées dans le sol (Rowe, 1983; Coates et Haeussler, 1986).

Les sites de l'Ontario et de l'ouest du Québec semblent avoir des compositions semblables qui sont peut-être en partie liées à un indice de surface foliaire plus élevé qu'à l'ouest. Les espèces typiques selon leur indice *INDVAL* ont pour la plupart une distribution limitée à ces deux provinces, résultant probablement de leur distribution historique, mais aussi de leur adaptation à un régime de perturbations et à des

conditions pluviométriques intermédiaires. Parmi ces espèces se retrouvent quelques espèces typiques des parterres plus frais des forêts âgées au couvert forestier plus dense, telles que *Clintonia borealis*, *Lycopodium obscurum* et *Goodyera repens* (Rowe, 1956). *Diervilla lonicera* est une espèce capable de pousser après un feu et on la retrouve normalement à tous les stades de succession (Ahlgren, 1974). Cependant, Bartemucci *et al.* (2006) ont noté une réponse négative de l'espèce à une augmentation de la transmission lumineuse dans les peuplements de peupliers. Cela pourrait expliquer en partie qu'elle soit plus spécifiquement abondante dans l'est où les peuplements sont généralement plus fermés.

Finalement, les sites de l'est du Québec se regroupent ensemble et sont liés par un cortège floristique possiblement associé aux précipitations plus abondantes, à un cycle de feu plus long et à un couvert forestier généralement plus important. Les plantes présentes sont principalement des espèces intolérantes aux feux, elles s'installent ainsi plus tard dans la succession et prospèrent lorsque le cycle de feux est long. Il s'agit des espèces *avoiders* selon la classification de Rowe (1983), telles que *Gymnocarpium dryopteris*, *Sorbus americana* et *Taxus canadensis*, dont la distribution se limite aux provinces de l'Ontario et du Québec dans cette étude.

Gymnocarpium dryopteris est une fougère qui habite les sites mésiques à humides dans les peuplements de mi ou de fin de succession dans lesquels les feux de forêt sont rares (Engelmark, 1987; Kudish, 1992). Bien qu'elle puisse se régénérer après un feu grâce à ses rhizomes et ses spores emmagasinées dans le sol (Mueggler, 1965), elle n'apparaît qu'après quelques années, lorsque la succession est plus avancée et le couvert forestier plus dense (Cormack, 1953; Mueggler, 1965), tout comme *Taxus canadensis* qui peut persister sous la canopée même lorsque la plupart des autres espèces de sous-bois ont disparu dans les vieux peuplements (De Grandpré *et al.*, 1993). Les feux de forêt ont un effet négatif reconnu sur l'établissement du *Taxus canadensis*, comme toute perturbation qui participe à réduire le couvert forestier, les

éclaircies ayant pour conséquence de réduire l'avantage compétitif de cette espèce très tolérante à l'ombre (Risenhoover et Maass, 1987; De Grandpré et Bergeron, 1997). *Sorbus americana* ne fait pas exception dans ce groupe d'espèces intolérantes aux feux. Cet arbuste n'est d'ailleurs pas adapté pour survivre après un feu et il n'apparaît pas dans les sites qui brûlent à des intervalles fréquents (Sprugel, 1976).

Finalement, l'arbuste *Acer spicatum* est une espèce invasive, mais tolérante à l'ombre, qui peut persister longtemps dans les sous-bois de la forêt boréale de l'est du pays par sa reproduction végétative. Profitant de la lumière disponible dans les peuplements de peupliers, elle peut croître rapidement et créer une importante atténuation de la transmission lumineuse qui peut inhiber la croissance des conifères et ainsi, changer la dynamique de succession de ces communautés (Messier *et al.*, 1998; Lieffers *et al.*, 1999; Hart et Chen, 2006).

Ainsi, malgré la difficulté de mettre en relief l'importance des conditions environnementales dans la composition floristique d'un territoire aussi vaste, l'analyse plus détaillée des plantes vasculaires dominantes des associations de sites nous révèle des ensembles d'espèces adaptées aux conditions climatiques et aux régimes de perturbations des régions auxquelles elles appartiennent. Parce que la présence d'une espèce n'est pas indépendante de sa présence dans un site adjacent, l'autocorrélation engendrée par la distribution historique des espèces joue un rôle prépondérant dans l'établissement d'un bassin régional d'espèces, qui peut ensuite être vraisemblablement « filtré » par les variables environnementales pour former des communautés locales adaptées à leur habitat particulier.

Lorsqu'on prend en compte la corrélation spatiale, la variation de la végétation expliquée par l'unique fraction de l'environnement physique est généralement mince, d'autant plus qu'un même environnement physique peut être influencé par une variété de processus (McCune et Allen, 1985; Grondin *et al.*, 2014). Néanmoins, les

conditions environnementales et les écosystèmes forestiers sont intimement et dynamiquement liés et forment ensemble un paysage hétérogène constitué d'une mosaïque d'habitats interconnectés créée par l'interaction de plusieurs facteurs physiques, biologiques et historiques (Whittaker et Levin, 1977; Carleton et Maycock, 1978; Woodward, 1987; Brandt, 2013; Grondin *et al.*, 2014). Le climat influence la structure et le fonctionnement des écosystèmes boréaux directement par le biais de la température et des précipitations, mais aussi indirectement par son influence sur les perturbations naturelles telles que les feux de forêt (Woodward, 1987; Shugart *et al.*, 2000; Soja *et al.*, 2006). Pour la végétation de sous-bois spécifiquement, la composition végétale semble fondamentalement liée à ces facteurs régionaux, mais plus encore à leur interaction complexe avec les variables du sol, la disponibilité de la lumière et les caractéristiques physiques locales (Paré *et al.*, 1993; Messier *et al.*, 1998; Légaré *et al.*, 2001; Qian *et al.*, 2003). Explorer la diversité structurelle et compositionnelle des communautés végétales devient alors un moyen supplémentaire pour déterminer les processus ou les facteurs ayant une influence sur la distribution de la variation de la végétation.

1.5.2 Richesse spécifique

Le calcul des estimateurs non paramétriques de la richesse spécifique pour chacun des sites a permis de constater qu'ils sous-estimaient la richesse spécifique par rapport à la richesse bonifiée. La richesse bonifiée a été établie en additionnant les espèces retrouvées dans les 20 quadrats du site aux nouvelles espèces trouvées dans l'ensemble de la parcelle lors d'un échantillonnage supplémentaire de dix minutes. Effectivement, la plupart des estimateurs sous-estiment de manière presque systématique la vraie diversité lorsque celle-ci peut être calculée de façon exhaustive (O'Hara, 2005). C'est pourquoi il est plus juste de les considérer comme des

estimateurs de la diversité *minimum* (Chao, 1984; Gotelli et Colwell, 2010). La richesse bonifiée a donc été utilisée pour les analyses subséquentes, puisqu'elle semblait apporter une information plus près de la réalité.

Les moyennes de richesses spécifiques bonifiées ne sont pas différentes, peu importe l'ensemble régional considéré. Contrairement à notre hypothèse de départ, les richesses spécifiques moyennes sont donc similaires d'une région à l'autre, sans différence entre les peuplements de l'ouest et de l'est, ni à plus petite échelle entre les provinces, ni même entre les associations de sites ayant des compositions floristiques et des variables environnementales similaires (résultats non présentés). Ainsi, bien que la composition change d'est en ouest, la richesse moyenne ne semble pas affectée par les différences régionales de précipitations et de régimes de feux. Le nombre moyen de niches potentielles dans les peupleraies semble donc similaire entre les différentes régions, bien qu'elles soient occupées par des espèces différentes selon le réservoir régional en jeu et les filtres environnementaux appliqués.

Cependant, la dispersion des données à l'intérieur de chacune des régions laisse supposer que des facteurs locaux puissent intervenir dans l'association des espèces, en limitant ou en favorisant une plus grande richesse à l'échelle de la parcelle, ce que confirme la sélection de modèles. Le meilleur modèle expliquant la richesse spécifique du sous-bois des peupleraies inclut les variables locales de la capacité d'échanges cationiques et de l'hétérogénéité physique intrasite, ainsi que la variable régionale, non corrélée au gradient longitudinal, du total annuel moyen de degrés-jours, toutes trois ayant un effet positif sur la richesse.

C'est la capacité d'échanges cationiques, représentant la disponibilité potentielle des nutriments sous forme de cations dans le sol, qui a le plus d'influence sur la richesse spécifique. Le manque de nutriments disponibles est souvent le facteur qui limite le plus la croissance des plantes dans les régions plus nordiques (Larson, 1980; Bonan et

Shugart, 1989). Cela peut aussi se constater dans un ensemble de biomes forestiers, y compris la forêt boréale, où la quantité des ressources disponibles apparaît être le facteur le plus déterminant de la diversité végétale de sous-bois (Bartels et Chen, 2010). Instinctivement, un sol plus riche offre plus de possibilités de s'établir et de persister pour un ensemble de plantes vasculaires aux exigences variées. L'abondance des ressources permet donc la coexistence de plusieurs espèces, mais la diversité permet à son tour une rétroaction positive de la végétation qui participe au recyclage des nutriments dans le sol des sites plus productifs. La capacité de rétention des ressources et la productivité augmentent donc dans les peuplements les plus diversifiés (Tilman *et al.*, 1997; Tilman *et al.*, 2001).

L'hétérogénéité spatiale locale joue aussi un rôle dans l'augmentation de la richesse spécifique. L'indice évalué dans cette étude est basé sur le taux de bois mort, le nombre de chablis (trouées), la présence de rochers et le microrelief en termes de petites dépressions et de monticules. Ces indicateurs illustrent en quelque sorte l'hétérogénéité spatiale de l'habitat, un des principaux déterminants de la richesse spécifique via les processus de différenciation des niches et de compétition interspécifique. De façon évidente, une augmentation de la diversité de l'habitat fournit un canevas sur lequel peuvent survenir plus de différenciations et de spécialisations (Whittaker et Levin, 1977; Huston, 1979; Shmida et Wilson, 1985).

Par exemple, une ouverture dans la canopée créée par la présence d'un chablis peut changer les caractéristiques du milieu en augmentant la disponibilité de la lumière et la température du sol, offrant ainsi une opportunité à d'autres types de plantes, comme celles moins tolérantes à l'ombre, de pousser dans le sous-bois de la forêt (Chen et Popadiouk, 2002; Fahey et Puettmann, 2007; Chavez et Macdonald, 2010). Aussi, certaines plantes ne poussent que sur le bois mort ou sur la roche, alors que d'autres profitent des conditions plus xériques du sommet d'un monticule aux côtés d'autres plantes plus exigeantes en eau qui trouveront un lieu adéquat dans une petite

dépression voisine. La présence de bois mort et de rochers peut créer une mosaïque de conditions microclimatiques, incluant des variations de la température du sol, de la disponibilité de la lumière, de la disponibilité des nutriments dans le sol et du niveau d'humidité (Gray et Spies, 1997; Ritter et Vesterdal, 2006; Burrascano *et al.*, 2008; Reyes *et al.*, 2013).

L'hétérogénéité spatiale de l'habitat se traduit ainsi par une hétérogénéité spatiale des ressources. La complémentarité des niches engendrée par l'hétérogénéité du milieu permet donc la coexistence de plus d'espèces, chacune ayant la capacité de combler des besoins différents (MacArthur, 1968; Chase et Leibold, 2003). En revanche, la quantité des ressources disponibles comme facteur de richesse fait plutôt référence à la théorie neutre dans laquelle les individus d'un même niveau trophique sont considérés comme écologiquement équivalents (Bell, 2001; Hubbell 2001). Les espèces ayant des besoins similaires, la diversité augmente alors avec la capacité de support de l'environnement.

Ces deux facteurs interagissent probablement et contribuent conjointement à l'augmentation de la richesse spécifique dans le sous-bois des peupleraies de la forêt boréale au Canada. La disponibilité des nutriments dans le sol explique une plus grande proportion de la variation de la richesse spécifique (38,7 %) que l'indice d'hétérogénéité physique locale (4,0 %) dans le modèle. On pourrait supposer que la quantité de ressources disponibles dans le sol est un facteur plus important à l'échelle de la parcelle dans les peuplements purs, qui sont donc relativement similaires, et que l'hétérogénéité spatiale des ressources pourrait jouer un rôle plus important dans les peuplements mixtes (Barbier *et al.*, 2008; Bartels et Chen, 2010). Ces derniers présentent habituellement des diversités végétales plus élevées que dans les peuplements purs (Barbier *et al.*, 2008). Chen *et al.* (2004) avait toutefois soulevé la possible importance de l'hétérogénéité spatiale dans des peupleraies sur un gradient de productivité en Colombie-Britannique. Une meilleure productivité contribue à

augmenter la richesse spécifique du sous-bois par le biais de l'hétérogénéité spatiale, notamment par l'augmentation de la quantité de bois mort au sol.

La meilleure disponibilité des cations dans le sol pourrait aussi être, du moins en partie, une conséquence de la diversité plus élevée dans les sites plus hétérogènes spatialement. De plus, une hétérogénéité spatiale plus élevée pourrait aussi contribuer à augmenter la disponibilité des nutriments, principalement par la décomposition du bois mort tombé au sol (Siitonen, 2001; Burrascano *et al.*, 2008). Ces processus sont donc, et de manière évidente, intimement liés entre eux.

Conjointement à ces deux variables, le nombre annuel moyen de degrés-jours participe aussi à augmenter la richesse spécifique de la végétation de sous-bois dans les peupleraies de l'étude (26,5 % de la variation dans le modèle). La croissance des plantes est directement dépendante de la température, les espèces ayant des optima de croissance et de meilleures habilités compétitives dans une certaine gamme de températures et donc, dans un climat en particulier. Il s'agit d'ailleurs d'une des premières causes de la variation de la végétation sur les gradients nord-sud ou sur les gradients d'élévations. De plus, l'aire de répartition géographique et l'abondance de plusieurs espèces sont limitées par les températures extrêmes qui ne permettent pas l'établissement des espèces moins adaptées à ces conditions (Bonan et Shugart, 1989; Tilman et Lehman, 2001).

Dans la forêt boréale, la température de l'air peut limiter la photosynthèse à une plus ou moins petite saison de croissance et cette durée détermine la croissance et la distribution des végétaux (Sarvas, 1970; Skre, 1979). La température, particulièrement celle du sol, peut aussi affecter le métabolisme des plantes et avoir une incidence directe sur leur capacité à utiliser les ressources disponibles. Par exemple, des températures trop basses peuvent inhiber l'activité biologique des végétaux en limitant l'élongation de leurs racines (Tryon et Chapin III, 1983) tout en

augmentant la viscosité de l'eau, réduisant ainsi leur capacité à puiser l'eau et les nutriments du sol (Goldstein *et al.*, 1985; Bonan et Shugart, 1989). De plus, des températures annuelles plus basses diminuent le taux de décomposition de la matière organique et contribuent donc à diminuer la disponibilité des nutriments en les accumulant dans le sol forestier (Sirén, 1955; Moore, 1981; Van Cleve *et al.*, 1983; Van Cleve et Yarie, 1986). Ainsi, on observe une diminution de la richesse avec l'augmentation de la latitude, par le déclin de la température et de la productivité liée aux cycles de nutriments plus lents et à la paludification (Bonan et Shugart, 1989; De Grandpré *et al.*, 2003).

1.5.3 Diversité bêta intrasite totale

Tout comme les moyennes de la richesse spécifique, les moyennes de la diversité bêta intrasite totale, ou l'hétérogénéité intrasite de la composition végétale, ne sont pas différentes, peu importe l'ensemble régional considéré. Elles sont ainsi similaires d'une région à l'autre, sans différence entre les peuplements de l'ouest et de l'est, ni à plus petite échelle entre les provinces. Elles ne semblent donc pas affectées par les différences régionales de précipitations et de régimes de feux. La dispersion des données à l'intérieur de chacune des régions laisse plutôt supposer que des facteurs locaux puissent intervenir dans l'hétérogénéité spatiale intrasite des espèces, ce que confirme la sélection de modèles. Le meilleur modèle expliquant la diversité bêta intrasite totale du sous-bois des peupleraies dans la forêt boréale au Canada inclut deux variables locales. D'abord l'indice de surface foliaire (ISF) moyen qui explique environ 34 % de la variation de la diversité bêta intrasite dans le modèle. Plus cet indice augmente et donc, plus la disponibilité de la lumière diminue, plus la diversité bêta intrasite diminue. Ensuite, l'indice relatif d'hétérogénéité locale explique aussi près d'un autre 34 % de la variation. Plus il augmente, plus l'hétérogénéité de la

composition végétale augmente. Ainsi, la disponibilité de la lumière dans le sous-bois et la présence combinée de rochers, de bois mort, de chablis et d'irrégularité du terrain, expliquent ensemble plus de 65 % de la variation de la diversité bêta intrasite totale.

L'hétérogénéité spatiale de l'environnement explique donc non seulement la diversité alpha des sites, mais encore davantage leur diversité bêta totale. En plus de faire augmenter la richesse spécifique, il semble encore plus évident qu'un milieu constitué de plusieurs microhabitats puisse présenter un assemblage plus hétérogène de plantes qu'un milieu aux conditions physiques uniformes. Ainsi, les différentes espèces se distribuent dans l'espace selon leurs besoins particuliers et les ressources disponibles. L'indice d'hétérogénéité élaboré pour cette étude semble donc un bon indicateur de la distribution spatiale des espèces à l'échelle de la parcelle dans les peupleraies de la forêt boréale. Les peuplements purs apparemment similaires présentent donc des différences de microrelief, de quantité de bois mort, de présence de rochers et de chablis suffisantes pour faire varier significativement la composition floristique dans l'espace.

L'indice de surface foliaire moyen semble jouer un rôle tout aussi important. La diminution de la lumière engendrée par une voûte foliaire plus dense fait ainsi diminuer l'hétérogénéité de la composition végétale. La fermeture graduelle de la canopée à partir du début d'une succession secondaire tend à éliminer progressivement du sous-bois les espèces pionnières moins tolérantes à l'ombre et à limiter les possibilités de nouvelles colonisations (De Grandpré *et al.*, 1993; Økland et Eilertsen, 1996; Steven et Carson, 2002; Strong, 2004). Le sous-bois pourrait alors devenir plus homogène, les espèces tolérantes et plus compétitives se répartissant de façon plus uniforme dans l'espace ombragé. Les espèces ayant besoin de beaucoup de lumière seraient condamnées à disparaître ou confinées aux rares éclaircies créées aléatoirement par les perturbations, telles que les chablis. Cependant, un site

présentant une plus grande hétérogénéité physique, notamment par la présence de plusieurs trouées, pourrait alors voir la proportion de ces espèces augmenter dans certaines portions du peuplement (Bonan et Shugart, 1989; De Grandpré *et al.*, 1993; Paré *et al.*, 1993). La coexistence des espèces pionnières et de celles de succession plus avancée ferait alors augmenter la richesse spécifique et la diversité bêta totale à l'intérieur du site (De Grandpré *et al.*, 1993; De Grandpré et Bergeron, 1997; Fahey et Puettmann, 2007; Chávez et MacDonald, 2010). Évidemment, plus les chablis sont nombreux dans un peuplement, plus l'ISF moyen, calculé à partir de photos hémisphériques de la canopée, diminue. Les deux variables sont donc étroitement liées. De plus, l'hétérogénéité spatiale de l'ISF au sein d'une même parcelle forestière peut aussi être considérable. Typiquement, elle peut varier du simple au double en l'espace de quelques mètres, à la faveur d'une trouée ou d'un bouquet plus dense (Walter et Himmler, 1995; Joffre *et al.*, 1996; Ducrey et Huc, 1998). La composition floristique pourrait donc répondre à cette hétérogénéité et révéler une diversité bêta intrasite totale plus élevée lorsqu'il y a plus de trouées.

Ces résultats démontrent l'importance des perturbations mineures dans la structuration de la végétation vasculaire du sous-bois, une importance parfois difficile à mettre en relief comparativement à celle des feux de forêt ou des grandes épidémies d'insectes dans la forêt boréale canadienne (Bonan et Shugart, 1989; Kneeshaw et Bergeron, 1998; Hart et Chen, 2006). La variation de la composition liée à l'hétérogénéité spatiale d'un site, surtout au niveau des microenvironnements, requiert en fait un échantillonnage à une échelle adaptée à ces processus (Hart et Chen, 2008). Il faut ainsi réduire suffisamment la taille de l'unité d'échantillonnage pour pouvoir observer l'augmentation de la diversité bêta en captant la coexistence des plantes apparues ou maintenues dans les trouées, celles s'établissant dans les zones d'ombre et celles préférant l'humidité d'une dépression par exemple. La méthodologie privilégiée dans cette étude a donc permis de mettre en relief l'importance de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement, via un indice élaboré à

cette fin, dans l'augmentation de la diversité bêta intrasite et dans celle de la richesse spécifique de la végétation vasculaire du sous-bois des peupleraies en forêt boréale.

1.5.4 *Équitabilité des espèces*

En moyenne, les espèces se distribuent jusqu'à 25 % plus équitablement dans les sites de l'ouest du pays que dans ceux de l'est. La différence est graduelle à travers le pays. L'équitabilité des espèces semble donc influencée par les différences climatiques régionales. De fait, aucune variable locale n'a été mise de l'avant par la sélection de modèles, alors que l'ensemble des variables régionales semble avoir un impact sur l'équitabilité. Ainsi, l'augmentation du nombre total moyen de degrés-jours et celle de l'ambiance forestière (pourcentage de forêt intacte dans un rayon d'un kilomètre autour du site) font augmenter l'équitabilité des espèces, alors que l'augmentation des précipitations moyennes sous forme de pluie la fait diminuer.

C'est d'abord les précipitations sous forme de pluie qui expliquent la plus grande proportion de la variation de l'équitabilité des espèces végétales de sous-bois (38,6 %) dans les peupleraies boréales. Bien que la lumière soit reconnue comme étant la principale ressource limitant l'établissement et la croissance des plantes vasculaires dans tous les écosystèmes forestiers, incluant la forêt boréale (Rowe, 1956; Chen, 1997; De Grandpré *et al.*, 2003), il n'y a pas de relation significative entre la couverture totale de la canopée et la productivité du sous-bois dans les forêts de l'Ouest canadien. La lumière n'y est donc pas un facteur limitant parce que celle parvenant au sol (plus de 20 %) serait au-dessus du seuil requis par la majorité des plantes (Lieffers et Stadt, 1994; Chen *et al.*, 2004). Une augmentation de la disponibilité de la lumière n'induit pas non plus une augmentation de la biomasse des arbustes, ce qui laisse croire à un contrôle de la végétation plutôt par la disponibilité

de l'eau et des nutriments (Chen *et al.*, 2004). Ainsi, bien que les sols soient potentiellement riches et que la lumière soit abondante dans le sous-bois, aucune espèce ne parvient à prendre de l'ampleur parce que les précipitations sous forme de pluie sont contraignantes. Cette compétition racinaire est symétrique chez les espèces végétales (Ricklefs et Miller, 2005). Comme aucune espèce n'arrive à utiliser toutes les ressources disponibles à large échelle, les espèces se partagent l'espace plus équitablement et ont des abondances relatives similaires. En d'autres mots, la meilleure croissance des plantes plus compétitives ne suffit pas à limiter la croissance des autres (Huston, 1994; Chen *et al.*, 2004; Hart et Chen, 2008).

C'est le contraire dans les forêts de l'est, bénéficiant de précipitations plus abondantes, où une ouverture dans la canopée produit une augmentation significative de la biomasse du sous-bois, laissant alors supposer un contrôle de la végétation par la disponibilité de la lumière (Messier *et al.*, 1998; Légaré *et al.*, 2002; Brais *et al.*, 2004). Certaines plantes plus compétitives arrivent donc à occuper un plus grand espace et à limiter l'expansion des autres en leur faisant ombrage. Cela implique l'existence d'une compétition asymétrique pour la lumière entre les différentes classes de grandeurs dans la communauté végétale, car les plantes les plus hautes peuvent intercepter la majorité de la lumière et occuper plus d'espace. C'est pourquoi une ouverture dans la canopée, résultant en une augmentation de la transmission lumineuse, sera souvent compensée par une baisse de luminosité engendrée par l'expansion d'un autre étage, tel celui des arbustes (Chen, 1997; Messier *et al.*, 1998; Schwinning et Weiner, 1998; Kohyama et Takada, 2009), menant donc à une faible équitabilité entre les espèces du sous-bois.

À cet effet, une des différences majeures entre les peuplements de l'ouest et de l'est est l'absence des forêts de l'ouest de l'érable à épis (*Acer spicatum* Lam.) qui peut influencer grandement la disponibilité de la lumière sous les peuplements de

peupliers et de bouleaux et réduire la croissance de plusieurs espèces dans ces conditions (La Roi, 1967; Hart et Chen, 2006).

Au-delà du gradient longitudinal de précipitations, le nombre total moyen de degrés-jours fait augmenter l'équitabilité des espèces du sous-bois (20,6 % de la variation dans le modèle). Alors que l'eau représente une ressource nécessaire au développement des végétaux, pouvant donc entraîner une compétition, la température est plutôt une condition à laquelle les plantes doivent s'adapter (Scheiner et Rey-Benayas, 1994). La température est un facteur complexe qui peut affecter plusieurs processus dans une large gamme d'effets directs et indirects. Par exemple, la productivité d'un peuplement peut être influencée directement par la vitesse des réactions biologiques des végétaux, comme l'élongation, ou indirectement par l'altération de la disponibilité de l'eau et les nutriments ou par la durée de la saison de croissance (Dieleman *et al.*, 2012).

Ainsi, un plus grand nombre de degrés-jours, combiné à des précipitations plus faibles, pourrait engendrer des conditions climatiques plus arides encore. Ces conditions auraient le potentiel d'accentuer la compétition pour l'eau et les nutriments dans le sol et donc, de contribuer à augmenter l'équitabilité entre les espèces soumises au stress hydrique (Harte et Shaw, 1995). De la même façon, la diminution de l'équitabilité, observée lorsque les précipitations augmentent, pourrait être atténuée par des températures sous-optimales pour la croissance des plantes (Harte et Shaw, 1995; Kardol *et al.*, 2010).

Aussi, puisqu'on peut observer une diminution de la richesse avec l'augmentation de la latitude, par le déclin de la température et de la productivité (Bonan et Shugart, 1989; De Grandpré *et al.*, 2003), on peut supposer que les espèces adaptées aux températures plus froides dominant aisément dans ces régions, aux côtés d'autres

espèces moins compétitives et possiblement à la limite de leur aire de distribution et qui sont donc moins abondantes (Rowe, 1972; Carleton, 1979).

Finalement, l'augmentation du pourcentage du paysage composé uniquement de forêt intacte dans un rayon d'un kilomètre autour de la parcelle fait légèrement augmenter l'équitabilité des espèces (explique 8,9 % de la variation dans le modèle). Le pourcentage de forêt intacte prend en compte tous les éléments du paysage qui altèrent l'ambiance forestière sans distinction : les routes, les étendues d'eau, les terres agricoles, les territoires de coupe, les habitations, etc. (Annexe C).

On pourrait ainsi supposer que les différentes plantes associées à ces milieux perturbés ou ouverts, ou encore celles associées aux rivages, aux espaces aménagés ou cultivés, puissent se retrouver dans les sites particulièrement entourés de ces éléments du paysage. Ainsi, leur présence parmi les espèces plus typiques des peupleraies pourrait faire varier l'équitabilité en comparaison avec les sites bénéficiant d'une ambiance forestière plus élevée et ne comportant que des espèces typiques des sous-bois. D'autant plus que plusieurs espèces végétales envahissantes profitent aisément des milieux perturbés pour proliférer et accaparer l'espace au détriment des espèces locales (Burton *et al.*, 2005; Vilà *et al.*, 2011). Toutefois, on pourrait expliquer l'influence limitée de cette variable par la grande résistance des peuplements forestiers de la forêt boréale canadienne à l'établissement des plantes invasives, notamment à cause de la rigueur du climat et de la faible disponibilité des nutriments dans le sol (Langor *et al.*, 2014). Plus encore, les forêts boréales sont généralement résistantes aux effets de lisière qui y sont de moins grande amplitude, essentiellement à cause de leur grande hétérogénéité spatiale et de leur adaptation aux perturbations fréquentes (Harper *et al.*, 2015).

1.6 Conclusion

Cette étude visait à déterminer comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois de peuplements de peupliers faux-trembles sont influencées par le régime des feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu, le long d'un gradient transcontinental de précipitations et de régimes de feux dans la forêt boréale au Canada. Les résultats obtenus nous ont permis de répondre à plusieurs questions :

- (1) La composition végétale vasculaire des sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles de la forêt boréale du Canada varie graduellement d'est en ouest, le long du gradient longitudinal. Les sites situés plus près géographiquement les uns des autres partagent une composition végétale plus similaire. L'ordination laisse donc paraître deux bassins régionaux d'espèces potentielles qui se croisent avec une plus ou moins grande amplitude au centre du pays. Les variables environnementales jouent toutefois un rôle important dans l'établissement de la végétation, comme autant de filtres qui, conjointement aux processus historiques, agissent sur la structuration des assemblages locaux par la sélection ou l'élimination des espèces à partir du réservoir régional. C'est pourquoi on peut observer différentes associations de sites dont la composition végétale spécifique semble liée aux conditions de l'environnement particulières qu'elles partagent, notamment les variables régionales de la température, des précipitations et du régime de feux.

- (2) La richesse spécifique des espèces végétales vasculaires du sous-bois des peupleraies ne varie pas en fonction du gradient longitudinal. L'ouest et l'est du pays partagent des moyennes de richesse spécifique très similaires, malgré leurs différences de précipitations et de régimes de feux. Cependant, la richesse varie

beaucoup d'un site à un autre. Elle est donc plutôt influencée par des variables locales, telles que la capacité d'échanges cationiques dans le sol et l'hétérogénéité physique du milieu, qui la font augmenter en favorisant l'abondance des ressources et la complémentarité des niches écologiques. Le nombre de degrés-jours annuel moyen a aussi un effet positif sur la richesse spécifique des espèces de sous-bois puisque la croissance des plantes est directement dépendante de la température. L'aire de répartition géographique et l'abondance de plusieurs espèces sont limitées par les températures extrêmes qui ne permettent pas l'établissement des espèces moins adaptées à ces conditions. Ainsi, on observe une diminution de la richesse avec l'augmentation de la latitude, par le déclin de la température et de la productivité.

- (3) La diversité bêta intrasite totale de la végétation de sous-bois des peupleraies ne varie pas non plus en fonction du gradient transcontinental, mais plutôt en fonction de variables locales. L'hétérogénéité physique, en termes de bois mort, de rochers, de chablis et de la présence de monticules et de dépressions, fait augmenter l'hétérogénéité de la composition floristique à l'échelle de la parcelle. Ainsi, l'indice relatif d'hétérogénéité locale (HET), élaboré aux fins de cette étude, semble un bon indicateur de la diversité alpha et bêta de la végétation de sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles dans la forêt boréale canadienne. L'indice de surface foliaire moyen, représentant la disponibilité de la lumière dans le sous-bois, fait aussi varier la diversité bêta intrasite totale. La quantité de lumière qui parvient au sol doit être suffisante pour permettre la réponse des végétaux à l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale. La fermeture graduelle de la canopée au cours d'une succession secondaire tend à éliminer progressivement du sous-bois les espèces pionnières moins tolérantes à l'ombre et à limiter les possibilités de nouvelles colonisations.

- (4) En moyenne, les espèces végétales de sous-bois des peupleraies se distribuent jusqu'à 25 % plus équitablement dans les sites de l'ouest du pays que dans ceux de l'est. L'équitabilité des espèces semble donc influencée par les différences climatiques régionales, ce qu'a confirmé la sélection de modèles. Ainsi, l'augmentation du nombre total moyen de degrés-jours et celle de l'ambiance forestière font augmenter l'équitabilité des espèces, alors que l'augmentation des précipitations moyennes sous forme de pluie la fait diminuer. Bien que les sols soient potentiellement riches et que la lumière soit abondante dans les sous-bois de l'ouest, aucune espèce ne parvient à prendre de l'ampleur parce que les précipitations sous forme de pluie sont contraignantes. La meilleure croissance des plantes plus compétitives ne suffit donc pas à limiter la croissance des autres. Une température annuelle moyenne plus élevée pourrait accentuer ces conditions particulières. C'est le contraire dans les forêts de l'est, bénéficiant de précipitations plus abondantes, où une ouverture dans la canopée produit une augmentation significative de la biomasse du sous-bois, laissant alors supposer un contrôle de la végétation par la disponibilité de la lumière. Certaines plantes plus compétitives arrivent donc à occuper un plus grand espace et à limiter l'expansion des autres en leur faisant ombrage.

1.7 Références

- Ahlgren, C. E. (1974). Effects of fires on temperate forests: north central United states. Dans T. T. Kozlowski et C. E. Ahlgren (éd.), *Fire and ecosystems* (p. 195-223). New York : Academic Press.
- Aubin, I., Beaudet, M., et Messier, C. (2000). Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(1), 168-177.

- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D. et Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3), 233-253.
- Augusto, L., Dupouey, J. L. et Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60(8), 823-831.
- Baize, D. (2000). *Guide des analyses en pédologie* (2^e éd.). Paris : Institut national de la recherche agronomique (INRA).
- Barbier, S. Gosselin, F. et Balandier, P. (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.
- Barbier, S., Balandier, P. et Gosselin, F. (2009). Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science*, 66(6), 1-11.
- Bartels, S. F. et Chen, H. Y. (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity?. *Ecology*, 91(7), 1931-1938.
- Bartemucci, P., Messier, C. et Canham, C. D. (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.
- Bauhus, J. et Messier, C. (1999). Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(2), 260-273.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293(5539), 2413-2418.
- Bergeron, Y. et Bouchard, A. (1983). Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of Western Quebec. *Vegetatio*, 56(1), 45-63.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. (1989). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79(1-2), 51-63.

- Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H. et Sirois, L. (1998). Key issues in disturbance dynamics in boreal forests : Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 464-468.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81, 1500-1516.
- Bergeron, Y., Chen, H. Y., Kenkel, N. C., Leduc, A. L., et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: Ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(2), 202-213.
- Bonan, G. B. et Shugart, H. H. (1989). Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(Annual Reviews), 1-28.
- Brais, S., Harvey, B. D., Bergeron, Y., Messier, C., Greene, D., Belleau, A. et Paré, D. (2004). Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 431-446.
- Brandt, J. P. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17(1), 101-161.
- Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D., et Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone : ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207-226.
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2^e éd.). New York : Springer Science and Business Media.
- Burrascano, S., Lombardi, F. et Marchetti, M. (2008). Old-growth forest structure and deadwood: Are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant biosystems*, 142(2), 313-323.
- Burton, M. L., Samuelson, L. J. et Pan, S. (2005). Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems*, 8(1), 93-106.

- Canham, D. C., Finzi, A. C., Pacala, S. W. et Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 337–349.
- Carleton, T. J. et Maycock, P. F. (1978). Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Canadian Journal of Botany*, 56(9), 1157-1173.
- Carleton, T. J. (1979). Floristic variation and zonation in the boreal forest south of James Bay: a cluster seeking approach. *Vegetatio*, 39(3), 147-160.
- Carleton, T. J., Jones, R. K. et Pierpoint, G. (1985). The prediction of understory vegetation by environmental factors for the purpose of site classification in forestry: an example from northern Ontario using residual ordination analysis. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(6), 1099-1108.
- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of statistics*, 11(4), 265-270.
- Chase, M. et Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago : University of Chicago Press.
- Chávez, V. et Macdonald, S. E. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067-1075.
- Chen, H. Y. (1997). Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(9), 1383-1393.
- Chen, H. Y. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166.
- Chen, H. Y. H., Légaré, S. et Bergeron, Y. (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.
- Chipman, S. J. et Johnson, E. A. (2002). Understory Vascular Plant Species Diversity in the Mixedwood Boreal Forest of Western Canada. *Ecological Applications*, 12(2), 588-601.

- Coates, D et Haeussler, S. (1986). A preliminary guide to the response of major species of competing vegetation to silvicultural treatments. *Land Management Handbook Number 9*. Victoria (Colombie-Britannique) : Ministry of Forests, Information Services Branc.
- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E. et Bush, M. B. (2000). Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19(1), 141-169.
- Cormack, R. G. H. (1949). A study of trout streamside cover in logged-over and undisturbed virgin spruce woods. *Canadian journal of research*, 27(3), 78-95.
- De Cáceres, M. et Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566-3574.
- De Cáceres, M. et Jansen F. (2015). *Indicspecies: Relationship between species and groups of sites* (Version 1.7.5). [Librairie R]. Récupéré de <https://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/index.html>
- DeFries, R. S., Hansen, M. C. et Townshend, J. R. G. (2000). Global continuous fields of vegetation characteristics: a linear mixture model applied to multi-year 8 km AVHRR data. *International journal of remote sensing*, 21(6-7), 1389-1414.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., et Bergeron, Y. (1993). Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 803-810.
- De Grandpré, L., et Bergeron, Y. (1997). Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, 85(6) 777-784.
- De Grandpré, L., Bergeron, Y., Nguyen, T., Boudreault, C. et Grondin, P. (2003). Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forest of Quebec. Dans F. S. Gilliam (dir.), *The herbaceous layer in forests of eastern North America* (p. 238-261). Oxford : University Press of Oxford.
- Dieleman, W. I., Vicca, S., Dijkstra, F. A., Hagedorn, F., Hovenden, M. J., Larsen, K. S., Morgan, J. A., Volder, A., Beier, C., Dukes, J., King, J., Leuzinger, S., Linder, S., Luo, Y., Oren, R., De Angelis, P., Tingey, D., Hoosbeek, M. R. et Janssens, I. A. (2012). Simple additive effects are rare : a quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO2 and temperature. *Global Change Biology*, 18(9), 2681-2693.

- Ducrey, M. et Huc, R. (1999). Effets de l'éclaircie sur la croissance et le fonctionnement écophysiological d'un taillis de chêne vert. *Revue forestière française*, 51(2), 326-340.
- Dufrêne, M. et Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.
- Dyke, A. S. (2004). Deglaciation with emphasis on central and northern Canada. Dans J. Ehlers et P. L. Gibbard (éd), *Quaternary glaciations: extent and chronology. Part II: North America*. New York : Elsevier. *Developments in Quaternary Science*, 2, p. 373-424.
- Engelmark, O. (1987). Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden. *Annales Botanici Fennici*, 24(4), 317-324.
- Environnement Canada. (2013). *Données climatiques historiques*. [Base de données]. Récupéré de <http://climat.meteo.gc.ca/>
- Ewers, B. E., Mackay, D. S., Gower, S. T., Ahl, D. E., Burrows, S. N. et Samanta, S. S. (2002). Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research*, 38(7), 8-1.
- Fahey, R. T. et Puettmann, K. J. (2007). Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understory vegetation. *Journal of Ecology*, 95(5), 1098-1109.
- Frazer, G. W., Canham, C. D. et Lertzman, K. P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs* (Version 2.0). [Logiciel]. Burnaby (Colombie-Britannique) : Simon Fraser University. Millbrook (New-York) : Institute of Ecosystem Studies. Récupéré de <http://www.caryinstitute.org/>
- Goldstein, G. H., Brubaker, L. B. et Hinckley, T. M. (1985). Water relations of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) at tree line in north central Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(6), 1080-1087.
- Google. (2013). *Google Earth Pro* (Version 7.1.2.2041). [Logiciel]. Mountain View (Californie) : Google Inc. Récupéré de <http://www.google.com/intl/fr/earth/download/ge/agree.html>

- Gotelli, N. J. et Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, 12, 39-54.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857-871.
- Grondin, P., Gauthier, S., Borcard, D., Bergeron, Y., Tardif, P. et Hotte, D. (2014). Drivers of contemporary landscape vegetation heterogeneity in the Canadian boreal forest: Integrating disturbances (natural and human) with climate and physical environment. *Ecoscience*, 21(3-4), 340-373.
- Haeussler, S. et Coates, D. (1986). *Autecological characteristics of selected species that compete with conifers in British Columbia: a literature review*. Land Management Report, 33. Victoria (Colombie-Britannique): Ministry of Forests, Information Services Branch.
- Haeussler, S., Coates, D. et Mather, J. (1990). *Autecology of common plants in British Columbia: A literature review*. Economic and Regional Development Agreement FRDA, Report 158. Victoria, (Colombie-Britannique): Forestry Canada, Pacific Forestry Centre; British Columbia Ministry of Forests, Research Branch.
- Hamilton, E. H. (1988). Impacts of prescribed burning on soil-vegetation relationships in the sub-boreal spruce zone. Dans M. C. Feller et S. M. Thomson (éd.), *Wildlife and range prescribed burning workshop proceedings, 1987 October (p.171-184)*. Richmond (Colombie-Britannique): The University of British Columbia, Faculty of Forestry.
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Mayerhofer, M. S., Biswas, S. R., Esseen, P. A., Hylander, K., Stewart, K. J., Mallik, A. U., Drapeau, P., Jonsson, B.-G., Lesieur, D., Kouki, J. et Bergeron, Y. (2015). Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *Journal of Ecology*, 103(3), 550-562.
- Hart, S. A. et Chen, H. Y. H. (2006). Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381-397.
- Hart, S. A. et Chen, H. Y. (2008). Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 78(1), 123-140.

- Harte, J. et Shaw, R. (1995). Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. *Science*, 267(5199), 876-880.
- Heinselman, M. L. (1981). Fire and succession in the conifer forests of northern North America. Dans D. C. West, H. H. Shugart et D. F. Botkin (éd.) *Forest succession : concepts and application*. New-York : D.C. West.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian journal of statistics*, 6(2), 65-70.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton : Princeton University Press.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American naturalist*, 113(1), 81-101.
- Huston, M. (1994). *Biological diversity: the coexistence of species*. New-York : Cambridge University Press
- ITIS. (2015). *Integrated Taxonomic Information System*. [Base de données]. Récupéré de <http://www.itis.gov>
- Jackson, S. T., Overpeck, J. T., Keattch, S. E. et Anderson, K. H. (1997). Mapped plant-macrofossil and pollen records of late Quaternary vegetation change in eastern North America. *Quaternary Science Reviews*, 16(1), 1-70.
- Joffre, R., Rambal, S. et Romane, F. (1996). Local variations of ecosystem functions in Mediterranean evergreen oak woodland. *Annales des sciences forestières*, 53(2-3), 561-570.
- Kardol, P., Company, C. E., Souza, L., Norby, R. J., Weltzin, J. F. et Classen, A. T. (2010). Climate change effects on plant biomass alter dominance patterns and community evenness in an experimental old-field ecosystem. *Global Change Biology*, 16(10), 2676-2687.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.

- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. (1998). Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79(3), 783-794.
- Kohyama, T. et Takada, T. (2009). The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology*, 97(3), 463-471.
- Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29(1), 1-27.
- Kudish, Michael. (1992). *Adirondack upland flora: an ecological perspective*. Saranac (New-York) : The Chauncy Press.
- Kuiters, A. T. et Denneman, C. A. J. (1987). Water-soluble phenolic substances in soils under several coniferous and deciduous tree species. *Soil Biology and Biochemistry*, 19(6), 765-769.
- Langor, D. W., Cameron, E. K., MacQuarrie, C. J. K., McBeath, A., McClay, A., Peter, B., Pybus, M., Ramsfield, T., Ryall, K., Scarr, T., Yemshanov, D., DeMerchant, I., Footitt, R. et Pohl, G. R. (2014). Non-native species in Canada's boreal zone : diversity, impacts, and risk. *Environmental Reviews*, 22(4), 372-420.
- La Roi, G. H. (1967). Ecological studies in the boreal spruce-fir forests of the North American Taiga : Analysis of the vascular flora. *Ecological Monographs*, 37(3), 229-253.
- La Roi, G. H. et Hnatiuk, R. J. (1980). The *Pinus contorta* forests of Banff and Jasper National Parks: a study in comparative synecology and syntaxonomy. *Ecological Monographs*. 50(1), 1-29.
- Larsen, J. A. (1980). *The boreal ecosystem*. New-York : Academic Press.
- Légaré, S., Bergeron, Y., Leduc, A. et Paré, D. (2001). Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 79(9), 1019-1027.
- Légaré, S., Bergeron, Y. et Paré, D. (2002). Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fennica*, 36(1), 353-366.
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3^e éd.). Amsterdam : Elsevier Science and Technology Books.

- Legendre, P. et De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data : dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951–959.
- Lieffers, V. J. et Stadt, K. J. (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(6), 1193-1198.
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F. et Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 796-811.
- MacArthur, R. H. (1968). The theory of niche. Dans R. C. Lewontin (éd.), *Population biology and evolution* (p. 159-176). New-York : Syracuse University Press.
- Mazerolle, M. J. (2015). *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)* (Version 2.0-3). [Librairie R]. Récupéré de <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>
- McLean, A. (1968). Fire resistance of forest species as influenced by root systems. *Journal of Range Management*, 22, 120-122.
- McCune, B. et Allen, T. F. H. (1985). Will similar forests develop on similar sites? *Canadian Journal of Botany*, 63(3), 367-376.
- Messier, C., Parent, S., et Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.
- Miller, M. (1977). *Response of blue huckleberry to prescribed fires in a western Montana larch-fir forest*. General Technic Report, INT-188. Ogden (Utah) : Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- Minchin, P. R. (1987). An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio*, 69, 89–107.
- Moore, T. R. (1981). Controls on the decomposition of organic matter in subarctic spruce-lichen woodland soils. *Soil Science*, 131(2), 107-113.
- Moss, E. H. (1932). The vegetation of Alberta : IV. The poplar association and related vegetation of central Alberta. *The Journal of Ecology*, 20(2), 380-415.

- Mueggler, W. F. (1965). Ecology of seral shrub communities in the cedar-hemlock zone of northern Idaho. *Ecological Monographs*, 35(2), 165-185.
- Mueggler, W. F. et Campbell, R. B. (1982). *Aspen community types on the Caribou and Targhee National Forests in southeastern Idaho* (Papier 4274). Ogden (Utah) : Intermountain Forest and Range Experiment Station, USDA Forest Service. Récupéré de http://digitalcommons.usu.edu/aspens_bib/4274/
- Mueggler, W. F. (1985). Vegetation associations. Dans N. V. DeByle et R. P. Winokur (dir.), *Aspen: ecology and management in the western United States* (p. 45-56). USDA Forest Service, General Technical Report RM-119.
- O'Hara, R. B. (2005). Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology*, 74(2), 375-386.
- Økland, R. H. et Eilertsen, O. (1996). Dynamics of understory vegetation in an old-growth boreal coniferous forest, 1988-1993. *Journal of Vegetation Science*, 7(5), 747-762.
- Overpeck, J. T., Webb, R. S. et Webb, T. (1992). Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology*, 20(12), 1071-1074.
- Paré, D., Bergeron, Y. et Camiré, C. (1993). Changes in the forest floor of Canadian southern boreal forest after disturbance. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 811-818.
- Parminter, John. (1983). Fire-ecological relationships for the biogeoclimatic zones and subzones of the Fort Nelson Timber Supply Area: summary report. Dans *Northern fire ecology project: Fort Nelson Timber Supply Area*. Victoria (Colombie-Britannique) : Province of British Columbia, Ministry of Forests.
- Pate, J. S. (1983). Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological significance. Dans J. A. Lee, S. McNeill et I. H. Rorison (éd.), *Nitrogen as an ecological factor* (p.225-255). Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Pickett, S. T. A. et White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New-York : Academic Press.

- Prentice, I. C. (1992). Climate change and long-term vegetation dynamics. Dans D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet et T. T. Veblen (éd.), *Plant succession : theory and prediction* (p. 293-339). London : Chapman and Hall.
- Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree physiology*, 22(15), 1193-1200.
- Qian, H., Klinka, K. et Kayahara, G. (1998). Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest. *Plant Ecology*, 138(2), 161-178.
- Qian, H., Klinka, K., Økland, R. H., Krestov, P., Kayahara, G. J. (2003). Understorey vegetation in boreal *Picea Mariana* and *Populus Tremuloides* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 14, 173–184.
- R Core Team. (2013). *R : A language and environment for statistical computing* (Version 3.0.1). [Progiciel]. Vienne (Autriche) : R Foundation for Statistical Computing. Récupéré de <http://www.R-project.org/>
- Régnière, J. et Saint-Amant, R. (2008). *BioSim* (Version 9). [Logiciel]. Québec : Centre de foresterie des Laurentides, Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada. Récupéré de <http://scf.rncan.gc.ca/projets/133>
- Reyes, G. P., Kneeshaw, D. et De Grandpré, L. (2013). The relative importance of natural disturbances and local site factors on woody vegetation regeneration diversity across a large, contiguous forest region. *Open Journal of Forestry*, 3(03), 88.
- Ricklefs, R. E. et Miller, G. L. (2005). *Écologie*. Paris (France) : De Boeck Supérieur.
- Risenhoover, K. L. et Maass, S. A. (1987). The influence of moose on the composition and structure of Isle Royale forests. *Canadian journal of forest research*, 17(5), 357-364.
- Ritchie, J. C. (1987). *Post-glacial vegetation of Canada*. New-York : Cambridge University Press.
- Ritter, E. et Vesterdal, L. (2006). Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of Forest Research*, 125(2), 139-150.
- Roberts, M. R. (1992). Stand development and overstory–understory interactions in an aspen-northern hardwoods stand. *Forest Ecology and Management*, 54(1), 157–174.

- Rowe, J. S. (1956). Uses of undergrowth plant species in forestry. *Ecology*, 37(3), 461-473.
- Rowe, J. S. (1972). *Forest regions of Canada*. Environment Canada, Canadian Forestry Service. Ottawa : Informations Canada.
- Rowe, J. S. (1983). Concepts of fire effects on plant individuals and species. Dans R. W. Wein et D. A. MacLean (éd.), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems* (p.135-154). Toronto : John Wiley and Sons Ltd.
- Sarvas, R. (1970). Temperature sums as a restricting factor in the development of forest in the subarctic. Dans *Ecology of the Subarctic Regions* (p. 79-82). Paris : UNESCO.
- Saucier, J. P., Berger, J. P., D'Avignon, H. et Racine, P. (1994). *Le point d'observation écologique : normes techniques*. Québec : Direction de la gestion des stocks forestiers, Services des inventaires forestiers, Ministère des ressources naturelles.
- Scheiner, S. M. et Rey-Benayas, J. M. (1994). Global patterns of plant diversity. *Evolutionary ecology*, 8(4), 331-347.
- Schluter, D., et Ricklefs, R. E. (1993). Species diversity: an introduction to the problem. Dans R. E. Ricklefs et D. Schluter (éd.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (p. 1-10). Chicago : University of Chicago Press.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Schwinning, S. et Weiner, J. (1998). Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113(4), 447-455.
- Shmida, A. et Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1), 1-20.
- Shugart, H. H., Clark, D. F. et Hill, A J. (2000). Ecological models of the dynamics of boreal landscapes. Dans E. S. Kasischke et B. J. Stocks (éd.), *Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest* (p. 389-405). New York : Springer.

- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological bulletins*, 49, 11-41.
- Sirén, G. (1955). The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta Forestalia Fennica*, 62(4).
- Skre, O. (1979). The regional distribution of vascular plants in Scandinavia with requirements for high summer temperatures. *Norw. J. Bot*, 26(4), 295-318.
- Smith, B. et Wilson, J. B. (1996). A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 76(1), 70-82.
- Soja, A. J., Tchebakova, N. M., French, N. H. F., Flannigan, M. D., Shugart, H. H., Stocks, B. J., Sukhinin, A. I., Parfenova, E. I., Chapin III, F. S. et Stackhouse Jr, P. W. (2006). Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, 56(3-4), 274-296.
- Souto, X. C., Gonzales, L. et Reigosa, M. J. (1994). Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20(11), 3005-3015.
- Sprugel, D. G. (1976). Dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the north-eastern United States. *The Journal of Ecology*, 64(3), 889-911.
- Strong, W. L. (2004). Secondary vegetation and floristic succession within a boreal aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clearcut. *Canadian journal of botany*, 82(11), 1576-1585.
- Sydes, C. et Grime, J. P. (1981). Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland : I. Field investigations. *The Journal of Ecology*, 237-248.
- Tilman, D., Lehman, C. L. et Thomson, K. T. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the national academy of sciences*, 94(5), 1857-1861.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. et Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843-845.

- Tilman, D. et Lehman, C. (2001). Human-caused environmental change : impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5433-5440.
- Tryon, P. R. et Chapin III, F. S. (1983). Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 827-833.
- Van Cleve, K., Dyrness, C. T., Viereck, L. A., Fox, J., Chapin, F. S. et Oechel, W. (1983). Taiga ecosystems in interior Alaska. *Bioscience*, 33(1), 39-44.
- Van Cleve, K. et Yarie, J. (1986). Interaction of temperature, moisture, and soil chemistry in controlling nutrient cycling and ecosystem development in the taiga of Alaska. Dans K. Van Cleve, F. S. Chapin III, P. W. Flanagan, L. A. Viereck et C. T. (éd.), *Dyrness Forest ecosystems in the Alaskan taiga (p.160-189)*. New York : Springer.
- Van Wagner, C. E. (1978). Age-class distribution and the forest fire cycle. *Canadian Journal of Forest Research*, 8(2), 220-227.
- Viereck, L. A. et Little, E. L. (1972). *Alaska trees and shrubs*. Agriculture. handbook. Washington : Department of Agriculture, Forest Service.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y. et Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants : a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708.
- Walter, J. M. et Himmler, C. G. (1996). Spatial heterogeneity of a Scots pine canopy: an assessment by hemispherical photographs. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1610-1619.
- Ward, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American statistical association*, 58(301), 236-244.
- Watson, L. E., Parker, R. W. et Polster, D. F. (1980). *Manual of plant species suitability for reclamation in Alberta, Volume 2. Forbs, shrubs and trees*. Edmonton (Alberta) : Land Conservation and Reclamation Council.

- Weir, J. M. H., Johnson, E. A. et Miyanishi, K. (2000). Fire frequency and the spatial age mosaic of the mixed-wood boreal forest in western Canada. *Ecological Applications*, 10, 1162–1177.
- White, J. et Madany, M. H. (1978). Classification of natural communities in Illinois. Dans J. White (éd.), *Illinois natural areas inventory technical report, Volume 1, Survey methods and results* (p. 309-405). Urbana (Illinois) : Illinois Natural Areas Inventory.
- Whittaker, R. H. et Levin, S. A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 117-139.
- Williams, J. W., Shuman, B. N., Webb III, T., Bartlein, P. J. et Leduc, P. L. (2004). Late-Quaternary vegetation dynamics in North America: scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs*, 74(2), 309-334.
- Woodward, F. I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Wotton, B. M. (2009). Interpreting and using outputs from the Canadian Forest Fire Danger Rating System in research applications. *Environmental and Ecological Statistics*, 16(2), 107-131.
- Wright, H. A. (1972). Shrub response to fire. Dans C. M. McKell, J. P. Blaisdell et J. R. Goodin (éd.), *Wildland shrubs – their biology and utilization: Proceedings of a symposium; 1971 July* (p. 204-217). Logan (Utah) : Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- Youngblood, A., Metlen, K. L. et Coe, K. (2006). Changes in stand structure and composition after restoration treatments in low elevation dry forests of northeastern Oregon. *Forest Ecology and Management*. 234(1-3), 143-163.
- Yu, M. et Sun, O. J. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest ecology and management*, 300, 14-20.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les plantes de sous-bois ont une grande influence dans le fonctionnement des écosystèmes (Halpern et Spies, 1995; Nilsson et Wardle, 2005; Gilliam, 2007). Dans la forêt boréale, elles sont les plus grandes contributrices à la diversité végétale vasculaire. Bien qu'elle soit beaucoup plus diversifiée que la strate arborescente, la végétation de sous-bois demeure un compartiment méconnu et souvent peu considéré dans un contexte d'aménagement ou de conservation. Pourtant, elle joue un rôle important dans les écosystèmes forestiers, affectant la succession et la régénération des peuplements, le cycle des nutriments et la composition faunique (Økland et Eilertsen, 1996; Messier *et al.*, 1998; Nilsson et Wardle, 2005; Hart et Chen, 2006; Macdonald et Fenniak, 2007). Comprendre les facteurs qui affectent la végétation de sous-bois de la forêt boréale canadienne est donc primordial, la régénération de la strate arborescente et la conservation de la biodiversité étant des préoccupations majeures dans une optique d'aménagement durable des forêts.

Ce projet constitue une des rares études menées sur un gradient longitudinal d'aussi grande envergure. Les résultats de cette recherche permettent de mieux comprendre la relation entre la structure végétale des forêts et les facteurs environnementaux. Ils apportent ainsi des précisions importantes sur les relations fonctionnelles des grandes variables du climat et des conditions locales avec la végétation. Ces connaissances sont particulièrement importantes dans un contexte de changements climatiques. Bien qu'on puisse envisager une importante variabilité spatiale et temporelle dans la réponse de l'activité incendiaire face à ces changements; l'augmentation de l'occurrence, de la sévérité des feux de forêt et des surfaces brûlées en région boréale, particulièrement dans la zone centre-ouest du Canada, semble inévitable. Les printemps plus longs et plus chauds, ainsi que les étés plus secs ont d'ailleurs déjà amorcé ce phénomène dans l'ouest du Canada (Stocks *et al.*, 2002; Boulanger *et al.*,

2012; Williamson *et al.*, 2009; Romero-Lankao *et al.*, 2014). En tenant compte du changement graduel dans l'utilisation du territoire, de sa colonisation et de l'augmentation presque inévitable des activités d'exploitation des ressources dans la zone boréale, cet écosystème pourrait bien être profondément bouleversé dans un avenir rapproché et son cortège floristique nécessairement modifié par ces changements. Cela souligne encore une fois l'importance d'approfondir nos connaissances sur la diversité des écosystèmes forestiers en relation avec leurs régimes de perturbations et les conditions climatiques afin de privilégier les approches de conservation et d'aménagement les mieux adaptées aux réalités présentes et futures.

Cette étude a donc contribué à comprendre comment la composition et la diversité de la végétation vasculaire de sous-bois de peuplements de peupliers faux-trembles sont influencées par le régime des feux, les conditions climatiques, la disponibilité des ressources et l'hétérogénéité du milieu, le long d'un gradient transcontinental de précipitations et de régimes de feux dans la forêt boréale au Canada. La composition végétale vasculaire des sous-bois varie graduellement d'est en ouest, le long du gradient longitudinal, les sites situés plus près géographiquement les uns des autres partageant une composition végétale plus similaire. Les variables environnementales jouent toutefois un rôle important dans l'établissement de la végétation, comme autant de filtres qui, conjointement aux processus historiques, agissent sur la structuration des assemblages locaux par la sélection ou l'élimination des espèces à partir du réservoir régional.

Par exemple, les sites de l'ouest du pays situés plus au sud partagent des compositions floristiques similaires, influencées par l'aridité particulière de cette région se traduisant par un risque maximal moyen d'occurrence de feux plus élevé qu'ailleurs au pays. On y retrouve ainsi des plantes adaptées à ces conditions, comme des plantes pionnières pouvant coloniser rapidement un milieu perturbé ou encore,

des plantes capables de se régénérer rapidement après un feu grâce à la résistance de leurs rhizomes profondément enfoncés dans le sol. Au contraire, les sites de l'est sont liés par un cortège floristique associé aux précipitations plus abondantes et à un régime de feux moins intensif. Les plantes plus spécifiques de cette région sont principalement des espèces intolérantes aux feux, qui s'installent plus tard dans la succession et prospèrent lorsque le cycle de feux est long.

La richesse spécifique des espèces végétales vasculaires du sous-bois des peupleraies ne varie toutefois pas en fonction du gradient longitudinal. Elle est plutôt influencée par des variables locales, telles que la capacité d'échanges cationiques dans le sol et l'hétérogénéité physique du milieu, qui la font augmenter en favorisant l'abondance des ressources et la complémentarité des niches écologiques. Il en est de même pour la diversité bêta intrasite totale dont la variation est en partie déterminée par l'hétérogénéité physique locale et la disponibilité de la lumière dans le sous-bois qui doit être suffisante pour permettre la réponse des végétaux à l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale.

L'hétérogénéité physique, en termes de bois mort, de rochers, de chablis, de monticules et de dépressions, fait donc augmenter la richesse spécifique et l'hétérogénéité de la composition floristique à l'échelle de la parcelle. Ainsi, l'indice relatif d'hétérogénéité locale (HET), élaboré aux fins de cette étude, semble un bon indicateur de la diversité alpha et de la diversité bêta intrasite totale de la végétation de sous-bois des peuplements de peupliers faux-trembles dans la forêt boréale canadienne. Cela met aussi en relief l'importance des perturbations mineures dans la structuration de la végétation vasculaire à une échelle locale dans les peupleraies de la forêt boréale.

Mais la structure des communautés locales n'est pas influencée que par des facteurs locaux. Le nombre de degrés-jours annuel moyen a aussi un effet positif sur la richesse spécifique et l'équitabilité des espèces de sous-bois. La température, particulièrement celle du sol, peut affecter le métabolisme des plantes et avoir une incidence directe sur leur capacité à utiliser les ressources disponibles. Par exemple, des températures trop basses peuvent inhiber l'activité biologique des végétaux en limitant l'élongation de leurs racines (Tryon et Chapin III, 1983) tout en augmentant la viscosité de l'eau, réduisant ainsi leur capacité à puiser l'eau et les nutriments du sol (Goldstein *et al.*, 1985; Bonan et Shugart, 1989). La température est un facteur complexe qui peut affecter plusieurs processus dans une large gamme d'effets directs et indirects. Par exemple, la productivité d'un peuplement peut être influencée directement par la vitesse des réactions biologiques des végétaux, comme l'élongation, ou indirectement par l'altération de la disponibilité de l'eau et les nutriments ou par la durée de la saison de croissance (Dieleman *et al.*, 2012).

Les précipitations annuelles peuvent aussi influencer la structure de la végétation de sous-bois dans les peupleraies boréales. En moyenne, les espèces végétales de sous-bois des peupleraies se distribuent jusqu'à 25 % plus équitablement dans les sites de l'ouest du pays que dans ceux de l'est. Bien que les sols soient potentiellement riches et que la lumière soit abondante dans les sous-bois de l'ouest, aucune espèce ne parvient à prendre de l'ampleur parce que les précipitations sous forme de pluie sont contraignantes. C'est le contraire dans les forêts de l'est, bénéficiant de précipitations plus abondantes, où une ouverture dans la canopée produit une augmentation significative de la biomasse du sous-bois, laissant alors supposer un contrôle de la végétation par la disponibilité de la lumière.

Ces résultats démontrent l'importance des conditions physiques régionales et locales dans l'établissement des patrons de dominance de la végétation de sous-bois et confirment l'importance des facteurs de l'environnement sur les interactions

biotiques. Les effets des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres dépendront probablement de la stabilité des communautés, de leur composition et de l'abondance relative des espèces (Kardol *et al.*, 2010). Un déclin dans l'équitabilité des espèces par exemple, pourrait être le premier pas vers l'extinction locale de certaines espèces et pourrait répondre bien avant la richesse spécifique aux variations des conditions climatiques (Chapin III *et al.*, 2000).

Ainsi, les conditions environnementales et les écosystèmes forestiers sont intimement et dynamiquement liés et forment ensemble un paysage hétérogène constitué d'une mosaïque d'habitats interconnectés créée par l'interaction de plusieurs facteurs physiques, biologiques et historiques. Le climat influence la structure et le fonctionnement des écosystèmes boréaux directement par le biais de la température et des précipitations, mais aussi indirectement par son influence sur les perturbations naturelles telles que les feux de forêt (Woodward, 1987; Shugart *et al.*, 2000; Soja *et al.*, 2006). Pour la végétation de sous-bois spécifiquement, la composition végétale semble fondamentalement liée à ces facteurs régionaux, mais aussi à leur interaction complexe avec les variables du sol, la disponibilité de la lumière et les caractéristiques physiques du milieu.

ANNEXE A

SCHÉMA DU PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE DANS LES SITES

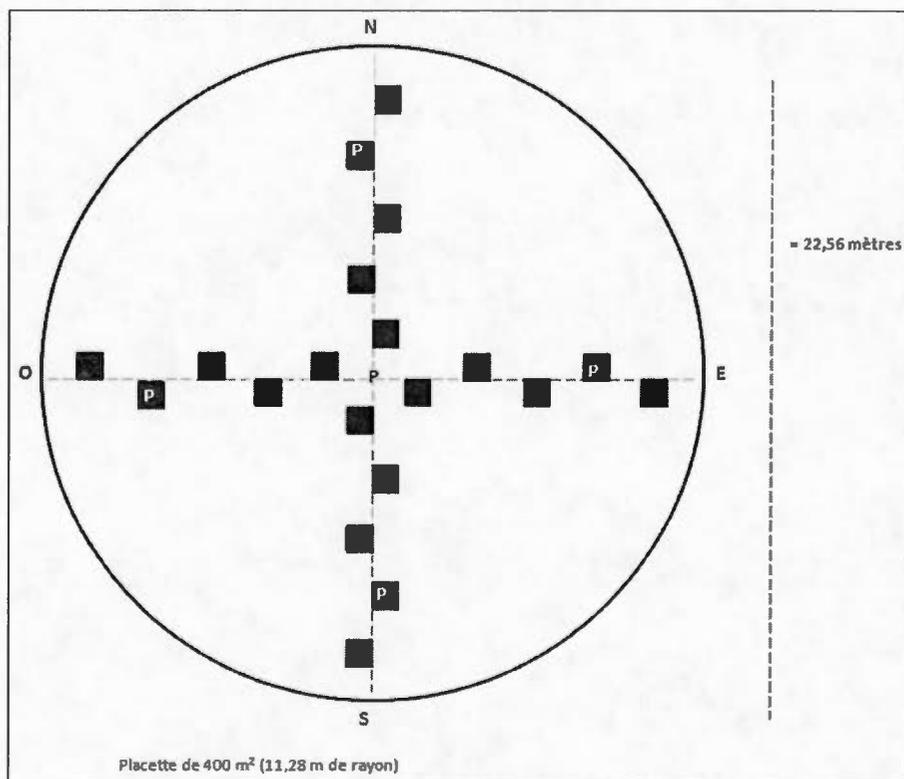


Figure A.1 Schéma du plan d'échantillonnage dans les sites : disposition des quadrats (carrés noirs) dans chaque parcelle circulaire de 400 m². Les quadrats sont distancés d'un mètre. P = emplacement des photos hémisphériques; N = nord; O = ouest; S = sud; E = est.

ANNEXE B

DÉTAILS DU CALCUL DE L'INDICE D'HÉTÉROGÉNÉITÉ LOCALE

Cet indice a été conçu à partir du recouvrement moyen de bois mort et des indices de relief, de pierrosité et de chablis des sites, afin de caractériser en une seule valeur numérique l'hétérogénéité physique du site en termes de présence de bois mort au sol, d'irrégularité du microrelief (monticules et dépressions), de présence de rochers et de présence de chablis ou volis créant potentiellement des îlots de lumière. Ces divers indices présentaient des distributions fortement contagieuses alors que l'indice calculé a une distribution normale. De plus, ils semblaient insuffisants, pris séparément, pour représenter la diversité de niches écologiques engendrée par l'hétérogénéité spatiale.

Le tableau B.1 présente les valeurs de chacun des paramètres pour l'ensemble des 33 sites. Chacun des paramètres a d'abord été divisé par la valeur maximale de cet indice afin d'obtenir un indice relatif (IR). Tous les paramètres ont ensuite été additionnés pour chacun des sites (valeur théorique possible de 0 à 4). Le résultat final (somme des indices) a finalement été divisé par la valeur maximale de cette colonne. L'indice relatif d'hétérogénéité locale (HET) se situe donc entre 0 et 1.

Tableau B.1 Tableau des détails du calcul de l'indice relatif d'hétérogénéité locale (HET)

Sites	Bois mort		Indice de relief		Indice de pierrosité		Indice de chablis		Somme des indices	HET
	(%)	IR		IR		IR		IR		
AB-ALD-3	37,80	1,00	1	0,50	0	0,00	3	1,00	2,50	0,66
AB-CAL-1	14,40	0,38	0	0,00	0	0,00	1	0,33	0,71	0,19
AB-DGV-3	9,65	0,26	0	0,00	0	0,00	1	0,33	0,59	0,16
AB-HIG-2	12,88	0,34	2	1,00	0	0,00	2	0,67	2,01	0,53
AB-MIN-2	9,75	0,26	1	0,50	0	0,00	1	0,33	1,09	0,29
AB-RED-2	16,40	0,43	1	0,50	0	0,00	2	0,67	1,60	0,42
BC-DC-16	7,65	0,20	0	0,00	0	0,00	1	0,33	0,54	0,14
BC-FN-12	13,95	0,37	0	0,00	0	0,00	2	0,67	1,04	0,27
MB-97	11,28	0,30	0	0,00	0	0,00	1	0,33	0,63	0,17
MB-99	10,03	0,27	0	0,00	0	0,00	2	0,67	0,93	0,25
MB-HAR-2	10,30	0,27	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0,27	0,07
MB-PAS-3	8,20	0,22	1	0,50	0	0,00	1	0,33	1,05	0,28
ON-80	5,88	0,16	1	0,50	0	0,00	1	0,33	0,99	0,26
ON-81	27,80	0,74	1	0,50	0	0,00	2	0,67	1,90	0,50
ON-83	12,80	0,34	0	0,00	0	0,00	1	0,33	0,67	0,18
ON-86	7,68	0,20	1	0,50	0	0,00	1	0,33	1,04	0,28
ON-91	2,33	0,06	2	1,00	0	0,00	1	0,33	1,39	0,37
ON-92	7,25	0,19	2	1,00	3	1,00	1	0,33	2,53	0,67
ON-94	5,13	0,14	2	1,00	1	0,33	1	0,33	1,80	0,48
ON-95	29,00	0,77	2	1,00	3	1,00	3	1,00	3,77	1,00
QC-66	5,30	0,14	2	1,00	0	0,00	0	0,00	1,14	0,30
QC-68	4,83	0,13	2	1,00	1	0,33	2	0,67	2,13	0,56
QC-69	10,00	0,26	2	1,00	0	0,00	2	0,67	1,93	0,51
QC-71	13,78	0,36	2	1,00	1	0,33	2	0,67	2,36	0,63
QC-73	8,95	0,24	2	1,00	2	0,67	1	0,33	2,24	0,59
QC-75	5,98	0,16	1	0,50	0	0,00	0	0,00	0,66	0,17
QC-78	9,20	0,24	0	0,00	0	0,00	2	0,67	0,91	0,24
QC-79	23,65	0,63	1	0,50	0	0,00	2	0,67	1,79	0,48
SK-BIG-3	13,23	0,35	1	0,50	0	0,00	1	0,33	1,18	0,31
SK-GLA-1	24,90	0,66	1	0,50	0	0,00	3	1,00	2,16	0,57
SK-MOR-3	15,30	0,40	1	0,50	1	0,33	3	1,00	2,24	0,59
SK-PET-2	16,80	0,44	1	0,50	0	0,00	3	1,00	1,94	0,52
SK-YRK-3	6,55	0,17	0	0,00	0	0,00	1	0,33	0,51	0,13

Note : voir la légende à la page suivante.

Légende du tableau B.1

Bois mort (%) : Recouvrement moyen du bois mort au sol, basé sur une évaluation visuelle dans 20 sous-quadrats de 1 m².

Indice de relief : Indice attribué à l'ensemble du microrelief de la parcelle (400 m²).

- 0 = Terrain plat et régulier
- 1 = Quelques dépressions et monticules
- 2 = Irrégulier, présence de plusieurs petites dépressions et monticules

Indice de pierrosité = Indice de la présence de rochers attribué à l'ensemble de la parcelle (400 m²).

- 0 = Pas de rochers visibles
- 1 = Quelques-uns répartis ou groupés
- 2 = Environ 10 % du site est recouvert de rochers
- 3 = Plus de 10 % du site du site présente des rochers

Indice de chablis = Indice de la présence de chablis et de volis attribué à l'ensemble de la parcelle (400 m²).

- 0 = Aucun chablis ou volis
- 1 = 1 à 3 arbres déracinés ou cassés au niveau du tronc
- 2 = 3 à 5 arbres déracinés ou cassés au niveau du tronc
- 3 = Plus de 5 arbres déracinés ou cassés au niveau du tronc

IR = Indice relatif, valeur de l'indice divisée par la valeur maximale.

HET = Indice relatif d'hétérogénéité locale

ANNEXE C

DÉTAILS DU CALCUL DE L'AMBIANCE FORESTIÈRE

L'ambiance forestière représente la proportion approximative du paysage entourant le site qui est composée uniquement de forêt. Pour chacun des sites, une aire circulaire d'un kilomètre de rayon a été tracée autour de la parcelle à partir d'une image satellitaire (*Landsat*) tirée de Google Earth Pro 7.1.2.2041 (Google, 2013). Ce périmètre a ensuite été quadrillé pour former des cellules carrées d'un hectare (Figure C.1). La proportion de ces cellules qui étaient uniquement composées de forêt a ensuite été calculée. Étaient donc exclues de cette catégorie toutes les cellules contenant des routes, des corridors forestiers, des terres agricoles, des bâtiments, des zones habitées, des territoires de coupe forestière, des rivières, des lacs, des rives perturbées et des surfaces non identifiables et non boisées, peu importe la proportion de l'occupation de ces structures dans la cellule. Tous les carrés qui touchaient au cercle ont été comptabilisés même s'ils n'étaient pas complets pour un total de 332 cellules par site. L'ambiance forestière est exprimée en proportion de cellules uniquement forestières. Les valeurs pour l'ensemble des sites vont de 0,22 à 0,89 avec une moyenne de 0,58 et un écart-type de 0,16. Cette variable suit une distribution normale.

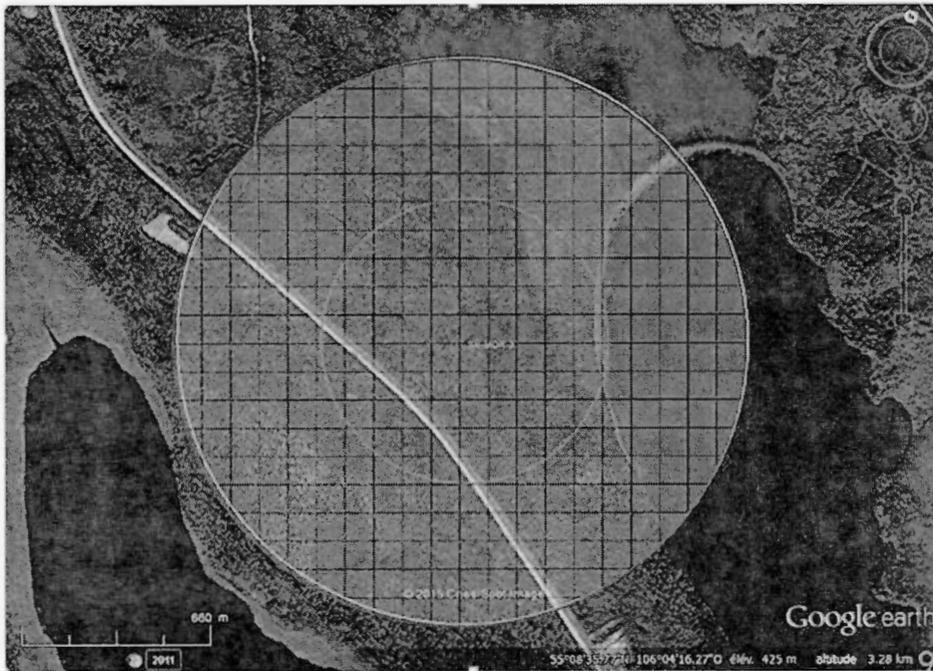


Figure C.1 Exemple d'une image satellitaire (*Landsat*) quadrillée utilisée pour le calcul de l'ambiance forestière.

BIBLIOGRAPHIE

- Adler, P. B., HilleRisLambers, J. et Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10(2), 95-104.
- Ahlgren, C. E. (1974). Effects of fires on temperate forests: north central United states. Dans T. T. Kozlowski et C. E. Ahlgren (éd.), *Fire and ecosystems* (p. 195-223). New York : Academic Press.
- Arii, K., et Turkington, R. (2002). Do nutrient availability and competition limit plant growth of herbaceous species in the boreal forest understory? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34(3), 251-261.
- Aubin, I., Beaudet, M., et Messier, C. (2000). Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(1), 168-177.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D. et Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3), 233-253.
- Augusto, L., Dupouey, J. L. et Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60(8), 823-831.
- Baize, D. (2000). *Guide des analyses en pédologie* (2^e éd.). Paris : Institut national de la recherche agronomique (INRA).
- Barbier, S. Gosselin, F. et Balandier, P. (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.
- Barbier, S., Balandier, P. et Gosselin, F. (2009). Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science*, 66(6), 1-11.
- Bartels, S. F. et Chen, H. Y. (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity?. *Ecology*, 91(7), 1931-1938.

- Bartemucci, P., Messier, C. et Canham, C. D. (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.
- Bauhus, J. et Messier, C. (1999). Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(2), 260-273.
- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293(5539), 2413-2418.
- Bergeron, Y. et Bouchard, A. (1983). Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of Western Quebec. *Vegetatio*, 56(1), 45-63.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. (1989). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79(1-2), 51-63.
- Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H. et Sirois, L. (1998). Key issues in disturbance dynamics in boreal forests : Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 464-468.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81, 1500-1516.
- Bergeron, Y., Chen, H. Y., Kenkel, N. C., Leduc, A. L., et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: Ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(2), 202-213.
- Bonan, G. B. et Shugart, H. H. (1989). Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(Annual Reviews), 1-28.
- Boulanger, Y., Gauthier, S., Burton, P. J. et Vaillancourt M.-A. (2012). An alternative fire regime zonation for Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 21, 1052-1064.

- Brais, S., Harvey, B. D., Bergeron, Y., Messier, C., Greene, D., Belleau, A. et Paré, D. (2004). Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 431-446.
- Brandt, J. P. (2009). The extent of the North American boreal zone. *Environmental Reviews*, 17(1), 101-161.
- Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D., et Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone : ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues. *Environmental Reviews*, 21(4), 207-226.
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach* (2^e éd.). New York : Springer Science and Business Media.
- Burrascano, S., Lombardi, F. et Marchetti, M. (2008). Old-growth forest structure and deadwood: Are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant biosystems*, 142(2), 313-323.
- Burton, M. L., Samuelson, L. J. et Pan, S. (2005). Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems*, 8(1), 93-106.
- Canham, D. C., Finzi, A. C., Pacala, S. W. et Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 337-349.
- Carleton, T. J. et Maycock, P. F. (1978). Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Canadian Journal of Botany*, 56(9), 1157-1173.
- Carleton, T. J. (1979). Floristic variation and zonation in the boreal forest south of James Bay: a cluster seeking approach. *Vegetatio*, 39(3), 147-160.
- Carleton, T. J. et Maycock, P. F. (1981). Understorey-canopy affinities in boreal forest vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 59(9), 1709-1716.
- Carleton, T. J., Jones, R. K. et Pierpoint, G. (1985). The prediction of understory vegetation by environmental factors for the purpose of site classification in forestry: an example from northern Ontario using residual ordination analysis. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(6), 1099-1108.

- Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of statistics*, 11(4), 265-270.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. et Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Chase, M. et Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago : University of Chicago Press.
- Chávez, V. et Macdonald, S. E. (2010a). Understory species interactions in mature boreal mixedwood forests. *Botany*, 88(10), 912-922.
- Chávez, V. et Macdonald, S. E. (2010). The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1067-1075.
- Chen, H. Y. (1997). Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(9), 1383-1393.
- Chen, H. Y. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166.
- Chen, H. Y. H., Légaré, S. et Bergeron, Y. (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.
- Chipman, S. J. et Johnson, E. A. (2002). Understory Vascular Plant Species Diversity in the Mixedwood Boreal Forest of Western Canada. *Ecological Applications*, 12(2), 588-601.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Washington : Carnegie Institution of Washington.
- Coates, D et Haeussler, S. (1986). A preliminary guide to the response of major species of competing vegetation to silvicultural treatments. *Land Management Handbook Number 9*. Victoria (Colombie-Britannique) : Ministry of Forests, Information Services Branc.

- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E. et Bush, M. B. (2000). Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19(1), 141-169.
- Cormack, R. G. H. (1949). A study of trout streamside cover in logged-over and undisturbed virgin spruce woods. *Canadian journal of research*, 27(3), 78-95.
- De Cáceres, M. et Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566-3574.
- De Cáceres, M. et Jansen F. (2015). *Indicspecies: Relationship between species and groups of sites* (Version 1.7.5). [Librairie R]. Récupéré de <https://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/index.html>
- DeFries, R. S., Hansen, M. C. et Townshend, J. R. G. (2000). Global continuous fields of vegetation characteristics: a linear mixture model applied to multi-year 8 km AVHRR data. *International journal of remote sensing*, 21(6-7), 1389-1414.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., et Bergeron, Y. (1993). Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 803-810.
- De Grandpré, L., et Bergeron, Y. (1997). Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, 85(6) 777-784.
- De Grandpré, L., Bergeron, Y., Nguyen, T., Boudreault, C. et Grondin, P. (2003). Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forest of Quebec. Dans F. S. Gilliam (dir.), *The herbaceous layer in forests of eastern North America* (p. 238-261). Oxford : University Press of Oxford.
- Dieleman, W. I., Vicca, S., Dijkstra, F. A., Hagedorn, F., Hovenden, M. J., Larsen, K. S., Morgan, J. A., Volder, A., Beier, C., Dukes, J., King, J., Leuzinger, S., Linder, S., Luo, Y., Oren, R., De Angelis, P., Tingey, D., Hoosbeek, M. R. et Janssens, I. A. (2012). Simple additive effects are rare : a quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO₂ and temperature. *Global Change Biology*, 18(9), 2681-2693.
- Ducrey, M. et Huc, R. (1999). Effets de l'éclaircie sur la croissance et le fonctionnement écophysiological d'un taillis de chêne vert. *Revue forestière française*, 51(2), 326-340.

- Dufrêne, M. et Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366.
- Dyke, A. S. (2004). Deglaciation with emphasis on central and northern Canada. Dans J. Ehlers et P. L. Gibbard (éd), *Quaternary glaciations: extent and chronology. Part II : North America*. New York : Elsevier. *Developments in Quaternary Science*, 2, p. 373-424.
- Engelmark, O. (1987). Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden. *Annales Botanici Fennici*, 24(4), 317-324.
- Environnement Canada. (2013). *Données climatiques historiques*. [Base de données]. Récupéré de <http://climat.meteo.gc.ca/>
- Ewers, B. E., Mackay, D. S., Gower, S. T., Ahl, D. E., Burrows, S. N. et Samanta, S. S. (2002). Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research*, 38(7), 8-1.
- Fahey, R. T. et Puettmann, K. J. (2007). Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology*, 95(5), 1098-1109.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2010). *Global forest resources assessment 2010 : Main report*. Rome : l'auteur.
- Fargione, J., Brown, C. S. et Tilman, D. (2003). Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(15), 8916-8920.
- Frazer, G. W., Canham, C. D. et Lertzman, K. P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs* (Version 2.0). [Logiciel]. Burnaby (Colombie-Britannique) : Simon Fraser University. Millbrook (New-York) : Institute of Ecosystem Studies. Récupéré de <http://www.caryinstitute.org/>
- Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience*, 57(10), 845-858.
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53(1), 7-26.

- Godfray, H. C. J. et Lawton, J. H. (2001). Scale and species numbers. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 400-404.
- Goldstein, G. H., Brubaker, L. B. et Hinckley, T. M. (1985). Water relations of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) at tree line in north central Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 15(6), 1080-1087.
- Google. (2013). *Google Earth Pro* (Version 7.1.2.2041). [Logiciel]. Mountain View (Californie): Google Inc. Récupéré de <http://www.google.com/intl/fr/earth/download/ge/agree.html>
- Gotelli, N. J. et Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, 12, 39-54.
- Götzenberger, L., De Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. et Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111-127.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857-871.
- Grace, J. B. (1991). A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology*, 5(5), 583-587.
- Grime, J. P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Londres : John Wiley.
- Grime, J. P. (1987). Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. Dans A. J. Gray, M. J. Crawley et P. J. Edwards (éd.) *Colonization, succession and diversity* (p. 413-428). Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Gromtsev, A. (2002). Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica*, 36(1), 41-55.
- Grondin, P., Gauthier, S., Borcard, D., Bergeron, Y., Tardif, P. et Hotte, D. (2014). Drivers of contemporary landscape vegetation heterogeneity in the Canadian boreal forest: Integrating disturbances (natural and human) with climate and physical environment. *Écoscience*, 21(3-4), 340-373.

- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52(1), 107-145.
- Haeussler, S. et Coates, D. (1986). *Autecological characteristics of selected species that compete with conifers in British Columbia: a literature review*. Land Management Report, 33. Victoria (Colombie-Britannique): Ministry of Forests, Information Services Branch.
- Haeussler, S., Coates, D. et Mather, J. (1990). *Autecology of common plants in British Columbia: A literature review*. Economic and Regional Development Agreement FRDA, Report 158. Victoria, (Colombie-Britannique) : Forestry Canada, Pacific Forestry Centre; British Columbia Ministry of Forests, Research Branch.
- Halpern, C. B. et Spies, T. A. (1995). Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications*, 5(4), 913-934.
- Hamilton, E. H. (1988). Impacts of prescribed burning on soil-vegetation relationships in the sub-boreal spruce zone. Dans M. C. Feller et S. M. Thomson (éd.), *Wildlife and range prescribed burning workshop proceedings, 1987 October (p.171-184)*. Richmond (Colombie-Britannique): The University of British Columbia, Faculty of Forestry.
- Harper, K. A., Bergeron, Y., Gauthier, S., et Drapeau, P. (2002). Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec : a landscape scale study. *Silva Fennica*, 36(1), 249-263.
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Mayerhofer, M. S., Biswas, S. R., Esseen, P. A., Hylander, K., Stewart, K. J., Mallik, A. U., Drapeau, P., Jonsson, B.-G., Lesieur, D., Kouki, J. et Bergeron, Y. (2015). Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *Journal of Ecology*, 103(3), 550-562.
- Hart, S. A. et Chen, H. Y. H. (2006). Understory Vegetation Dynamics of North American Boreal Forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381-397.
- Hart, S. A. et Chen, H. Y. (2008). Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 78(1), 123-140.
- Harte, J. et Shaw, R. (1995). Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. *Science*, 267(5199), 876-880.

- Hastings, A. (1980). Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology*, 18(3), 363-373.
- He, F. (2005). Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology*, 19(1), 187-193.
- Heinselman, M. L. (1981). Fire and succession in the conifer forests of northern North America. Dans D. C. West, H. H. Shugart et D. F. Botkin (éd.) *Forest succession : concepts and application*. New-York : D.C. West.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian journal of statistics*, 6(2), 65-70.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton : Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), 166-172.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American naturalist*, 113(1), 81-101.
- Huston, M. (1994). *Biological diversity: the coexistence of species*. New-York : Cambridge University Press
- Hutchinson, G. E. (1957). Population studies - Animal ecology and demography - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- ITIS. (2015). *Integrated Taxonomic Information System*. [Base de données]. Récupéré de <http://www.itis.gov>
- Jackson, S. T., Overpeck, J. T., Keatch, S. E. et Anderson, K. H. (1997). Mapped plant-macrofossil and pollen records of late Quaternary vegetation change in eastern North America. *Quaternary Science Reviews*, 16(1), 1-70.
- Joffre, R., Rambal, S. et Romane, F. (1996). Local variations of ecosystem functions in Mediterranean evergreen oak woodland. *Annales des sciences forestières*, 53(2-3), 561-570.

- Kardol, P., Campany, C. E., Souza, L., Norby, R. J., Weltzin, J. F. et Classen, A. T. (2010). Climate change effects on plant biomass alter dominance patterns and community evenness in an experimental old-field ecosystem. *Global Change Biology*, 16(10), 2676-2687.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.
- Kneeshaw, D. D. et Bergeron, Y. (1998). Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79(3), 783-794.
- Kohyama, T. et Takada, T. (2009). The stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology*, 97(3), 463-471.
- Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29(1), 1-27.
- Kudish, Michael. (1992). *Adirondack upland flora: an ecological perspective*. Saranac (New-York) : The Chauncy Press.
- Kuiters, A. T. et Denneman, C. A. J. (1987). Water-soluble phenolic substances in soils under several coniferous and deciduous tree species. *Soil Biology and Biochemistry*, 19(6), 765-769.
- Langor, D. W., Cameron, E. K., MacQuarrie, C. J. K., McBeath, A., McClay, A., Peter, B., Pybus, M., Ramsfield, T., Ryall, K., Scarr, T., Yemshanov, D., DeMerchant, I., Footitt, R. et Pohl, G. R. (2014). Non-native species in Canada's boreal zone : diversity, impacts, and risk. *Environmental Reviews*, 22(4), 372-420.
- La Roi, G. H. (1967). Ecological studies in the boreal spruce-fir forests of the North American Taiga : Analysis of the vascular flora. *Ecological Monographs*, 37(3), 229-253.
- La Roi, G. H. et Hnatiuk, R. J. (1980). The *Pinus contorta* forests of Banff and Jasper National Parks: a study in comparative synecology and syntaxonomy. *Ecological Monographs*. 50(1), 1-29.
- Larsen, J. A. (1980). *The boreal ecosystem*. New-York : Academic Press.

- Légaré, S., Bergeron, Y., Leduc, A. et Paré, D. (2001). Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 79(9), 1019-1027.
- Légaré, S., Bergeron, Y. et Paré, D. (2002). Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fennica*, 36(1), 353-366.
- Legendre, P., Borcard, D. et Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435-450.
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3^e éd.). Amsterdam : Elsevier Science and Technology Books.
- Legendre, P. et De Cáceres, M. (2013). Beta diversity as the variance of community data : dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951-959.
- Leibold, M. A. (1995). The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. *Ecology*, 76(5), 1371- 1382.
- Lesieur, D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2002). Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian journal of forest research*, 32(11), 1996-2009.
- Levine, J.M. et HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461(7261), 254-257.
- Lieffers, V. J. et Stadt, K. J. (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(6), 1193-1198.
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F. et Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 796-811.
- Lloyd, M. et Ghelardi, R. J. (1964). A table for calculating the equitability component of species diversity. *The Journal of Animal Ecology*, 33(2), 217-225.
- MacArthur, R. H. et Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton : Princeton University Press.

- MacArthur, R. H. (1968). The theory of niche. Dans R. C. Lewontin (éd.), *Population biology and evolution* (p. 159-176). New-York : Syracuse University Press.
- Macdonald, S. E. et Fenniak, T. E. (2007). Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada : natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 34-48.
- Mazerolle, M. J. (2015). *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)* (Version 2.0-3). [Librairie R]. Récupéré de <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>
- McLean, A. (1968). Fire resistance of forest species as influenced by root systems. *Journal of Range Management*, 22, 120-122.
- McCune, B. et Allen, T. F. H. (1985). Will similar forests develop on similar sites? *Canadian Journal of Botany*, 63(3), 367-376.
- Messier, C., Parent, S., et Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.
- Miller, M. (1977). *Response of blue huckleberry to prescribed fires in a western Montana larch-fir forest*. General Technic Report, INT-188. Ogden (Utah) : Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- Minchin, P. R. (1987). An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio*, 69, 89-107.
- Moore, T. R. (1981). Controls on the decomposition of organic matter in subarctic spruce-lichen woodland soils. *Soil Science*, 131(2), 107-113.
- Moss, E. H. (1932). The vegetation of Alberta : IV. The poplar association and related vegetation of central Alberta. *The Journal of Ecology*, 20(2), 380-415.
- Mueggler, W. F. (1965). Ecology of seral shrub communities in the cedar-hemlock zone of northern Idaho. *Ecological Monographs*, 35(2), 165-185.
- Mueggler, W. F. et Campbell, R. B. (1982). *Aspen community types on the Caribou and Targhee National Forests in southeastern Idaho* (Papier 4274). Ogden (Utah) : Intermountain Forest and Range Experiment Station, USDA Forest Service. Récupéré de http://digitalcommons.usu.edu/aspen_bib/4274/

- Mueggler, W. F. (1985). Vegetation associations. Dans N. V. DeByle et R. P. Winokur (dir.), *Aspen: ecology and management in the western United States* (p. 45-56). USDA Forest Service, General Technical Report RM-119.
- NFI (National Forest Inventory). (2013). *Canada's National Forest Inventory, revised 2006 baseline*. Victoria (C.B.) : Natural Resources Canada. Récupéré de <https://nfi.nfis.org>
- Nilsson, M. C. et Wardle, D. A. (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.
- O'Hara, R. B. (2005). Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology*, 74(2), 375-386.
- Økland, R. H. et Eilertsen, O. (1996). Dynamics of understory vegetation in an old-growth boreal coniferous forest, 1988-1993. *Journal of Vegetation Science*, 7(5), 747-762.
- Overpeck, J. T., Webb, R. S. et Webb, T. (1992). Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology*, 20(12), 1071-1074.
- Paré, D., Bergeron, Y. et Camiré, C. (1993). Changes in the forest floor of Canadian southern boreal forest after disturbance. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 811-818.
- Parminter, John. (1983). Fire-ecological relationships for the biogeoclimatic zones and subzones of the Fort Nelson Timber Supply Area: summary report. Dans *Northern fire ecology project: Fort Nelson Timber Supply Area*. Victoria (Colombie-Britannique) : Province of British Columbia, Ministry of Forests.
- Pate, J. S. (1983). Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological significance. Dans J. A. Lee, S. McNeill et I. H. Rorison (éd.), *Nitrogen as an ecological factor* (p.225-255). Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Pickett, S. T. A. et White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. New-York : Academic Press.
- Pielou, E. C. (1977). *Mathematical ecology*. New-York : John Wiley and sons.

- Pitman, N. C., Terborgh, J., Silman, M. R. et Nuñez V, P. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80(8), 2651-2661.
- Prentice, I. C. (1992). Climate change and long-term vegetation dynamics. Dans D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet et T. T. Veblen (éd.), *Plant succession : theory and prediction* (p. 293-339). London : Chapman and Hall.
- Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree physiology*, 22(15), 1193-1200.
- Qian, H., Klinka, K. et Kayahara, G. (1998). Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest. *Plant Ecology*, 138(2), 161-178.
- Qian, H., Klinka, K., Økland, R. H., Krestov, P., Kayahara, G. J. (2003). Understorey vegetation in boreal *Picea Mariana* and *Populus Tremuloides* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 14, 173-184.
- R Core Team. (2013). *R : A language and environment for statistical computing* (Version 3.0.1). [Progiciel]. Vienne (Autriche) : R Foundation for Statistical Computing. Récupéré de <http://www.R-project.org/>
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. et Tilman, D. (2001). Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293(5530), 650-655.
- Régnière, J. et Saint-Amant, R. (2008). *BioSim* (Version 9). [Logiciel]. Québec : Centre de foresterie des Laurentides, Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada. Récupéré de <http://scf.rncan.gc.ca/projets/133>
- Reyes, G. P., Kneeshaw, D. et De Grandpré, L. (2013). The relative importance of natural disturbances and local site factors on woody vegetation regeneration diversity across a large, contiguous forest region. *Open Journal of Forestry*, 3(03), 88.
- Ricklefs, R. E. (1987). Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235(4785), 167-171.
- Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1-15.
- Ricklefs, R. E. et Miller, G. L. (2005). *Écologie*. Paris (France) : De Boeck Supérieur.

- Risenhoover, K. L. et Maass, S. A. (1987). The influence of moose on the composition and structure of Isle Royale forests. *Canadian journal of forest research*, 17(5), 357-364.
- Ritchie, J. C. (1987). *Post-glacial vegetation of Canada*. New-York : Cambridge University Press.
- Ritter, E. et Vesterdal, L. (2006). Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of Forest Research*, 125(2), 139-150.
- Roberts, M. R. (1992). Stand development and overstory–understory interactions in an aspen-northern hardwoods stand. *Forest Ecology and Management*, 54(1), 157–174.
- Romero-Lankao, P., Smith, J. B., Davidson, D. J., Diffenbaugh, N. S., Kinney, P. L., Kirshen, P., Kovacs, P. et Villers-Ruiz, L. (2014). North America. Dans V. R. Barros, C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea et L. L. White (éd.), *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B : Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge (Angleterre) et New-York (États-Unis) : Cambridge University Press.
- Rowe, J. S. (1956). Uses of undergrowth plant species in forestry. *Ecology*, 37(3), 461-473.
- Rowe, J. S. (1972). *Forest regions of Canada*. Environment Canada, Canadian Forestry Service. Ottawa : Informations Canada.
- Rowe, J. S. (1983). Concepts of fire effects on plant individuals and species. Dans R. W. Wein et D. A. MacLean (éd.), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems* (p.135-154). Toronto : John Wiley and Sons Ltd.
- Sarvas, R. (1970). Temperature sums as a restricting factor in the development of forest in the subarctic. Dans *Ecology of the Subarctic Regions* (p. 79-82). Paris : UNESCO.
- Saucier, J. P., Berger, J. P., D'Avignon, H. et Racine, P. (1994). *Le point d'observation écologique : normes techniques*. Québec : Direction de la gestion des stocks forestiers, Services des inventaires forestiers, Ministère des ressources naturelles.

- Scheiner, S. M. et Rey-Benayas, J. M. (1994). Global patterns of plant diversity. *Evolutionary ecology*, 8(4), 331-347.
- Schluter, D., et Ricklefs, R. E. (1993). Species diversity: an introduction to the problem. Dans R. E. Ricklefs et D. Schluter (éd.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (p. 1-10). Chicago : University of Chicago Press.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Schwinning, S. et Weiner, J. (1998). Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113(4), 447-455.
- Shmida, A. et Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1), 1-20.
- Shugart, H. H., Clark, D. F. et Hill, A. J. (2000). Ecological models of the dynamics of boreal landscapes. Dans E. S. Kasischke et B. J. Stocks (éd.), *Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest* (p. 389-405). New York : Springer.
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological bulletins*, 49, 11-41.
- Sirén, G. (1955). The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta Forestalia Fennica*, 62(4).
- Skre, O. (1979). The regional distribution of vascular plants in Scandinavia with requirements for high summer temperatures. *Norw. J. Bot*, 26(4), 295-318.
- Smith, B. et Wilson, J. B. (1996). A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 76(1), 70-82.
- Soja, A. J., Tchebakova, N. M., French, N. H. F., Flannigan, M. D., Shugart, H. H., Stocks, B. J., Sukhinin, A. I., Parfenova, E. I., Chapin III, F. S. et Stackhouse Jr, P. W. (2006). Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, 56(3-4), 274-296.

- Souto, X. C., Gonzales, L. et Reigosa, M. J. (1994). Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20(11), 3005-3015.
- Sprugel, D. G. (1976). Dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the north-eastern United States. *The Journal of Ecology*, 64(3), 889-911.
- Stocks, B. J., Mason, J. A., Todd, J. B., Bosch, E. M., Wotton, B. M., Amiro, B. D., Flannigan, M. D., Hirsch, K. G., Logan, K. A., Martell, D. L. et Skinner, W.R. (2002). Large forest fires in Canada, 1959-1997. *Journal of Geophysical research*, 108(D1), FFR 5-1–FFR 5-12.
- Strong, W. L. (2004). Secondary vegetation and floristic succession within a boreal aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clearcut. *Canadian journal of botany*, 82(11), 1576-1585.
- Sydes, C. et Grime, J. P. (1981). Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland : I. Field investigations. *The Journal of Ecology*, 237-248.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton : Princeton University Press.
- Tilman, D. (1987). On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology*, 1(4), 304-315.
- Tilman, D. et Pacala, S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. Dans R. E. Ricklefs et D. Schluter (éd.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (p. 13-25). Chicago : University of Chicago Press.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16.
- Tilman, D., Lehman, C. L. et Thomson, K. T. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the national academy of sciences*, 94(5), 1857-1861.

- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. et Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843-845.
- Tilman, D. et Lehman, C. (2001). Human-caused environmental change : impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5433-5440.
- Tilman, D. (2007). Interspecific competition and multispecies coexistence. Dans R. M. May et A.R. McLean (éd.), *Theoretical ecology : principles and applications* (p. 84-97). Oxford : Oxford University Press.
- Tryon, P. R. et Chapin III, F. S. (1983). Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 827-833.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W. et Rodriguez, Z. (1995). Dissecting amazonian biodiversity. *Science*, 269, 63-66.
- Van Cleve, K., Dyrness, C. T., Viereck, L. A., Fox, J., Chapin, F. S. et Oechel, W. (1983). Taiga ecosystems in interior Alaska. *Bioscience*, 33(1), 39-44.
- Van Cleve, K. et Yarie, J. (1986). Interaction of temperature, moisture, and soil chemistry in controlling nutrient cycling and ecosystem development in the taiga of Alaska. Dans K. Van Cleve, F. S. Chapin III, P. W. Flanagan, L. A. Viereck et C. T. (éd.), *Dyrness Forest ecosystems in the Alaskan taiga* (p.160-189). New York : Springer.
- Van Wagner, C. E. (1978). Age-class distribution and the forest fire cycle. *Canadian Journal of Forest Research*, 8(2), 220-227.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12(4), 545-552.
- Viereck, L. A. et Little, E. L. (1972). *Alaska trees and shrubs*. Agriculture. handbook. Washington : Department of Agriculture, Forest Service.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y. et Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants : a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708.

- Walter, J. M. et Himmler, C. G. (1996). Spatial heterogeneity of a Scots pine canopy: an assessment by hemispherical photographs. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1610-1619.
- Ward, J. H. (1963). Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American statistical association*, 58(301), 236-244.
- Wardle, D. A., Walker, L. R. et Bardgett, R. D. (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305(5683), 509-513.
- Watson, L. E., Parker, R. W. et Polster, D. F. (1980). *Manual of plant species suitability for reclamation in Alberta, Volume 2. Forbs, shrubs and trees*. Edmonton (Alberta) : Land Conservation and Reclamation Council.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., et Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413.
- Weir, J. M. H., Johnson, E. A. et Miyanishi, K. (2000). Fire frequency and the spatial age mosaic of the mixed-wood boreal forest in western Canada. *Ecological Applications*, 10, 1162-1177.
- White, J. et Madany, M. H. (1978). Classification of natural communities in Illinois. Dans J. White (éd.), *Illinois natural areas inventory technical report, Volume 1, Survey methods and results* (p. 309-405). Urbana (Illinois) : Illinois Natural Areas Inventory.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 30(3), 279-338.
- Whittaker, R. H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147(3655), 250-260.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.
- Whittaker, R. H. et Levin, S. A. (1977). The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 117-139.

- Williams, J. W., Shuman, B. N., Webb III, T., Bartlein, P. J. et Leduc, P. L. (2004). Late-Quaternary vegetation dynamics in North America: scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs*, 74(2), 309-334.
- Williamson, T. B., Colombo, S. J., Duinker, P. N., Gray, P. A., Hennessey, R. J., Houle, D., Johnston, M. H., Ogden, A. E., Spittlehouse, D. L. (2009). *Climate change and Canada's forests : from impacts to adaptation*. Edmonton (Alberta) : Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie du Nord. Edmonton (Alberta) : Réseau de gestion durable des forêts, Université de l'Alberta.
- Woodward, F. I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Wotton, B. M. (2009). Interpreting and using outputs from the Canadian Forest Fire Danger Rating System in research applications. *Environmental and Ecological Statistics*, 16(2), 107-131.
- Wright, H. A. (1972). Shrub response to fire. Dans C. M. McKell, J. P. Blaisdell et J. R. Goodin (éd.), *Wildland shrubs – their biology and utilization: Proceedings of a symposium; 1971 July (p. 204-217)*. Logan (Utah) : Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- Youngblood, A., Metlen, K. L. et Coe, K. (2006). Changes in stand structure and composition after restoration treatments in low elevation dry forests of northeastern Oregon. *Forest Ecology and Management*. 234(1-3), 143-163.
- Yu, M. et Sun, O. J. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest ecology and management*, 300, 14-20.
- Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 266-269.