HAL
open science

Approche méthodologique de l'étude des relations entre la structure spatiale du peuplement ligneux et la végétation du sous-bois

P. Mercier

To cite this version:

P. Mercier. Approche méthodologique de l'étude des relations entre la structure spatiale du peuplement ligneux et la végétation du sous-bois. Annales des sciences forestières, 1988, 45 (3), pp.275-290. hal-00882450

HAL Id: hal-00882450

https://hal.science/hal-00882450v1

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ann. Sci. For., 1988, **45** (3), 275-290

Approche méthodologique de l'étude des relations entre la structure spatiale du peuplement ligneux et la végétation du sous-bois

P. MERCIER

Université Lyon I, Laboratoire de Biométrie, F 69622 Villeurbanne Cedex

Summary

A methodological approach for study relations between forest canopy structure and undergrowth vegetation

At first, we introduce a method of sampling which enables to characterize high forest canopy structure and to describe undergrowth vegetation. This study was conducted on 85 plots of fir forest in Haut-Beaujolais (Rhône, France).

Principal component analysis of structural data shows the existence of two superposed gradients : a gradient of canopy opening and a gradient of regularization of forest stands. Correspondence analysis of floristic data points out five groups of plots characterized by dominant species.

The use of Canonical Correspondence Analysis (Ter Braak, 1986) shows that the gradient of canopy opening determines floristic variations. This method allows to describe the species niche-breadth along this gradient.

Key words : High forest, spatial structure, undergrowth vegetation, multivariate analysis, canonical correspondence analysis.

Résumé

Nous présentons en premier lieu une méthode de relevé qui permet de caractériser la structure spatiale de peuplements ligneux de type futaie et de faire une description de la végétation du sous-bois. L'étude a été conduite sur 85 placettes dans les sapinières du Haut-Beaujolais (Rhône).

L'analyse en composantes principales (A.C.P.) du tableau descriptif de la structure indique que les placettes d'étude se répartissent selon deux gradients qui se superposent : un gradient d'ouverture et un gradient de régularisation des futaies. Dans une première étape, le tableau floristique a été traité par une analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) qui met en évidence une partition des relevés déterminée par les espèces dominantes des placettes étudiées. L'introduction de l'analyse canonique des correspondances (A.C.C.) proposée par Ter Braak (1986) permet de montrer que les variations de la composition floristique du sous-bois sont imputables au gradient d'ouverture alors que le gradient de régularisation n'intervient pas ou de façon secondaire. Elle permet de plus de visualiser l'amplitude d'habitat des espèces le long de ce gradient.

Mots clés : Futaie, structure spatiale, végétation du sous-bois, analyse multivariée, analyse canonique des correspondances.

1. Introduction

L'influence de la structure du couvert forestier sur le tapis végétal du sous-bois a été mise en évidence dans divers cadres d'étude. Ainsi, il est admis que celle-ci intervient sur la distribution (répartition horizontale) des espèces (STRUICK & CURTIS, 1962 ; SMITH & COTTAM, 1967 ; JAMESON, 1967 ; BRATTON, 1979 ; HICKS, 1980) ou encore que la création de trouées dans la voûte forestière conduit à des variations qualitatives et quantitatives de la végétation (FAILLE, 1977 ; ERHENFELD, 1980 ; COLLINS *et al.*, 1985 ; MOORE & VANKAT, 1986 ; COLLINS & PICKETT, 1987).

Certains auteurs se sont également intéressés à l'influence du pourcentage d'ouverture du couvert sur le recouvrement des strates basses (MOIR, 1966 ; ANDERSON *et al.*, 1969) ou encore sur la vitalité des espèces présentes (MOIR, 1966). AUCLAIR & GOFF (1971) ont pu établir une corrélation entre une variable dendrométrique (le diamètre moyen des espèces arborescentes) et la diversité spécifique des strates herbacées et arbustives. Plus récemment, KISTLER et ses collaborateurs (1979) ont examiné l'influence de divers types de couverts définis par des critères qualitatifs et quantitatifs (espèces présentes et abondance-dominance) sur la composition floristique du sous-bois. Ils montrent que les relevés possédant un même couvert ont un sous-bois similaire et distinguent ainsi un certain nombre de groupes de relevés. Notons que cette étude ne permet pas de distinguer le ou les facteurs prépondérants dans le déterminisme des variations floristiques.

Il apparaît cependant qu'aucune étude n'a permis jusqu'alors d'associer une description de la structure spatiale du peuplement ligneux par un certain nombre de variables quantitatives à une description qualitative et quantitative de la végétation du sous-bois, et de déterminer la ou les variables structurales importantes dans les variations de composition floristique observées. C'est dans le cadre d'un travail ayant pour but d'étudier l'impact de l'action humaine, et plus précisément du mode de traitement sylvicole sur la végétation du sous-bois (MERCIER, 1987) que cette approche a été envisagée. Nous avons alors considéré que la structure spatiale du peuplement ligneux était le meilleur descripteur du type de traitement sylvicole pratiqué.

2. Récolte des données

2.1. *Zone d'étude*

BECKER (1979) a pu mettre en évidence dans le massif de la Haye (Meurthe-et-Moselle) l'influence de différentes pratiques sylvicoles (futaie, taillis-sous-futaie, futaie en cours de conversion) sur la végétation du sous-bois. Celui-ci souligne l'importance de s'intéresser à des placettes de relevés de même potentiel floristique et homogènes quant aux conditions stationnelles. Notre étude ne pouvait donc être réalisée de façon satisfaisante que si l'on s'intéressait à des placettes ne différant que par la structure du peuplement ligneux.

Ainsi, afin de limiter autant que possible la variabilité des facteurs autres que l'action humaine, nous avons choisi de nous intéresser uniquement à des peuplements

où *Abies alba* est l'essence dominante, formant au moins 75 p. 100 du couvert. De plus, les placettes d'étude ont été disposées dans les Monts du Haut-Beaujolais (Rhône) sur une zone de 11 km de rayon, caractérisée par un sous-sol (roche mère) de chimisme uniforme ; tous les relevés sont situés sur le versant ouest de la chaîne et à une altitude allant de 740 m à 860 m. Nous nous sommes également intéressés uniquement à des placettes où le peuplement ligneux se présentait comme apte à subir une coupe de production, ceci dans le but de limiter la variabilité imputable à la dynamique du peuplement.

2.2. *Méthode de relevé*

Nous avons réalisé 85 relevés sur des placettes de forme carrée de 40 mètres de côté.

2.21. *Etude de la structure du peuplement ligneux*

Notre but est de caractériser par un nombre restreint de variables la structure spatiale du peuplement ligneux de chaque placette. Nous avons considéré comme élément de celui-ci tout ligneux de circonférence supérieure ou égale à 15 cm à 1,30 m du sol.

Les paramètres relevés sur le terrain ainsi que les variables utilisées dans la suite du travail sont indiqués dans le tableau 1.

On a donc établi un tableau descriptif de la structure des peuplements ligneux de 85 lignes (relevés) et 9 colonnes (variables).

TABLEAU 1

Variables utilisées pour décrire la structure spatiale des peuplements ligneux.
Variables used to describe the spatial structure of forest stands.

Paramètres relevés sur chaque placette	Variables utilisées dans la suite du travail
Distance au plus proche voisin pour 40 arbres (cm)	— Coefficient de variation de la distance ; — 1/distance moyenne · 10-3 = estimation de la densité.
Circonférence à 1,30 m du sol pour 40 arbres (cm)	— Circonférence moyenne (cm) ; — Coefficient de variation de la circonférence.
Surface terrière (m^2/ha)	— Surface terrière (m^2/ha).
Hauteur de deux des plus gros arbres (m)	— Hauteur du couvert (m).
% de recouvrement de la strate dominante > 16 m	— % de recouvrement de la strate dominante > 16 m.
% de recouvrement de la strate de 8 m à 16 m	— % de recouvrement de la strate de 8 m à 16 m.
% de recouvrement de la strate de 1,30 m à 8 m	— % de recouvrement de la strate de 1,3 m à 8 m.

2.22. *Etude de la végétation du sous-bois*

Nous avons utilisé la technique des points quadrats. Sur une ligne de 20 m disposée comme indiqué sur la figure 1, nous avons réalisé un point quadrat tous les 50 cm. Tous les contacts observés jusqu'à une hauteur de 1,30 m sont notés.

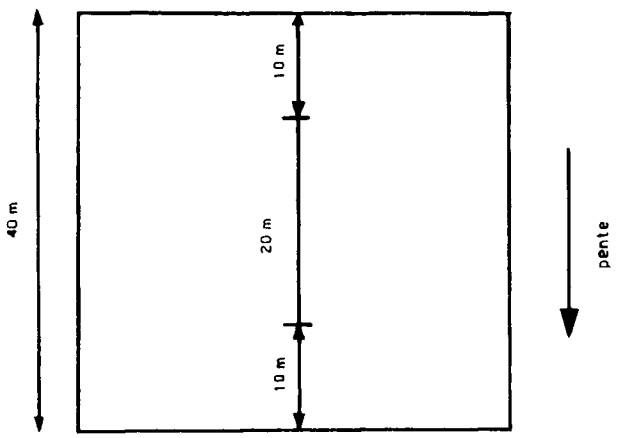


FIG. 1

La placette d'échantillonnage.
The sample plot.

Cette technique, largement utilisée en milieu prairial (DAGET, 1971), nous est apparue comme bien adaptée pour donner, grâce au nombre de contacts observés, une note d'abondance à chacune des espèces. Notons cependant qu'elle ne permet pas de prendre en compte les espèces rares.

Ces relevés ont permis de construire un tableau illustrant la composition floristique de chaque placette comportant 85 lignes (relevés) et 45 colonnes (espèces). Les résineux *Albies alba, Pseudotsuga menziesii* et *Picea excelsa* présents dans le sous-bois n'ont pas été inclus au tableau floristique en considérant qu'il s'agissait d'éléments de régénération, problème que l'on ne désirait pas aborder ici.

2.23. *Autres paramètres*

D'autres paramètres tels que l'altitude, la pente, l'orientation, le type d'humus et la profondeur du sol ont été notés afin d'éliminer les placettes où ils prenaient des valeurs trop extrêmes ou sortant des limites fixées au préalable. Ceci a été réalisé dans l'objectif d'assurer une certaine homogénéité des caractères stationnels entre les différentes placettes d'étude.

3. Analyse des données

3.1. *Analyse du tableau structure*

Celui-ci constitue une description du milieu par des variables quantitatives. Il a été traité par une analyse en composantes principales (A.C.P.). Compte tenu des différences d'unité existant entre les variables, l'analyse a été réalisée sur le tableau normé (A.C.P. normée).

Le dépouillement de l'analyse, facilité par l'utilisation de représentations graphiques (AUDA, 1983), se déroule en trois étapes (fig. 2).

Le graphe des valeurs propres permet de juger des axes factoriels à conserver dans la suite de l'analyse. On s'intéressera aux axes associés aux valeurs propres qui précèdent une rupture de pente dans la décroissance observée sur le graphique des valeurs propres (DIDAY *et al.*, 1982), soit ici les axes factoriels 1 et 2.

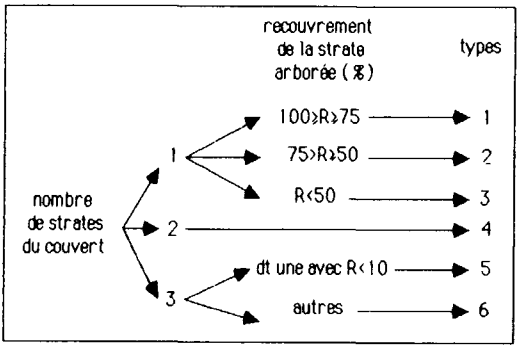
Le cercle des corrélations permet de donner une signification au plan formé par les axes factoriels f1 et f2 retenus. Il nous montre que les variables caractéristiques des peuplements irréguliers (variation de la circonférence des arbres, recouvrement des strates de 1,30 m à 8 m et de 8 m à 16 m, coefficient de variation de la distance) s'opposent aux paramètres décrivant les futaies de type régulier (forte surface terrière, une seule strate dominante). Cette opposition est cependant compliquée par des variables telles que la circonférence moyenne, la hauteur du couvert ainsi que la densité qui apportent une « dimension » supplémentaire à la description.

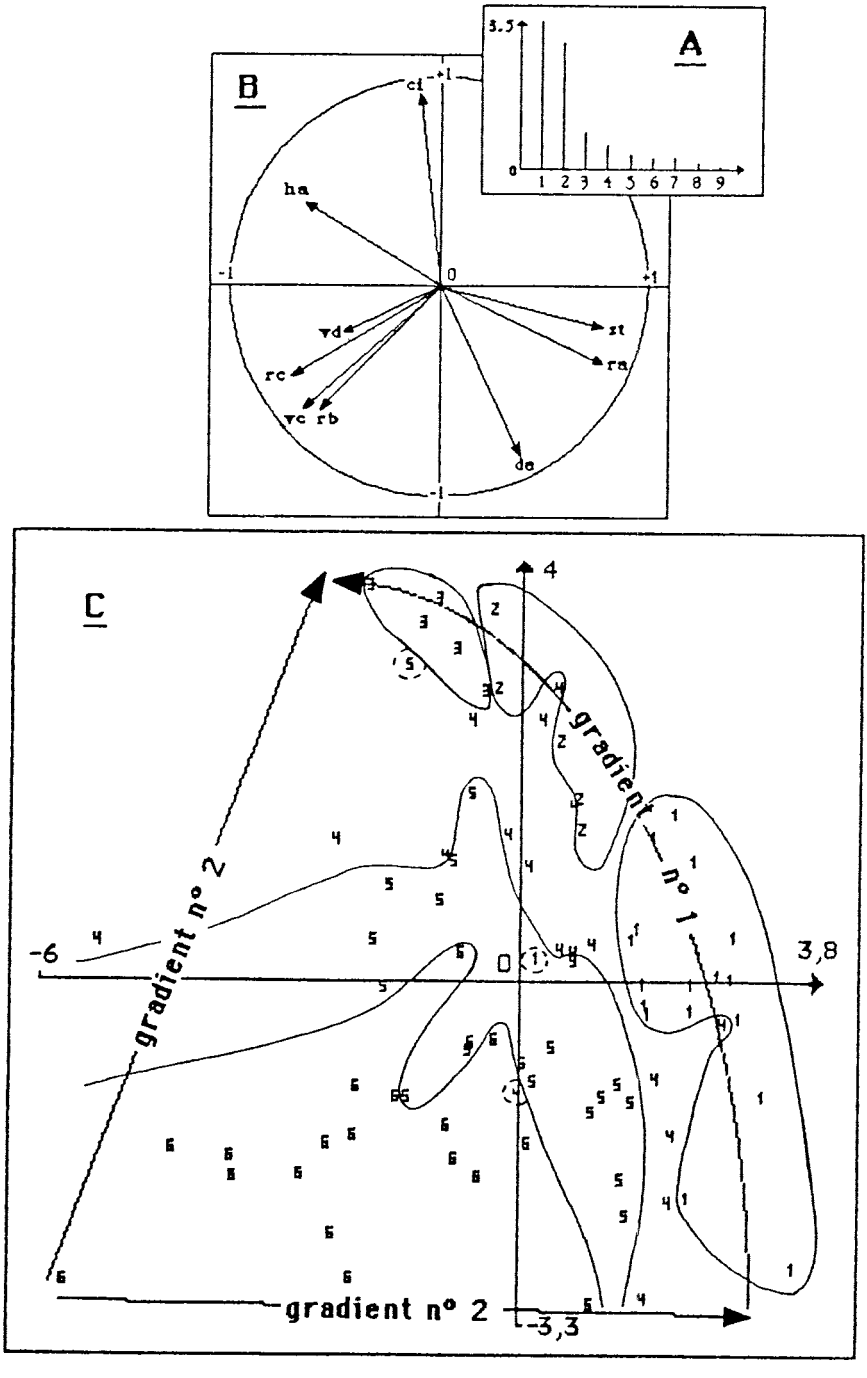
La carte factorielle des relevés, correspondant à la projection des relevés sur le plan factoriel f1-f2, est réalisée en remplaçant le numéro de chaque relevé par un code établi de façon simple et reflétant la structure du peuplement ligneux (tabl. 2).

Les futaies régulières (types 1-2-3) forment la bordure droite de la projection du nuage des relevés sur le plan factoriel f1-f2. Du bas vers le haut on passe graduellement de peuplements denses et fermés et de circonférence moyenne faible à des peuplements ouverts, de faible densité et de forte circonférence moyenne. Les relevés

TABLEAU 2

Code utilisé pour les placettes d'échantillonnage.
Code used for sample plots.




A
3.5
0
1 2 3 4 5 6 7 8 9
B
ci
+1
ha
-1
0
+1
vd
zt
ra
rc
vc rb
de
-1
C
4
gradient n° 1
gradient n° 2
-6
0
3,8
gradient n° 2
-3,3

se disposent alors selon un premier gradient interprétable comme un gradient d'ouverture des peuplements. Les futaies irrégulières (type 6-5-4) se disposent également de façon ordonnée selon un second gradient correspondant à des peuplements à caractère de plus en plus régulier. Celui-ci sera qualifié dans la suite de l'analyse de gradient de régularisation.

Nos relevés se disposent donc sur un plan factoriel f1-f2 selon deux gradients qui se superposent : un gradient d'ouverture et un gradient de régularisation des futaies.

3.2. *Analyse du tableau floristique*

Le tableau floristique constitue une description de la végétation du sous-bois dans lequel une note d'abondance est associée à chacune des espèces pour chaque relevé.

Dans une première étape celui-ci a été traité par une analyse factorielle des correspondances (A.F.C.). Cette technique d'analyse multivariée mise au point par BENZECRI est devenue la méthode privilégiée dans l'analyse des tableaux floristiques et a été largement utilisée dans les études phytosociologiques et phytoécologiques.

Le graphe des valeurs propres (fig. 3A) nous montre une rupture de pente après les valeurs associées aux trois premiers axes factoriels. Ce sont donc ces trois axes qui ont été dépouillés.

On présentera ici les résultats de l'interprétation de l'analyse qui a permis d'appréhender la structure du tableau floristique. C'est dans le plan factoriel f1-f3 que celle-ci peut être visualisée le plus clairement (fig. 3B). L'A.F.C. met en évidence une partition des relevés qui s'est révélée déterminée par les espèces dominantes des placettes étudiées (fig. 4). Le tableau floristique est ainsi apparu fortement structuré selon cinq groupes de relevés décrits dans le tableau 3.

Considérant, compte tenu du plan d'échantillonnage, que seule la structure du peuplement ligneux change entre chacun des relevés, on pouvait alors se demander quelle était la valeur explicative du tableau structure dans l'organisation des données floristiques.

FIG. 2

Analyse en composantes principales du tableau descriptif de la structure.
Principal component analysis of the structural table.

A : Graphe des valeurs propres.
B : Cercle des corrélations : projection de 9 variables de structure sur le plan factoriel f1-f2 (vd : coefficient de variation de la distance - de : densité × 10-3 - ci : circonférence moyenne - vc : coefficient de variation de la circonférence - ha : hauteur du couvert - st : surface terrière - ra : recouvrement de la strate arborescente > 16 m - rb : recouvrement de la strate arbustive de 8 à 16 m - rc : recouvrement de la strate arbustive de 1,30 à 8 m).
C : Carte factorielle des relevés : projection des 85 relevés sur le plan factoriel f1-f2 (se reporter au tableau 2 pour le code utilisé).

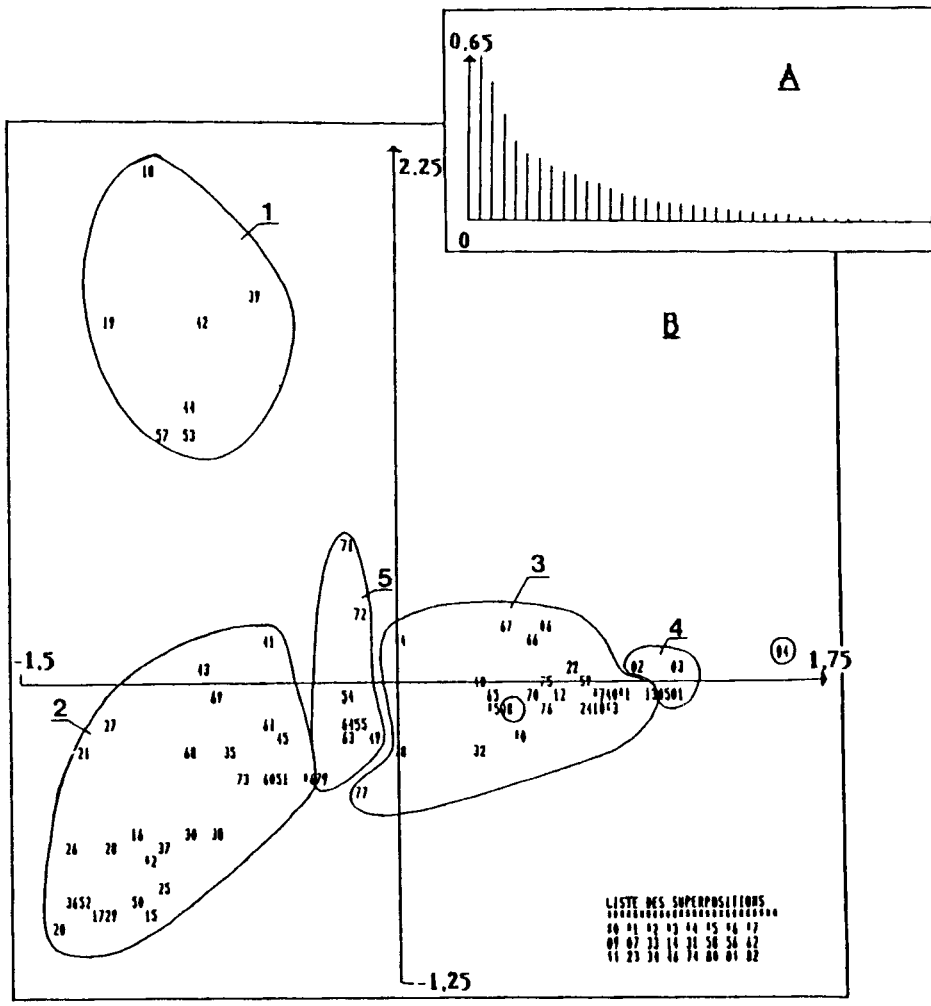


FIG. 3

Analyse factorielle des correspondances du tableau floristique.
Correspondence analysis of the floristic table.

A : Graphe des valeurs propres.
B : Carte factorielle de relevés sur le plan factoriel f1-f3. On se reportera au tableau 3 pour la signification des numéros associés aux groupes de relevés mis en évidence.

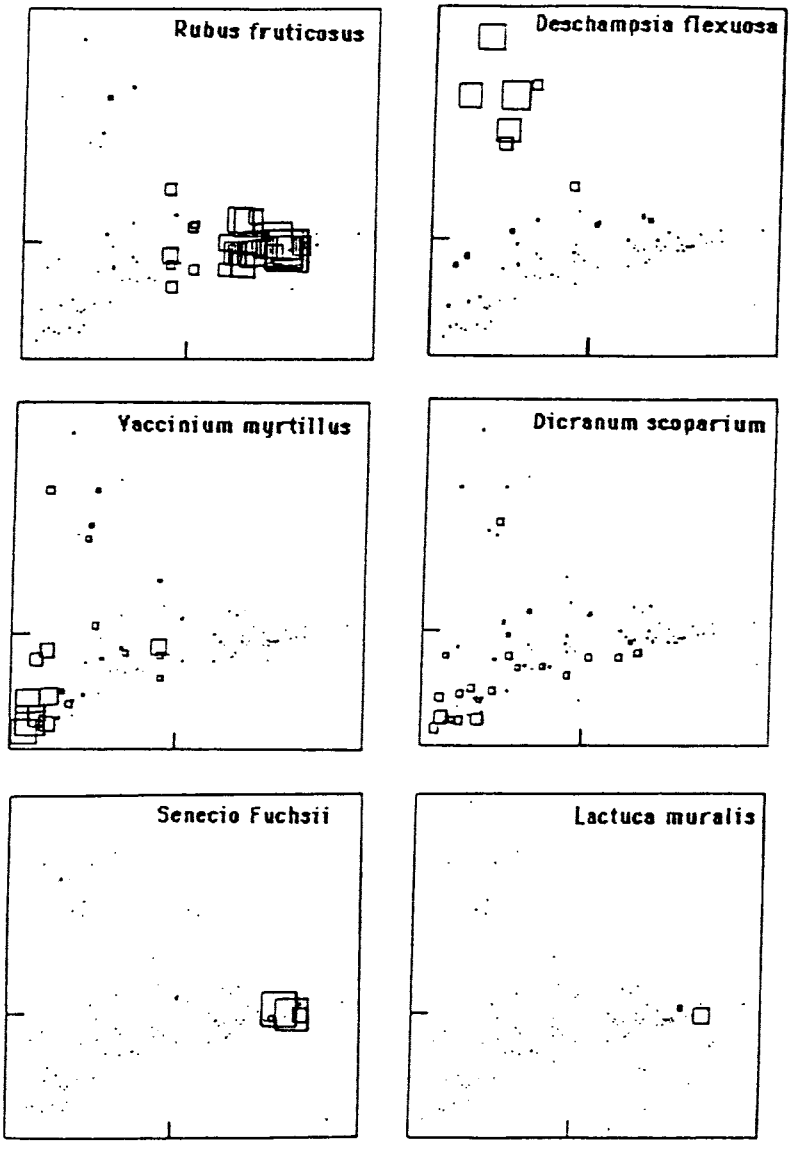


FIG. 4

Abondance des espèces les plus importantes dans l'analyse.
Abundance of most important species in the analysis.

L'abondance des espèces déterminantes dans la partition mise en évidence est représentée sur le plan factoriel f1-f3 de l'A.F.C. du tableau floristique. A chaque relevé est associé un carré dont le côté est proportionnel à la valeur de l'abondance de l'espèce considérée.

TABLEAU 3

Groupes de relevés mis en évidence par l'analyse des données floristiques.
Groups of plots pointed out by the analysis of floristic data.

Groupe	Espèces dominantes
1	*Deschampsia flexuosa.*
2	*Vaccinium myrtillus* et/ou *Dicranum scoparium.*
3	*Rubus fruticosus.*
4	*Senecio fuschii* ou *Lactuca muralis.*
5	Relevés de composition floristique intermédiaire.

3.3. *Apports de l'analyse canonique des correspondances*

Cette technique présentée récemment dans la littérature (TER BRAAK, 1986, 1987 ; CHESSEL *et al.*, 1987) permet de coupler un tableau descriptif du milieu à un tableau floro-faunistique et d'ordonner les espèces le long de gradients écologiques simples ou complexes.

L'influence de telle ou telle variable de milieu sur les variations de composition floristique peut être appréhendée de façon simple en calculant pour chaque espèce la moyenne des valeurs prises par la variable considérée dans les relevés où l'espèce est présente (une pondération peut être réalisée si on dispose de données quantitatives d'abondance). Dès lors, chaque espèce possède une position moyenne sur un axe de variation correspondant à la variable étudiée qui peut être considéré comme un axe d'ordination. On comprend facilement que la valeur explicative de la variable étudiée est d'autant plus forte que la dispersion des espèces sur cet axe est importante ou encore que la variance des moyennes calculées pour les espèces est maximale. De plus, on peut penser que la combinaison de deux variables ou plus permet d'obtenir une plus grande dispersion des espèces et a donc une valeur explicative plus importante (TER BRAAK, 1987).

L'analyse canonique des correspondances (A.C.C.) peut ainsi être définie comme une méthode recherchant des axes d'ordination (axes factoriels) qui sont une combinaison linéaire de variables quantitatives de milieu qui maximise la variance des moyennes conditionnelles des espèces d'un tableau floristique ou faunistique. Cette technique réalise une ordination de relevés floristiques ou faunistiques le long d'axes factoriels interprétables en terme de variables de milieu. Il s'agit donc d'une méthode d'analyse directe de gradients écologiques ou « direct gradient analysis » selon les termes de WHITTAKER (1967).

L'examen des pourcentages d'inertie associés aux axes factoriels nous montre que le premier axe d'ordination (f1) rend compte d'une partie essentielle de la structure de nos données (tabl. 4).

TABLEAU 4

Variabilité associée aux différents axes factoriels.
Variability associated to factorial axes.

Axe	1	2	3	4	5	6	7	8	9
V.P.	0,47	0,17	0,11	0,09	0,08	0,05	0,02	0,02	0,01
I.R. (%) . .	46,0	16,5	10,5	8,7	7,6	4,8	2,3	2,1	1,4

V.P. = Valeur propre. I.R. = Inertie relative.

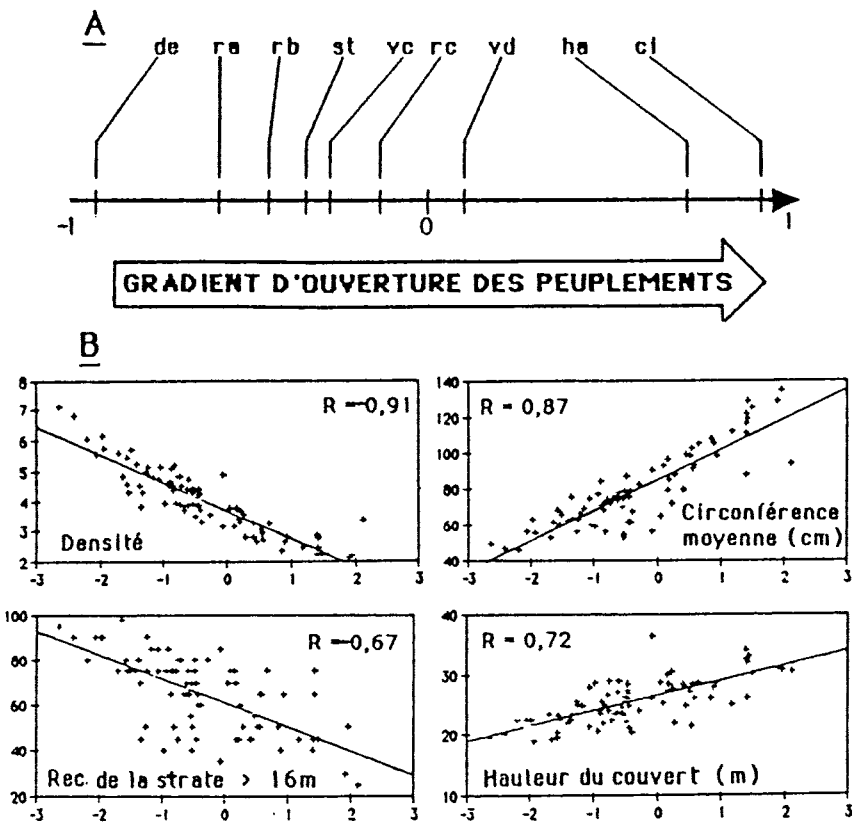


FIG. 5

Analyse canonique des correspondances : coordonnées des variables de structure sur le premier axe.
Canonical correspondence analysis : components scores of structural variables on the first axis.

A : La coordonnée de chacune des variables est égale à la corrélation entre celle-ci et l'axe factoriel (se reporter à la figure 2 pour le code utilisé).
B : Droites de régression des variables les plus importantes dans la construction de cet axe (abscisse = coordonnée de chaque relevé sur l'axe factoriel f1 ; ordonnée = valeur prise par la variable dans chacun des relevés).

On peut donner une signification à l'axe factoriel f1 en projetant sur celui-ci les 9 variables de milieu reflétant la structure du peuplement ligneux (fig. 5). La coordonnée de chacune d'elles est alors égale à la corrélation entre celle-ci et l'axe factoriel f1. On constate que les variables s'organisent en décrivant un gradient d'ouverture des peuplements similaire à celui présenté plus haut. Par contre le gradient de régularisation n'apparaît plus.

L'analyse nous montre donc que le tableau floristique est fortement structuré en relation avec le gradient d'ouverture des peuplements, alors que le gradient de régularisation n'intervient pas ou a une valeur explicative secondaire.

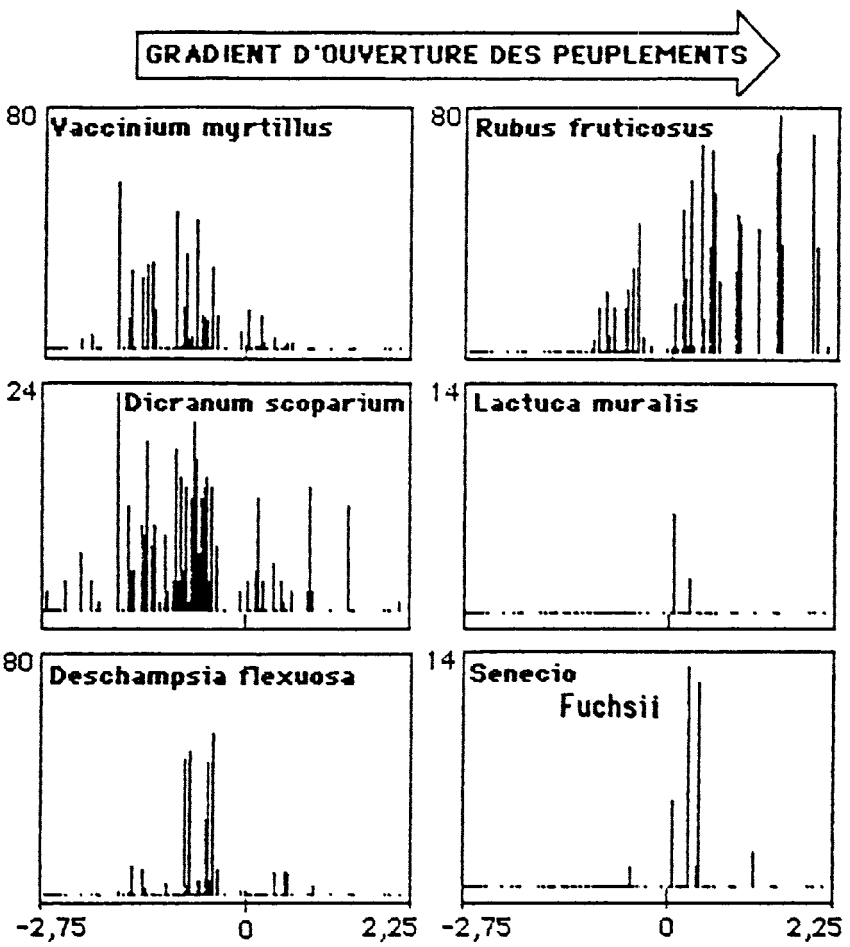


FIG. 6

Distribution des espèces dominantes le long du gradient d'ouverture des peuplements.
Distribution of dominant species along the gradient of canopy opening.

Abscisse = coordonnée de chaque relevé sur l'axe factoriel f1.
Ordonnée = abondance de l'espèce considérée dans chacun des relevés.

L'A.C.C. nous permet également de disposer sur l'axe factoriel f1 chaque espèce au centre de gravité de sa distribution (position moyenne). Une telle approche ne rend cependant pas compte de la notion fondamentale d'amplitude d'habitat de chacune des espèces (CHESSEL *et al.*, 1982). Celle-ci peut être visualisée graphiquement en associant à chaque relevé positionné sur l'axe factoriel f1 l'abondance de chacune des espèces (fig. 6).

Si on examine le cas des espèces dont on a souligné l'importance lors de l'A.F.C. du tableau floristique on constate qu'elles se répartissent de façon ordonnée en fonction du gradient d'ouverture des peuplements. On peut alors noter que *Vaccinium myrtillus, Dicranum scoparium* et *Deschampsia flexuosa* sont présents dans les zones d'ouverture moyenne. Une ouverture des peuplements conduit à un développement de *Rubus fructicosus* aux dépens des espèces indiquées ci-dessus. *Senecio fuchsii* et *Lactuca muralis* se disposent selon une position intermédiaire sur ce gradient. Les courbes de régression établies à partir de ces graphiques ont montré que la distribution de ces espèces le long du gradient d'ouverture est du type unimodale selon une courbe en cloche apparemment de type Gaussien. Cet élément est d'ailleurs présenté par TER BRAAK (1986) comme une condition primordiale pour un fonctionnement optimal de l'A.C.C.

4. Conclusions et perspectives

Ce travail met en évidence l'importance du gradient d'ouverture des peuplements sur les variations de composition floristique et souligne l'intérêt de la prise en compte de tels paramètres de structure des peuplements lors des études phytoécologiques en milieu forestier.

Si on peut avancer que la quantité de lumière ou encore les précipitations arrivant au sol sont certainement des facteurs importants dans le déterminisme des phénomènes observés, des études complémentaires seraient cependant nécessaires à ce niveau.

Du point de vue méthodologique, on soulignera que l'utilisation successive des trois méthodes d'analyse multivariée que sont l'A.C.P., l'A.F.C. et l'A.C.C. a permis d'analyser de façon objective le tableau descriptif de la structure (A.C.P.) et le tableau floristique (A.F.C.) ainsi que les liaisons existant entre les deux (A.C.C.). Les perspectives d'une telle méthode permettant d'étudier les relations entre un tableau descriptif du milieu et un tableau floristique sont nombreuses en phytoécologie. En effet, elle se présente comme pertinente à la fois dans l'analyse du déterminisme des phénomènes et dans l'étude de la répartition des espèces le long d'un gradient écologique simple ou complexe.

Reçu le 10 novembre 1987.
Accepté le 4 janvier 1988.

Remerciements

Je remercie vivement les référés de la revue pour leurs remarques ainsi que D. Chessel et B. Pont pour leurs nombreux conseils et suggestions.

Ce travail a été réalisé avec la collaboration du Secrétariat Régional du Patrimoine Naturel Rhône-Alpes.

Références bibliographiques

ANDERSON R.C., LOUCKS O.L., SWAIN A.M., 1969. Herbaceous response to canopy cover, light intensity and throughfall precipitation in coniferous forest. *Ecology*, **50**, 255-263.

AUCLAIR A.N., GOFF F.G., 1971. Diversity relations of upland forest in the Western Great Lakes area. *The American Naturalist*, **105**, 499-527.

AUDA Y., 1983. *Rôle des méthodes graphiques en analyse de données : application au dépouillement des enquêtes écologiques*. Thèse 3e cycle, Lyon I, 127 p.

BECKER M., 1979. Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie. *Vegetatio*, **40** (3), 155-161.

BRATTON S.P., 1979. Ressource division in an understory herbs community. Response to temporal and microtopographic gradient. *The American Naturalist*, **110**, 679-693.

CHESSEL D., LEBRETON J.D., PRODON R., 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **295**, 83-88.

CHESSEL D., AUDA Y., 1986. Analyse en composantes principales sur matrice de corrélation (A.C.P.N.) *In Description de données écologiques. Méthodes linéaires et graphiques*. Document Piren-Eau, Lyon I, 1-39.

CHESSEL D., LEBRETON J.D., YOCCOZ N., 1987. Propriétés de l'analyse canonique des correspondances. Une illustration en hydrobiologie. *Revue de statistique appliquée*, **4** (sous presse).

COLLINS B.S., DUNNE K.P., PICKETT S.T.A., 1985. Response of forest herbs to canopy gaps *In* S.T.A. Pickett et P.S. White (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, 217-234.

COLLINS B.S., PICKETT S.T.A., 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwood forest. *Vegetatio*, **70**, 3-10.

DAGET P., 1971. Méthodes d'inventaire phytoécologique et agronomique des prairies permanentes. C.N.R.S.-C.E.P.E., Doc. n° 56, 205 p.

DIDAY E., LEMAIRE J., POUGET J., TESTU F., 1982. *Eléments d'analyse de données*. Dunod, Paris, 186.

EHRENFELD J.H., 1980. Understory response to canopy gaps of varyings size in a mature oak forest. *Bull. Torrey Bot. Club*, **107**, 29-41.

FAILLE A., 1977. *Contribution à l'étude de la dynamique des écosystèmes, évolution après éclaircissage des conditions stationnelles de la Hêtraie sur plateau en forêt de Fontainebleau*. Thèse d'état. Université Paris Sud Centre d'Orsay.

HICKS D.J., 1980. Intrastand distribution patterns of Southern Appalachian Cove Forest herbaceous species. *Amer. Midl. Nat.*, **104**, 209-223.

JAMESON D.A., 1967. The relationship of tree overstory and herbaceous understory vegetation. *J. Range Manag.*, **20**, 247-249.

KISTLER S., STEPHENSON A.G., BENNINGHOFF W.S., 1979. Description of understory development in a tree plantation with a new method of data structuring. *Vegetatio*, **40** (3), 185-191.

MERCIER P., 1987. Contribution à l'étude de l'impact du mode de traitement sylvicole sur la flore du sous-bois. Rapport technique de D.E.A., Lyon I, 41 p.

MOIR W.H., 1966. Influence of Ponderosa pine on herbaceous vegetation. *Ecology*, **50**, 1045-1048.

MOORE M.R., VANKAT J.L., 1986. Response of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech maple forest. *The American Naturalist*, **115**, 336-347.

SMITH B.E., COTTAM G., 1967. Spatial relationship of mesic forest herbs in Southern Wisconsin. *Ecology*, **48**, 546-558.

STRUICK G.J., CURTIS J.T., 1962. Herb distribution in an Acer saccharum forest. *Am. Midl. Nat.*, **68**, 285-296.

TER BRAAK C.J.F., 1986. Canonical correspondance analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67** (5), 1167-1179.

TER BRAAK C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondance analysis. *Vegetatio*, **69**, 69-77.

WHITTAKER R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, **42**, 207-264.

WHITTAKER R.H., 1973. *Ordination and classification of communities*. Whittaker ed. La Hague, 737 p.