

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

EFFETS DES CHANGEMENTS DE LA COMPOSITION DU
PEUPLEMENT FORESTIER SUR LES PROPRIÉTÉS DES SOLS, LA
CROISSANCE DES ARBRES ET LA DENSITÉ DU BOIS

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
VINCENT GAUTHRAY-GUYÉNET

DÉCEMBRE 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse 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.10-2015). 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.»

Composition du jury :

Yves Bergeron, Président du jury, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Robert Schneider, Directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Alexis Achim, Codirecteur de recherche, Université Laval

Rafael Calam, Examineur externe, Instituto Nacional de Investigación y Tecnología

Agraria y Alimentaria (Madrid, Espagne)

David Rivest, Examineur interne, Université du Québec en Outaouais

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski 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 Rimouski 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.

*À ma famille,
Et à mes amis des deux bords de l'Atlantique;
C'est en grande partie grâce à vous.*

REMERCIEMENTS

Une thèse est bien souvent vue comme la simple somme des connaissances académiques qu'elle renferme. En vérité, c'est tellement plus que ça... Après bien des aventures, j'arrive maintenant tout près de clore le dernier chapitre de celle que j'avais pris l'habitude d'appeler affectueusement « l'histoire sans fin ». C'est l'occasion pour moi de remercier chaleureusement tous ceux qui ont contribué à ce travail gargantuesque ; tant par leurs précieux conseils que par leur soutien moral. Une chose est certaine, il est rigoureusement impossible d'accomplir une telle tâche seul. Je vous dois beaucoup, car vous avez permis de compenser mille fois les mauvais moments.

Mes premiers mots sont évidemment pour mon directeur, Robert, qui m'a épaulé durant toutes ces années. Tu auras largement contribué à rendre cette entreprise toujours plus stimulante intellectuellement par la qualité de ton encadrement et ta disponibilité. J'ai appris énormément depuis mon arrivée dans l'équipe et c'est en grande partie grâce à toi. Un immense merci Robert, pour avoir rendu cette entreprise agréable, même dans les moments difficiles. En plus de ton apport dans la connaissance et la rigueur scientifique, merci pour mon baptême de terrain en forêt boréale, pour avoir supporté mes questionnements en tiroirs (*« On traversera le pont quand on y sera »*, *Schneider R., réflexions personnelles*), pour m'avoir toujours poussé vers la réussite, pour les nombreuses opportunités offertes (stage, encadrement, enseignement, colloques...), pour avoir réussi à tolérer ma passion pour les chats, pour m'avoir tant appris, et globalement pour m'avoir guidé du côté clair de la Force tout au long de mon parcours. Je te dois énormément.

Je tiens également à remercier chaleureusement Alexis, mon codirecteur, qui a aussi largement contribué au bon déroulement de cette thèse. Merci, en particulier, pour ton soutien lors de la phase des mesures de densité à l'ULaval. *« Trouve le réconfort dans*

l'effort » est une maxime que j'ai gardée en tête depuis et qui m'a permis de garder la tête hors de l'eau durant cette intense dernière ligne droite qui aura duré un peu plus d'un an. Merci pour tes précieux conseils et pour m'avoir appuyé dans les moments difficiles.

Je tiens également à remercier les personnes qui, sans faire partie de la direction de mon Doctorat, y ont contribué par leurs conseils avisés. Merci à David Paré pour son apport précieux concernant les analyses de sol et son accueil lors de mes visites au CFL. Merci à Mathieu Fortin de m'avoir mis dans la bonne direction concernant les modèles mixtes et pour le superbe accueil lors de mon stage à l'ENGREF. Merci à Luc Sirois et Dominique Arsenault pour leurs précieux conseils dans l'approche des changements de composition du peuplement et à Alain Caron pour son éclairage sur la RDA.

Je salue également chaleureusement les « deux anciens du lab » ; Emmanuel et Tony. Merci à eux d'avoir partagé leur expérience de « survivants du Doctorat ». Un merci tout particulier à Tony ; ta présence dans l'équipe durant la majeure partie de mon doctorat aura contribué à ma réussite, sans aucun doute. Ta prise de recul toujours pertinente sur les choses aura été maintes fois précieuse pour moi. Je garderai longtemps le souvenir de nos discussions en graphiques sur un bout de papier ou de nos discussions enflammées sur l'actualité autour d'un bon café de l'Auriculaire. Grâce à ton expérience, à présent j'arrive à mieux supporter les modèles qui ne convergent pas. Un grand merci à Emmanuel pour ses conseils, ses précieux coups de main en programmation, ses nombreux « tips » qui rendent la vie sur R plus facile et plus rapide, et qui rendent les photos de paysage bien plus belles.

Je tiens à remercier l'ensemble des membres de la grande famille « *Laboratoire en Aménagement et Sylviculture* » encore présents ou qui y sont passés, et tout particulièrement Laurie, Lara, Olivier, Thibaut, Sharad, Li, Alexa, Ulysse, Florian et Bérengère. Un grand merci également aux assistants de terrain qui m'ont accompagné pour les difficiles, mais indispensables, campagnes de terrain ; perdus sur des chemins forestiers disparus, entre deux barrages de castor et une flopée de mouches noires ; David (« *Y en aura pas d'facile* »), Laurie, Emmanuel, Jean-Christophe, Alyssa et Francis. Ainsi qu'à l'aide

reçue dans les analyses en laboratoire; Judith pour les analyses de sol, Laurie pour l'accroissement et Anaïs pour la densité.

Merci à l'ensemble de mes amis (de Besançon, Nancy et Rimouski), amateur-e-s du ballon rond ou du ballon ovale (ou pas, d'ailleurs), qu'ils aient été là depuis le début ou qu'ils m'aient rejoints en cours de route. Une pensée particulière à Guillaume, Rosalie, Aïman, Marine, Anthony, Virginie, Thibaut, Thomas, Crystale, Océane, Sophia, Jean-Michel. À présent, j'ai hâte de pouvoir trinquer avec vous ;)

Un merci tout particulier à Kasey qui m'a aidé à tenir la barre dans les moments les plus durs. Grâce à toi, j'ai pu avancer « *une étape à la fois* » à travers la tempête, et finalement arriver à bon port. Merci de n'avoir jamais cessé d'y croire.

Mes derniers remerciements sont pour ma famille. Merci à mes parents pour leur soutien sans faille, et merci à l'ensemble de ma famille proche pour avoir su m'accompagner, malgré la distance.

Ce projet de Doctorat a été financé par le FQRNT (Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies) et le Groupe Lebel. Merci au CFL (Centre de Foresterie des Laurentides) et au CEF (Centre d'étude de la Forêt) pour leur soutien.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	IX
TABLE DES MATIÈRES	XIII
LISTE DES FIGURES	XVIII
LISTE DES TABLEAUX.....	XX
RÉSUMÉ	XXII
ABSTRACT	XXIV
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Contexte général	1
1.2 État des connaissances	3
1.2.1 Contexte historique.....	3
1.2.2 Relation végétation – sol.....	5
1.2.3 Relation sol – productivité forestière	10
1.2.4 Relation sol – densité du bois	13
1.3 Hypothèses et objectifs spécifiques	16
1.4 Méthodologie	19
1.4.1 Données historiques	19
1.4.2 Données récoltées.....	21
1.4.3 La composition du peuplement	22
1.4.4 Les arbres-études.....	22
1.4.5 Le sol.....	24
1.4.6 Le contexte forestier actuel au Bas-Saint-Laurent.....	25
1.5 Les espèces étudiées	25
1.5.1 Le sapin baumier	25
1.5.2 L'érable à sucre	27
CHAPITRE I	
INFLUENCE OF SHIFT S OVER AN 80-YEAR PERIOD IN FOREST COMPOSITION ON THE SOIL PROPERTIES	29
1.1 Abstract.....	29
1.2 Introduction	31

1.3	Materials and Methods	33
1.3.1	Study area	33
1.3.2	Forest Inventory	34
1.3.3	Chemical analysis	35
1.3.4	Soil texture	37
1.3.5	Data analysis	37
1.4	Results.....	38
1.4.1	Links between soil properties and current forest composition.....	38
1.4.2	Links between soil properties and past forest composition.....	41
1.4.3	Links between soil properties and shifts in forest composition	41
1.5	Discussion	42
1.6	Conclusion.....	46
1.7	Acknowledgment	47
1.8	References	48
1.9	Tables.....	52
1.10	Figures.....	59
CHAPITRE II		
INFLUENCE OF CURRENT VEGETATION, LONG-TERM SHIFTS IN FOREST COMPOSITION AND SOIL PROPERTIES ON THE RADIAL GROWTH OF BALSAM FIR (ABIES BALSAMEA (L.) MILL.) AND SUGAR MAPLE (ACER SACCHARUM MARSH.).....		63
1.1	Abstract.....	63
1.2	Introduction	66
1.3	Methods.....	68
1.3.1	Study area	68
1.3.2	Forest inventory	69
1.3.3	Sample tree selection.....	70
1.3.4	Soil characterisation.....	70
1.3.5	Chemical analysis	71
1.3.6	Data analysis	72
1.3.7	Results	74
1.4	Discussion	76
1.5	Conclusion.....	80

1.6	Acknowledgment.....	80
1.7	References	81
1.8	Tables.....	85
1.9	Figures.....	92
CHAPITRE III		
EFFET DU CLIMAT, DES CHANGEMENTS À LONG TERME DE LA COMPOSITION FORESTIÈRE ET DES PROPRIÉTÉS DU SOL SUR LA DENSITÉ DU BOIS DU SAPIN BAUMIER (ABIES BALSAMEA (L.) MILL.) ...		
1.1	Résumé	93
1.2	Introduction	94
1.3	Méthodologie	98
1.3.1	Aire d'étude.....	98
1.3.2	Inventaire forestier	98
1.3.3	Sélection des arbres-études.....	100
1.3.4	Caractérisation du sol	101
1.3.5	Analyses chimiques	101
1.3.6	Données climatiques	102
1.3.7	Analyses des données	102
1.4	Résultats	105
1.5	Discussion	106
1.6	Remerciements.....	110
1.7	Références	111
Figures		123
1.8	Annexes	124
CONCLUSION GÉNÉRALE		127
1.1	Contributions écologiques sur l'altération des propriétés du sol	128
1.2	Contributions sur les connaissances de l'écologie de l'érable à sucre.....	130
1.3	Contributions sur les connaissances de l'écologie du sapin baumier	132
1.4	Apport et originalité de la recherche	134
1.5	Limites et perspectives	136
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		138

LISTE DES FIGURES

Figure 2-1 : Map of the study area.....	59
Figure 2-2 : Triplot from the first partial RDA (equation 1) with O-horizon as the response matrix, current forest composition as the explanatory matrix and C-horizon chemistry as the covariate matrix.....	60
Figure 2-3 : Triplots from the first partial RDA (equation 1) with B-horizon as the response matrix, current forest composition as the explanatory matrix and C-horizon chemistry as the covariate matrix.....	61
Figure 3-1 : Map of the study area.....	92
Figure 4-1 : Carte de la zone d'étude.....	123

LISTE DES TABLEAUX

Table 2-1 : Mean basal area in m ² /ha (standard deviation in parenthesis) by species and by categories of vegetation cover changes between 1930 and 2012-14 for the current and past stands, and shifts.....	52
Table 2-2 : Mean of soil chemistry data (standard deviation in parenthesis) for horizons O, B and C by categories of current stands cover	54
Table 2-3 : Summary of the parameters contained in the matrices used the partial RDA models.....	56
Table 2-4 : Results of RDA models	57
Table 2-5 : Triplot scores of the partial RDA for explanatory variables.....	58
Table 3-1 : Mean of soil chemistry and of basal area in m ² /ha (standard deviation in parenthesis) by species	85
Table 3-2 : Available variables in each tested group	87
Table 3-3 : Model selection results.....	89
Table 3-4 : Variable relative importance of each group	90
Table 4-1 : Moyennes des variables chimiques du sol et de la surface terrière par espèce en m ² /ha (écart-type entre parenthèses) pour l'ensemble des sites	116
Table 4-2 : Moyennes des variables dendrométriques relatives aux arbres-études (écarts-types entre parenthèses).....	118
Table 4-3 : Moyennes climatiques saisonnières pour l'ensemble des sites par année (écarts-types entre parenthèses).....	119
Table 4-4 : Contribution des variables (en %) sur les composantes principales de chaque groupe	Erreur ! Signet non défini.

Table 4-5 : Résultats de la sélection de modèles pour les variables climatiques..... 120

Table 4-6 : Résultats de la sélection de modèles pour les autres groupes de variables

..... **Erreur ! Signet non défini.**

RÉSUMÉ

Les forêts de l'Amérique du Nord ont connu des modifications majeures depuis la colonisation européenne en raison des actions humaines telles que l'exploitation forestière, la modification des régimes de feux, les activités agricoles, le défrichage ou l'introduction d'espèces invasives. Des études ont permis de montrer que dans plusieurs régions du nord-est de l'Amérique du Nord, ces changements de composition se sont accélérés depuis l'ère industrielle des XIX^e et XX^e siècles en raison notamment de l'intensification des coupes. Les forêts actuelles sont plus jeunes, plus homogènes et les abondances des espèces ont été grandement modifiées en comparaison aux forêts préindustrielles. Les conséquences de ces changements de composition sur les écosystèmes forestiers restent cependant mal connues. En se basant sur un inventaire forestier réalisé en 1930 au Bas-Saint-Laurent, qui permet d'avoir une bonne idée de l'état des forêts préindustrielles, l'objectif général de ce doctorat est d'étudier les effets des changements à long terme de la composition du peuplement sur les propriétés du sol, la croissance des arbres et la qualité de leur bois.

Dans le premier chapitre, l'objectif est d'étudier les effets de la végétation actuelle, de la végétation passée et des changements à long terme de la végétation sur les propriétés du sol, tout en tenant compte des propriétés inhérentes du sol (mesurées dans l'horizon C). Les liens entre ces différentes composantes ont été quantifiés à l'aide d'analyses partielles de redondance (RDA partielles). Les résultats montrent que le matériel parental est le facteur dominant des propriétés des sols suivi par la végétation actuelle. Aucun effet de la végétation passée n'a été mis en évidence. Cependant les changements de composition forestière expliquent une part de la variation des propriétés chimiques des sols. Plus précisément, l'augmentation en sapin baumier est reliée à un ratio C/N plus élevé dans l'horizon O alors qu'à l'opposé, l'augmentation du genre *Acer* est corrélée à une concentration de NO_3^- plus importante dans les horizons O et B, et de P extractible plus élevée dans l'horizon B. Nos résultats montrent qu'une augmentation des feuillus tels que l'érable au détriment des conifères sur le long terme peut augmenter la disponibilité de certains nutriments du sol.

Dans le second chapitre, l'objectif principal est d'étudier les effets des changements de composition à long terme et des propriétés du sol sur la croissance radiale de l'érable à sucre et du sapin baumier, qui sont deux espèces écologiquement et économiquement très importantes pour le Bas-Saint-Laurent. Les relations entre la croissance radiale d'une part, et d'autre part, les propriétés du sol, la composition actuelle, la composition passée et les changements de composition entre les deux inventaires ont été étudiés à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes. Aucun effet direct des changements de composition sur la croissance des deux espèces n'a été mis en évidence. Cependant, chez le sapin la concentration en N dans le sol et la proportion de bouleau jaune ont un effet positif sur la croissance radiale. La croissance radiale de l'érable à sucre n'est pas influencée par les propriétés du sol ou la végétation dans notre étude. Cela suggère un effet indirect des changements de composition à long terme sur la croissance du sapin, mais pas dans le cas de l'érable à sucre.

Dans le troisième chapitre, l'objectif principal était d'étudier les effets des changements de la composition du peuplement à long terme et du climat sur la densité du bois du sapin baumier. Des modèles linéaires à effets mixtes ont été utilisés pour étudier les liens entre la densité du bois (ici, la densité moyenne du cerne), les propriétés du sol, la végétation et les variables climatiques saisonnières. La végétation et les propriétés du sol semblent avoir peu d'effets sur la densité moyenne du cerne, contrairement aux variables climatiques qui apparaissent comme le facteur d'influence majeure dans notre étude. Plus précisément, les températures printanières ont un effet positif sur la densité du bois du sapin baumier, tandis que les précipitations estivales ont un effet négatif. Les résultats de ce chapitre suggèrent que les conséquences des changements de végétation sur les propriétés du sol mesurées dans les chapitres précédents ne forment pas un signal assez important pour avoir un effet clair sur la densité du bois.

De par les nombreuses composantes qu'il aborde, ce projet est donc original et complexe dans son approche puisqu'il vise à faire le lien entre les changements de composition du peuplement sur une longue période, propriétés des sols, croissance des arbres et densité du bois. L'étude de ces composantes clés de l'écosystème forestier confirme qu'elles doivent être vues comme des éléments en co-développement étant étroitement reliés les uns aux autres.

Mots clés : Changements de la composition forestière, Relation plante-sol, Forêts mélangées, Propriétés du sol, Érable à sucre, Sapin baumier, Croissance radiale, Densité du bois

ABSTRACT

The forests of North America have undergone significant changes since the European settlement, due to human activities, such as the increase in logging, land clearing, modifications of fire regimes, agricultural activities or the introduction of invasive species. Several studies have shown that, in many regions of northeastern North America, the changes in composition have markedly increased since the industrial revolution of the XIXth and XXth centuries, especially due to the increase in logging. Overall, current forests are younger, more homogeneous and the forest composition has drastically changed when compared to the preindustrial forests. The consequences of such changes remain, however, poorly understood. Using data from an early forest inventory conducted in 1930 in the Bas-Saint-Laurent region, which is considered as a good indicator of the preindustrial forests' state, the main objective of this PhD is to study the long-term effects of the shifts in forest composition on the soil properties and the growth and quality of trees.

In the first chapter, the objective was to study the effects of current composition, past composition and the long-term changes in vegetation on the soil properties, while taking into account the inherent properties of the parent material (measured in the C-horizon). The relationships between these different components were studied with partial redundancy analyses (partial RDA). Results indicated that the parent material remained the dominant factor explaining soil properties, followed by current forest composition. No legacy effect of past forest composition was found. However, shifts in composition explained part of the chemical composition of the soils. More specifically, the increase in balsam fir was linked to an increase of the C:N ratio. To the contrary, an increase in *Acer* species was related to higher NO₃⁻ concentrations in both the O and B-horizons, and higher extractable P in the B-horizon. Overall, our results suggest that an increase in hardwood species such as maple at the expense of conifers in the long term may increase the availability of certain soil nutrients.

In the second chapter, the main objective is to study the effects of long-term shifts in composition and of the soil properties on the radial growth of sugar maple and balsam fir, which are both ecologically and economically very important species in the Bas-Saint-Laurent region. The relationships between radial growth, on the one

hand, and soil properties, current composition, past composition, and shifts in species composition, on the other hand, were studied using linear mixed-models. No direct effect of shifts in species composition on the growth of both species were evidenced. However, in the case of balsam fir, the concentration of N and the proportion of yellow birch were positively correlated with the radial growth. On the other hand, sugar maple radial growth wasn't influenced by the soil properties nor the stand composition. This suggests that changes in soil nutrients due to long-term shifts in stand composition have no legacy effect on the radial growth of sugar maple, but could have indirect effects in the case of balsam fir.

In the third chapter, the main objective is to study the effects of long-term shifts of composition species and climate on the wood density of balsam fir. Linear mixed-models were used to study the links between wood density (here mean ring density), soil properties, vegetation and seasonal climatic variables. Vegetation and soil properties appeared to have little effect on mean ring density, contrary to the climatic variables that appeared to be the major factor of influence in our study. More specifically, spring temperatures had a positive effect on the wood density of balsam fir, while summer precipitations had a negative effect. The results of this chapter suggest that the effects of shifts in vegetation on soil properties measured in the first chapter are not sufficient to have a clear effect on wood density.

With the many components it covers, this project is therefore original and complex in its approach, since its main purpose is to build links between changes in stand composition over a long period, soil properties, tree growth and wood density. The study of these forest ecosystem's key components confirmed that they should be viewed as co-developing elements that are closely related to one another.

Key words: Shifts of forest composition, Plant-soil relation, Mixed forests, Soil properties, Sugar maple, Balsam fir, Radial growth, Wood density

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte général

Au cours des 60 dernières années, les changements d'occupation des sols ont été le facteur le plus important de la perte de biodiversité terrestre à l'échelle mondiale (Assessment Millennium Ecosystem, 2005). La planification des gouvernements locaux a joué un rôle clé dans cette perte de biodiversité (Gagné *et al.*, 2015). En 2009, le gouvernement du Québec a publié le projet de loi 57 qui pose les bases d'un régime forestier ayant pour but d' « *implanter un aménagement durable des forêts, notamment par un aménagement écosystémique, afin d'assurer la pérennité du patrimoine forestier* » (Éditeur officiel du Québec, 2009). La « loi modifiant la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier et d'autres dispositions législatives » (Éditeur officiel du Québec, 2013), entrée en vigueur le 1^{er} avril 2013 renforce en particulier ces objectifs en « *favorisant un aménagement écosystémique et une gestion intégrée et régionalisée des ressources et du territoire forestier* ». L'aménagement forestier écosystémique a pour but de reproduire un régime de perturbation qui s'inspire de la dynamique naturelle des forêts pour maintenir, dans la mesure du possible, les écosystèmes forestiers à l'intérieur de leurs limites de variabilité (Harvey *et al.*, 2002; Boucher *et al.*, 2009a). *In fine*, l'aménagement forestier écosystémique doit permettre le maintien à la fois de la productivité et de la biodiversité naturelle de l'écosystème forestier (Burton, 2003). Dans un premier temps, l'approche préconisée par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP) consiste à identifier et mesurer les principaux écarts entre la forêt aménagée actuelle et les forêts pas ou peu aménagées, servant d'état de référence. Dans de nombreuses régions du Québec, les vieilles forêts pouvant servir

d'état de référence sont insuffisantes (Boucher *et al.*, 2009a). Dans de tels cas, les aménagistes forestiers peuvent alors avoir recours aux données historiques, paléoécologiques ou dendroécologiques pour connaître l'état des forêts passées. Les données d'inventaires forestiers historiques sont particulièrement utilisées à ce titre (Kuuluvainen, 2002), car elles couvrent généralement de larges échelles régionales, sont spatialement précises et constituent des observations directes *in situ* de la forêt (Friedman et Reich, 2005; Rhemtulla *et al.*, 2009).

1.2 État des connaissances

1.2.1 Contexte historique

Les forêts d'Amérique du Nord ont connu des perturbations majeures depuis la colonisation européenne (Whitney, 1994). De nombreuses études historiques et paléoécologiques ont permis de mettre en évidence le rôle des activités humaines comme la coupe forestière, la modification du régime de feu, les activités agricoles et le défrichage ou l'introduction d'espèces invasives dans la transformation de ces forêts (Brugam, 1978; Foster, 1992; Fuller *et al.*, 1998; Lorimer, 2001; Boucher *et al.*, 2017). Ces perturbations sont alors devenues des déterminants majeurs de la composition des forêts, dont l'évolution était jusqu'alors principalement régie par un régime de perturbations naturelles et par l'impact ponctuel des communautés amérindiennes (Fuller *et al.*, 1998; Thompson *et al.*, 2013). Une tendance générale montre que les abondances des taxons forestiers qui composaient la forêt précoloniale ont été grandement modifiées, bien qu'à quelques exceptions près, ces taxons n'aient pas disparus à l'heure actuelle. Plus spécifiquement, dans l'Est de l'Amérique du Nord, il a été démontré que les espèces de fin de succession telles que le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), ou le taxon *Tsuga Canadensis* (L.) Carr. ont drastiquement diminuées au profit d'espèces de début et de milieu de succession telles que le taxon *Populus* ou l'érable rouge (*Acer rubrum* L., Thompson *et al.*, 2013). Il est important de noter que les variations d'abondance sont spécifiques à la région considérée et donc aux espèces qui y sont présentes. Cependant, une tendance générale montre que les forêts nord-américaines post-colonisation européenne sont plus jeunes et plus fragmentées qu'aujourd'hui (Lorimer, 2001; Danneyrolles *et al.*, 2016).

Les transformations de la composition forestière se sont accélérées depuis l'ère industrielle (fin du XIX^e, début du XX^e siècle), en raison notamment de l'augmentation des prélèvements forestiers (Lorimer, 2001). Les coupes à blanc peuvent entraîner une modification de la succession écologique suffisamment importante pour que les forêts ne retrouvent pas leur évolution naturelle dans un avenir prévisible (Archambault *et al.*, 1998). Ces tendances ont également été constatées dans la partie nord-est des forêts d'Amérique du Nord, à l'interface des forêts boréales et tempérées (Boucher *et al.*, 2006a, 2009a; Dupuis *et al.*, 2011; Danneyrolles *et al.*, 2016). Dans ces zones de transition, des études avancent que la forêt n'a pas encore atteint son équilibre, notamment en raison de la modification du régime de feux et des changements climatiques, ce qui pourrait encore favoriser davantage l'extension des peuplements mixtes au sein des peuplements de conifères (Bergeron, 2000; Bergeron *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2008).

Dans de nombreuses régions de l'est de l'Amérique du Nord, l'étude des premiers arpentages forestiers a permis de mieux connaître la structure des forêts préindustrielles. Ces forêts ont connu une forte augmentation des coupes à partir du début du XIX^e siècle, en grande partie en raison de l'augmentation du commerce du bois avec la Grande-Bretagne. L'exploitation forestière ciblait d'abord les bois de grosse dimension de pins, d'épinette blanche et de bois francs, avant de devenir majoritairement une industrie du sciage et de pâte à papier (Boucher *et al.*, 2009a). Avant cela, la dynamique des forêts préindustrielles de ces régions était principalement sous l'influence des cycles d'épidémies de la tordeuse de l'épinette (TBE, *Choristoneura fumiferana* Clem.) et des chablis, plutôt que des feux dont l'occurrence est estimée entre 800 et 1000 ans (Lorimer, 1977; Wein et Moore, 1977; Boulanger et Arseneault, 2004; Fraver *et al.*, 2007; Boucher *et al.*, 2009b). Les coupes, qui diffèrent des perturbations naturelles de par leur sévérité, ont conduit à

des forêts plus jeunes et plus fragmentées en plus d'avoir modifié leur composition (Friedman et Reich, 2005; Rhemtulla *et al.*, 2007; Boucher *et al.*, 2009b).

Dans le cas du Bas-Saint-Laurent, les blocs de vieille forêt encore présents sont trop rares pour permettre de servir d'état de référence à l'échelle du paysage (Boucher *et al.*, 2009a). Les études des arpentages précoces ont fourni des informations relativement précises sur l'état des forêts préindustrielles (Boucher *et al.*, 2006a; Dupuis *et al.*, 2011; Terrail *et al.*, 2014). Ces études témoignent d'un rajeunissement des forêts de la région et d'une augmentation des proportions de feuillus (en peuplement feuillu ou mixte) au détriment des conifères (Boucher *et al.*, 2006a, 2009a). Plus spécifiquement, des espèces à croissance rapide telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), l'érable rouge, l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) ont fortement augmentées au détriment des épinettes (surtout l'épinette blanche, *Picea glauca* (Moench) Voss) et du cèdre (*Thuja occidentalis* L.). Le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) a également connu une forte diminution, tandis que le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) semble s'être globalement maintenu (Boucher *et al.*, 2009a; Dupuis *et al.*, 2011; Terrail *et al.*, 2014).

1.2.2 Relation végétation – sol

La composition de l'étage dominant d'une forêt est un déterminant clé du fonctionnement de l'écosystème forestier. Il a d'ailleurs été démontré depuis longtemps que la végétation jouait un rôle majeur dans la dynamique des nutriments du sol (Jenny, 1941). Plus spécifiquement, l'effet de la végétation sur le sol s'opère au travers de différents processus tels que la quantité et la qualité de la

litière produite, l'absorption des nutriments, le type d'enracinement ou l'interception de l'eau (Ayres *et al.*, 2009; Laganière *et al.*, 2010, 2012). L'ensemble de ces processus sont eux-mêmes sous l'influence du climat (Laganière *et al.*, 2012). De plus, il a été démontré que la quantité et la nature chimique des nutriments, libérés lors de la dégradation de la matière organique, dépendaient directement des espèces composant cette litière (Facelli et Pickett, 1991). L'effet de l'arbre sur le sol est donc dépendant de l'espèce considérée et peut impacter à la fois le stockage de carbone et d'azote dans le sol et/ou entraîner son acidification (Mueller *et al.*, 2012). Par ailleurs, la réponse de la décomposition de la matière organique et du relargage des nutriments dans le sol dépend également des interactions entre les espèces qui composent la litière (Gartner *et al.*, 2004). Les litières provenant du mélange de plusieurs espèces subissent généralement une décomposition supérieure et les concentrations en éléments nutritifs y sont deux fois supérieures comparativement aux prévisions basées sur des litières monospécifiques. La diversification de la litière conduit à augmenter les habitats potentiels pour la microfaune de décomposeurs. De plus, la diversification de la litière entraîne également une plus grande diversité chimique de nutriments et de composés secondaires, ce qui impacte la décomposition globale par une modification de l'activité des décomposeurs (Gartner *et al.*, 2004). Bien que dans la plupart des cas, un effet additif (i.e. lorsque les caractéristiques de décomposition s'écartent des réponses prévues à partir de la décomposition monospécifique) positif de l'ordre de 20% soit enregistré (Gartner *et al.*, 2004), il arrive qu'une diminution du taux de minéralisation net de l'azote se produise, comme dans le cas du mélange épinette noire (*Picea mariana*), du mélèze laricin (*Larix laricina*) et du pin blanc (*Pinus strobus*) (Dijkstra *et al.*, 2009). Ces réponses antagonistes complexes nécessitent donc d'être étudiées au cas par cas.

De nombreuses études se sont intéressées à spécifier l'effet de la végétation sur le sol, notamment en termes de différences feuillus vs. conifères. Dans leur revue de littérature, Augusto et collaborateurs (2015) ont montré que les peuplements feuillus et les peuplements de conifères suivent généralement des tendances différentes. Ainsi, dans les peuplements dominés par les conifères, la biomasse produite est généralement au moins équivalente ou supérieure à celle des peuplements feuillus, la dégradation de la matière organique est plus lente, et le sol est moins favorable à la vie des lombrics. Les facteurs expliquant la dégradation plus lente de la matière organique sont souvent propres à chaque espèce, et peuvent être liés à une différence de qualité et de quantité de litière (Finzi *et al.*, 1998b), du taux de minéralisation (Raulund-Rasmussen et Vejre, 1995), d'une teneur en lignine plus élevée ou d'une concentration foliaire en azote plus faible (Prescott, 2002). Il en résulte généralement des sols forestiers plus épais, plus acides avec des concentrations plus faibles en cations basiques (tels que K^+ , Ca^{2+} ou Mg^{2+}) dans les peuplements de conifères comparativement aux peuplements feuillus (Augusto *et al.*, 2015). Pour la texture du sol, il ne semble pas y avoir de tendance liée au groupe d'espèces (Augusto *et al.*, 2015).

Si les relations entre la composition du peuplement et les propriétés du sol sont largement documentées, les conséquences des changements de composition du peuplement sur le sol sont en revanche moins bien comprises, en particulier lorsque les gymnospermes sont comparés aux angiospermes (Reich *et al.*, 2005). D'une part, ceci s'explique car les sphères impactées par ces changements de végétation sont diverses. Par exemple, il peut aussi bien s'agir des propriétés du sol, de la pédofaune ou des associations mychoriziennes. De plus, ces modifications s'inscrivent sur des échelles de temps méconnues ; ce qui peut contribuer à les rendre difficiles à quantifier. D'autre part, il n'y a pas de consensus sur les mécanismes expliquant

comment le biote du sol influence en retour ces changements de composition de la végétation au cours du temps (Kardol *et al.*, 2006). Enfin, la qualité du site est elle-même connue pour affecter en retour les concentrations en nutriment et le ratio acide-base de la litière pour une même espèce donnée (Howard et Howard, 1990; Sariyildiz et Anderson, 2005). Ceci est une des hypothèses possibles pouvant expliquer le délai de réponse constaté dans l'altération des propriétés du sol après un changement de végétation (Pennington, 1986).

Malgré ces difficultés, certaines études se sont intéressées à quantifier l'effet des changements de composition sur les propriétés des sols. Ainsi, l'étude de Finzi et collaborateurs (1998a) indiquait que « *l'observation d'une association entre les espèces et les propriétés chimiques spécifiques du sol dans les peuplements mixtes implique que les changements d'abondance et de distribution des arbres altèrent la répartition spatiale et temporelle de l'acidité du sol et du cycle des cations* ». Cette observation est confirmée par l'étude de Légaré et collaborateurs (2005) qui a montré que l'abondance du peuplier-faux tremble dans un peuplement dominé par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) est associée à un taux de cations échangeables plus important, une capacité d'échange cationique supérieure et un pH plus élevé du sol. Suite à un déclin de l'érable à sucre dans un peuplement du sud du Québec, il a été mis en évidence que l'augmentation de l'abondance relative du hêtre américain et du bouleau jaune avait un effet positif sur la qualité de la litière (Duchesne *et al.*, 2010). Cette observation serait liée à l'apport d'une litière plus riche en cations basiques et moins acide. Dans le même ordre d'idées, il a été démontré que l'augmentation des feuillus au détriment des conifères entraîne une augmentation du pH et de la densité des microbes du sol (Bauhus *et al.*, 1998). L'étude de Reich et collaborateurs (2005) a montré que l'augmentation en abondance d'espèces ligneuses dont la litière est riche en calcium entraîne une

augmentation de l'abondance et de la diversité des lombrics, une augmentation du pH et de la concentration en calcium échangeable du sol et une dégradation de la matière organique plus rapide. Enfin, la composition du peuplement influence le ratio C/N du sol, la rétention et la perte de l'azote sous sa forme NO_3^- (Lovett *et al.*, 2002; Crowley et Lovett, 2017). Les auteurs de ces études indiquent que les facteurs pouvant entraîner un changement de composition du peuplement tels que les maladies, les épisodes de ravageurs, les coupes ou les changements climatiques affecteraient également la capacité de ces peuplements à retenir l'azote provenant des dépôts atmosphériques.

D'un autre côté, il est reconnu que les forêts associées aux mycorhizes arbusculaires ont généralement des concentrations foliaires plus élevées en phosphore, une litière qui se décompose plus rapidement et des sols contenant moins de carbone que les forêts associées aux ectomycorhizes (Cornelissen *et al.*, 2001; Averill *et al.*, 2014; Soudzilovskaia *et al.*, 2015; Fisher *et al.*, 2016). L'érable à sucre est typiquement trouvé en association avec les mycorhizes arbusculaires (Klironomos, 1995), tandis que les forêts de conifères dominées par le sapin sont associées aux ectomycorhizes (Villeneuve *et al.*, 1989). Bien qu'il soit possible que ces associations mycorhiziennes puissent constituer un frein à court terme à la migration de l'érable dans les peuplements résineux (Brown et Vellend, 2014), il a été mis en évidence que les mycorhizes arbusculaires étaient capables de coloniser des sols qui ne leur étaient, *a priori*, pas favorables (Klironomos, 1995). À long terme, un changement de composition des peuplements associés aux ectomycorhizes pour des peuplements associés aux mycorhizes arbusculaires pourrait conduire à des modifications dans le cycle de l'azote, la décomposition de la litière et le stockage du carbone dans le sol (Averill *et al.*, 2014; Fisher *et al.*, 2016).

La plupart des études qui traitent de la relation changement de végétation – sol (telles que Finzi *et al.*, 1998a ; Reich *et al.*, 2005 ; Brown et Vellend, 2014) sont des approches contrôlées, dites « jardinées » (*common garden approach*) et elles prennent mal en considération l'étendue de la variation possible des sols à une échelle géographique plus large. Or, les propriétés inhérentes des sols peuvent également influencer les changements de composition de la végétation en retour (Lafleur *et al.*, 2010; Brown et Vellend, 2014), comme par exemple dans le cas des sites mal drainés. Il devient donc pertinent d'adopter une démarche qui permet de tenir compte à la fois des changements de composition du peuplement et des propriétés inhérentes des sols dans un contexte régional, afin que la complexité des relations plante – sol soit mieux représentée dans ses multiples combinaisons possibles. Des approches statistiques multivariées telles que l'Analyse de redondance (RDA) permettent de prendre en compte simultanément plusieurs facteurs de variation et donc de répondre à ce dilemme.

1.2.3 Relation sol – productivité forestière

La productivité des forêts est contrôlée à la fois par des facteurs abiotiques tels que le climat (Hlásny *et al.*, 2017) et les propriétés du sol (Yuan *et al.*, 2018) et biotiques comme la diversité du peuplement (Paquette et Messier, 2011; Tilman *et al.*, 2014). Le sol doit en effet répondre aux fonctions du système racinaire telles que l'approvisionnement en eau, en air et en nutriments et la stabilité des parties aériennes de la plante. Par conséquent, le sol est une des composantes les plus importantes parmi les facteurs abiotiques (Yuan *et al.*, 2018). Dans le domaine forestier, les longues périodes nécessaires à la récolte (en moyenne de 50 à plus de 120 ans dans les forêts tempérées d'Europe centrale) excluent le recours à des

amendements dans une perspective d'augmentation de rendement et de rentabilité (Blume *et al.*, 2016). Pour cette raison, il est important d'étudier les caractéristiques du sol d'un site donné afin d'y adapter au mieux la gestion forestière (Blume *et al.*, 2016). Parmi les composantes de la fertilité des sols, la disponibilité en azote est une des contraintes majeures pour la croissance des plantes, en particulier dans les écosystèmes froids (Persson et Forskningsraad, 1980; Wedin et Tilman, 1990). Le phosphore (P) est également un élément limitant important, en particulier dans les écosystèmes plus chauds (Condit *et al.*, 2013). La disponibilité d'autres éléments comme le magnésium (Mg) ou le calcium (Ca) et la toxicité de l'aluminium (Al) ou du manganèse (Mn) peuvent également limiter la productivité (St.Clair *et al.*, 2008). Par ailleurs, il a été montré que la disponibilité en calcium a un effet majeur sur le développement des jeunes arbres dans certains écosystèmes de l'Amérique du Nord (Bigelow et Canham, 2007). Dans les forêts tempérées de Chine, il a été mis en avant que les nutriments du sol (spécifiquement le phosphore) étaient liée à une productivité supérieure dans les forêts secondaires, mais pas dans les vieilles forêts (Yuan *et al.*, 2018). Dans le cas du sapin baumier, des expériences d'amendements ont conclu que l'ajout d'azote entraînait une légère augmentation de la productivité, chez les arbres de plus de 60 ans (McNulty et Aber, 1993; Hunt *et al.*, 1999). Ces résultats indiquent que la réponse à la variation de la disponibilité en nutriments dépend à la fois de l'espèce considérée et du stade de développement de l'arbre.

Bien que des études aient mis en évidence une diminution de la production primaire nette et une augmentation de la respiration du bois avec l'âge (Lavigne *et al.*, 1996; Hunt *et al.*, 1999), à ma connaissance, le lien entre la productivité du sapin baumier et les nutriments du sol est peu documentée en dehors de la relation avec l'azote citée ici. Dans le cas de l'érable à sucre en revanche, de nombreuses études se sont intéressées aux causes de la diminution de sa productivité et de son dépérissement

dans certaines forêts du nord-est de l'Amérique du Nord depuis le début des années 1980 (Payette *et al.*, 1996; Hallett *et al.*, 2006; Moore *et al.*, 2000; Moore et Ouimet, 2006; Duchesne *et al.*, 2010). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce dépérissement comme des épisodes de défoliation dus à des insectes et des périodes de sécheresse marquées (Payette *et al.*, 1996), ou une acidification des sites due aux dépôts atmosphériques conduisant à une perte des cations basiques disponibles dans le sol (Duchesne *et al.*, 2002; Ouimet *et al.*, 2006). Parmi ces études, plusieurs ont mis en évidence le rôle du calcium dans la croissance et la vigueur de l'érable à sucre. En effet, l'apport de calcium a un effet positif sur l'accroissement en surface terrière, en particulier lorsqu'il est couplé à un apport de magnésium (Moore et Ouimet, 2010). L'application de chaux dolomitique ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) semble également améliorer la nutrition en phosphore, azote, calcium et magnésium (Moore *et al.*, 2000). Cependant, la chaux dolomitique semble avoir un effet négatif sur la disponibilité du potassium (K) en raison d'un antagonisme entre le magnésium et le potassium. La réponse de la croissance de l'érable à sucre à l'azote semble varier d'une étude à l'autre : peu d'effets ont été mis en évidence par Catovsky et collaborateurs (2002), tandis que Finzi et Canham (2000) soulignaient une relation plus forte. Ces résultats contradictoires pourraient être dus à une réponse de la croissance à l'azote variant en fonction d'autres facteurs comme le stade de développement de l'arbre, la quantité de lumière et la disponibilité d'autres nutriments (St.Clair *et al.*, 2008). Dans sa méta-analyse, Vadeboncoeur (2010) indiquent une absence significative d'effet de l'azote et du phosphore sur la croissance sans l'ajout de calcium simultanément. En revanche, la toxicité du manganèse (Mn), de l'aluminium (Al) et du fer (Fe) sur la croissance de l'érable à sucre semblent faire consensus dans la littérature (St.Clair *et al.*, 2008). Et, d'une manière générale, il semble que les épisodes de forts déclin de l'érable à sucre soient expliqués par une interaction complexe de facteurs. En effet, les déficiences

en nutriments (Ca, Mg, P, K) et les toxicités (Mn, Al, Fe) joueraient un rôle majeur dans la perte de vigueur et de productivité de l'érable à sucre en prédisposant les peuplements à la défoliation (Bernier et Brazeau, 1988; Hallett *et al.*, 2006; St.Clair *et al.*, 2008).

1.2.4 Relation sol – densité du bois

La formation du bois, qui est un processus naturel complexe, peut être affectée par des facteurs internes tels que l'origine génétique, la présence de nœuds, le bois de tension, et des facteurs externes comme le climat, les caractéristiques du sol, la compétition, l'exposition au vent, les épisodes de défoliation ou le stress hydrique (Zobel et Buijtenen, 1989; Giroud *et al.*, 2017). À mesure que les cellules d'un arbre se forment, l'historique de ses variations morphologiques est enregistré dans le bois et l'information est conservée lors de la mort des cellules (Lachenbruch *et al.*, 2011). Ainsi, les cernes de croissance reflètent les variations de la conduction hydraulique et des besoins mécaniques d'une plante ligneuse au fur et à mesure de sa croissance ; ceci a pour conséquence un lien étroit entre la structure et le rôle physiologique du bois (Lachenbruch *et al.*, 2011). Les caractéristiques quantifiant la qualité du bois peuvent, pour une part, être inhérentes à l'espèce, mais elles sont également reliées aux conditions de croissance de l'arbre (Jozsa et Middleton, 1994). Depuis quelques décennies, la demande en bois a connu une augmentation significative en même temps que la demande en produits de qualité (Mäkinen *et al.*, 2002). Pour les forestiers, il est donc indispensable de prendre en considération à la fois les caractéristiques liées à la croissance et à la qualité du bois dans leur gestion (Koubaa *et al.*, 2000).

La qualité du bois est un terme subjectif dépendant du contexte d'usage du bois et qui permet de déterminer la valeur marchande et l'utilisation finale qu'il sera possible de tirer de chaque tige (Jozsa et Middleton, 1994). Par exemple, dans l'industrie du sciage de feuillus durs, la valeur de l'érable à sucre diminue grandement lorsque qu'apparaissent des zones de décoloration. En revanche, pour les conifères tels que l'épinette ou le sapin baumier servant de matériaux de construction à faibles contraintes mécaniques, le module d'élasticité (MOE) est un indicateur fréquemment utilisé (Achim *et al.*, 2011; Paradis *et al.*, 2013). Enfin, dans l'industrie des pâtes et papiers, l'estimation du rendement du produit fini est souvent basée sur la densité du bois des tiges utilisées (Molteberg et Høibø, 2006).

La densité du bois est considérée comme un bon indicateur générique de la qualité du bois (Alemdag, 1984; Zhang *et al.*, 1996; Bowyer *et al.*, 2007; Xiang *et al.*, 2014a). Chez de très nombreuses espèces de conifères, la densité du bois est sous l'influence du génotype, du taux de croissance, des propriétés du sol et également du climat (Zobel et Buijtenen, 1989; Beets *et al.*, 2001; Hughes, 2002). L'influence du climat s'exprime au travers de son influence sur l'activité cambiale (Rossi *et al.*, 2008). Plus spécifiquement, les températures estivales élevées sont généralement corrélées à une densité du bois plus élevée (Gindl *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2002) et les précipitations négativement corrélées à la densité du bois (Wimmer et Grabner, 2000; Levanič *et al.*, 2009; Franceschini *et al.*, 2017). Les températures printanières plus élevées favorisent la production de paroi cellulaire (Rossi *et al.*, 2008) tandis que les précipitations sont corrélées avec un diamètre de lumen plus grand (Krause *et al.*, 2010). Or, la densité du bois augmente avec l'épaisseur des parois et diminue avec l'augmentation du diamètre du lumen.

Une corrélation négative entre la largeur de cerne et la densité du bois a souvent été rapportée chez les conifères (Kennedy, 1995; Mäkinen *et al.*, 2007; Franceschini *et al.*, 2013; Xiang *et al.*, 2014b), bien qu'il existe des exceptions (Koga et Zhang, 2002; Guller, 2007). Or, nous avons vu précédemment que la fertilité du site pouvait avoir une influence sur la croissance radiale. La fertilité du site peut donc avoir un effet indirect sur la densité du bois. Des expériences menées sur l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst) et le pin de Monterey (*Pinus radiata* D. Don) ont mis en évidence que la disponibilité en azote est négativement corrélée à la densité du bois (Beets *et al.*, 2001, 2007; Mäkinen *et al.*, 2002). L'augmentation de la largeur de cerne qui en résulte serait principalement reliée à une augmentation de la proportion de bois initial au sein du cerne, avec une densité inférieure à celle du bois final (Mäkinen *et al.*, 2002). Un résultat similaire pour le sapin de Douglas mettait en évidence une corrélation négative entre la productivité du site et la densité moyenne du cerne (Filipescu *et al.*, 2013). Toutefois, ces résultats sont contraires à ceux obtenus dans le cas du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), où une expérience d'amendement à l'azote a démontré une augmentation de la largeur de cerne sans être liée à une diminution de la densité du bois (Mörling, 2002). La relation entre la fertilité du site et la densité du bois dépend donc de l'espèce considérée.

Concernant le sapin baumier, à notre connaissance peu d'études se sont intéressées à quantifier l'effet de la fertilité du site sur la densité du bois. En revanche, le lien entre la variation de la largeur de cerne et la densité du bois a été étudié au travers d'expériences d'éclaircies du peuplement. L'étude de Koga et Zhang (2002) faisant le lien entre les composantes de la croissance et de la densité a établi que l'augmentation de la largeur de cerne était principalement reliée à l'augmentation de la largeur de bois initial plutôt que de bois final. De plus, Koga et collaborateurs

(2002) ont indiqué que la densité moyenne du cerne était liée principalement aux deux facteurs que sont la densité du bois initial et la proportion de bois final au sein du cerne. En règle générale, les fibres de bois final présentent des parois cellulaires plus épaisses, tandis que les fibres de bois initial présentent des lumens plus grands (Jozsa et Middleton, 1994). Il en résulte que le bois final est donc relié à une densité supérieure à celle du bois initial.

La variation de la densité moyenne du cerne avec sa largeur semble controversée chez le sapin baumier. D'une part, une absence de corrélation significative a été constatée entre les deux composantes (Koga *et al.*, 2002), et elle serait due à une augmentation de la proportion de bois initial sans variation importante de sa densité (Koga et Zhang, 2004). Cependant, une étude a récemment démontré une diminution significative de la densité moyenne du cerne avec l'augmentation de sa largeur après éclaircie (Lemay *et al.*, 2016). Cette diminution a été constatée dans le cas où l'accroissement radial des arbres résiduels était maximum, soit au minimum trois fois supérieur à sa valeur pré-éclaircie. Dans le cas de l'épinette de Norvège, il a été démontré que de forts accroissements radiaux sont nécessaires pour susciter une réduction substantielle de la densité du bois (Jaakkola *et al.*, 2005). Il est donc possible que la densité du sapin baumier suive également cette tendance.

1.3 Hypothèses et objectifs spécifiques

Nous avons vu que les liens entre la végétation actuelle et le sol sont bien documentés mais qu'en revanche, les mécanismes liés à l'altération des propriétés du sol dus aux changements de la composition sont moins bien compris. Le sol a un effet sur la croissance et les propriétés des arbres, et en retour la composition du

peuplement est un facteur important influençant le sol. Dans leur étude de 2005, Reich et collaborateurs indiquent que : « *la végétation, les organismes du sol et la chimie du sol doivent être perçus comme des composantes en co-développement des écosystèmes terrestres, même sur des échelles décennales, et soulignent la nécessité de considérer le rôle des changements de composition comme un moteur de la biogéochimie régionale* ». Une meilleure compréhension des mécanismes par lesquels les changements de composition affectent la chimie du sol pourrait aider à prédire les conséquences de ces perturbations, qu'elles soient d'origine anthropique, naturelle ou climatique (Finzi *et al.*, 1998a; Brown et Vellend, 2014). Brown et Vellend (2014) soulignaient d'ailleurs le besoin de plus d'études empiriques afin de mieux comprendre la complexité de telles relations.

L'objectif général de mon doctorat est d'étudier l'effet des changements de composition du peuplement sur les propriétés du sol, la croissance et la qualité du bois de deux espèces écologiquement et économiquement très importantes dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Ce projet décompose cet objectif en trois thèmes principaux qui forment le cœur de chaque chapitre de la thèse.

Chapitre 1 : Influence des changements de composition du peuplement forestier sur une période de 80 ans sur les propriétés du sol

Objectifs du chapitre : Étudier les liens entre (i) végétation actuelle, (ii) végétation passée, (iii) changements de composition entre les deux inventaires (1930 et 2012-14), en particulier l'augmentation de la proportion de feuillus, et propriétés du sol.

Hypothèses : Parce que les processus pédologiques sont lents dans les forêts tempérées du nord, les hypothèses suivantes ont été testées (1) il y a de fortes corrélations entre la composition des (i) forêts actuelles, (ii) et des forêts passées et les propriétés chimiques du sol; (2) les changements de composition du peuplement forestier expliquent pour une part les propriétés chimiques du sol.

Chapitre 2 : Influence des changements de composition du peuplement forestier à long terme sur la croissance radiale du sapin baumier et de l'érable à sucre

Objectifs du chapitre : Étudier l'effet (i) des propriétés du sol, (ii) de la végétation actuelle, (iii) de la végétation passée, (iv) et des changements de composition à long terme sur la croissance radiale de l'érable à sucre et du sapin baumier.

Hypothèses : Il est attendu que (1) l'accroissement radial du sapin baumier soit relié à la concentration en azote des sols, et que l'accroissement radial de l'érable à sucre soit relié aux concentrations de calcium et de magnésium ; (2) la croissance radiale des deux espèces ne soit pas influencée par la végétation passée ; (3) la croissance du sapin baumier soit influencée par les changements en composition du peuplement ; plus spécifiquement, une augmentation de la croissance radiale est attendue avec l'augmentation de la proportion de feuillus. À l'inverse, la croissance de l'érable à sucre ne devrait pas être liée aux changements en composition du peuplement car les peuplements d'érable à sucre sont principalement dominés par l'érable lui-même.

Chapitre 3 : Effet des changements à long terme de la composition forestière et du climat sur la densité du bois du sapin baumier

Objectifs du chapitre : Étudier les liens entre (i) les propriétés du sol, (ii) la végétation actuelle, (iii) la végétation passée, (iv) les changements de composition du peuplement, (v) et les variations climatiques sur la densité moyenne du cerne de sapin baumier.

Hypothèses : Il est attendu que (1) la densité du bois soit inversement proportionnelle à la concentration d'azote du sol, en lien avec un accroissement radial plus important ; (2) la végétation passée n'ait aucun effet sur la densité du bois ; (3) les changements de composition du peuplement aient une influence sur la densité du bois. Plus spécifiquement, l'augmentation de la proportion d'espèces feuillues comme le bouleau jaune devrait être négativement corrélée à la densité du bois, en raison de son effet positif sur l'accroissement radial ; (4) l'augmentation des températures et la diminution des précipitations soient positivement corrélées à la densité du bois.

1.4 Méthodologie

1.4.1 Données historiques

De nombreuses études menées à partir de différentes sources historiques ont permis de mesurer les changements de composition entre la forêt préindustrielle et la forêt actuelle au Bas-Saint-Laurent (Boucher *et al.*, 2006a; Dupuis *et al.*, 2011; Terrail *et al.*, 2014). Dans le cadre de ce doctorat, l'échantillonnage est basé sur une

partie des inventaires forestiers réalisés entre 1928 et 1931 dans l'ensemble de la région par la compagnie Price (alors appelée « Price Brothers Limited » à partir de 1910)

L'aire d'étude de ce projet se situe dans le bassin versant de la rivière Rimouski, à environ 300 km au nord-est de Québec. Cette aire d'étude est située dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est, à une altitude moyenne d'environ 200 m (Robitaille et Saucier, 1998). Le climat est de type subpolaire subhumide, les précipitations moyennes annuelles s'établissent entre 900 et 1100 mm, et la couverture neigeuse entre 350 et 400 cm. La température moyenne annuelle est de 2,5°C et la saison de végétation s'étend sur 160 jours. L'aire d'étude est couverte principalement par des tills glaciaires avec des sols partiellement podzolisés et un régime hydrique de type mésique.

Dans cette aire d'étude, les inventaires de la compagnie Price ont été menés au tout début des années 1930. Il s'agit d'un dense inventaire forestier systématique suffisamment précis pour qu'il soit possible de relocaliser les placettes avec une précision satisfaisante (Terrail *et al.*, 2014). Le réseau est composé de plus de 5000 placettes d'étude de 1012 m² chacune, soit 0,5 chaîne de large par 5 chaînes de long (correspondant à 10,06 m de large par 100,58 m de long, 1 chaîne étant égale à 20,12 m). Les placettes étaient alignées en transects rectilignes appelées virées et étaient espacées de 100 à 300 m entre chaque. Dans chacune des placettes, les arpenteurs notaient le diamètre à hauteur de poitrine (DHP, à 1,3 m au-dessus du sol) en classe de 2 pouces (5,1 cm) de tous les arbres vivants supérieurs à 3 pouces (7,6 cm) de diamètre. Les espèces étaient consignées, avec certaines espèces groupées par genre comme suit : l'érable rouge et l'érable à sucre en tant que « maple » (érable), l'épinette blanche, l'épinette rouge et l'épinette noire en tant

que « spruce » (épinette). Les espèces d'arbustes (par exemple l'érable à épis, *Acer spicatum* Lam.) n'étaient pas inventoriées. Ces inventaires sont suffisamment précis pour être considérés comme des portraits non biaisés de la composition forestière (Terrail *et al.*, 2014). De plus, comme la plupart des peuplements inventoriés en 1930 étaient de vieilles forêts (Boucher *et al.*, 2009b), la composition est considérée comme étant restée stable depuis le milieu du XIX^{ème} siècle (Terrail *et al.*, 2014). Par conséquent, c'est une source d'information précieuse sur la composition de la forêt de la région avant les grandes modifications liées à l'industrialisation.

1.4.2 Données récoltées

Ces placettes ont été revisitées dans le cadre de ce projet durant les étés 2012 à 2014. Premièrement, une sous-sélection a été réalisée avec des critères restrictifs sur l'ensemble du pool de placettes de la compagnie Price à partir des cartes écoforestières du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP - Direction des inventaires forestiers, 2012). Les critères restrictifs étaient les suivants : (i) les placettes devaient se trouver dans le domaine de propriété publique, (ii) le droit de coupe devait y être autorisé (les zones de ravages du chevreuil et le bord des cours d'eau étaient donc exclues), (iii) les peuplements devaient contenir du sapin baumier et/ou de l'érable à sucre, (iv) les peuplements devaient appartenir à la classe d'âge de 50 ans et plus, (v) et les placettes devaient être accessibles en véhicule tout terrain. Au total, environ 300 placettes répondaient à ces critères et 130 placettes ont été revisitées.

1.4.3 La composition du peuplement

Pour chaque placette-étude de l'inventaire, le tracé original a été parcouru, et la plus grande partie homogène de la placette a été conservée en se basant sur la composition du couvert forestier et la pente. Deux inventaires forestiers à rayon variable ont été réalisés sur chaque placette-étude (au 1/3 et 2/3 de la placette) à l'aide d'un prisme de facteur 2. Les DHP des arbres tombant dans les placettes étaient alors notés en appliquant les conditions des inventaires de 1930 ; c'est-à-dire que les arbustes et les arbres avec un DHP inférieur à 7,6 cm n'étaient pas retenus et les érables à sucre et érables rouges ainsi que les épinettes blanches, rouges et noires étaient groupés par genre. Les surfaces terrières par espèce ont ensuite été calculées pour chacune des placettes-étude et les changements de composition du peuplement ont été calculés par la différence entre la surface terrière mesurée en 2012-14 et la surface terrière en 1930. Les différences ainsi mesurées ne permettent pas de reconstruire la variation de la composition du peuplement à une échelle régionale, mais elles constituent en revanche un gradient de changements du couvert forestier allant d'un fort enfeuillage à un enrésinement en passant des compositions ayant peu évoluées entre l'ère préindustrielle et 2012-14.

1.4.4 Les arbres-études

Sur chaque placette, un maximum de cinq sapins baumiers et / ou érables à sucre a été sélectionné. Les arbres devaient être dominants ou codominants et ne pas présenter de défauts apparents (tels qu'une cime cassée ou une blessure importante, par exemple). Enfin, les arbres-études devaient être distants les uns des autres d'une dizaine de mètres au minimum. Les sapins étaient sondés jusqu'au cœur avec une sonde de Pressler afin de vérifier qu'ils n'étaient pas cariés. Si l'arbre

était sain, alors il était abattu et un disque d'au moins 2 cm était récolté à hauteur de poitrine. Sur les érables à sucre, deux carottes étaient prélevées orthogonalement à hauteur de poitrine jusqu'au cœur de l'arbre. Par la suite, ces échantillons ont été préparés au laboratoire afin de pouvoir mesurer l'accroissement radial des deux espèces et la densité du bois du sapin baumier. Au total de 253 sapins baumiers et 224 érables à sucre ont été échantillonnés.

Pour cela, les échantillons ont d'abord été séchés à l'air, puis ils ont été sablés avec une série de papiers abrasifs (le grain final était 240 pour le sapin et 600 pour l'érable). L'âge de chaque échantillon et l'accroissement annuel ont alors été mesurés sur un logiciel spécialisé (OSM 3.0, SCIEM) après avoir scanné les échantillons à haute résolution. Par la suite, les disques de sapin baumier ont été sciés longitudinalement en lamelles d'épaisseur constante de 1,8 mm. À ce stade, les lamelles présentant une épaisseur non constante ont été écartées (soit 70). Les lamelles ont ensuite été placées dans une chambre de conditionnement avec une humidité et une température contrôlées jusqu'à atteindre une teneur en humidité d'environ 12%. Les mesures de densité ont alors été réalisées avec un densitomètre à rayons X (QTRS-01X Tree Ring Analyzer, Quintek Measurement Systems Inc., Knoxville, TN, USA) à une résolution de 0,1 mm. Les profils de densité ont ensuite été analysés à l'aide du logiciel R et la transition entre deux cernes a été déterminée au maximum de densité du premier cerne (Genet *et al.*, 2013). Les arbres présentant des largeurs de cerne inférieurs à la résolution de mesure ont été écartés. Au final, 170 profils de densité ont été analysés.

1.4.5 Le sol

Des données relatives au sol ont aussi été collectées. Un pédon a été réalisé au centre de la placette-étude jusqu'à l'horizon C, correspondant au matériel parental. Il a permis de décrire le sol (épaisseur et différenciation des horizons) et de prélever des échantillons d'horizon O (sans litière), B et C. L'échantillon d'horizon C a ensuite été placé dans un sac hermétique puis congelé. Pour tenir compte de la variabilité de la partie superficielle des sols à une courte échelle spatiale, deux autres échantillons d'horizon O et B ont été pris aux 1/4 et 3/4 de la placette-étude. Les trois prélèvements d'horizon O ont ensuite été mélangés ensemble et un sous-échantillon d'environ 300 g a été placé dans un sac hermétique puis congelée en attendant les analyses en laboratoire. La même méthode a été appliquée pour les échantillons de l'horizon B. Les analyses en laboratoire ont été conduites pour la majeure partie au Centre de foresterie des Laurentides (CFL, Québec).

Ces analyses chimiques ont permis de connaître le pH, les concentrations en N avant et après incubation (sous la forme NO_3^- et NH_4^+) et le ratio C/N (indicateur permettant d'évaluer la vitesse de dégradation de la matière organique) des horizons O et B. Les concentrations de cations échangeables des horizons O et B (à savoir Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Al^{3+} et du P extractible) ont également été mesurées, ainsi que la capacité d'échange cationique (CEC ; quantité maximale de cations qu'un sol peut absorber). Enfin, les concentrations de cations échangeables et extractibles à l'acide ainsi que la granulométrie ont également été mesurées dans le matériel parental (horizon C). Ces informations fournissent un état de référence car elles proviennent d'un horizon du sol relativement peu influencé par la végétation.

1.4.6 Le contexte forestier actuel au Bas-Saint-Laurent

La superficie du Bas-Saint-Laurent est d'environ 22 681 km². La forêt y occupe une place très importante puisqu'elle représente 85% du territoire de la région, soit environ 19 304 km² (MFFP - Direction générale du BSL, 2010). Près de 90% de la région est localisée dans la zone tempérée nordique, et 10% dans la zone boréale (MFFP - Direction générale du BSL, 2004). On estime que 58% de ce territoire forestier est dans le domaine public (appr. 11 180 km²). Parmi ces forêts publiques, on estime que 45% sont résineuses, 31% sont mélangées, 16% sont feuillues et 8% sont en régénération (MFFP - Direction générale du BSL, 2010). La possibilité forestière établie dans la région pour la période 2015-2018 par le Bureau du forestier en chef est estimée à 1 256 400 m³ bruts dans les forêts publiques dont le groupe SEPM (Sapins, Épinettes, Pin Gris, Mélèzes) représente environ 66% (en tenant compte des territoires forestiers résiduels, MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits du bois, 2016). L'industrie forestière joue un rôle majeur dans l'économie de la région avec de nombreux établissements créant 5569 emplois directs en 2004 (MFFP - Direction générale du BSL, 2004). L'érable à sucre et le sapin baumier sont deux espèces parmi les plus utilisées et les plus exploitées (MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, 2000).

1.5 Les espèces étudiées

1.5.1 Le sapin baumier

Recherché pour sa qualité de coloration claire et uniforme et sa faible quantité de nœuds, le sapin baumier trouve principalement ses débouchés dans les produits nécessitant peu de résistance aux contraintes mécaniques (lambris d'intérieur, planches aboutées et lamellées-collées, etc.). Il est également très utilisé dans

l'industrie de la pâte à papier en raison de ses excellentes qualités d'imprégnation (MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, 2000). Il est connu pour la faible qualité de son bois et en particulier pour ses faibles propriétés mécaniques (Lemay *et al.*, 2016). Contrairement à d'autres conifères d'Amérique du Nord comme le pin tordu (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) ou le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), le sapin baumier est une espèce peu longévive, capable de pousser dans des zones froides et humides comme la forêt boréale nord-américaine (Hunt *et al.*, 1999). Cette espèce est également connue pour avoir un taux de respiration de maintenance très élevée en comparaison des autres conifères (Hunt *et al.*, 1999). Le sapin baumier est typiquement trouvé en association avec les ectomycorhizes (ECM), tels que les Cortinariaceae, les Russulaceae ou les Boletaceae (Villeneuve *et al.*, 1989). Le sapin baumier est considéré comme une espèce très tolérante à l'ombre. Il est capable de s'établir et de croître sous un couvert d'arbres d'espèces différentes. C'est un assez bon compétiteur. Dans les sapinières pures, la compétition est en revanche très forte et le taux de mortalité des jeunes sapins est élevé. Selon les sites et les conditions, la hauteur varie de 12 à 18 mètres et le dhp de 30 à 46 cm à maturité. L'humidité semble être un facteur plus déterminant que la lumière dans la germination des jeunes plants. Le sapin baumier est très rarement planté en raison d'une faible réussite de la germination : ceci serait dû à une étape délicate du nettoyage des graines, et surtout en raison de son excellente capacité de régénération naturelle (Burns et Honkala, 1990a). Les jeunes plants sont en revanche capables de s'adapter rapidement au changement de lumière lors de l'ouverture d'une trouée (Dumais et Prévost, 2008). Le sapin est sensible à la carie du pied et à la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Burns et Honkala, 1990a). Les travaux menés sur l'évolution de la composition du couvert forestier ont montré que

globalement, cette espèce s'est maintenue depuis la période préindustrielle (Dupuis *et al.*, 2011).

1.5.2 L'érable à sucre

L'érable à sucre est quant à lui apprécié pour la résistance de son bois, sa rigidité et sa cote dynamique élevée. Ses propriétés permettent de l'utiliser en tant que bois de parquet ou bois d'ébénisterie dans la confection de meubles ou de boiseries d'intérieur. Il est l'une des plus importantes essences commerciales au Canada (MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, 2002). La qualité du bois et la valeur marchande de cette espèce sont donc essentiellement basées sur la qualité visuelle des planches sciées, et la décoloration de son bois engendre une perte conséquente de sa valeur (Havreljuk *et al.*, 2013). C'est un feuillu dur extrêmement tolérant à l'ombre. Sa capacité à s'établir sous des couverts très denses explique sa vitesse de croissance faible dans les premiers stades de développement. Sur son aire de répartition, seul le hêtre à grandes feuilles égale sa tolérance à l'ombre. Lorsque le jeune plant grandit, son système racinaire prospecte plus profondément dans le sol, ce qui permet une meilleure nutrition et une augmentation de la croissance. Il est présent sur une grande variété de sites et sa hauteur varie généralement entre 12 m et 18 m à 50 ans. Après 50 ans, sa croissance en hauteur diminue grandement dans la partie est de son aire de distribution (nord-est des États-Unis et sud-est du Canada jusqu'au centre de l'Ontario). Sa capacité de dispersion des samares est d'une centaine de mètres. La capacité de germination des graines est importante : environ 95%. L'humidité du sol et la température sont les deux facteurs déterminants de la germination. Il est sensible à certains vers qui détruisent les bourgeons comme *Proteoteras moffatian*

(Burns et Honkala, 1990b). Il est typiquement trouvé en association avec les mycorhizes arbusculaires (AM, Klironomos, 1995) qui sont un type d'endomycorhizes. Au Bas-Saint-Laurent, sa proportion et sa dominance dans la composition du peuplement ont très fortement augmentées depuis 1930 (Boucher *et al.*, 2006; Dupuis *et al.*, 2011). Le genre *Acer* (l'érable à sucre et l'érable rouge) semble en effet responsable, pour une bonne part, du remplacement des résineux par les feuillus d'après les travaux menés sur l'évolution de la composition du peuplement dans la région. L'étude récente de Putnam et Reich (2017) a montré que les populations septentrionales d'érable à sucre grandissent et survivent raisonnablement bien au-delà de la limite Nord de l'espèce, même si sa croissance est moins importante dans les habitats frais comparativement aux peuplements plus au sud (Fisichelli *et al.*, 2012; Reich *et al.*, 2015).

CHAPITRE I

INFLUENCE OF SHIFTS OVER AN 80-YEAR PERIOD IN FOREST COMPOSITION ON THE SOIL PROPERTIES

1.1 Abstract

Forest composition in North America has undergone important changes since the European settlement. The effects of such alterations on soil properties remain largely unknown. This study aims to understand the long-term effects of shifts in forest composition on soil properties. Using data from 130 plots measured over an eighty-year period, the relationships between stand composition (both current and past), parent material and current soil chemical properties were studied with redundancy analyses. Results indicated that the parent material remained the dominant factor explaining soil properties, followed by current forest composition. No legacy effect of past forest composition was found, but shifts in forest composition explained part of the current soil properties. Specifically, an increase in *Abies balsamea* was related to higher C/N ratios in the O-horizon, while an increase in *Acer* species was related to higher NO_3^- concentrations in both the O and B-horizons, and higher extractable P in the B-horizon. Our results suggest that increasing the *Acer* component at the expense of conifers over several decades may enhance nutrient availability in the O-horizon.

Keywords:

Mixed forests, plant-soil relation, redundancy analysis, shifts in forest composition, soil chemical composition

Résumé

La composition des forêts en Amérique du Nord a subi d'importants changements depuis la colonisation européenne. Les effets de ces changements sur les propriétés du sol restent largement méconnus. Cette étude vise à comprendre les effets à long terme des changements de la composition forestière sur les propriétés du sol. En utilisant les données de 130 parcelles mesurées sur une période de quatre-vingts ans, les relations entre la composition du peuplement (actuelle et passée), le matériel parental et les propriétés chimiques actuelles du sol ont été étudiées à l'aide d'analyses de redondance. Les résultats ont indiqué que le matériel parental reste le facteur dominant expliquant les propriétés du sol, suivi de la composition actuelle de la forêt. Aucun effet hérité de la composition forestière passée n'a été mis en évidence, mais les changements dans la composition forestière entre les deux époques expliquent une part des propriétés actuelles du sol. Plus précisément, une augmentation du sapin baumier est liée à des ratios C/N plus élevés dans l'horizon O, tandis qu'une augmentation de l'érable est corrélée à des concentrations plus élevées de NO_3^- dans les horizons O et B, et une plus grande teneur en P extractible dans l'horizon B. Nos résultats suggèrent que l'augmentation de la composante en érable aux dépens des conifères sur plusieurs décennies pourrait améliorer la disponibilité des nutriments dans l'horizon O.

1.2 Introduction

The forests of northeastern North America have undergone significant modifications since the first European settlements (Whitney, 1994; Danneyrolles et al., 2016). Human activities, such as increases in logging and land clearing or modifications in the fire regime (Fuller et al., 1998; Thompson et al., 2013), are the main causes for the changes in stand structure and composition (Boucher et al., 2006; Dupuis et al., 2011; Held & Jones-Held, 2014). More specifically, anthropogenic disturbances in Eastern Canada have led to an increase in the proportion of fast-growing tree species, such as *Acer saccharum* Marsh., *Acer rubrum* L. and *Populus tremuloides* Michx., to the detriment of shade-tolerant conifers such as *Picea* spp. (mainly *Picea glauca* (Moench) Voss) and *Thuja occidentalis* L. (Boucher et al., 2006; Dupuis et al., 2011). Many forests that were mainly dominated by conifers are now either mixed or dominated by hardwoods.

Few studies have documented the effects these changes on soil properties, even though vegetation has long been known to play an important role in the soil nutrient dynamics (Jenny, 1941). It has been largely demonstrated that forest composition influences soil properties through several factors including litter quality and quantity, nutrient uptake rates, rooting patterns and water interception (Ayres et al., 2009; Laganière et al., 2010, 2012). The rates of hardwood litter decomposition and nutrient cycling are generally higher than those of conifer litter (Augusto et al., 2015). Soil carbon is also more abundant and soil C/N ratio increases when ectomycorrhizal (ECM) fungi are present, which are often associated with conifer-dominated forests. In contrast, hardwood-dominated forests are more commonly colonized by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and associated with a lower C/N ratio (Averill et al., 2014).

The distribution of tree species is expected to be altered by global change (Brown & Vellend, 2014) notably as a result of migration beyond current northern limits (Woodall et al., 2009). The migration process will be conditioned by the biotic interactions such as competitive dominance or facilitation (Svenning et al., 2014; Putnam & Reich, 2017). Soil properties are another key determinant in regional species distribution, and could influence vegetation migratory responses (Lafleur et al., 2010). Since tree species have an important influence on soil properties, it is possible that shifts from conifer- to hardwood-dominated forests will in turn influence soil properties (Brown & Vellend, 2014).

The effects of forest composition on soil properties have often been studied with common garden approaches (Reich et al., 2005; Vesterdal et al., 2008) from which only limited inference can be drawn to forest contexts. The plant-soil combinations of a common garden might not reflect combinations observed in the forest, for example. In addition, companion plants commonly found in the forests are rarely included. On the other hand, studies conducted in forests rely on the assumptions that tree species have equal chances to grow on the same substrate, and that soil conditions were similar prior shifts in forest composition. Controlling for similarity in the parent material chemistry is thus mandatory in such cases (e.g. Finzi et al., 1998a). However, such an approach does not completely alleviate all uncertainties related to the intrinsic similarity of the soils that are studied.

To avoid such confounding effects, we studied forest compositional changes on soil properties using a unique historical forest survey with very high spatial accuracy. More specifically, we evaluated the links between increases in hardwood species (or decrease in conifers) and chemical composition of the soil. Because soil processes

are slow in the northern temperate forests, we hypothesized that 1) there are strong correlations between both current and past forest composition and soil properties and 2) that shifts in stand composition influence soil properties. Several partial redundancy analyses (partial RDA) were used to relate the chemical properties of the soil to current and past forest compositions as well as to shifts in the composition in order to test our hypotheses. We expected that modifications of the soil properties following an increase in hardwood proportion enhanced nutrient availability.

1.3 Materials and Methods

1.3.1 Study area

The study area is located in the eastern balsam fir-yellow birch bioclimatic subdomain of the province of Quebec (Figure 1). The climate is subpolar subhumid, continental (Robitaille & Saucier, 1998) with a growing season length of 160 days. Average annual rainfall ranges between 900 and 1100 mm, snow cover between 350 and 400 cm and temperature averages 2.5°C annually. The study area is generally covered by glacial till. The water regime is mainly mesic and the mean altitude is around 200 m (Robitaille & Saucier, 1998).

In 1930, the Price Brothers' Company conducted a systematic forest inventory in the study area to evaluate timber volume (Terrail et al., 2014). Approximately 5000 plots of 1012 m² (0.5 chains or 10.06 m wide (1 chain = 20.12 m), by 5 chains or 100.58 m long) were measured along transect lines with 100 to 300 m between each plot, and approximately 120 m separating each transect. The diameter at breast height (stem diameter at 1.3m above the ground, DBH, measured in 2 inch classes (51 mm)) was

measured for each tree with a minimum DBH of 3 inches (76.2 mm) (Terrail et al., 2014). Some species were grouped at the genus level following Terrail et al., (2014) (e.g. *Acer rubrum* and *A. saccharum* were grouped as “*Acer*”, and *Picea glauca*, *Picea mariana* and *Picea rubens* as “*Picea*”). Shrub species were not inventoried. As the inventory was conducted by land surveyors, the records were accurate enough to relocate the exact location of the plots (Terrail et al., 2014).

1.3.2 Forest Inventory

A subset of 130 plots of the Price Brothers’ Company systematic inventory were selected using the forest maps developed by the Quebec’s Department of Forests (MFFP, 2012). The following criteria were used to select the revisited sample plots: (i) the plots had to be on public land, which represents 58% of the 22 681 km² of forested land in the region; (ii) the stands had to have *Abies balsamea* and/or *Acer saccharum* as part of the dominant cover (these two species are both economically and ecologically important in the study region); (iii) the mapped stand age had to be 50 years old or greater; and (iv) the plots had to be accessible by all-terrain vehicle. A total of 130 of the 300 plots that met the selection criteria were randomly selected and visited between 2012 and 2014.

In each of the revisited sample plots, the original 100 m transect was walked, and only the largest homogeneous part (hereafter designated as main plot), based on slope and vegetation, was kept in order to have consistent ecological conditions. Two variable radius subsampling plots were measured with a factor 2 prism placed at 1/3 and 2/3 of the main plot length to obtain species composition and stand basal area (BA in m²/ha). The DBH of each tree included into the subplot was measured using a DBH measuring tape (in mm). Trees with a DBH below 76.2 mm (i.e. 3 inches)

were not measured, since it was the lower limit of the 1930 inventory. If the main plots were smaller than 50 m in length, only one subplot was established at the halfway mark, to avoid trees being included into two subplots. The basal area per species was obtained by averaging the species basal area of each subplot (table 1), and was used as an indicator of current species composition. Similarly to the initial inventory, shrub species were ignored and some species were grouped at the genus level. The basal area of *A. saccharum* represented 93% of the *Acer* group, and *A. rubrum* only 7% in our data. The changes in stand composition of each plot were calculated by subtracting the BA of each species or group measured in 2012-14 from the BA measured in 1930 (Table 1). To reduce the number of explanatory variables and develop parsimonious models, some rare species were measured but not retained in the analysis (e.g. *Pinus strobus* and *Larix laricina*: one occurrence, *Fraxinus americana* and *Fraxinus nigra*: two occurrences).

A soil pit was dug in the middle of each of the 130 main plots until the C-horizon was reached. The soil profile was described by measuring the thickness of each horizon, rooting depth, presence and proportion of redox spots. Samples from the O, B and C-horizons were collected. Two additional samples from the O and B-horizons were also collected at 1/4 and 3/4 of the main plot length. The three samples obtained from each of the O and B-horizons were pooled in airtight plastic bags and brought back to the laboratory for analysis.

1.3.3 Chemical analysis

The soil samples were kept frozen until thawed at room temperature during 48 h in plastic bags in order to keep their water content. They were then passed through a 4 mm sieve. The pH was measured in distilled water on the fresh samples (McKeague,

1976). Inorganic nitrogen concentrations (NO_3^- and NH_4^+) of the O and B-horizons were measured on a 5 g dry weight equivalent soil sample extracted in 50 ml 2 M KCl. Samples were stirred and then, vacuum-filtered on a Whatman No. 42 filter. The first extraction was done following the 48 h thaw, and the second after 60 days of incubation at room temperature in complete darkness, with samples covered by a polyethylene film in order to limit evaporation (Légaré et al., 2005). Concentrations of nitrate (NO_3^-) and ammonium (NH_4^+) were determined by FIA (Quickchem 8500, Lachat Instruments, Loveland, Colorado) using the method described by Maynard et al. (2007). Because incubated and non-incubated measurements were highly correlated ($r=0.86$ for incubated- NH_4^+ vs. non-incubated- NH_4^+ , and $r=0.65$ for NO_3^-), and because incubated forms were found to explain a larger part of the variance in the models, we only considered post-incubation results, hereafter called available N.

The concentrations in exchangeable cations (Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Al^{3+}) and extractable P were obtained for both the O, B and C-horizons, following a Mehlich III extraction (Ziadi & Sen Tran, 2007) and determination by ICP-AES (Optical Emission Spectrometer, Perkin Elmer, Optima). The cation exchange capacity (CEC) was calculated as the sum of exchangeable cations (Hendershot et al., 2007). As it was later found to be mostly dependent of Ca^{2+} ($r = 0.85$) and Mg^{2+} ($r = 0.72$), we chose to use Ca^{2+} and Mg^{2+} instead of the CEC in further analyses. A summary of the soil data is presented in table 2.

Total C and N were determined by dry combustion using a TruMac CNS analyzer (LECO Corporation, St. Joseph, MI, USA) in both O and B-horizons. Finally, the concentrations of acid-extractable elements (Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Al^{3+}) in the C-horizon, a proxy for total element content of the parent material, were

determined by ICP-AES on the fine fraction < 177 µm after heating at 550 °C for 1 h, and extraction with nitric acid (2 M) for 1 h (Thiffault et al., 2013).

1.3.4 Soil texture

A subsample of the C-horizon was sieved at 2 mm. Then, the hydrometer method was used to determine the soil particle size distribution (Kroetsch & Wang, 2007). A statistical inference method was used to predict the proportion of sand, silt and clay in each of the 130 plots (see Supporting information: method S1 and data summary in table 2). As the sum of the three types of grain size is mathematically equal to 100%, intercorrelation problems within the covariates matrix are highly probable (see section 6.3.2.6 of Borcard et al., 2011). Thus, only the percentage of silt was kept for further analysis, because preliminary results indicated it had the highest discriminating power between plots.

1.3.5 Data analysis

Partial redundancy analysis (partial RDA) (P. Legendre & L.F.J. Legendre, 2012) were used to assess the links between soil chemistry, past and present forest composition and changes in composition between each inventory. RDA is a multivariate analysis combining multiple regression with classical ordination (Legendre et al., 2011). Details can be found in Section 11.1 of P. Legendre & L.F.J. Legendre (2012). Triplots were then used to highlight the trends in the RDA results. The significance of each canonical axis was tested and then the percentage of variance explained by each canonical axis was corrected by the R^2_{adj} of each model (Borcard et al., 2011). Symmetric scaling was used to draw the triplots. It is a compromise between distance and correlation biplots, where both sites and species scores are scaled by

eigenvalues. Partial RDA decomposes the X matrices of the RDA into two groups: the variables of interest (explanatory matrix X) and variables used to control Y (covariates matrix W, Borcard et al., 2011). Variation partitioning correcting by an R^2_{adj} was used to assess the importance of each group of variables (i.e. matrices X and W) in the partial RDA (Peres-Neto et al., 2006) with the 'varpart' function of the *vegan* package version 2.4-1 (Oksanen et al., 2016). Finally, multicollinearity between explanatory variables was verified using the 'vif.cca' function (in *vegan* 2.4-1), as described by Borcard et al. (2011). Analyses were done using the 'vegan' package (Oksanen et al., 2016) in the R statistical software (V. 3.3.0, R Development Core Team, 2016). The variable matrices used in this analysis are summarized in table 3.

A Hellinger transformation was applied to current and past BA, in order to give low weights to rare species (Legendre & Gallagher, 2001). Changes in BA as well as the concentrations of each soil chemical element were centered and reduced prior to conducting the partial RDA.

1.4 Results

1.4.1 Links between soil properties and current forest composition

A first partial RDA was used to assess the relationship between the chemical composition of the O or B-horizon (response matrix Y) and the basal area per species measured in the most recent inventory (explanatory matrix X), while the properties of the C-horizon were used as the covariate matrix (W).

For the O-horizon, the variance partitioning showed that the current forest composition and C-horizon explained, respectively, 7.7% and 16.1% of the total

variance of the O-horizon chemical properties, and the intersection of these matrices explained 7.1% (table 4). An ANOVA test showed that the first two ordination axes of the partial RDA were significant. The first axis explained 4.5% of the total variation and the second 1.9% (table 4). Triplot scores for each of the constraining variables (summarized in table 5) were used further to describe each of the triplots. The triplot of the O-horizon (figure 2a) showed that two groups of tree species played an important role in the dispersion of the sites along the first axis. Tree species associated with conifer-dominated stands (*Abies balsamea* and *Picea* group) were clearly located on the left-hand side of the triplot, while hardwood-dominated stands of the *Acer* and *Betula alleghaniensis* groups appeared on the right-hand side. *Abies balsamea* (-0.69 on the first axis) was positively correlated with the C/N ratio. *Betula papyrifera*, which was close to *Abies balsamea*, was strongly correlated with exchangeable K. On the opposite side, the *Acer* group was slightly correlated with available NO_3^- and negatively correlated with *Abies balsamea* and C/N ratio. The *Picea* group was positively correlated with concentrations of exchangeable Al. The dispersion of sites along the second axis depicted a gradient in forest composition with stands dominated by *Thuja occidentalis* located at the bottom. On the opposite side, the dispersion of sites was mostly related to a higher prevalence of *Betula alleghaniensis*. *Thuja occidentalis* had a slightly shorter projection, mostly on the second axis (-0.30), and was positively correlated with exchangeable Na. Exchangeable NO_3^- , Mg and Ca and pH formed a group of variables located between the *Acer* group and *Thuja occidentalis*. *Betula alleghaniensis* had similar projections on both axes (0.44 on axis one, 0.50 on axis two) and was correlated with exchangeable Mn, extractable P and with available NH_4^+ . Finally, the *Populus* group had short projections on both axes (-0.14 and -0.09).

When the B-horizon was used as the response matrix, the 2012-14 species composition matrix explained 5.8% of the total variance, while the C-horizon explained 21.7%. The intersection of both matrices explained a further 7.3% of the variation (table 4). The three first ordination axes were found to be statistically significant (table 4) and they explained 2.1%, 1.6% and 1.2% of the total variation, respectively. In the B-horizon triplots (figure 2b), *Acer* and *Abies balsamea* remained important variables in the dispersion of the sites along the first axis (respectively 0.48 and -0.40). *Abies balsamea* was correlated with the C/N ratio and, on the opposite side, *Acer* was correlated with NO_3^- and P. Every tree species, except the *Acer* and the *Populus* groups were located on the left-hand side of axis 1. *Betula papyrifera* had similar projections on axes one and two (-0.41 and -0.47), similarly to *Thuja occidentalis* (-0.52 on axis one and 0.56 on axis two). The dispersion along axis three was mostly related to *Betula alleghaniensis* (0.78) and the *Populus* group (-0.42).

Altogether, the three triplot diagrams (fig 2b) depicted some consistent relationships between tree species and chemical properties of the B-horizon. High C/N values were mostly associated with dominant (*Abies balsamea*, *Picea* group) or companion species (e.g. *Betula papyrifera*, *Populus* group) of conifer-dominated stands. High values of exchangeable K were closely related to the *Populus* group in each of the triplot diagrams. The links between the chemical properties of the B-horizon and tree species did not hold consistently between the three triplots diagrams, although some links were apparent between *Thuja occidentalis* and high pH and exchangeable Ca.

1.4.2 Links between soil properties and past forest composition

A second partial RDA was used to assess the relationship between the chemical composition of the O or B-horizon (response matrix Y) and the 1930 forest composition (explanatory matrix X), but this time with both the properties of the C-horizon and the forest composition of 2012-14 used as covariates matrices (W).

For the O-horizon, the overall model was not significant. Variance partitioning confirmed that the 1930 forest composition explained almost none of the total variance (0.8%), while the forest composition of 2012-14 and the C-horizon chemical composition (covariates matrices W) were found to explain respectively 7.1% and 13.6% of the variance in the chemical soil composition. The amount of variation explained by the intersection of the three matrices was also negligible (table 4).

The partial RDA applied to the B-horizon was also not significant. The 1930 species composition explained none of the variance (0%), whereas the 2012-14 forest composition explained 6.0% of the total variance, and the C-horizon matrix explained the largest part (20.5%). The intersection of the three matrices remained small in this case (0.9%, table 4).

1.4.3 Links between soil properties and shifts in forest composition

The link between the shifts in stand composition and the soil properties of both the O and B-horizons (response matrix Y) was established with another partial RDA using the differences in species composition as the explanatory matrix X and C-horizon properties as the covariates matrix W. For the O-horizon, the shifts in stand composition explained 3.7% of the observed variance, while the properties of the C-horizon accounted for 16.9% of the variance (table 4). The intersection of the two

matrices explained a further 6.0% was explained jointly by the two matrices. In the case of the B-horizon, the shifts in stand composition explained almost the same proportion of the observed variance (2.5%, table 4). The properties of the C-horizon however explained more of the observed variance of the chemical composition of the B-horizon (23.0%), when compared to the O-horizon, and 7.6% was explained jointly by the two matrices. For both analyses, only the first ordination axis was statistically significant, and thus the triplots are not presented. In the case of the O-horizon, the only significant axis represented 2.2% of the total variation. The dispersion of the sites along this axis was mainly influenced by the shifts from *Abies balsamea* (-0.74) to *Acer* (0.60) (table 5). The shifts in *Abies balsamea* basal area were correlated with the C/N ratio, and those of the *Acer* group were correlated with NO_3^- .

For the B-horizon, the first axis explained 1.0% of the total variation, which was mostly related to changes in *Acer* group basal area (0.69). This shift was correlated with NO_3^- and extractable P. On the opposite side, the projection of shifts in *Betula papyrifera* was shorter (-0.38).

1.5 Discussion

Our results provided evidence that while parent material and current vegetation explain much of the variation in current soil properties, shifts in forest composition over eight decades also contribute to the observed variation. Many studies have shown that North American forests have undergone an increase in the rate of disturbances since the European settlement (Fuller et al. 1998; Dupuis et al. 2011; Nowacki and Abrams 2015). With the use of multivariate RDA models, this study

investigates how the current vegetation-soil relationships are affected by the previous stand composition, and by the shifts in vegetation composition these stands have undergone since eighty years.

All partial RDA models underlined the importance of the C-horizon characteristics on the O- and B-horizons properties, as observed by Finzi et al. (1998a). The current vegetation composition followed as the next important driver of the O- and B-horizons properties, while the link with past vegetation was almost non-existent. The properties of the B- and C-horizons were more similar than those of the O- and C-horizons. The B-horizon is closer to the C-horizon than the O-horizon, it is thus not surprising to observe the importance of the C-horizon on the properties of the B-horizon. The O-horizon is more influenced by the vegetation, as it is at the interface between the aerial and belowground parts of the ecosystem.

Despite the fact that texture is an important factor among the physicochemical properties of the soil, there is no clear consensus on its effect on the plant – soil relationships. For example, Raulund-Rasmussen & Vejre (1995) found a stronger species effect on loamy sites, whereas Ste-Marie et al. (2007) reported a stronger species effect on coarse-textured soil. In our dataset, soil texture varied only slightly between-sites so this variable did not contribute to our soil-vegetation models.

This study has provided evidence showed that shifts in stand composition between 1930 and today explained part of the variability in the characteristics of the O and B-horizons (3.7% and 2.5%, respectively). For both horizons, the correlations between shifts in species composition and soil properties were not as marked as for the composition of the current vegetation. In the O-horizon, the increase in *Acer* being positively correlated with NO_3^- and the increase in *Abies balsamea* being correlated

with a higher C/N ratio is in agreement with results related to the current vegetation – soil relationship. *Acer saccharum* (the main species of the current *Acer* group) provides a litter that is lower in base cations than that of other hardwood species (Côté & Fyles, 1994; Bal et al., 2015). Indeed high concentrations of NO_3^- in the mineral soil associated with *Acer* group could be in part due to a low demand for N by mature *Acer saccharum* (Foster et al. 1989). Results also revealed a strong correlation between the current basal area of *Abies balsamea* and the C/N ratio in the O and B-horizon. A high C/N ratio is an indicator of a low rate of organic matter decomposition (Finzi et al., 1998b). The *Abies balsamea* litter has high concentrations in tannins which can inhibit microbial activity, and therefore decrease available N (Lorenz et al., 2000). For the B-horizon, the increase in *Acer saccharum* in proportion was found to be positively correlated with extractable P on the first axis. In the case of *Acer* increase, the links between species and chemical elements differ slightly when considering the O- or B-horizons. Interspecific differences in these processes have been reported for various species (Alban, 1982; Finzi et al., 1998a). They may be attributable to the fact that different tree species take up nutrients (i.e. as nitrogen) at different soil depths (Houle et al., 2014).

The association of plants to either ECM or AM fungi has a significant impact on litter decomposition and soil C storage (Averill et al., 2014). Storage of soil carbon is greater in stands dominated by ECM-associated plants than in those dominated by AM fungi, especially on a total N basis. Also, the litter from AM-associated plants is known to decompose faster (Fisher et al., 2016). The presence of *Abies balsamea*, which typically forms associations with ectomycorrhizal (ECM) fungi (Villeneuve et al., 1989; Klironomos, 1995), was associated with lower pH and higher C/N ratio. In turn, these conditions may partially explain the antagonism between *Abies*

balsamea and *Acer saccharum*, which is typically associated with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi.

The tree population and the community dynamics are key drivers in nutrient cycling (Finzi et al., 1998b). The association of soil properties with stands dominated by *Acer* or *Abies balsamea* are very relevant in the context of the marked increase of *Acer* dominance in numerous forests of Québec (Dupuis et al., 2011). Because no significant effects of the past stand cover were detected on the current soil properties, our results suggest that the traces of past cover stand have disappeared after 80 years. This is beyond the 30 years' time frame over which species composition influences the soil properties in a temperate climate context (Reich et al. 2005)

In the context of global changes, forest ecosystems functions and attributes may be altered because tree species may migrate above their northern limits (Woodall et al., 2009, McIntyre et al., 2015). Other factors such as elevation, soil properties or biotic interactions are also among the key drivers of the distribution of species (Brown & Vellend, 2014; Svenning et al., 2014; Putnam & Reich, 2017). In this study, the range of soil conditions does not appear to be wide enough to constrain species establishment. At a regional scale, edaphic factors may have an important impact on the local distribution of species by constraining their migratory response (Lafleur et al., 2010). Soil nutrient availability could interfere in vegetation migration (Brown & Vellend, 2014) and explain the time lag in the soil properties response (Pennington, 1986). Nevertheless, our results suggests that vegetation shifts have modify soil conditions as to obliterate the influence of past stand composition on soil properties. The methodology described here could be used to assess the impacts of these changes, which could be particularly relevant as climate is expected to altered

the soil properties over the long term (Brown & Vellend, 2014). A better understanding of the soil-plant relationships is an increasingly relevant issue in a species migration context.

1.6 Conclusion

Using a unique historical survey, our approach yields insight into the understanding of the factors that influence soils properties in a changing environment. Our results showed that in the study area, the parent material had a larger influence on soil properties than that of current and past vegetation composition, but shifts in vegetation brought changes to soil properties. Such changes could be related to a shift in soil organic matter dynamics, in litter quality and in nutrient cycling brought by vegetation shifts. Changes in mycorrhizal fungi could also be important; as the main changes that were observed in soil properties were associated with a shift in ECM to AM associated tree species. These changes could lead to modifications in the soil N cycling, litter decomposition and in the soil C storage (Averill et al., 2014; Fisher et al., 2016). In eastern Québec as in other regions, stands dominated by hardwood species such as *Acer saccharum* are gaining importance over conifer-dominated stands (Dupuis et al., 2011; Brown & Vellend, 2014). Consequent changes in the upper soil properties may be expected, such as an increase in nitrate and a decrease in soil C/N ratio. The effects on nutrient cycling, elemental exports to watersheds, soil C storage, and further facilitation in vegetation shifts remain to be investigated.

1.7 Acknowledgment

We thank the FQRNT (Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies) and the Groupe Lebel for funding. We thank the Laurentian Forestry Centre for the help in soil chemical analyzes, and the CEF for its support. We also sincerely thank Alain Caron for his precious support in the redundancy analysis.

1.8 References

- Alban DH. 1982. Effects of nutrient accumulation by aspen, spruce, and pine on soil properties. *Soil Science Society of America Journal* **46**: 853–861.
- Augusto L, De Schrijver A, Vesterdal L, Smolander A, Prescott C, Ranger J. 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews* **90**: 444–466.
- Averill C, Turner BL, Finzi AC. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* **505**: 543–545.
- Ayres E, Steltzer H, Berg S, Wallenstein MD, Simmons BL, Wall DH. 2009. Tree Species Traits Influence Soil Physical, Chemical, and Biological Properties in High Elevation Forests. *PLoS ONE* **4**: e5964.
- Bal TL, Storer AJ, Jurgensen MF, Doskey PV, Amacher MC. 2015. Nutrient stress predisposes and contributes to sugar maple dieback across its northern range: a review. *Forestry: An International Journal of Forest Research* **88**: 64–83.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer Science & Business Media.
- Boucher Y, Arseneault D, Sirois L. 2006. Logging-induced change (1930–2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **36**: 505–517.
- Brown CD, Vellend M. 2014. Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **281**: 20141779
- Côté B, Fyles JW. 1994. Nutrient concentration and acid-base status of leaf litter of tree species characteristic of the hardwood forest of southern Quebec. *Canadian journal of forest research*: **24**, 192–196.
- Dannehyrolles V, Arseneault D, Bergeron Y. 2016. Long-term compositional changes following partial disturbance revealed by the resurvey of logging concession limits in the northern temperate forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **46**: 943–949.
- Dupuis S, Arseneault D, Sirois L. 2011. Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. *Journal of Vegetation science* **22**: 564–575.
- Finzi AC, Canham CD, Van Breemen N. 1998a. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications* **8**: 447–454.
- Finzi AC, Van Breemen N, Canham CD. 1998b. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* **8**: 440–446.
- Fisher JB, Sweeney S, Brzostek ER, Evans TP, Johnson DJ, Myers JA, Bourg NA, Wolf AT, Howe RW, Phillips RP. 2016. Tree-mycorrhizal associations detected remotely from canopy spectral properties. *Global change biology* **22**: 2596–2607.

- Foster NW, Hazlett PW, Nicolson JA, Morrison IK. 1989. Ion leaching from a sugar maple forest in response to acidic deposition and nitrification. *Water, Air, & Soil Pollution* **48**: 251–261.
- Fuller JL, Foster DR, McLachlan JS, Drake N. 1998. Impact of Human Activity on Regional Forest Composition and Dynamics in Central New England. *Ecosystems* **1**: 76–95.
- Held M, Jones-Held S. 2014. Long-Term Forest Changes in Northeastern Pennsylvania. *Castanea* **79** : 138–146.
- Hendershot WH, Lalande H, Duquette M. 1993. Ion Exchange and Exchangeable Cations. In: Carter M, Gregorich E (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* **19**: 167–176.
- Houle D, Moore JD, Ouimet R, Marty C. 2014. Tree species partition N uptake by soil depth in boreal forests. *Ecology* **95**: 1127–1133.
- Jenny H. 1941. *Factors of soil formation: A system of quantitative pedology*. McGraw-Hill, New York.
- Klironomos JN. 1995. Arbuscular mycorrhizae of *Acer saccharum* in different soil types. *Canadian Journal of Botany* **73**: 1824–1830.
- Kroetsch D, Wang C. 2007. Particle Size Distribution. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. In: Carter M, Gregorich E. (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis, (2nd Edition)*. CRC Press
- Lafleur B, Paré D, Munson AD, Bergeron Y. 2010. Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews* **18**: 279–289.
- Laganière J, Paré D, Bergeron Y, Chen HYH. 2012. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality. *Soil Biology and Biochemistry* **53**: 18–27.
- Laganière J, Paré D, Bradley RL. 2010. How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions. *Canadian Journal of Forest Research* **40**: 465–475.
- Légaré S, Paré D, Bergeron Y. 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil* **275**: 207–220.
- Legendre P, Gallagher ED. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**: 271–280.
- Legendre P, Legendre LFJ. 2012. *Numerical Ecology (3rd edition)*. Elsevier.
- Legendre P, Oksanen, J, ter Braak CJF. 2011. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution* **2**: 269–277.
- Lorenz K, Preston CM, Raspe S, Morrison IK, Feger KH. 2000. Litter decomposition and humus characteristics in Canadian and German spruce ecosystems: information from tannin analysis and ¹³C CPMAS NMR. *Soil Biology and Biochemistry* **32**: 779–792.
- Maynard DG, Kalra YP, Crumbaugh JA. 2007. Nitrate and Exchangeable Ammonium Nitrogen. In: Carter M, Gregorich E. (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis, (2nd Edition)*. CRC Press
- McIntyre PJ, Thorne JH, Dolanc CR, Flint AL, Flint LE, Kelly M, Ackerly DD. 2015. Twentieth-century shifts in forest structure in California: Denser forests, smaller trees, and

- increased dominance of oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 1458–1463.
- McKeague JA. 1976. *Manual of Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society for Soil Science, Ottawa (Ont.).
- MFFP - Direction des inventaires forestiers - Forêt Québec (ACRIGéo). 2012. Couche écoforestière 22C08-0201.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Szoecs E, Wagner H. 2016. *vegan* : *Community Ecology Package*. R Package version 2.4-1.
- Pennington W. 1986. Lags in adjustment of vegetation to climate caused by the pace of soil development. Evidence from Britain. *Plant Ecology* **67**: 105–118.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* **87**: 2614–2625.
- Putnam RC, Reich PB. 2017. Climate and competition affect growth and survival of transplanted sugar maple seedlings along a 1700-km gradient. *Ecological Monographs* **87**: 130–157.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raulund-Rasmussen K, Vejre H. 1995. Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. *Plant and Soil* **168**: 345–352.
- Reich PB, Oleksyn J, Modrzynski J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM, Chorover J, Chadwick OA, Hale CM, Tjoelker MG. 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology letters* **8**: 811–818.
- Robitaille A, Saucier JP. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. [Québec]: Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Sainte-Foy.
- Ste-Marie C, Paré D, Gagnon D. 2007. The Contrasting Effects of Aspen and Jack Pine on Soil Nutritional Properties Depend on Parent Material. *Ecosystems* **10**: 1299–1310.
- Svenning JC, Gravel D, Holt RD, Schurr FM, Thuiller W, Münkemüller T, Schiffrers KH, Dullinger S, Edwards TC, Hickler T, Higgins SI, Nabel JEMS, Pagel J, Normand S. 2014. The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography* **37**: 1198–1209.
- Terrail R, Arseneault D, Fortin MJ, Dupuis S, Boucher Y. 2014. An early forest inventory indicates high accuracy of forest composition data in pre-settlement land survey records. *Journal of Vegetation Science* **25**: 691–702.
- Thiffault E, Paré D, Guindon L, Beaudoin A, Brais S, Leduc A, Michel JP. 2013. Assessing forest soil base cation status and availability using lake and stream sediment geochemistry: A case study in Quebec (Canada). *Geoderma* **211**: 39–50.
- Thompson JR, Carpenter DN, Cogbill CV, Foster DR. 2013. Four Centuries of Change in Northeastern United States Forests. *PLoS ONE* **8**: e72540.
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, Nilsson LO, Gundersen P. 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* **255**: 35–48.

- Villeneuve N, Grandtner MM, Fortin JA. 1989. Frequency and diversity of ectomycorrhizal and saprophytic macrofungi in the Laurentide Mountains of Quebec. *Canadian journal of botany* 67: 2616–2629.
- Whitney GG. 1994. *From Coastal Wilderness to Fruited Plain: A History of Environmental Change in Temperate North America from 1500 to the Present*. Cambridge University Press.
- Woodall CW, Oswalt CM, Westfall JA, Perry CH, Nelson MD, Finley AO. 2009. An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management* 257: 1434–1444.
- Ziadi N, Sen Tran T. 2007. Mehlich 3-Extractable Elements. In: Carter M, Gregorich E (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis, (2nd Edition)*. CRC Press

1.9 Tables

Table 2-1 : Mean basal area in m²/ha (standard deviation in parenthesis) by species and by categories of vegetation cover changes between 1930 and 2012-14 for the current and past stands, and shifts

		Increase in conifers		No change		Increase in deciduous species	
		≥ 25%		25% ≤	≥ 25%	≥ 25%	
		21 plots		55 plots		54 plots	
1930	Po.	0.00	(0.00)	0.00	(0.00)	0.00	(0.00)
	BEP	4.29	(3.71)	2.96	(2.86)	2.18	(2.32)
	BEA	5.25	(5.16)	3.70	(4.74)	3.81	(3.71)
	Ac.	0.19	(0.52)	1.77	(4.69)	0.44	(1.78)
	Pi.	1.18	(1.06)	2.33	(3.02)	3.56	(4.31)
	ABB	5.08	(3.70)	6.49	(4.67)	6.98	(4.91)
	THO	0.19	(0.59)	0.58	(2.01)	1.23	(2.69)
	Total BA	16.19	(7.23)	17.82	(8.05)	18.20	(9.22)
2012-14	Po.	0.05	(0.22)	0.31	(1.14)	0.43	(1.62)
	BEP	1.67	(2.29)	1.87	(3.13)	1.41	(2.88)
	BEA	1.43	(2.34)	3.25	(3.57)	3.31	(2.88)
	Ac.	0.19	(0.51)	6.65	(9.46)	17.41	(10.75)
	Pi.	6.14	(5.30)	4.33	(4.46)	1.17	(1.53)
	ABB	15.57	(8.87)	8.98	(7.91)	1.57	(3.01)
	THO	4.52	(8.59)	0.64	(1.67)	0.02	(0.14)
	Total BA	29.57	(9.31)	26.04	(8.23)	25.31	(7.15)
Shifts (current - 1930)	Po.	0.05	(0.22)	0.31	(1.14)	0.43	(1.62)
	BEP	-2.62	(4.42)	-1.09	(3.83)	-0.77	(3.83)
	BEA	-3.83	(3.99)	-0.44	(5.31)	-0.49	(4.62)
	Ac.	0.00	(0.78)	4.89	(8.47)	16.96	(10.21)
	Pi.	4.97	(5.08)	2.00	(4.85)	-2.40	(4.55)
	ABB	10.49	(8.65)	2.49	(7.98)	-5.41	(6.16)
	THO	4.33	(8.35)	0.06	(2.36)	-1.21	(2.70)
	Total BA	13.38	(13.32)	8.21	(12.01)	7.11	(11.37)

With: Po.: *Populus* group, BEP: *Betula papyrifera*, BEA: *Betula alleghaniensis*, Ac.: *Acer* group, Pi.: *Picea* group, ABB: *Abies balsamea*, THO: *Thuja occidentalis*, BA: basal area

Table 2-2 : Mean of soil chemistry data (standard deviation in parenthesis) for horizons O, B and C by categories of current stands cover

		Stands dominated by conifers		Mixed hardwood and conifer stands		Stands dominated by hardwoods		
		≥ 75%		75% < > 75%		≥ 75%		
		35 plots		33 plots		62 plots		
O- horizon	pH	4.66	(0.81)	4.60	(0.45)	4.82	(0.41)	
	CN	22.24	(5.02)	19.48	(4.35)	18.39	(3.15)	
	NH ₄ ⁺	425.33	(288.83)	633.42	(310.76)	543.09	(405.17)	
	NO ₃ ⁻	42.87	(101.52)	55.17	(107.66)	330.85	(308.92)	
	P	124.55	(65.81)	190.10	(81.01)	210.11	(86.45)	
	K	2.43	(1.30)	2.66	(1.28)	1.80	(1.07)	
	Ca	19.82	(13.82)	19.13	(12.09)	20.62	(10.02)	
	Mg	3.70	(1.63)	3.81	(1.27)	4.09	(1.51)	
	Mn	0.89	(0.72)	1.53	(1.00)	1.87	(0.79)	
	Al	7.90	(6.62)	6.59	(5.20)	4.20	(2.99)	
	Fe	1.73	(0.47)	1.62	(0.54)	2.05	(1.13)	
	Na	0.25	(0.14)	0.23	(0.10)	0.18	(0.06)	
	CEC	36.73	(16.88)	35.57	(11.76)	34.80	(10.16)	
B- horizon	pH	4.91	(0.69)	4.92	(0.54)	4.81	(0.34)	
	CN	14.78	(3.63)	14.62	(2.45)	13.60	(2.10)	
	NH ₄ ⁺	25.37	(13.78)	32.55	(18.76)	30.15	(13.41)	
	NO ₃ ⁻	5.07	(5.33)	5.21	(4.28)	12.63	(17.15)	
	P	5.19	(5.20)	5.93	(4.58)	10.28	(11.41)	
	K	0.14	(0.05)	0.18	(0.11)	0.14	(0.04)	
	Ca	3.77	(5.05)	3.52	(3.65)	2.84	(2.76)	
	Mg	0.74	(0.65)	0.85	(0.83)	0.61	(0.35)	
	Mn	0.06	(0.07)	0.06	(0.06)	0.05	(0.04)	
	Al	19.27	(6.35)	20.06	(6.58)	17.31	(6.72)	
	Fe	1.49	(0.54)	1.52	(0.38)	1.94	(0.43)	
	Na	0.06	(0.03)	0.08	(0.08)	0.04	(0.03)	
	CEC	25.52	(5.37)	26.27	(6.20)	22.92	(6.87)	
C-	Exchangeable cations and extractable P	P	7.84	(10.02)	9.44	(9.65)	14.73	(17.96)
		K	0.11	(0.06)	0.11	(0.04)	0.08	(0.03)
		Ca	4.12	(8.06)	3.08	(2.76)	1.72	(2.43)
		Mg	0.70	(0.64)	0.75	(0.64)	0.36	(0.31)

horizon	Mn	0.12	(0.17)	0.06	(0.04)	0.06	(0.09)
	Al	13.85	(7.65)	13.69	(7.35)	8.56	(8.32)
	Fe	1.09	(0.37)	1.24	(0.51)	1.16	(0.45)
	Na	0.11	(0.14)	0.10	(0.11)	0.05	(0.07)
Acid- Extractable cations	K	6.80	(1.76)	7.63	(1.91)	9.00	(2.50)
	Ca	4.02	(6.05)	3.56	(3.69)	3.36	(5.62)
	Mg	34.32	(20.15)	36.28	(16.82)	57.61	(26.52)
	Mn	0.57	(0.41)	0.48	(0.20)	0.71	(0.41)
	Al	58.26	(63.16)	71.06	(81.10)	154.81	(123.85)
	Fe	46.98	(36.67)	51.83	(36.90)	88.31	(43.15)
	Na	1.76	(0.63)	1.90	(0.62)	1.77	(0.51)
Granulometry	% sand	55.32	(5.60)	58.58	(3.98)	60.58	(1.77)
	% silt	22.86	(3.96)	20.49	(2.84)	19.34	(1.02)
	% clay	21.82	(1.66)	20.93	(1.14)	20.08	(0.95)

NH_4^+ and NO_3^- : in mg.kg^{-1} , $\text{NH}_4\text{-N}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ basis.

K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, Na, CEC: in cmol.kg^{-1}

P is in mg.kg^{-1}

Table 2-3 : Summary of the parameters contained in the matrices used the partial RDA models

Hz O & B chemistry	Stand BA in 2012-14	Stand BA in 1930	Shifts in BA	Hz C chemistry	
pH	BEP	BEP	sBEP	P	
NH ₄ ⁺	BEA	BEA	sBEA	K ⁺	
NO ₃ ⁻	Ac.	Ac.	sAc.	Ca ²⁺	
Ca ²⁺	Pi.	Pi.	sPi.	Mg ²⁺	Exchangeable cations
K ⁺	ABB	ABB	sABB	Mn ²⁺	
Mg ²⁺	THO	THO	sTHO	Fe ³⁺	
Na ⁺	Po.	Po.	sPo.	Al ³⁺	
Fe ³⁺				Na ⁺	
Mn ²⁺				K ⁺	
Al ³⁺				Al ³⁺	Acid-extractable cations
P				Fe ³⁺	
C/N				Na ⁺	

Table 2-4 : Results of RDA models

RDA model							% of variance explained							% of total variation explained by axis		
Matrix Y	Matrix X	Matrix W ₁	Matrix W ₂	Hz	Number of plots	p-value	BA in 2012-14	BA in 2012-14 $\cap$ Hz C	Hz C chemistry	Shifts in stands $\cap$ Hz C	Shifts in stands	BA in 1930	Triple $\cap$	axis 1	axis 2	axis 3
Hz chemistry	BA in 2012-14	Hz C chemistry		O	118	0.0002 ***	7.7	7.1	16.1					4.5	1.9	n.s.
				B	112	0.0002 ***	5.8	7.3	21.7					2.1	1.6	1.2
Hz chemistry	BA in 1930	Hz C chemistry	BA in 2012-14	O	112	n.s.	7.1	6.6	13.6			0.8	0.5			
				B	107	n.s.	6.0	7.6	20.5			0	0.9			
Hz chemistry	Shifts in stands	Hz C chemistry		O	112	0.0058 **			16.9	6.0	3.7			2.1	n.s.	n.s.
				B	107	0.0282 *			23.0	7.1	2.5			1	n.s.	n.s.

For the variance partitioning, the $\cap$ represent the proportion explained by the matrices intersections

Table 2-5 : Triplot scores of the partial RDA for explanatory variables

Hz	Explanatory variables	Equation 1			Equation 2			Equation 3		
		Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 1	Axis 2	Axis 3
O	BEP	-0.42	0.27					-0.23		
	BEA	0.44	0.50					-0.31		
	ABB	-0.69	0.13					-0.74		
	THO	-0.04	-0.30					0.20		
	Pi.	-0.44	-0.21					-0.39		
	Ac.	0.69	-0.01					0.60		
	Po.	-0.14	-0.09					-0.11		
B	BEP	-0.41	-0.47	-0.27				-0.38		
	BEA	-0.29	-0.07	0.78				-0.41		
	ABB	-0.40	-0.18	-0.19				-0.58		
	THO	-0.52	0.56	-0.37				-0.27		
	Pi.	-0.35	0.06	-0.18				-0.20		
	Ac.	0.45	0.11	0.28				0.69		
	Po.	0.01	-0.33	-0.42				0.04		

In equation 1: Response matrix = Horizon chemistry, Explanatory matrix = Forest composition in 2012-14, Covariates matrix = C-horizon chemistry

In equation 2: Response matrix = Horizon chemistry, Explanatory matrix = Forest composition in 1930, Covariates matrices = Species composition in 2012-14 and C-horizon chemistry

In equation 3: Response matrix = Horizon chemistry, Explanatory matrix = Shift in stand composition between inventories, Covariates matrices = C-horizon chemistry

1.10 Figures

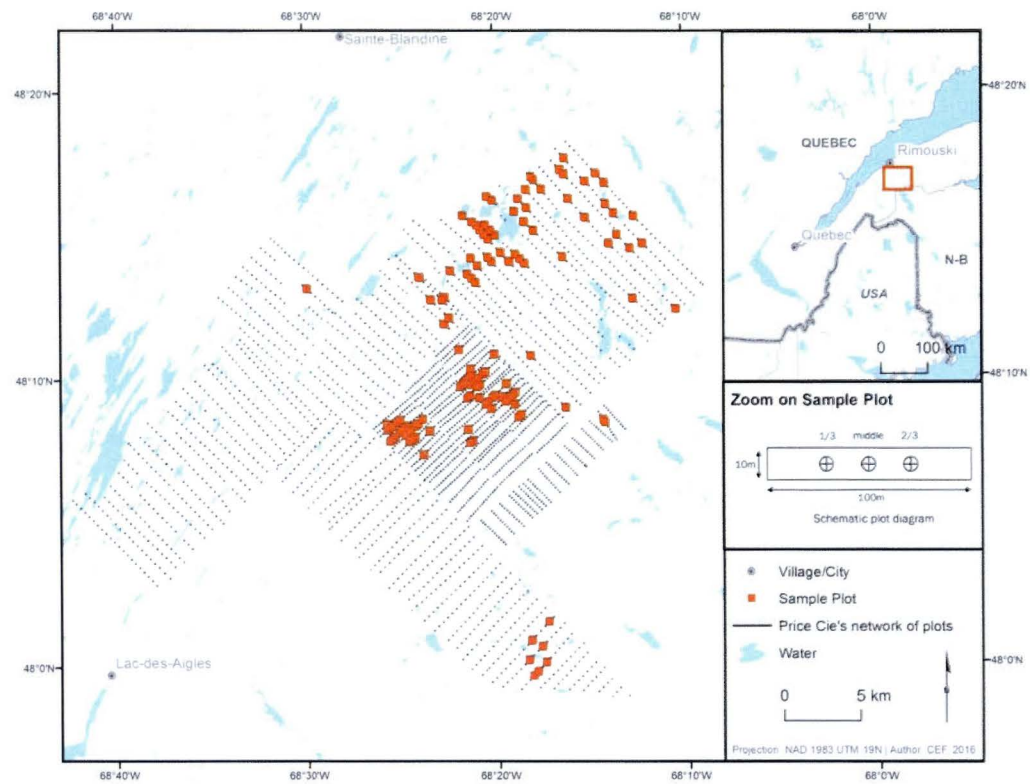


Figure 2-1 : Map of the study area

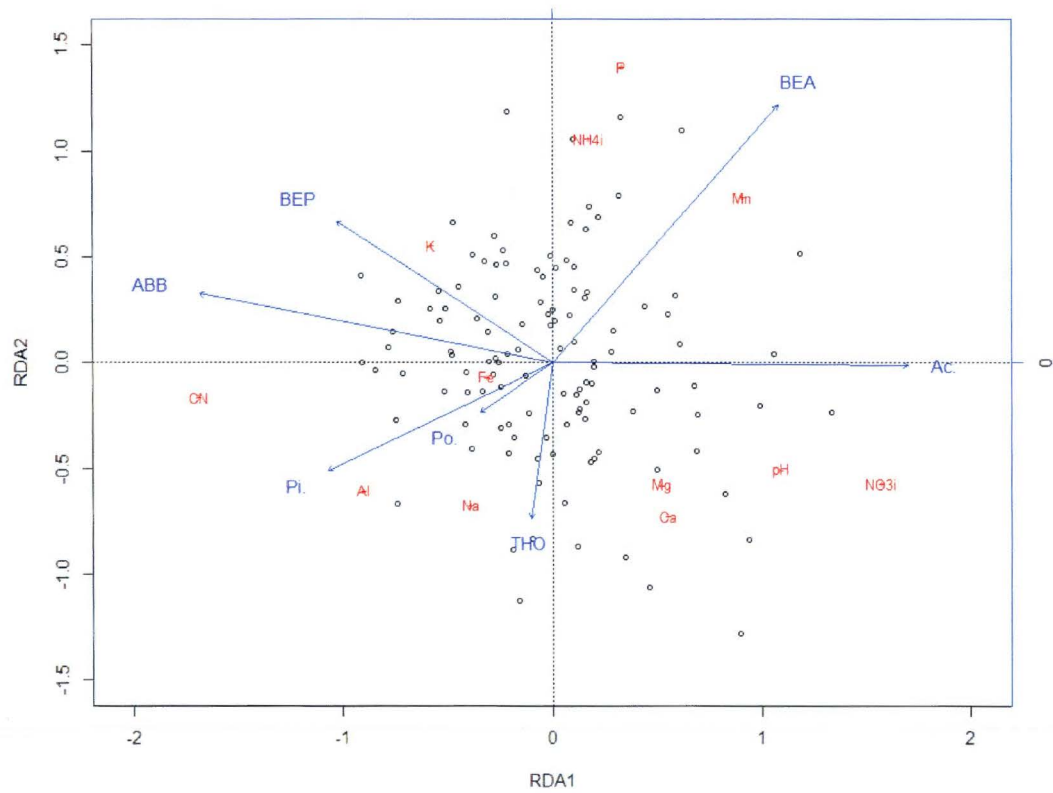


Figure 2-2 : Triplot from the first partial RDA (equation 1) with O-horizon as the response matrix, current forest composition as the explanatory matrix and C-horizon chemistry as the covariate matrix

In blue: explanatory variables with ABB: *Abies balsamea*, BEP: *Betula papyrifera*, BEA: *Betula alleghaniensis*, Ac.: *Acer*, THO: *Thuja occidentalis*, Pi.: *Picea*, Po.: *Populus*

In red: O-horizon chemistry response variables (matrix content is summarized in table 3)

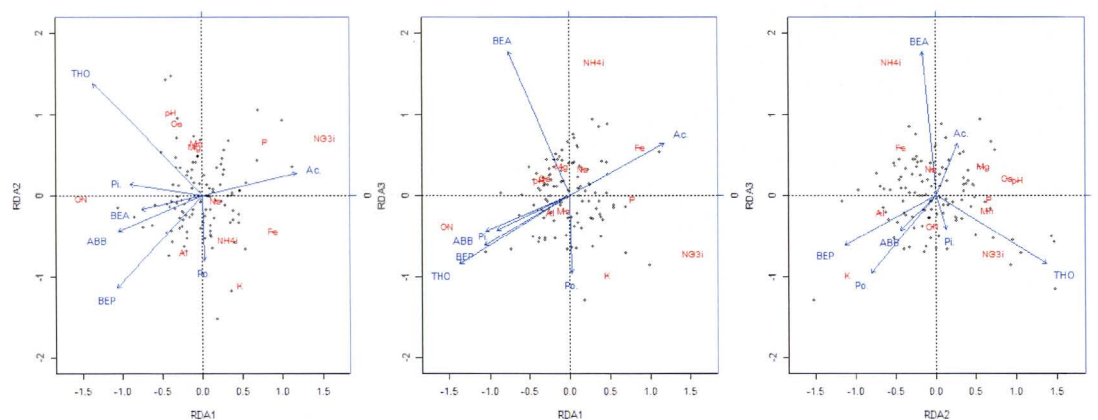


Figure 2-3 : Triplots from the first partial RDA (equation 1) with B-horizon as the response matrix, current forest composition as the explanatory matrix and C-horizon chemistry as the covariate matrix

In blue: explanatory variables with ABB: *Abies balsamea*, BEP: *Betula papyrifera*, BEA: *Betula alleghaniensis*, Ac.: *Acer*, THO: *Thuja occidentalis*, Pi.: *Picea*, Po.: *Populus*

In red: B-horizon chemistry response variables (matrix content is summarized in table 3)

CHAPITRE II

INFLUENCE OF CURRENT VEGETATION, LONG-TERM SHIFTS IN FOREST COMPOSITION AND SOIL PROPERTIES ON THE RADIAL GROWTH OF BALSAM FIR (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.) AND SUGAR MAPLE (*ACER SACCHARUM* MARSH.)

1.1 Abstract

The forests of North America have undergone important changes since the European settlement, particularly in terms of stand composition and the associated changes in soil properties. Yet, nutrient availability is an important factor influencing forest productivity, and the consequences of its variation through time remains poorly understood. This study investigates the effects of long-term stand composition changes and soil properties on the radial growth of two important species of northeastern North America's forest, i.e. sugar maple and balsam fir, using data from 130 plots measured in 1930 and in 2012-14. The links between radial growth, soil nutrients availability, current stand composition and shifts in vegetation were studied with linear mixed-effect models. No effects of long-term shifts on radial growth were found. The radial growth of balsam fir was found to vary with the concentration of available nitrogen in the soil and current proportion of yellow birch in the stand. The radial growth of sugar maple was on the other hand found to be invariant with soil characteristics and stand composition. Our results suggest that changes in soil nutrients due to long-term shifts in stand composition have no legacy effect on the radial growth of sugar maple, but could have indirect effects in the case of balsam fir.

Key words: Shifts in forest composition, Soil properties, Radial growth, Balsam fir, Sugar maple

Résumé

Les forêts d'Amérique du Nord ont subi d'importants changements depuis la colonisation européenne, notamment en ce qui concerne la composition des peuplements et les modifications des propriétés des sols associées. La disponibilité des éléments nutritifs est un facteur important influant sur la productivité de la forêt et les conséquences de sa variation dans le temps restent mal comprises. Cette étude examine les effets des modifications à long terme de la composition du peuplement et des propriétés du sol sur la croissance radiale de deux espèces importantes de la forêt du nord-est de l'Amérique du Nord, c'est-à-dire l'érable à sucre et le sapin baumier, en utilisant les données de 130 parcelles mesurées en 1930 et en 2012-14. Les liens entre la croissance radiale, la disponibilité des éléments nutritifs du sol, la composition actuelle des peuplements et les changements de végétation ont été étudiés à l'aide de modèles linéaires avec effets aléatoires. Aucun effet des changements à long terme sur la croissance radiale n'a été mis en évidence. En revanche, la croissance radiale du sapin baumier varie en fonction de la concentration en azote disponible dans le sol et de la proportion actuelle de bouleau jaune dans le peuplement. D'autre part, la croissance radiale de l'érable à sucre est invariante avec les caractéristiques du sol et la composition du peuplement. Nos résultats suggèrent que les changements dans les éléments nutritifs du sol dus à des changements à long terme dans la composition du

peuplement n'ont aucun effet hérité sur la croissance radiale de l'érable à sucre, mais pourraient avoir des effets indirects dans le cas du sapin baumier.

1.2 Introduction

Forest productivity is driven by both biotic and abiotic factors such as tree diversity (Paquette and Messier, 2011) or climate (Hlásny et al., 2017), which were found to be equally important (Tilman et al., 2012). Soil nutrients are an important component of the abiotic factors (Yuan et al., 2018). Specifically, nitrogen (N) has long been known to be a major limiting factor of plant growth in cold ecosystems (Persson and Forskningsraad, 1980; Wedin and Tilman, 1990), whereas phosphorus (P) has a more important effect in warmer ecosystems (Condit et al., 2013). Availability in other nutrients such as magnesium (Mg) or calcium (Ca) and toxicity of aluminium (Al) and manganese (Mn) can also limit forest productivity (St.Clair et al., 2008). In some North American ecosystems, it was shown that Ca has a major impact on the development of young trees (Bigelow and Canham, 2007).

The forests of northeastern North America have undergone major changes since the European settlement (Fuller et al., 1998; Dupuis et al., 2011; McIntyre et al., 2015). These changes are generally characterised by an increase in the proportion of fast-growing hardwood species such as quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.), sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) and red maple (*Acer rubrum* L.) and a decrease in the importance of conifer species like spruce (mainly white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss) and northern white-cedar (*Thuja occidentalis* L., Boucher et al., 2006; Dupuis et al., 2011). Recent studies have provided evidence that such changes in stand composition may lead to modifications in soil properties (Reich et al., 2005; Brown and Vellend, 2014; Gauthray-Guyénet et al., 2018), and these modifications could occur over a relatively short time frame in temperate conditions (i.e. within three decades, Reich et al., 2005). More specifically, the replacement of conifers by hardwood species induces an increase in soil pH, soil microbial biomass

(Bauhus et al., 1998), N availability in both the O and B-horizons (Gauthray-Guy  net et al., 2018), and a decrease of C storage in the soil (Averill et al., 2014; Fisher et al., 2016).

Sugar maple and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) are both ecologically and economically important species in northeastern North America. Numerous studies have highlighted the role of soil nutrient deficiency (especially in Ca and Mg) in the loss of tree vigor and radial growth of sugar maple (Long et al., 1997; Moore and Ouimet, 2006; St.Clair et al., 2008). In the case of balsam fir, it was shown that radial growth was more important for trees in soils with high N concentration (McNulty and Aber, 1993; Hunt et al., 1999). Very little is known, however, on how long-term shifts in forest composition influence tree growth. In this context, the impacts of changes in soil nutrients availability on two important species such as sugar maple and balsam fir need to be assessed.

The objective of this study was to investigate the effects of long-term shifts in forest composition on tree growth. More specifically, the effects of compositional shifts were linked to tree productivity through their impacts on soil properties. Based a unique historical forest survey with a high spatial accuracy (Terrail et al., 2014), we investigated the links between past forest composition (i.e. 1930), current forest composition (i.e. 2012-14), the changes between both inventories and soil characteristics on the one hand, and the radial growth of fir and sugar maple on the other hand. This was carried out using model selection in a linear mixed-effect modelling framework. Diameter increments in balsam fir were expected to be related to the soil nitrogen concentration (N), whereas sugar maple increments were expected depend on soil calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations. For the balsam fir, diameter increment was expected to vary according to changes in

canopy composition, but with the past vegetation itself having no significant effect. More specifically, an increase in the proportion of hardwoods should induce an increase in diameter increment because of a higher nutrient availability. On the other hand, sugar maple increments were not expected to change with compositional shifts because of a lower variability between sites where sugar maple was present.

1.3 Methods

1.3.1 Study area

The study area is located in the Lower St Lawrence region of the province of Quebec, Canada, approximately 300 km northeast of Quebec City (figure 1). The area belongs to the eastern balsam fir-yellow birch bioclimatic subdomain with a mean elevation of approximately 200 m (Robitaille and Saucier, 1998). The climate is subpolar subhumid, average annual rainfall ranges between 900 and 1100 mm and snow cover between 350 and 400 cm. The temperature averages 2.5°C annually and the growing season length is 160 days. The study area is mostly covered by glacial till with partially podzolized soils, and mesic water regimes.

In the early 1930's, the Price Brothers' Company conducted a dense systematic forest inventory in the study area, with the possibility to trace back the exact location of the plots (Terrail et al., 2014). The network was composed of more than 5000 plots of 1012 m² each (rectangular plots of approx. 10.1 × 100.6 m), aligned on transect lines with a spacing of 100 to 300 m between each plot (see details in Terrail et al. 2014). In each plot, the diameter at breast height (DBH, measured at a

height of 1.3 m above ground) of each live tree was measured in two inch classes (5.1 cm), for trees with a DBH greater than or equal to three inches (7.6 cm). Tree species was noted, with some species grouped as follows: red maple (*Acer rubrum*) and sugar maple (*Acer saccharum*) as “maple”; red spruce (*Picea rubens*), black spruce (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*) as “spruce”. Shrub species were not inventoried.

1.3.2 Forest inventory

A subselection of the 5000 plots was made using the forest maps developed by the Quebec Ministry of Forests (2012). The plots had to be on public land (representing 51% of the 22 681 km² of forest of this region) and in areas where tree felling was authorized. The plots had to fall within mapped polygons dominated by balsam fir or sugar maple and the estimated age class greater or equal to 50 years. These criteria reduced the pool of plots to 300 and 130 were randomly selected and revisited between 2012 and 2014.

Within each of the 130 plots, the original transect was walked and the largest homogenous part was delimited based on the homogeneity of the current vegetation and slope. In this section, basal area per species (BA) was measured with a variable-radius subsampling method using a factor two prism (see details in Gauthray-Guy  net et al. 2018). As in the original inventory, trees with a DBH below 7.6 cm (i.e. 3 inches) and shrubs species were not measured. Some rare species were dropped from the analysis due to their scarceness (*Pinus strobus* and *Larix laricina*: one occurrence, *Fraxinus americana* and *Fraxinus nigra*: two occurrences) and absence from the original inventory. Shifts in species composition were

quantified by subtracting their basal area proportion in 2012-14 from that of the 1930 survey.

1.3.3 Sample tree selection

In each plot, a maximum of five balsam fir and five sugar maple trees were randomly selected leading to a total of 241 balsam fir and 224 sugar maple trees being sampled. To be considered for sampling, trees had to be dominant or codominant and without apparent defects. DBH, total height, and crown height were measured. The selected balsam fir sample trees were then felled and a disk cut from breast height. For the sugar maple sample trees, two perpendicular increment cores were extracted at breast height using an increment borer. The balsam fir disks were air-dried and sanded using 80, 120 and 240-grit paper. The increment cores were glued on core supports, air-dried and sanded with 120, 240, 320 and 600-grit paper. The age of the sample tree and the annual increment of the last 5 years prior to the latest inventory was measured using OSM 3.0 software (SCIEM) with a disk scan of 1200 dpi resolution and a core scan of 2400 dpi resolution. In disks, two perpendicular paths were randomly chosen. Relative growth rate (hereafter RGr) was calculated as the ratio of the 5-year increment to the disk radius (from the pith) 5 years before.

1.3.4 Soil characterisation

A soil pit was dug in the middle of each plot, until the C horizon was reached. The O, B and C-horizons were sampled. In order to consider the high variability of the O and B-horizons at a fine scale, samples were also taken at 1/4 and 3/4 of the plot length.

The three samples were combined together for each horizon, and samples were bagged in airtight bags.

1.3.5 Chemical analysis

Soil samples were kept frozen and then thawed at room temperature in airtight bags to keep their moisture content. Samples were sieved with a 4 mm sieve. The pH of the O and B-horizons were measured in distilled water on fresh samples (McKeague, 1976). Inorganic nitrogen concentrations (NO_3^- and NH_4^+) of both O and B-horizons were measured on a 5 g dry weight equivalent soil sample extracted in 50 ml 2 M KCl extraction (see details in Gauthray-Guy  net et al., 2018). Two extractions were done: the first extraction was done after the 48 h thaw, and the second after 60 days of incubation (see details in L  gar   et al., 2005). Then, concentrations of nitrate (NO_3^-) and ammonium (NH_4^+) were determined by flow injection analysis (FIA, Quickchem 8500, Lachat Instruments, Loveland, Colorado) using the method described by Kalra et al. (2007). As the incubated and non-incubated measurements were highly correlated (i.e. $r = 0.86$ for incubated- NH_4^+ vs. non-incubated- NH_4^+), only the incubated measurement were kept for further analyses. The total available N was obtained by the sum of incubated NO_3^- and NH_4^+ .

For both O, B and C-horizons, the concentrations in exchangeable cations (Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Al^{3+}) and extractable P were measured following a Mehlich III extraction (Carter and Gregorich, 2007) and determination by ICP-AES (Optical Emission Spectrometer, Perkin Elmer, Optima). The cation exchange capacity (CEC) of the O and B-horizons were calculated as the sum of exchangeable cations (Hendershot et al., 2007). The C/N ratio was determined by measuring total C and N by dry combustion using a TruMac CNS analyzer (LECO Corporation, St. Joseph, MI,

USA). Preliminary analyzes showed that the fit statistics of the developed models were not improved by adding the B and C-horizon proprieties variables (the best models for the B and C-horizons had larger BIC than compared to the best model for the O-horizon on the same number of study plots). Thus the variables of the B- and C-horizons were not kept. Finally, the total available N, the concentrations in Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Al^{3+} , Fe^{3+} , Mn^{2+} and extractable P, the pH, the C/N ratio and the CEC of the O-horizon were kept as the available soil variables matrix.

1.3.6 Data analysis

Linear mixed-effect models were used to explain the relative growth rate (RGr) of sugar maple and balsam fir with the plots included as random effects. A reduced model was first built to account for the effect of tree size and age on RGr. Different forms of tree age (i.e. a , $\sqrt{a}$, $1/a$, $1/\sqrt{a}$) and size (i.e. r , $\sqrt{r}$, $1/r$, $1/\sqrt{r}$) were tested, and the model with the lowest Bayesian Information Criterion (BIC) was retained. The best models were as follows (Eqs. 1 and 2):

$$\text{Balsam fir reduced model: } RGr_{ij} = \beta_0 + \beta_1\sqrt{a_i} + \beta_2\sqrt{r_i} + \mu_j + \varepsilon_{ij} \quad [1]$$

$$\text{Sugar maple reduced model: } RGr_{ij} = \beta_0 + \beta_1\sqrt{ag_i} + \beta_2\frac{1}{\sqrt{r_i}} + \mu_j + \varepsilon_{ij} \quad [2]$$

Where β_0 , β_1 , and β_2 are fixed effect parameters estimated by the regression, a_i and r_i are, respectively, the age and radius of tree i , μ_j is the plot as random effect, with $\mu_j \sim N(0, \sigma_i^2)$, and ε_{ij} is the residual random error, with $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2 g^2(Z_{ij} | \delta_1 \delta_2))$. The variance of the error terms converges to 0. The heteroscedastic pattern was corrected by adding a function of variance in both models defined by $g^2(Z_{ij} | \delta_1 \delta_2) = (\delta_1 + Z_{ij}(1 - \delta_1))^{\delta_2}$, where σ_{ij}^2 is the residual variance and δ_1

and δ_2 are two variance parameters to be estimated (see Pinheiro and Bates 2000, ch. 5.2).

The best model for each group of variables (i.e. with the retained soil variables, current stand composition, past stand composition and changes in stand composition, see table 2 for covariates for each group of variables used) was then established. This was done by calibrating every possible combination of each group of variables (Eq. 3).

$$RGr_{ij} = \text{reduced model} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mu_i + \varepsilon_{ij} \quad [3]$$

Where the reduced model is given in Eq. 1 for balsam fir and Eq. 2 for sugar maple, $\mathbf{X}$ is the matrix of covariates, and $\boldsymbol{\beta}$ is the vector of estimated fixed effect parameters.

For example, a total of 4095 models with only the soil variables were calibrated. The list of models was composed of the 12 models with only one soil variable, 66 combinations with 2 soil variables, all the way to one model with all 12 soil variables. Only the models with an explanatory variables variance inflation factor (VIF) lower than 10 were kept (a value that exceeds 10 would indicate multicollinearity, Neter et al., 1996). The model with the lowest Bayesian Information Criterion (BIC, Johnson and Omland, 2004) was judged as the best model for that group of variables. When two models had very close BIC (i.e. a difference in BIC less than 1 point), the most parsimonious model was retained as the best model.

The weight of each model was also calculated for every group. First, the change in BIC (ΔBIC) was obtained by subtracting the BIC of a given model with the BIC of the best model of the group. The BIC weight (wtBIC) was then calculated as (Eq. 4, Burnham and Anderson, 2002):

$$wtBIC_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta BIC_i\right)}{\sum_{r=1}^R \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta BIC_r\right)} \quad [4]$$

The relative importance of each tested covariate was then calculated as the sum of the wtBIC of each model in which the variable was present (Burnham and Anderson, 2002).

The models were built with the nlme package (Pinheiro et al., 2014) and the models ranked with the AICcmodavg package (Mazerolle, 2013) in the R software V.3.3.2 (R Development Core Team, 2016). For the best model of each group, the homoscedasticity and the normality of the residuals were graphically checked. As the response variable (i.e. the relative growth) and the explanatory variables are based on different metrics, the standardized partial regression slopes (hereafter b') were calculated as $b'_j = b_j \frac{S_{X_j}}{S_y}$ (Quinn and Keough, 2002), where b'_j is the standardized partial regression slope of variable j , b_j is the partial regression slope of variable j , S_{X_j} is the standard deviation of the predictor X_j , and S_y is the standard deviation of the response variable y .

1.3.7 Results

The relationship between soil characteristics and tree growth was species dependent. For balsam fir, the inclusion of total available N of the O-horizon led to a model with better fit statistics than the reduced model ($\Delta BIC = 7.6$, table 3). The partial slope for total available N was positive ($b' = 0.23$) and its relative importance (RI = 0.81, table 4) was the highest when compared to other soil variables. Of all the species composition variables available, the model that included the proportion of yellow birch showed the best fit statistics ($\Delta BIC = 10.2$, table 3) when compared to the reduced model (Eq. 1). Balsam fir RGr was found to be positively related to the

yellow birch proportion ($b' = 0.23$), which had the highest relative importance (RI = 0.96, table 4). Balsam fir RGr was also found to be positively related to the past proportion of yellow birch ($b' = 0.17$, table 4). The RI of this variable was 0.71, which is greater than that of the past proportion of northern white-cedar (RI = 0.44, table 4), the second most important variable in this group. The model with past forest composition was however very close in terms of fit statistics to the reduced model ($\Delta\text{BIC} = 1.1$, table 3). Shifts in forest composition were also found to have very little effect on balsam fir RGr, with the best model including changes in the proportion of cedar showing only slightly better fit statistics than the reduced model ($\Delta\text{BIC} = 0.9$, table 3). Balsam fir RGr was negatively related to the changes in northern white-cedar proportion RGr ($b' = -0.16$, table 4), meaning that the balsam fir RGr decrease with the increase of northern white-cedar proportion over time. The relative importance of this variable was the highest in the shifts of composition group (RI = 0.78, table 4).

Finally, when the three variables with the highest relative importance from each group (i.e. soil characteristics, current forest composition, past forest composition and changes in forest composition) were tested, the model with the best fit statistics was found to contain total available N of O-horizon and the current proportion of yellow birch ($\Delta\text{BIC} = 11.1$, table 3). The yellow birch proportion was the variable with the highest relative importance (RI = 0.89, table 4), followed by total available N (RI = 0.58, table 4). In this model, balsam fir RGr was also found to be positively related to the proportion of yellow birch ($b' = 0.17$) and available N ($b' = 0.17$, table 4).

In the case of sugar maple, the models with soil characteristics were found to have lower BIC values than the reduced model ($\Delta\text{BIC} = -4.2$). Extractable P was the characteristic with the largest relative importance, although its value was low (RI =

0.21) and the partial regression slope was not statistically significant. The model with current forest composition characteristics was very close to the reduced model ($\Delta\text{BIC} = -0.4$, table 3). The proportion of hardwoods had the highest relative importance ($\text{RI} = 0.46$, table 4) and it was negatively related to RGr ($b' = -0.15$, table 4). The past species composition variables also had only small effects on the sugar maple RGr. The model containing the past proportion of sugar maple was close to the reduced model ($\Delta\text{BIC} = 0.5$, table 3). The proportion of sugar maple in 1930 had the highest relative importance ($\text{RI} = 0.77$) and was it negatively related to the RGr ($b' = -0.14$, table 4). None of the variables in the shifts in forest composition showed better fit statistics when compared to the reduced model ($\Delta\text{BIC} = -3.3$, table 3). The change in paper birch proportion had the largest relative importance ($\text{RI} = 0.33$, table 4), but the partial regression slope was not statistically significant.

When the three variables with the highest RI of each group were pooled together as possible covariates, the model containing only the past proportion of sugar maple was found to have the lowest BIC. This model was the same as the retained model of the past forest composition group, and was close to the reduced model ($\Delta\text{BIC} = -0.5$, table 3). The past proportion of sugar maple was the variable with the highest relative importance ($\text{RI} = 0.57$), followed by the current proportion of hardwoods ($\text{RI} = 0.48$, table 4).

1.4 Discussion

The links between the relative growth of balsam fir and sugar maple and variables describing soil properties, current and past vegetation and changes in forest composition were quantified. In the case of balsam fir, the model selection highlighted that balsam fir RGr was proportional to the total available N and the

current proportion of yellow birch, whereas no direct effect of changes in forest composition were found. In the case of sugar maple, the radial growth does not seem to be directly related to the tested variables.

Balsam fir RGr was proportional to the total available N and N was the only nutrient with a high relative importance among all soil variables tested. In the boreal forest, plant growth is often limited by N availability (Näsholm et al., 1998). N is rarely included in growth models because site index, which is more integrative, is preferentially used (DeRose and Seymour, 2009; Bérubé-Deschênes et al., 2017). Despite this, N was found to have a positive effect on balsam fir growth (Hunt et al., 1999), which is consistent with our results. In the case of sugar maple, none of the soil variables was found to explain the variation in RGr for sugar maple. Moreover, the relative importance of the soil variables was low, even though sugar maple is known to be a nutrient-demanding species (Ouimet et al., 1996; Hallett et al., 2006; Vadeboncoeur, 2010). In the study area, nutrient availability was not found to be limiting for the sugar maple growth, similarly to the situation observed by Gasser et al. (2010). Sugar maple is known to have important crown plasticity (Martin-Ducup et al., 2016), which can enable each tree to maximise its light capture, and hence maintain high growth rates (Williams et al., 2017). Furthermore, it has been evidenced that light interception is the most important factor explaining the sugar maple radial growth, before nutrient availability (Nolet et al., 2015). This might explain why we found very weak relationships between sugar maple RGr and soil properties.

Of all variables related to the current forest composition, sugar maple RGr was found to be negatively related to the proportion of hardwood species, which had the highest relative importance, followed by total plot BA. However, the addition of

current forest composition variables did not improve the reduced models. The total BA was found to be the best predictor of diameter growth among several competition indices tested in uneven-aged sugar maple stands (Kiernan et al., 2008). However, in our study the selected sugar maple trees were dominant or codominant. Moreover, the species tended to dominate the composition of stands where it was present. Thus, the observed radial tree growth might be less affected by competition from other species.

In the case of balsam fir, the RGr was found to be positively related to the current proportion of yellow birch, which was the only variable with a large relative importance. Yellow birch litter is known to improve litter quality because of its high proportion of base cations and low acidity (Côté and Fyles, 1994; Duchesne et al., 2010). Within the same dataset, yellow birch proportion was found to be positively related to NH_4^+ concentration (see Gauthray-Guyénet et al., 2018), which is the preferred form of N for conifers (Hangs et al., 2004). Nutrients from yellow birch litter could thus enhance the growth of balsam fir. Otherwise, another possible and concomitant explanation is the reduction of competition for light due to a better crown complementarity (Martin-Ducup et al., 2016). The reduction of competition could also be due to a different root prospecting patterns between the two species because of their root architecture (Burns et Honkala, 1990a, 1990b). Moreover, yellow birch is also a species which forms ectomycorrhizal associations (Cheng et al., 2005), such as balsam fir. This same mychorizean association between the two species could allow nutrient sharing. More studies would be needed to test these different hypotheses.

The addition of variables related to past forest composition and to the changes between the two inventories failed to improve the statistical fit for both species

compared to their reduced model. As expected, the 1930 species composition seemed to have no legacy effect on the current growth of the two studied species. The results suggest that the traces of past cover have totally disappeared after 80 years. In the same study plots, no correlations were found between the past stand composition and the soil properties, but the shifts between the two inventories were correlated with changes in soil properties. Specifically, an increase in sugar maple was correlated with an increase in soil NO_3^- , and an increase in balsam fir BA with a higher C/N ratio (Gauthray-Guy  net et al., 2018). Although, results of this previous study confirmed that shifts in tree composition should be viewed as a key driver of soil properties (Lovett et al., 2002; Reich et al., 2005; Crowley and Lovett, 2017), none of the tested variables seemed directly related to the growth of either species. The inherent properties of soil (i.e. such as nutrient availability) can interfere with the signal from vegetation shifts, and therefore cause a time lag in the soil properties response (Pennington, 1986; Brown and Vellend, 2014). Despite the existence of such a time lag, the changes in soil properties have been probably already integrated in part in an 80-years time frame. This suggests that the residual traces are not sufficient to have a direct effect on the current tree growth.

In the case of balsam fir, the variable with the highest relative importance was the shift in northern white-cedar proportion, with balsam fir RGr being negatively related to this variable. Overall, the importance of Northern white-cedar was found to decrease between both inventories (Dupuis et al., 2011). Northern white-cedar is currently often found on poorly drained sites such as in depressions, lake and river shores and organic deposits (Danne  rolles et al., 2017). The poorly drained conditions could thus explain why balsam fir RGr was inversely proportional to an increase in the proportion of northern white-cedar, as the growth of balsam fir is long known to be slow in poorly drained sites (Burns and Honkala, 1990).

1.5 Conclusion

The results presented in our study revealed clear differences in the relationship between site characteristics and the growth of balsam fir and sugar maple. For a given tree age and tree radius in the reduced model, the total available N and current yellow birch proportion were found to play a larger role on the growth of balsam fir. On the other hand, the larger crown plasticity of sugar maple (Martin-Ducup et al., 2016) could partly explain these findings. However, the radial growth was measured only for the last five years in our dominant or codominant sample trees. This can thus limit the effect of competition, particularly in the case of sugar maple, which was mostly found in even-aged stands dominated by sugar maple. No clear direct effects of the changes in forest composition were detected. However, a path analysis approach such as that developed by Shipley (2009) could be relevant to determine both direct and indirect effects of changes in forest composition on tree growth. In the present context of global warming, the effects of soil properties alteration related to the expected tree species reshuffle (Woodall et al., 2009) remains a relevant issue to investigate.

1.6 Acknowledgment

We thank the FQRNT (Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies) and the Groupe Lebel for funding. We thank the Laurentian Forestry Centre for the precious support in soil chemical analyzes, and the CEF (Centre d'étude de la Forêt) for its support.

1.7 References

- Averill, C., Turner, B.L., Finzi, A.C., 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505, 543–545.
<https://doi.org/10.1038/nature12901>
- Bauhus, J., Paré, D., Côté, L., 1998. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biol. Biochem.* 30, 1077–1089.
- Bérubé-Deschênes, A., Franceschini, T., Schneider, R., 2017. Quantifying competition in white spruce (*Picea glauca*) plantations. *Ann. For. Sci.* 74, 26.
<https://doi.org/10.1007/s13595-017-0624-3>
- Bigelow, S.W., Canham, C.D., 2007. Nutrient limitation of juvenile trees in a northern hardwood forest: Calcium and nitrate are preeminent. *For. Ecol. Manag.* 243, 310–319. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.027>
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2006. Logging-induced change (1930–2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 36, 505–517.
- Brown, C.D., Vellend, M., 2014. Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20141779.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1779>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer.
- Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990. *Silvics of North America: Volume 1. Conifers*. United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Agriculture Handbook.
- Carter, M., Gregorich, E. (Eds.), 2007. *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005271>
- Condit, R., Engelbrecht, B.M.J., Pino, D., Pérez, R., Turner, B.L., 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 5064–5068.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1218042110>
- Côté, B., Fyles, J.W., 1994. Nutrient concentration and acid-base status of leaf litter of tree species characteristic of the hardwood forest of southern Quebec. *Can. J. For. Res.* 24, 192–196.
- Crowley, K.F., Lovett, G.M., 2017. Effects of nitrogen deposition on nitrate leaching from forests of the northeastern United States will change with tree species composition. *Can. J. For. Res.* 47, 997–1009. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0529>
- Dannehyrolles, V., Dupuis, S., Arseneault, D., Terrail, R., Leroyer, M., de Römer, A., Fortin, G., Boucher, Y., Ruel, J., 2017. Eastern white cedar long-term dynamics in eastern Canada: Implications for restoration in the context of ecosystem-based management. *For. Ecol. Manag.* 400, 502–510.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.024>

- DeRose, R.J., Seymour, R.S., 2009. The effect of site quality on growth efficiency of upper crown class *Picea rubens* and *Abies balsamea* in Maine, USA Publication 3046 of the Maine Agricultural and Forestry Experiment Station. *Can. J. For. Res.* 39, 777–784. <https://doi.org/10.1139/X09-012>
- Duchesne, L., Ouimet, R., Houle, D., 2010. Nutrient transfer by leaf litterfall during a sugar maple decline episode at Lake Clair watershed, Québec, Canada. *Plant Ecol.* 208, 213–221. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9699-8>
- Dupuis, S., Arseneault, D., Sirois, L., 2011. Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. *J. Veg. Sci.* 22, 564–575.
- Fisher, J.B., Sweeney, S., Brzostek, E.R., Evans, T.P., Johnson, D.J., Myers, J.A., Bourg, N.A., Wolf, A.T., Howe, R.W., Phillips, R.P., 2016. Tree-mycorrhizal associations detected remotely from canopy spectral properties. *Glob. Change Biol.* 22, 2596–2607. <https://doi.org/10.1111/gcb.13264>
- Fuller, J.L., Foster, D.R., McLachlan, J.S., Drake, N., 1998. Impact of Human Activity on Regional Forest Composition and Dynamics in Central New England. *Ecosystems* 1, 76–95. <https://doi.org/10.1007/s100219900007>
- Gasser, D., Messier, C., Beaudet, M., Lechowicz, M.J., 2010. Sugar maple and yellow birch regeneration in response to canopy opening, liming and vegetation control in a temperate deciduous forest of Quebec. *For. Ecol. Manag.* 259, 2006–2014. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.011>
- Hallett, R.A., Bailey, S.W., Horsley, S.B., Long, R.P., 2006. Influence of nutrition and stress on sugar maple at a regional scale. *Can. J. For. Res.* 36, 2235–2246.
- Hangs, R.D., Greer, K.J., Sulewski, C.A., 2004. The effect of interspecific competition on conifer seedling growth and nitrogen availability measured using ion-exchange membranes. *Can. J. For. Res.* 34, 754–761. <https://doi.org/10.1139/x03-229>
- Hendershot, W., Lalande, H., Duquette, M., 2007. Ion Exchange and Exchangeable Cations, in: *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press, pp. 173–178. <https://doi.org/10.1201/9781420005271.ch18>
- Hlásny, T., Trombik, J., Bošela, M., Merganič, J., Marušák, R., Šebeň, V., Štěpánek, P., Kubišta, J., Trnka, M., 2017. Climatic drivers of forest productivity in Central Europe. *Agric. For. Meteorol.* 234, 258–273.
- Hunt, E.R., Lavigne, M.B., Franklin, S.E., 1999. Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. *Ecol. Model.* 122, 151–164.
- Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Kiernan, D.H., Bevilacqua, E., Nyland, R.D., 2008. Individual-tree diameter growth model for sugar maple trees in uneven-aged northern hardwood stands under selection system. *For. Ecol. Manag.* 256, 1579–1586.
- Légaré, S., Pare, D., Bergeron, Y., 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant Soil* 275, 207–220.
- Long, R.P., Horsley, S.B., Lilja, P.R., 1997. Impact of forest liming on growth and crown vigor of sugar maple and associated hardwoods. *Can. J. For. Res.* 27, 1560–1573.

- Lovett, G.M., Weathers, K.C., Arthur, M.A., 2002. Control of Nitrogen Loss from Forested Watersheds by Soil Carbon:Nitrogen Ratio and Tree Species Composition. *Ecosystems* 5, 0712–0718. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0153-1>
- Martin-Ducup, O., Schneider, R., Fournier, R.A., 2016. Response of sugar maple (*Acer saccharum*, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. *For. Ecol. Manag.* 374, 20–32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.047>
- Maynard, D.G., Kalra, Y.P., Crumbaugh, J.A., 2007. Nitrate and Exchangeable Ammonium Nitrogen, in: *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005271.ch6>
- Mazerolle, M.J., 2013. AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q) AIC (c) v. 2.1-0. R Package Version 1, 35.
- McIntyre, P.J., Thorne, J.H., Dolanc, C.R., Flint, A.L., Flint, L.E., Kelly, M., Ackerly, D.D., 2015. Twentieth-century shifts in forest structure in California: Denser forests, smaller trees, and increased dominance of oaks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 1458–1463.
- McKeague, J.A., 1976. *Manual on Soil Sampling and Methods of Analysis*, Canadian Society of Soil Science. ed. Ottawa, Ont.
- McNulty, S.G., Aber, J.D., 1993. Effects of chronic nitrogen additions on nitrogen cycling in a high-elevation spruce–fir stand. *Can. J. For. Res.* 23, 1252–1263.
- MFFP - Direction des inventaires forestiers - Forêt Québec (ACRIGéo), 2012. Couche écoforestière 22C08-0201.
- Moore, J.D., Ouimet, R., 2006. Ten-year effect of dolomitic lime on the nutrition, crown vigor, and growth of sugar maple. *Can. J. For. Res.* 36, 1834–1841.
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Högborg, M., Högborg, P., 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392, 914–916.
- Neter, J., Kutner, M., Nachtsheim, C., Wasserman, W., 1996. *Applied linear statistical models*. Irwin.
- Nolet, P., Delagrangé, S., Bannion, K., Messier, C., Kneeshaw, D., 2015. Liming has a limited effect on sugar maple – American beech dynamics compared with beech sapling elimination and canopy opening. *Can. J. For. Res.* 45, 1376–1386. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0010>
- Ouimet, R., Camiré, C., Furlan, V., 1996. Effect of soil K, Ca and Mg saturation and endomycorrhization on growth and nutrient uptake of sugar maple seedlings. *Plant Soil* 179, 207–216.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 170–180.
- Pennington, W., 1986. Lags in adjustment of vegetation to climate caused by the pace of soil development. Evidence from Britain. *Plant Ecol.* 67, 105–118. <https://doi.org/10.1007/BF00037361>
- Persson, T., Forskningsraad, S.N., 1980. Structure and function of northern coniferous forests: an ecosystem study. Swedish Natural Science Research Council (NFR).
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2014. R Core Team (2014) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. See [HttpCRAN R-Proj. Orgpackage Nlme](http://CRAN.R-project.org/package=nlme).

- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzynski, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J., Chadwick, O.A., Hale, C.M., Tjoelker, M.G., 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecol. Lett.* 8, 811–818. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. [Québec]: Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Sainte-Foy.
- Shipley, B., 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90, 363–368. <https://doi.org/10.1890/08-1034.1>
- St.Clair, S.B., Sharpe, W.E., Lynch, J.P., 2008. Key interactions between nutrient limitation and climatic factors in temperate forests: a synthesis of the sugar maple literature. *Can. J. For. Res.* 38, 401–414. <https://doi.org/10.1139/X07-161>
- Terrail, R., Arseneault, D., Fortin, M.-J., Dupuis, S., Boucher, Y., 2014. An early forest inventory indicates high accuracy of forest composition data in pre-settlement land survey records. *J. Veg. Sci.* 25, 691–702. <https://doi.org/10.1111/jvs.12142>
- Tilman, D., Reich, P.B., Isbell, F., 2012. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 10394–10397. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208240109>
- Vadeboncoeur, M.A.V.M.A., 2010. Meta-analysis of fertilization experiments indicates multiple limiting nutrients in northeastern deciduous forests. *Can. J. For. Res.* 40, 1766–1780.
- Wedin, D.A., Tilman, D., 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84, 433–441. <https://doi.org/10.1007/BF00328157>
- Williams, L.J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., Reich, P.B., 2017. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 0063. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0063>
- Woodall, C.W., Oswalt, C.M., Westfall, J.A., Perry, C.H., Nelson, M.D., Finley, A.O., 2009. An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *For. Ecol. Manag.* 257, 1434–1444. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.013>
- Yuan, Z., Ali, A., Wang, S., Gazol, A., Freckleton, R., Wang, X., Lin, F., Ye, J., Zhou, L., Hao, Z., Loreau, M., 2018. Abiotic and biotic determinants of coarse woody productivity in temperate mixed forests. *Sci. Total Environ.* 630, 422–431. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.125>

1.8 Tables

Table 3-1 : Mean of soil chemistry and of basal area in m²/ha (standard deviation in parenthesis) by species

		Sugar maple		Balsam fir	
		69 plots		72 plots	
Soil	Nfin	876.37	(404.72)	616.83	(356.97)
	P	202.44	(84.08)	164.89	(84.86)
	K	1.85	(1.13)	2.82	(1.30)
	Ca	20.93	(9.46)	17.87	(11.20)
	Mg	4.05	(1.35)	3.55	(1.30)
	Na	0.18	(0.07)	0.23	(0.11)
	Fe	1.96	(1.14)	1.60	(0.48)
	Mn	1.83	(0.82)	1.27	(0.94)
	Al	3.91	(2.89)	7.55	(5.66)
	pH	4.83	(0.38)	4.58	(0.63)
	CEC	34.70	(9.85)	34.89	(12.90)
	CN	18.01	(3.16)	20.97	(4.97)
Current Vegetation	PBI	0.43	(1.54)	2.48	(2.99)
	YBI	3.45	(2.70)	2.14	(3.01)
	SMg	19.92	(9.06)	1.84	(5.01)
	POg	0.39	(1.73)	0.25	(0.62)
	BAL	1.03	(1.88)	12.60	(8.26)
	SPg	0.96	(1.49)	4.94	(4.64)
	CED	0.03	(0.21)	1.65	(4.80)
	Hdwood	24.20	(8.09)	6.71	(6.43)
	BA _{tot}	26.22	(7.41)	25.90	(8.50)

Past Vegetation	PBI	2.45	(2.55)	3.13	(3.01)
	YBI	5.57	(4.58)	2.45	(3.64)
	SMg	1.51	(3.48)	0.12	(0.64)
	POg	0.00	(0.00)	0.00	(0.00)
	BAL	5.88	(4.13)	7.02	(5.53)
	SPg	2.90	(3.27)	2.65	(3.88)
	CED	0.95	(2.46)	0.59	(1.93)
	Hdwood	9.52	(6.44)	5.71	(4.96)
	BA _{tot}	19.25	(8.23)	15.98	(8.90)
Shifts in Vegetation	PBI	-2.01	(3.01)	-0.66	(4.08)
	YBI	-2.11	(5.26)	-0.31	(3.90)
	SMg	18.41	(8.75)	1.72	(5.07)
	POg	0.39	(1.73)	0.25	(0.62)
	BAL	-4.84	(4.67)	5.58	(10.14)
	SPg	-1.94	(3.76)	2.29	(5.77)
	CED	-0.92	(2.48)	1.06	(5.03)
	Hdwood	14.68	(10.48)	1.00	(7.86)
	BA _{tot}	6.98	(11.15)	9.92	(13.58)

NH₄⁺ and NO₃⁻ : in mg.kg⁻¹, NH₄-N and NO₃-N basis.

K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, Na, CEC: in cmol.kg⁻¹

P is in mg.kg⁻¹

With PBI: paper birch, YBI: yellow birch, SMg: maple group, POg: populus group, BAL: balsam fir, SPg : spruce group, CED: norther white-cedar, Hdwood: cumuluative BA for hardwood speices, BA_{tot}: total BA per plot

Table 3-2 : Available variables in each tested group

Group	Balsam fir	Sugar maple
Soil	N_{tot}	N_{tot}
	Na	Na
	P	P
	CN	CN
	K	K
	Mg	Mg
	Fe	Fe
	Mn	Mn
	pH	pH
	Ca	Ca
	Al	Al
	CEC	CEC
Current tree species composition	Hardwood (Hdwood)	Hardwood (Hdwood)
	Paper birch (PBI)	Paper birch (PBI)
	Yellow birch (YBI)	Yellow birch (YBI)
	Sugar maple (SM)	Sugar maple (SM)
	Balsam fir (BAL)	Balsam fir (BAL)
	Northern white-cedar (CED)	Northern white-cedar (CED)
	BA_{tot}	BA_{tot}
Past tree species composition	$Hardwood_{past}$	$Hardwood_{past}$
	$Paper\ birch_{past}$	$Sugar\ maple_{past}$
	$Yellow\ birch_{past}$	$Yellow\ birch_{past}$
	$Balsam\ fir_{past}$	$Balsam\ fir_{past}$

	Northern white-cedar _{past}	Northern white-cedar _{past}
	Spruce _{past}	Spruce _{past}
Shifts in tree species composition	Hardwood _{shift}	Hardwood _{shift}
	Paper birch _{shift}	Paper birch _{shift}
	Yellow birch _{shift}	Yellow birch _{shift}
	Sugar maple _{shift}	Sugar maple _{shift}
	Balsam fir _{shift}	Balsam fir _{shift}
	Spruce _{shift}	Spruce _{shift}
	Northern white-cedar _{shift}	Northern white-cedar _{shift}
All variables	Nfin	Fe
	Na	Mn
	P	P
	Yellow birch	Hardwood
	BA _{tot}	BA _{tot}
	Sugar maple	Northern white-cedar _{past}
	Yellow birch _{past}	Spruce _{past}
	Northern white-cedar _{past}	Sugar maple _{past}
	Paper birch _{past}	Norther white-cedar _{shift}
	Northern white-cedar _{shift}	Hardwood _{shift}
	Sugar maple _{shift}	Paper birch _{shift}
	Spruce _{shift}	

Table 3-3 : Model selection results

Balsam fir				B_k							
Hypothesis	B_0	$\sqrt{age_j}$	$\sqrt{r_j}$	$[N]_{tot_i}$	%YBI _i	%YBI _{past_i}	ΔCED_i	μ_i	ϵ_{ij}	BIC	Δ BIC
Reduced model	0.231	-0.010	-0.006					0.022	0.306	-1872.6	-
Soil	0.225	-0.011	-0.006	2.74E-05 (***)				0.021	0.302	-1880.2	7.6
Current vegetation	0.224	-0.010	-0.006		7.72E-04 (**)			0.021	0.292	-1882.8	10.2
Past vegetation	0.228	-0.010	-0.006			3.80E-04 (*)		0.022	0.310	-1873.7	1.1
Shifts	0.233	-0.010	-0.006				-3.54E-04 (*)	0.022	0.293	-1873.5	0.9
Total	0.222	-0.011	-0.006	2.01E-05 (*)	5.46E-04 (*)			0.019	0.310	-1883.7	11.1
Sugar maple				B_k							
	B_0	$\sqrt{age_j}$	$\frac{1}{\sqrt{r_j}}$	$[P]_i$	%hdw _i	%SM _{past_i}	ΔPBI_i	μ_i	ϵ_{ij}	BIC	Δ BIC
Reduced model	0.050	-0.006	0.790					0.011	0.403	-2262.1	-
Soil	0.054	-0.006	0.789	n.s.				0.011	0.403	-2257.9	-4.2
Current vegetation	0.081	-0.006	0.755		-3.21E-04 (**)			0.010	0.360	-2261.7	-0.4
Past vegetation	0.050	-0.006	0.800			-2.44E-04 (*)		0.010	0.397	-2262.6	0.5
Shifts	0.043	-0.006	0.816				n.s.	0.011	0.399	-2258.8	-3.3
Total	0.050	-0.006	0.800			-2.44E-04 (*)		0.010	0.397	-2262.6	0.5

With: YBI : Yellow birch, BA_tot : total current basal area, SM : Sugar maple, CED : Northern white-cedar, BAL : Balsam fir, PBI: Paper birch, hdwood : Hardwood
 CED_{past} : proportion of the species in 1930 and CED_{shifts} : difference between the proportion of the species in the current inventory and the proportion in 1930

Table 3-4 : Variable relative importance of each group

	rank	BALSAM FIR				SUGAR MAPLE		
		variable	RI	<i>b'</i>		variable	RI	<i>b'</i>
Soil group	1	N _{tot}	0.81	0.23 ***		P	0.21	
	2	Na	0.45			Mn	0.16	
	3	P	0.25			Fe	0.15	
	4	CN	0.19			CN	0.12	
	5	K	0.12			Na	0.11	
	6	Mg	0.09			Mg	0.10	
	7	Fe	0.09			K	0.10	
	8	Mn	0.07			pH	0.10	
	9	pH	0.07			Al	0.09	
	10	Ca	0.07			N _{tot}	0.09	
	11	Al	0.06			Ca	0.09	
	12	CEC	0.05			CEC	0.08	
Current tree species composition	1	YBI	0.96	0.23 **		hdwood	0.46	- 0.15 **
	2	BA _{tot}	0.12			BA _{tot}	0.36	
	3	SMA	0.12			CED	0.24	
	4	CED	0.10			SMA	0.15	
	5	hdwood	0.08			BAL	0.14	
	6	PBI	0.06			YBI	0.07	
	7	BAL	0.06			PBI	0.06	
Past tree species composition	1	YBI _{past}	0.71	0.17 *		SMA _{past}	0.77	- 0.14 *
	2	CED _{past}	0.44			CED _{past}	0.46	
	3	PBI _{past}	0.24			SPR _{past}	0.13	
	4	Hdwood _{past}	0.23			BAL _{past}	0.09	
	5	SPR _{past}	0.05			hdwood _{past}	0.09	
	6	BAL _{past}	0.04			YBI _{past}	0.06	
Shifts in tree species composition	1	CED _{shift}	0.78	- 0.16 *		PBI _{shift}	0.33	
	2	SMA _{shift}	0.15			CED _{shift}	0.33	
	3	SPR _{shift}	0.13			hdwood _{shift}	0.13	
	4	BAL _{shift}	0.09			YBI _{shift}	0.12	
	5	hdwood _{shift}	0.09			BAL _{shift}	0.12	
	6	YBI _{shift}	0.07			SMA _{shift}	0.10	
	7	PBI _{shift}	0.06			SPR _{shift}	0.10	
All variables	1	YBI	0.89	0.17 *		SMA _{past}	0.57	- 0.14 *

group	2	N _{tot}	0.58	0.17	*	hdwood	0.48
	3	YBI _{past}	0.37			CED _{past}	0.25
	4	CED _{shift}	0.33			CED _{shift}	0.20
	5	Na	0.31			SPR _{shift}	0.19
	6	CED _{past}	0.27			BA _{tot}	0.17
	7	BA _{tot}	0.24			P	0.17
	8	PBI _{past}	0.13			hdwood _{shift}	0.12
	9	P	0.11			PBI _{shift}	0.10
	10	SMA	0.10			Fe	0.07
	11	SPR _{shift}	0.06			Mn	0.07
	12	SMA _{shift}	0.05				

With : RI: the relative importance of each variable, b' : the estimate of the best model

1.9 Figures

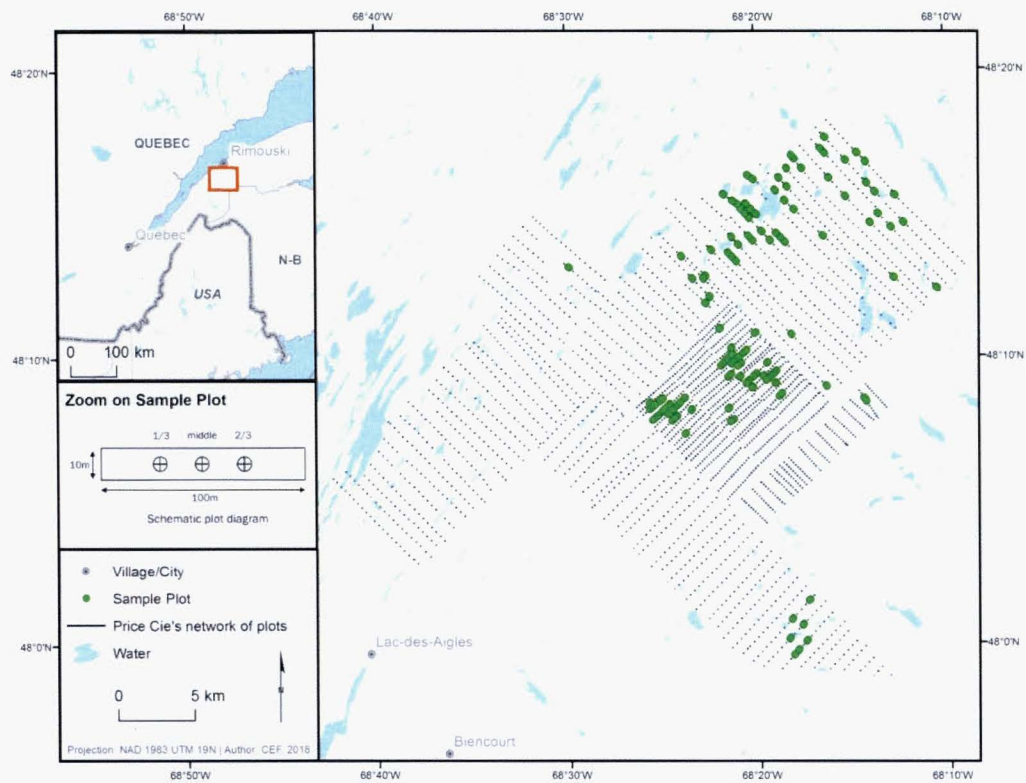


Figure 3-1 : Map of the study area

CHAPITRE III

EFFET DU CLIMAT, DES CHANGEMENTS À LONG TERME DE LA COMPOSITION FORESTIÈRE ET DES PROPRIÉTÉS DU SOL SUR LA DENSITÉ DU BOIS DU SAPIN BAUMIER (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.)

1.1 Résumé

Les forêts d'Amérique du Nord ont connu d'importants changements depuis la colonisation européenne et ces changements ont entraîné des modifications des propriétés du sol qui demeurent mal comprises. Les propriétés du sol et en particulier la disponibilité des nutriments sont un déterminant important de la croissance radiale et pour la densité du bois. Le climat influence également ces deux caractéristiques. Cette étude s'intéresse aux effets à long terme des changements de composition du peuplement sur la densité du bois du sapin baumier (espèce clé des forêts du nord-est de l'Amérique du Nord), en revisitant 70 placettes inventoriées en 1930. Les liens entre la densité du bois, les nutriments du sol, la végétation actuelle, les changements de composition et les variables climatiques saisonnières ont été étudiés à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes. Les nutriments et la végétation semblaient avoir peu d'effets sur la densité du bois du sapin baumier. En revanche, les variables climatiques étaient reliées à la densité du bois ; spécifiquement, la densité était corrélée positivement avec les températures printanières et négativement avec les précipitations estivales. Les résultats de cette étude suggèrent que les conséquences des changements de composition ont été

probablement déjà intégrées en partie et ne forment pas un signal suffisant pour avoir un effet significatif sur la densité du bois, au contraire des variables climatiques qui apparaissent comme le facteur d'influence majeure.

1.2 Introduction

L'historique de la variation morphologique d'une plante est enregistré dans le bois à mesure que les cellules se forment et se développent, et cette information est conservée lorsque les cellules meurent. Par conséquent, les propriétés du bois à un endroit spécifique de la plante reflètent l'expression de réactions à l'environnement superposées à l'expression ontogénique de cette plante (Lachenbruch *et al.*, 2011). La largeur de cerne est connue pour être sous l'influence de nombreux facteurs tels que le climat, la compétition ou la fertilité du site (Zobel et Buijtenen, 1989). L'enregistrement de la réaction à l'environnement au sein des cernes du bois peut alors aider à la reconstruction du climat passé (Hughes, 2002).

Chez de très nombreuses espèces de conifères, la densité du bois est sous l'influence du génotype, du taux de croissance et du moment de formation du bois (tels que la largeur de cerne et l'âge cambial), des propriétés du sol et également du climat (Zobel et Buijtenen, 1989; Beets *et al.*, 2001). Une corrélation négative entre largeur de cerne et densité du bois a souvent été rapportée chez les conifères (Kennedy, 1995; Mäkinen *et al.*, 2007; Franceschini *et al.*, 2013; Xiang *et al.*, 2014b), bien qu'il existe des exceptions (Koga et Zhang, 2002). Quant à l'influence du climat, de nombreuses études ont permis de longue date de mettre en évidence l'effet des précipitations et des températures sur la densité du bois. Plus spécifiquement, les

fortes températures estivales sont généralement corrélées à une densité du bois plus élevée (Gindl *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2002) et les précipitations négativement corrélées à la densité du bois (Wimmer et Grabner, 2000; Levanič *et al.*, 2009; Franceschini *et al.*, 2017).

Au cours des dernières décennies, la demande en bois s'est accélérée, en même temps que la demande en produits du bois de qualité (Mäkinen *et al.*, 2002). Pour atteindre des objectifs de rendement en termes de quantité et de qualité du bois, il est alors essentiel d'étudier la relation entre les caractéristiques de la croissance et les propriétés du bois (Koubaa *et al.*, 2000). Par ailleurs, il est également important de comprendre et d'évaluer les caractéristiques des propriétés du bois pour pouvoir déterminer la meilleure utilisation finale possible. Par exemple, dans l'industrie des pâtes et papiers, les propriétés des fibres sont d'une importance majeure pour le produit fini et l'estimation de la production est en partie basée sur la densité du bois (Molteberg et Høibø, 2006). Et c'est entre autre pour cette raison que la densité est souvent employée comme indicateur de la qualité du bois (Zhang *et al.*, 1996; Bowyer *et al.*, 2007; Xiang *et al.*, 2014b). Chez les conifères, la densité est une des propriétés fonctionnelles et physiques importantes de l'arbre (Zobel et Buijtenen, 1989).

La fertilité des sites peut également influencer la densité *via* la largeur de cerne. Parmi les composantes de la fertilité des sols, la disponibilité en azote est une des contraintes majeures pour la croissance des plantes, en particulier dans les écosystèmes froids (Persson et Forskningsraad, 1980; Wedin et Tilman, 1990). Des expériences menées sur le pin de Monterey (*Pinus radiata* D. Don) et l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst) ont mis en évidence une corrélation négative entre l'azote disponible et la densité du bois (Beets *et al.*, 2001, 2007; Mäkinen *et al.*,

2002). L'hypothèse avancée par Mäkinen et ses collaborateurs (2002) est reliée à l'augmentation de la largeur de cerne, principalement due à l'augmentation de la proportion de bois initial.

D'autres facteurs importants comme la composition du peuplement ont aussi une influence sur les propriétés des sols (Côté et Fyles, 1994; Finzi *et al.*, 1998; Duchesne *et al.*, 2010; Mueller *et al.*, 2012) en plus d'avoir un effet direct par la compétition (Paquette et Messier, 2011). Par ailleurs, les changements de composition des peuplements forestiers expliquent une part des propriétés du sol (Reich *et al.*, 2005; Brown et Vellend, 2014). Plus spécifiquement, l'augmentation des feuillus au détriment des conifères entraîne une augmentation du pH du sol, de la biomasse des microbes du sol (Bauhus *et al.*, 1998), de la disponibilité en azote (Gauthray-Guyenet *et al.*, 2018), et une diminution du stockage de carbone dans le sol (Averill *et al.*, 2014; Fisher *et al.*, 2016). Les changements de composition du peuplement sont donc susceptibles d'avoir un effet sur les propriétés du bois.

Les forêts du nord-est de l'Amérique du Nord ont connu des changements majeurs depuis l'installation des colons Européens (Fuller *et al.*, 1998). Dans la partie est du Canada, ces changements consistent en général en une augmentation des espèces à croissance rapide telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et l'érable rouge (*Acer saccharum* Marsh.) au détriment des conifères tels que le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) ou l'épinette (principalement épinette blanche *Picea glauca* (Moench) Voss). Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est le seul conifère à connaître une légère augmentation (Boucher *et al.*, 2006; Dupuis *et al.*, 2011). Cette espèce est l'une des plus importantes du point de vue écologique et économique dans les forêts boréales du nord-est de l'Amérique du Nord (Burns et Honkala, 1990). Il est donc pertinent

d'étudier la relation entre les changements de composition du peuplement et ses propriétés du bois.

Le sapin est connu pour sa croissance relativement rapide et sa grande tolérance à l'ombre et ses faibles propriétés mécaniques (Humbert *et al.*, 2007; Krause *et al.*, 2010; Lemay *et al.*, 2016). Il a été mis en avant que la disponibilité d'azote et la proportion en bouleau jaune avaient un effet positif sur la croissance du sapin baumier (Hunt *et al.*, 1999; Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018). Dans ce contexte, il est attendu que les propriétés du sol, la composition actuelle du peuplement et les changements de composition aient un effet négatif sur la densité du bois, étant donné que la croissance y sera plus importante.

L'objectif principal de cette étude est d'examiner la variation de la densité du bois du sapin baumier en fonction des variations climatiques et des changements de composition du peuplement forestier, notamment au travers de leur impact sur les propriétés du sol. En se basant sur des archives d'un arpentage forestier à grande précision géographique (Terrail *et al.*, 2014), nous avons étudié les liens entre les propriétés du sol, la composition actuelle et passée du peuplement, les changements entre les deux inventaires et la densité du bois du sapin baumier. L'effet des variations saisonnières de température et de précipitations a également été étudié. Pour y parvenir, la première étape a été de réaliser une analyse en composantes principales (ACP) pour synthétiser l'information de chaque groupe de variables. La variation en densité a ensuite été mise en relation avec ces composantes à l'aide de modèles linéaires avec effets aléatoires.

La densité du bois devrait être inversement proportionnelle à la concentration d'azote du sol, en lien avec une augmentation de la largeur de cerne. Les

changements de composition du peuplement devraient avoir une influence sur la densité, tandis que la végétation passée ne devrait avoir aucun effet. Plus spécifiquement, l'augmentation en proportion des espèces feuillues telles que le bouleau jaune devrait être négativement corrélée à la densité, en raison de son effet positif sur l'accroissement radial. Enfin, on s'attend à ce que l'augmentation des températures et la diminution des précipitations soient positivement corrélées à la densité du bois.

1.3 Méthodologie

1.3.1 Aire d'étude

L'aire d'étude (figure 1) est située dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est, à environ 300 km au Nord-Est de la ville de Québec. L'altitude moyenne est approximativement de 200 m, le climat est de type subpolaire-subhumide, les précipitations annuelles s'élèvent entre 900 et 1100 mm et la couverture neigeuse entre 350 et 400 cm. La température moyenne annuelle est de 2,5°C et la saison de végétation dure environ 160 jours. L'aire d'étude est principalement couverte par des tills glaciaires et par des sols partiellement podzolisés, avec un régime hydrique de type mésique (Robitaille et Saucier, 1998).

1.3.2 Inventaire forestier

Dans les années 30, la compagnie Price Brothers a réalisé un inventaire forestier systématique suffisamment précis pour qu'il soit possible de relocaliser les placettes d'inventaires (Terrail *et al.*, 2014). Dans l'aire d'étude, le réseau est formé de plus de 5000 placettes de 1012 m² chacune (environ 10,1 m de large par 100,6 m de long), alignées sur des transects rectilignes et espacées de 100 à 300 m (voir détails dans

Terrail *et al.*, 2014). Dans chacune de ces placettes, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP, à 1,3 m du sol) de tous les arbres vivants ayant un DHP supérieur à 3 pouces (7,6 cm) étaient mesurés en classes de 2 pouces (5,1 cm). L'espèce de ces arbres vivants était également notée. Certaines espèces ont été regroupées par genre : érable rouge et érable à sucre comme « érable » ; épinette blanche, épinette rouge et épinette noire comme « épinette ». Les espèces d'arbustes n'étaient pas inventoriées.

Parmi les 5000 placettes-échantillons disponibles, une sous-sélection basée sur les informations contenues sur les cartes écoforestières du Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parcs (MFFP, 2012) a été réalisée. Les placettes retenues devaient être situées sur les terres publiques (représentant 58%, soit environ 11 180 km² de forêt de la région) et l'abattage des arbres devait y être autorisé. Elles devaient se situer à l'intérieur des polygones cartographiés comme étant dominés par le sapin baumier ou l'érable à sucre, et appartenant à la classe d'âge de 50 ans ou plus. Ces différents critères ont réduit les placettes-échantillons disponibles à 300. Au total, 130 ont été sélectionnées aléatoirement et revisitées entre 2012 et 2013. Parmi ces placettes-échantillons, 73 comportaient des arbres-études de sapin.

A l'intérieur de chacune des 73 placettes-échantillons, le transect initial de 1000 m a été parcouru et la partie homogène (pente, végétation) la plus grande a été conservée. La surface terrière par espèce a été mesurée à l'aide d'un prisme de facteur deux (voir détails dans Gauthray-Guyenet *et al.*, 2018). Pour rester fidèle à l'inventaire original de 1930, les arbres ayant un DHP inférieur à 7,6 cm (trois pouces) et les arbustes n'ont pas été inventoriés. De plus, le frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.) et le peuplier faux-tremble n'ont pas été retenus dans les analyses en raison de leur très faible occurrence dans l'inventaire actuel (frêne noir : deux

occurrences, peuplier faux-tremble : 0,8 m²/ha en moyenne) et de leur absence dans l'inventaire de 1930. Les changements de composition du peuplement forestier par espèce ont été calculés en soustrayant de la proportion en surface terrière actuelle de l'espèce (en 2012-13) la proportion de la surface terrière en 1930. Les données de sol et d'inventaire forestier sont résumées dans le tableau 1.

1.3.3 Sélection des arbres-études

À l'intérieur de chaque placette-échantillon, cinq sapins baumiers au maximum ont été aléatoirement sélectionnés. Les 253 sapins retenus devaient être dominants ou co-dominants, être distants d'au moins 10 m les uns des autres et ne pas présenter de défauts apparents. Le DHP, la hauteur totale, et la hauteur de couronne ont été mesurés. Les arbres ont ensuite été abattus et un disque de 2 cm d'épaisseur a été prélevé à hauteur de poitrine. Les disques ont été séchés à l'air libre puis coupés longitudinalement en lamelles de 1,8 mm d'épaisseur. Quelques 70 lamelles présentant une épaisseur non constante ont été écartées. Les échantillons ont ensuite été placés dans une chambre de conditionnement avec une humidité relative de 60% et une température de 20°C jusqu'à poids constant, pour s'assurer d'une teneur en humidité du bois d'environ 12%. Les mesures de densité ont été réalisées à l'aide d'un densitomètre à rayons X QTRS-01X Tree Ring Analyzer (Quintek Measurement Systems Inc., Knoxville, TN, USA) avec une résolution de mesure de 0,1 mm. Pour chacune des lamelles, les valeurs de densité ont été calibrées gravimétriquement au préalable en utilisant une densité cible calculée à partir de la masse et du volume de chaque lamelle. En raison de la résolution de mesure, il n'était pas possible de déterminer la transition entre le bois initial et le bois final, et donc seule la densité moyenne du cerne a été calculée. Le point de transition entre deux cernes successifs a été déterminé au maximum de densité du

premier cerne. La largeur de cerne et l'âge cambial ont été obtenus à partir des profils de densité. Certains arbres avaient des cernes avec une largeur inférieure à la résolution utilisée, et donc ces 13 arbres ont été écartés. Les cernes correspondant à l'année de coupe ont été retirés et seules les mesures des 5 cernes précédents l'année de la coupe de l'arbre ont été retenues pour l'analyse. Au final, 170 profils de densité (correspondant à 170 arbres) répartis sur 70 placettes-échantillons ont été analysés. Les données dendrométriques relatives aux arbres-études sont résumées dans le tableau 2.

1.3.4 Caractérisation du sol

Au centre de chaque placette, un pédon allant jusqu'à l'horizon C a été creusé. Les horizons O, B et C ont été échantillonnés. Pour les horizons O et B, des échantillons ont également été prélevés au $\frac{1}{4}$ et $\frac{3}{4}$ de la placette afin de tenir compte de la variabilité du sol. Les trois échantillons de chaque horizon ont été mélangés et un sous-échantillon a été mis dans un sac hermétique. Tous les échantillons ont ensuite été congelés en attendant leur analyse en laboratoire.

1.3.5 Analyses chimiques

Les échantillons de sol ont été dégelés à la température pièce pendant 48h dans leur sac afin de conserver leur humidité. Les échantillons ont ensuite été tamisés à l'aide d'un tamis normalisé de 4 mm. Le pH, les concentrations en d'azote inorganique (NO_3^- et NH_4^+), de cations échangeables (Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Al^{3+}), du P extractible et le ratio C/N ont été mesurées (voir détails de la méthode en annexes et dans Gauthray-Guyenet *et al.*, 2018). Pour les concentrations d'azote inorganique, seules les valeurs incubées ont été conservées en raison d'une forte

corrélation entre elles ($r = 0.86$ entre la concentration en NH_4^+ incubé et non-incubé). L'azote total disponible a été calculé par la somme des concentrations de NO_3^- et de NH_4^+ après incubation. Les analyses préliminaires ayant permis de déterminer que l'ajout des variables des propriétés des horizons B et C n'améliorait pas les modèles, elles n'ont pas été conservées par la suite.

1.3.6 Données climatiques

Les données climatiques pour chaque placette-échantillon ont été interpolées avec BioSim (Régnière *et al.*, 1995). Les températures et précipitations moyennes mensuelles ont ainsi été obtenues pour les 6 années précédant l'année de la coupe de l'arbre. Les variables climatiques ont ensuite été regroupées en saison : hiver précédant la formation du cerne : décembre, janvier et février ; printemps : mars, avril et mai ; été : juin, juillet et août. Les précipitations saisonnières correspondent à la somme des précipitations des mois de la saison et la température saisonnière à la moyenne des températures moyennes de ces mêmes intervalles. Les températures hivernales et les températures et précipitations automnales (précèdent la formation du cerne) n'ont pas été conservées dans les analyses. Le résumé des données climatiques est présenté dans le tableau 3.

1.3.7 Analyses des données

En premier lieu, un modèle linéaire avec effets aléatoires a été utilisé afin d'expliquer la variation de la densité moyenne d'un cerne (D_{ijk}) en fonction de son âge cambial et de sa largeur (Bontemps et Esper, 2011; Franceschini *et al.*, 2012, 2017). Seul l'âge cambial améliorait l'ajustement statistique du modèle, en conséquence la largeur de cerne n'a pas été retenue dans le modèle réduit (Eq. 1).

Plusieurs formes mathématiques de l'âge cambial ont été testées (telles que: a , $\sqrt{a}$, $1/a$, $1/\sqrt{a}$), et le modèle avec le plus petit critère d'information bayésien (BIC, Johnson et Omland, 2004) a été retenu. Le modèle réduit est le suivant (Eq. 1):

$$\text{Modèle réduit:} \quad D_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 \sqrt{a_i} + \mu_j + \mu_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad [1]$$

Où D_{ijk} est la densité moyenne du cerne pour l'année k de l'arbre i dans la placette j , β_0 et β_1 , sont les valeurs de paramètres estimés par la régression, a_i est l'âge cambial de l'arbre i , μ_j est l'effet aléatoire portant sur la placette et μ_{ij} l'effet aléatoire portant sur l'arbre au sein de la placette avec $\mu_i \sim N(0, \sigma_i^2)$ et $\mu_{ij} \sim N(0, \sigma_i^2)$, et ε_{ij} l'erreur résiduelle de l'effet aléatoire avec $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2 g^2(Z_{ij} | \delta_1 \delta_2))$. La variance de l'erreur convergeait vers 0. L'hétéroscédasticité a été corrigée en appliquant une fonction de variance définie par $g^2(Z_{ij} | \delta_1 \delta_2) = (\delta_1 + Z_{ij}(1 - Z_{ij}))^{\delta_2}$ dans le modèle, où σ_{ij}^2 est la variance résiduelle et δ_1 et δ_2 sont deux paramètres estimés de la variance (voir Pinheiro and Bates 2000, ch. 5.2).

Dans un deuxième temps, l'effet des variables climatiques a ensuite été testé. Toutes les combinaisons possibles parmi l'ensemble des données climatiques saisonnières de température et de précipitation ont été testées. Le modèle avec le plus petit BIC a été retenu et est défini par (Eq. 2):

$$\text{Modèle météo:} \quad D_{ijk} = \text{Modèle réduit} + \beta_2 T_p + \beta_3 P_e + \mu_j + \mu_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad [2]$$

Où D_{ijk} est la densité moyenne du cerne pour l'année k de l'arbre i dans la placette j , β_2 et β_3 , sont les valeurs de paramètres estimés par la régression, T_p est la température moyenne printanière et P_e est la précipitation moyenne estivale, μ_j est

l'effet aléatoire portant sur la placette et μ_{ij} l'effet aléatoire portant sur l'arbre au sein de la placette avec $\mu_i \sim N(0, \sigma_i^2)$ et $\mu_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2)$, et ε_{ij} l'erreur résiduelle de l'effet aléatoire avec $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma_{ij}^2 g^2(Z_{ij} | \delta_1 \delta_2))$. La variance de l'erreur convergeait vers 0. L'hétéroscédasticité a été corrigée en appliquant une fonction de variance définie par $g^2(Z_{ij} | \delta_1 \delta_2) = (\delta_1 + Z_{ij}(1 - Z_{ij}))^{\delta_2}$ dans le modèle, où σ_{ij}^2 est la variance résiduelle et δ_1 et δ_2 sont deux paramètres estimés de la variance (voir Pinheiro and Bates 2000, ch. 5.2).

Enfin, les résidus de ce modèle incluant l'âge cambial et les variables climatiques ont été récupérés. Par la suite, une recherche du meilleur modèle basée sur le critère BIC a été réalisée en testant l'effet des variables des groupes de propriétés du sol, végétation actuelle et passée et des écarts de végétation (Eq. 3).

$$D_{ij} = \text{Modèle météo} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \varepsilon \quad [3]$$

Où $\mathbf{X}$ est la matrice de covariables formée par les différents groupes de variables, ε est l'erreur et $\boldsymbol{\beta}$ le vecteur de paramètres estimés par la régression. Tous les modèles possibles ont été calibrés avec toutes les combinaisons possibles de variables des différents groupes (c'est-à-dire sol, composition actuelle, composition passée et changements de composition). Au total, plus de 5000 modèles ont été calibrés à partir des groupes de variables. Les modèles avec un facteur d'inflation de la variance (VIF) inférieurs à 10 ont été conservés (une valeur supérieure à 10 indiquant un problème de multicolinéarité, Neter *et al.*, 1996). Le modèle avec le BIC le plus faible a été retenu comme étant le meilleur modèle.

Les modèles avec effets aléatoires ont été construits à l'aide du package nlme (Pinheiro *et al.*, 2014) et le classement des modèles a été réalisé avec le package AICcmodavg package (Mazerolle, 2013) dans le logiciel R V.3.4.3 (R Development Core Team, 2016). Pour chacun des modèles, l'homoscédasticité et la normalité des résidus ont été vérifiées graphiquement. La multicollinéarité a été vérifiée en utilisant la librairie car (Fox *et al.*, 2017).

1.4 Résultats

Dans un premier temps, l'ajout des variables climatiques a permis d'améliorer l'ajustement statistique du modèle en comparaison du modèle réduit ($\Delta BIC = 107.03$, tableau 4-5). Dans ce modèle, les températures printanières ont un effet positif sur la densité du cerne alors que les précipitations estivales sont négativement corrélées avec la densité

Par la suite, les résidus de ce modèle contenant l'âge cambial et les variables climatiques ont été utilisés comme variable dépendante. L'ajout des variables provenant du groupe des propriétés du sol n'a pas permis d'expliquer une part de la variation de ces résidus, en comparaison au modèle nul ($\Delta BIC = -6.33$, tableau 4-6). Le meilleur modèle du groupe de sol contenait le ratio C/N dont la pente n'était pas significative.

Dans le groupe de variables issues de la composition du peuplement actuel, le meilleur modèle contenait la proportion d'épinettes. La pente de la proportion d'épinette n'était pas significative. L'ajustement statistique de ce modèle était également moins bon que celui du modèle nul ($\Delta BIC = -5.94$, tableau 4-6).

La composition du peuplement passé ne semble pas non plus avoir d'effet sur la densité du bois du sapin baumier. L'ajout de la variable proportion de sapin baumier en 1930 a conduit à un moins bon ajustement statistique du modèle ($\Delta\text{BIC} = -6.31$, tableau 4-6). La pente de cette variable était non significative.

Enfin, les changements de composition du peuplement entre les deux inventaires semblent également avoir peu d'influence sur la densité du bois du sapin baumier. L'écart en proportion d'épinettes conduisait au meilleur ajustement au sein de ce groupe de variables, mais il n'améliorait pas l'ajustement statistique du modèle nul ($\Delta\text{BIC} = -6.00$, tableau 4-6). De plus, la pente de cette variable était également non significative.

1.5 Discussion

Les liens entre la densité du bois, les données climatiques, les propriétés du sol, la composition du peuplement actuel et passé et les changements entre les deux inventaires ont été quantifiés. La sélection de modèle réalisée en plusieurs étapes a permis de mettre en évidence que les données climatiques apportaient la plus grande contribution à l'explication de la densité moyenne du cerne, alors que les propriétés du sol et les variables relatives au peuplement semblent avoir peu d'effet.

Chez de nombreuses espèces de conifères, la densité du bois est étudiée en utilisant la largeur de cerne et l'âge cambial (Bouffier *et al.*, 2008; Franceschini *et al.*, 2010; Kantavichai *et al.*, 2010). Dans notre étude, le modèle réduit comportait l'âge cambial mais pas la largeur de cerne. Pour le sapin baumier, une absence de corrélation significative entre la densité du bois et la largeur de cerne a déjà été

constatée (Koga et Zhang, 2002). La largeur de cerne est connue comme une variable résultant de plusieurs processus combinés comme la compétition, la sylviculture ou la fertilité (Zobel et Buijtenen, 1989). Sur ces mêmes placettes-échantillons, il a été démontré que la végétation actuelle (plus spécifiquement la proportion en bouleau jaune) et la disponibilité en azote étaient proportionnelles à l'accroissement radial du sapin (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018). D'un autre côté, il est connu que les changements de composition du peuplement expliquent, pour une part, les propriétés du sol (Reich *et al.*, 2005; Brown et Vellend, 2014), et plus spécifiquement, que l'augmentation de la proportion d'espèces feuillues telles que l'érable à sucre et le bouleau jaune entraîne une augmentation de la disponibilité en azote du sol (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018). Pour le sapin, aucun lien n'a cependant été mis en évidence entre ces différents éléments et la densité du bois dans cette étude. Ces résultats diffèrent de ceux du sapin de douglas où il a été attesté que la fertilité du site était inversement proportionnelle à la gravité spécifique du cerne (Filipescu *et al.*, 2013).

Chez d'autres conifères tels que l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst), il a été démontré que la largeur de cerne est fortement négativement corrélée à la densité du bois (Mäkinen *et al.*, 2007; Franceschini *et al.*, 2013), mais pour le sapin cette tendance est plus contrastée. Dans leur étude, Koga et Zhang (2002) indiquent une absence de corrélation significative entre la densité du bois du sapin baumier et la largeur de cerne, malgré une légère tendance négative pour le bois mature. Cependant, une corrélation négative entre densité du bois et largeur de cerne a été démontrée (Lemay *et al.*, 2016), mais uniquement dans le cas où l'accroissement radial était maximal. Une explication possible serait liée au fait que l'augmentation de la largeur de cerne est d'avantage reliée à l'augmentation de bois initial qu'à la variation de bois final (Koga et Zhang, 2002). Hors, la variation de la proportion de

bois final, qui est un des deux critères déterminant de la densité du bois pour le sapin baumier avec la densité du bois initial (Koga *et al.*, 2002), pourrait être insuffisante pour impacter significativement la densité moyenne du cerne. Dans le cas de notre étude, il est possible que les accroissements positifs de largeur de cerne mesurés (reliés à la disponibilité en azote, la proportion de bouleau jaune et l'augmentation de la proportion de feuillus sur le long terme) ne soient pas assez importants pour engendrer une diminution suffisante de la proportion de bois final.

Le climat a une forte influence sur la formation des cernes et sur la densité du bois (Hughes, 2002), de par son effet sur l'activité cambiale (Rossi *et al.*, 2008). Dans notre étude, les données climatiques ont apporté la plus grande part d'explication de la densité du bois. En particulier, les températures de printemps et les précipitations d'été apportaient les plus fortes contributions à la composante météorologique retenue dans le meilleur modèle. La température de printemps était proportionnelle à la densité du bois, tandis que les précipitations d'été étaient inversement proportionnelles à la densité du bois. Les précipitations ont un effet positif sur l'aire du lumen (Krause *et al.*, 2010), ce qui conduit à une diminution de la densité du bois.

D'un autre côté, il est connu que les températures printanières ont un effet positif sur la production cellulaire chez le sapin baumier (Deslauriers et Morin, 2005). Les températures printanières favoriseraient la production de paroi cellulaire conduisant à une densité de cerne plus importante (Rossi *et al.*, 2008). Or, les températures étant négativement corrélées aux précipitations, on peut s'attendre à ce que les nouvelles cellules produites aient un lumen plus petit; ce qui a pour conséquence d'augmenter la densité moyenne du cerne. Chez d'autres espèces telles que l'épinette noire, il a également été montré que les températures

printanières avaient un effet positif sur la densité du cerne (Xiang *et al.*, 2014a; Franceschini *et al.*, 2017). Les températures estivales, qui avaient une contribution moindre sur la composante MET1, ont généralement un effet négatif sur la densité du cerne (Franceschini *et al.*, 2017). Ceci serait lié à la réduction de la photosynthèse reliée à une plus grande évapotranspiration (Flexas *et al.*, 2006). Cependant, dans le cas du sapin baumier, on peut émettre l'hypothèse que l'effet des températures estivales est moindre sur la densité du cerne ; la densité du bois initiale mis en place en début de saison de végétation étant l'un des principaux paramètres qui détermine la densité du cerne (Koga et Zhang, 2002). Les températures estivales affectent principalement la formation du bois final lorsque le taux de division cellulaire diminue (Begum *et al.*, 2018).

Les résultats de notre étude ont permis de déterminer que les variables climatiques ont une influence majeure sur la densité du cerne de sapins baumier matures ; en particulier les températures de printemps et les précipitations d'été. Contrairement à ce qui était attendu, aucun effet des propriétés du sol ou de la végétation actuelle sur la densité du bois ne semble corrélée avec la densité bien qu'il ait été démontré que ces variables avaient une influence positive sur la croissance radiale du sapin (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018) et que les liens entre les propriétés du sol, la végétation et les changements de composition du peuplement ont été mis en évidence sur la même aire d'étude (Gauthray *et al.*, 2018). Ces résultats tendent à confirmer que pour cette espèce, une perte de densité surviendrait uniquement dans les cas où l'accroissement radial est maximal (Lemay *et al.*, 2016).

1.6 Remerciements

Nous tenons à remercier le FQRNT (Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies) et le Groupe Lebel pour le financement de ce projet. Nous remercions également le Centre de Foresterie des Laurentides (CFL) pour l'aide précieuse apportée dans les analyses de sol. Enfin, nous tenons à remercier le Centre d'Etude pour la Forêt (CEF) pour son soutien.

1.7 Références

- Averill, C., Turner, B.L., Finzi, A.C., 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505, 543–545.
<https://doi.org/10.1038/nature12901>
- Bauhus, J., Paré, D., Côté, L., 1998. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biol. Biochem.* 30, 1077–1089.
- Beets, P.N., Gilchrist, K., Jeffreys, M.P., 2001. Wood density of radiata pine: effect of nitrogen supply. *For. Ecol. Manag.* 145, 173–180.
- Beets, P.N., Kimberley, M.O., McKinley, R.B., 2007. Predicting wood density of *Pinus radiata* annual growth increments. *N. Z. J. For. Sci.* 37, 241.
- Begum, S., Kudo, K., Rahman, M.H., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., Nugroho, W.D., Oribe, Y., Kitin, P., Jin, H.-O., Funada, R., 2018. Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees* 32, 3–15.
<https://doi.org/10.1007/s00468-017-1587-6>
- Bontemps, J.-D., Esper, J., 2011. Statistical modelling and RCS detrending methods provide similar estimates of long-term trend in radial growth of common beech in north-eastern France. *Dendrochronologia*.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2006. Logging-induced change (1930–2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 36, 505–517.
- Bouffier, L., Rozenberg, P., Raffin, A., Kremer, A., 2008. Wood density variability in successive breeding populations of maritime pine. *Can. J. For. Res.* 38, 2148–2158.
- Bowyer, J., Shmulsky, R., Haygreen, J., 2007. *Forest products and wood science an introduction*, 5th ed. ed. Blackwell Publishing, Ames, Iowa.
- Brown, C.D., Vellend, M., 2014. Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20141779.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1779>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer.
- Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990. *Silvics of North America: Volume 1. Conifers*. United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Agriculture Handbook.
- Carter, M., Gregorich, E. (Eds.), 2007. *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005271>
- Côté, B., Fyles, J.W., 1994. Nutrient concentration and acid-base status of leaf litter of tree species characteristic of the hardwood forest of southern Quebec. *Can. J. For. Res.* 24, 192–196.
- Deslauriers, A., Morin, H., 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees* 19, 402–408.
- Duchesne, L., Ouimet, R., Houle, D., 2010. Nutrient transfer by leaf litterfall during a sugar maple decline episode at Lake Clair watershed, Québec, Canada. *Plant Ecol.* 208, 213–221. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9699-8>

- Dupuis, S., Arseneault, D., Sirois, L., 2011. Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. *J. Veg. Sci.* 22, 564–575.
- Filipescu, C.N., Lowell, E.C., Koppenaal, R., Mitchell, A.K., 2013. Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 44, 220–229.
- Finzi, A.C., Van Breemen, N., Canham, C.D., 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecol. Appl.* 8, 440–446.
- Fisher, J.B., Sweeney, S., Brzostek, E.R., Evans, T.P., Johnson, D.J., Myers, J.A., Bourg, N.A., Wolf, A.T., Howe, R.W., Phillips, R.P., 2016. Tree-mycorrhizal associations detected remotely from canopy spectral properties. *Glob. Change Biol.* 22, 2596–2607. <https://doi.org/10.1111/gcb.13264>
- Flexas, J., Bota, J., Galmes, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M., 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant.* 127, 343–352.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Laboissiere, R., Monette, G., Murdoch, D., Nilsson, H., Ogle, D., Ripley, B., Venables, W., Zeileis, A., R-Core, 2017. *car: Companion to Applied Regression V 2.1-5*.
- Franceschini, T., Bontemps, J.-D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J.-C., Gegout, J.-C., Leban, J.-M., 2010. Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Ann. For. Sci.* 67, 816–816.
- Franceschini, T., Bontemps, J.-D., Leban, J.-M., 2012. Transient historical decrease in earlywood and latewood density and unstable sensitivity to summer temperature for Norway spruce in northeastern France. *Can. J. For. Res.* 42, 219–226.
- Franceschini, T., Gauthray-Guyénet, V., Schneider, R., Ruel, J.-C., Pothier, D., Achim, A., 2017. Effect of thinning on the relationship between mean ring density and climate in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *For. Int. J. For. Res.* 1–16.
- Franceschini, T., Longuetaud, F., Bontemps, J.-D., Bouriaud, O., Caritey, B.-D., Leban, J.-M., 2013. Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. *Trees* 27, 913–925. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0844-6>
- Fuller, J.L., Foster, D.R., McLachlan, J.S., Drake, N., 1998. Impact of Human Activity on Regional Forest Composition and Dynamics in Central New England. *Ecosystems* 1, 76–95. <https://doi.org/10.1007/s100219900007>
- Gindi, W., Grabner, M., Wimmer, R., 2000. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees* 14, 409–414.
- Hendershot, W., Lalande, H., Duquette, M., 2007. Ion Exchange and Exchangeable Cations, in: *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press, pp. 173–178. <https://doi.org/10.1201/9781420005271.ch18>
- Hughes, M.K., 2002. Dendrochronology in climatology—the state of the art. *Dendrochronologia* 20, 95–116.

- Humbert, L., Gagnon, D., Kneeshaw, D., Messier, C., 2007. A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecol. Indic.* 7, 195–207.
- Hunt, E.R., Lavigne, M.B., Franklin, S.E., 1999. Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. *Ecol. Model.* 122, 151–164.
- Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Kantavichai, R., Briggs, D., Turnblom, E., 2010. Modeling effects of soil, climate, and silviculture on growth ring specific gravity of Douglas-fir on a drought-prone site in Western Washington. *For. Ecol. Manag.* 259, 1085–1092.
- Kennedy, R.W., 1995. Coniferous wood quality in the future: concerns and strategies. *Wood Sci. Technol.* 29, 321–338. <https://doi.org/10.1007/BF00202581>
- Koga, S., Zhang, S.Y., 2002. Relationships between wood density and annual growth rate components in balsam fir (*Abies balsamea*). *Wood Fiber Sci.* 34, 146–157.
- Koga, S., Zhang, S.Y., Bégin, J., 2002. Effects of precommercial thinning on annual radial growth and wood density in balsam fir (*Abies balsamea*). *Wood Fiber Sci.* 34, 625–642.
- Koubaa, A., Zhang, S.Y., Isabel, N., Beaulieu, J., Bousquet, J., 2000. Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce. *Wood Fiber Sci.* 32, 61–71.
- Krause, C., Rossi, S., Thibeault-Martel, M., Plourde, P.-Y., 2010. Relationships of climate and cell features in stems and roots of black spruce and balsam fir. *Ann. For. Sci.* 67, 402.
- Lachenbruch, B., Moore, J.R., Evans, R., 2011. Radial Variation in Wood Structure and Function in Woody Plants, and Hypotheses for Its Occurrence, in: Meinzer, F.C., Lachenbruch, B., Dawson, T.E. (Eds.), *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function, Tree Physiology*. Springer Netherlands, pp. 121–164.
- Légaré, S., Pare, D., Bergeron, Y., 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant Soil* 275, 207–220.
- Lemay, A., Krause, C., Achim, A., Bégin, J., 2016. Growth and wood quality of black spruce and balsam fir following careful logging around small merchantable stems (CLASS) in the boreal forest of Quebec, Canada. *For. Int. J. For. Res.* 1–12. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw060>
- Levanič, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N.J., McCarroll, D., Oven, P., Robertson, I., 2009. The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees* 23, 169.
- Mäkinen, H., Jaakkola, T., Piispanen, R., Saranpää, P., 2007. Predicting wood and tracheid properties of Norway spruce. *For. Ecol. Manag.* 241, 175–188.
- Mäkinen, H., Saranpää, P., Linder, S., 2002. Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions. *Can. J. For. Res.* 32, 185–194. <https://doi.org/10.1139/x01-186>
- Maynard, D.G., Kalra, Y.P., Crumbaugh, J.A., 2007. Nitrate and Exchangeable Ammonium Nitrogen, in: *Soil Sampling and Methods of Analysis, Second Edition*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005271.ch6>

- Mazerolle, M.J., 2013. AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q) AIC (c) v. 2.1-0. R Package Version 1, 35.
- McIntyre, P.J., Thorne, J.H., Dolanc, C.R., Flint, A.L., Flint, L.E., Kelly, M., Ackerly, D.D., 2015. Twentieth-century shifts in forest structure in California: Denser forests, smaller trees, and increased dominance of oaks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 1458–1463.
- McKeague, J.A., 1976. *Manual on Soil Sampling and Methods of Analysis.*, Canadian Society of Soil Science. ed. Ottawa, Ont.
- MFFP - Direction des inventaires forestiers - Forêt Québec (ACRIGéo), 2012. Couche écoforestière 22C08-0201.
- Molteberg, D., Høibø, O., 2006. Development and variation of wood density, kraft pulp yield and fibre dimensions in young Norway spruce (*Picea abies*). *Wood Sci. Technol.* 40, 173–189. <https://doi.org/10.1007/s00226-005-0020-2>
- Mueller, K.E., Eissenstat, D.M., Hobbie, S.E., Oleksyn, J., Jagodzinski, A.M., Reich, P.B., Chadwick, O.A., Chorover, J., 2012. Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry* 111, 601–614.
- Neter, J., Kutner, M., Nachtsheim, C., Wasserman, W., 1996. *Applied linear statistical models.* Irwin.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 170–180.
- Persson, T., Forskningsraad, S.N., 1980. *Structure and function of northern coniferous forests: an ecosystem study.* Swedish Natural Science Research Council (NFR).
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2014. R Core Team (2014) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-117. See [HttpCRAN R-Proj. Orgpackage Nlme](http://CRAN.R-project.org/package=Nlme).
- R Development Core Team, 2016. *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Régnière, J., Cooke, B.J., Bergeron, V., 1995. *BioSIM: a computer-based decision support tool for seasonal planning of pest management activities.* User's Manual.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzynski, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J., Chadwick, O.A., Hale, C.M., Tjoelker, M.G., 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecol. Lett.* 8, 811–818. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional.* [Québec]: Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Sainte-Foy.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Griçar, J., Seo, J.-W., Rathgeber, C.B., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., Jalkanen, R., 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 696–707.
- Terrail, R., Arseneault, D., Fortin, M.-J., Dupuis, S., Boucher, Y., 2014. An early forest inventory indicates high accuracy of forest composition data in pre-settlement land survey records. *J. Veg. Sci.* 25, 691–702. <https://doi.org/10.1111/jvs.12142>

- Wang, L., Payette, S., Bégin, Y., 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Can. J. For. Res.* 32, 477–486.
- Wedin, D.A., Tilman, D., 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84, 433–441. <https://doi.org/10.1007/BF00328157>
- Wimmer, R., Grabner, M., 2000. A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate. *IAWA J.* 21, 403–416. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000256>
- Xiang, W., Auty, D., Franceschini, T., Leitch, M., Achim, A., 2014a. Wood density-climate relationships are mediated by dominance class in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *Forests* 5, 1163–1184.
- Xiang, W., Leitch, M., Auty, D., Duchateau, E., Achim, A., 2014b. Radial trends in black spruce wood density can show an age- and growth-related decline. *Ann. For. Sci.* 71, 603–615. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0363-7>
- Zhang, S.Y., Simpson, D., Morgenstern, E.K., 1996. Variation in the Relationship of Wood Density With Growth In 40 Black Spruce (*Picea Mariana*) Families Grown in New Brunswick. *Wood Fiber Sci.* 28, 91–99.
- Zobel, B.J., Buijtenen, J.P., 1989. *Wood variation: its causes and control*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Tableaux

Table 4-1 : Moyennes des variables chimiques du sol et de la surface terrière par espèce en m²/ha (écart-type entre parenthèses) pour l'ensemble des sites

Sol	pH	4.66	(0.64)
	N	652.25	(399.18)
	P	166.32	(88.80)
	K	2.75	(1.32)
	Ca	18.73	(11.77)
	Mg	3.69	(1.43)
	Mn	1.33	(0.93)
	Al	7.22	(5.95)
	Fe	1.59	(0.49)
	Na	0.24	(0.12)
	CEC	35.55	(13.47)
	CN	20.74	(4.95)
Végétation actuelle	BOP	2.56	(3.23)
	BOJ	2.11	(2.73)
	ER	2.44	(5.66)
	PO	0.24	(0.62)
	SAB	11.34	(8.43)
	EP	4.89	(4.49)
	THO	1.70	(5.15)
	feuil	7.36	(6.90)
Végétation passée	ST	25.29	(8.45)
	BOP	3.19	(3.05)
	BOJ	2.77	(4.14)
	ER	0.11	(0.41)
	SAB	6.87	(5.26)
	EP	2.57	(3.78)
	THO	0.58	(1.85)
	Feuil	6.07	(5.25)

	ST	16.08	(8.83)
	BOP	-0.63	(4.23)
	BOJ	-0.65	(4.10)
	ER	2.33	(5.67)
	PO	0.24	(0.62)
Ecart de végétation	SAB	4.48	(10.02)
	EP	2.31	(5.70)
	THO	1.12	(5.34)
	feuil	1.29	(8.28)
	ST	9.20	(13.51)

N en mg.kg⁻¹

P en mg.kg⁻¹

K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, Na et CEC: en cmol.kg⁻¹

Table 4-2 : Moyennes des variables dendrométriques relatives aux arbres-études (écarts-types entre parenthèses)

DHP (mm)	317.00	(55.25)
Hauteur totale (m)	19.68	(2.72)
Age cambial	72.11	(18.08)
Largeur de cerne (mm)	2.11	(1.08)
Densité (kg.m ⁻³)	377.80	(46.99)

Table 4-3 : Moyennes climatiques saisonnières pour l'ensemble des sites par année (écarts-types entre parenthèses)

	T hiver	T printemps		T été	P hiver	P printemps	P été
2007	-11.1 (0.6)	0.5	(0.2)	15.2 (0.2)	76.53 (1.56)	227.53 (4.95)	352.95 (6.39)
2008	-12.0 (0.6)	0.9	(0.3)	16.0 (0.2)	84.42 (1.77)	303.81 (3.00)	326.98 (8.83)
2009	-13.2 (0.6)	1.4	(0.2)	15.3 (0.2)	93.06 (1.65)	273.02 (3.83)	310.48 (8.32)
2010	-8.5 (0.5)	3.6	(0.2)	16.4 (0.2)	78.51 (1.24)	234.08 (3.77)	280.86 (7.19)
2011	-10.5 (0.6)	0.6	(0.2)	15.8 (0.2)	96.32 (1.36)	378.38 (2.81)	356.22 (14.85)
2012	-10.7 (0.5)	3.1	(0.2)	16.7 (0.3)	76.43 (1.25)	280.16 (1.92)	254.45 (2.55)

Avec T ; les moyennes saisonnières de températures en °C, et P le cumul des précipitations saisonnières en mm

Table 4-5 : Résultats de la sélection de modèles pour les données climatiques

Hypothèses	β_0	$\sqrt{a_i}$	T_{pr}	P_{et}	μ_j	μ_{ij}	ε_{ij}	BIC	Δ BIC
<i>Modèle réduit</i>	308,47	8,05			18.52	35.39	0.003	8213,91	-
<i>Modèle Météo</i>	168,37	4,31	15,25(***)	- 0,46(***)	19.24	35,51	0,001	8106,88	107,03

Avec : a_i l'âge cambial de l'arbre i , T_{pr} les températures de printemps, P_{et} les précipitations estivales, μ_j l'effet aléatoire portant sur la placette, μ_{ij} l'effet aléatoire portant sur l'arbre i dans la placette j et ε_{ij} l'erreur résiduelle

Table 4-6 : Résultats de la sélection de modèles pour les autres groupes de variables

Hypothèses	β_0	C/N	%EP	%SABp	e_%EP	ε	BIC	Δ BIC
<i>Modèle réduit</i>	0,76					19,28	7455,45	-
<i>Sol</i>	-1,09	0,09 (n.s.)				19,29	7461,78	-6,33
<i>Végétation actuelle</i>	1,41		-0,35 (n.s.)			19,29	7461,39	-5,94
<i>Végétation passée</i>	1,56			-0,02 (n.s.)		19,29	7461,76	-6,31
<i>Changements de végétation</i>	0,88				-0,03 (n.s.)	19,29	7461,45	-6,00

avec : β_0 ordonnée à l'origine, C/N le ratio carbone / azote, %EP la proportion d'épinettes dans le peuplement

actuel, %SAB_p la proportion de sapin en 1930, e_%EP l'écart en proportion d'épinettes entre les deux inventaires, et ε l'erreur du modèle

Figures

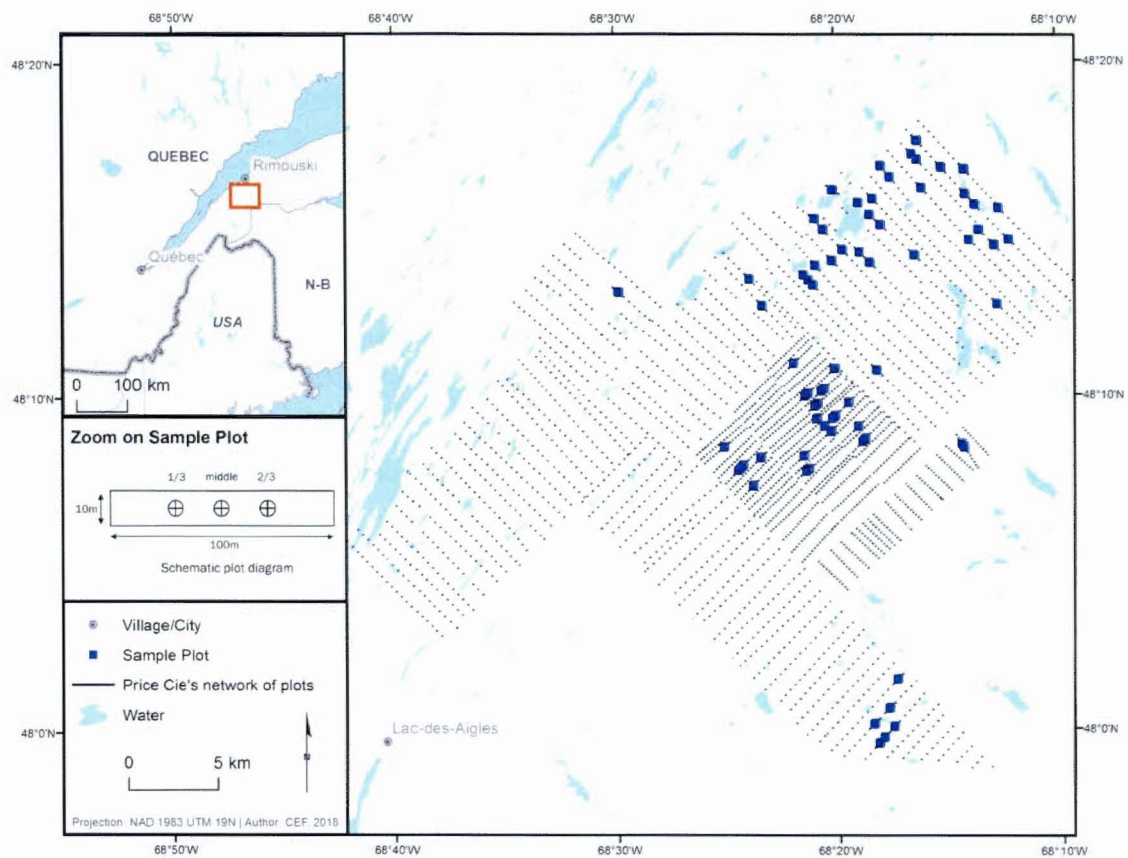


Figure 4-1 : Carte de la zone d'étude

1.8 Annexes

Mesure des variables chimiques

Le pH des horizons O et B a été mesuré à l'eau distillée sur des échantillons fraîchement décongelés (McKeague, 1976). Les concentrations d'azote inorganiques (NO_3^- et NH_4^+) des horizons O et B ont été extraites dans une solution de 50 ml de KCl à 2M sur des échantillons de 5 g de poids sec équivalent (voir le détail dans Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018). Deux extractions ont été réalisées ; la première juste après la décongélation de 48 h et la seconde après 60 jours d'incubation à l'obscurité (voir le détail dans Légaré *et al.*, 2005). Par la suite, les concentrations de NO_3^- et de NH_4^+ ont été déterminées par un spectromètre à injection de flux (FIA, Quickchem 8500, Lachat Instruments, Loveland, Colorado) en utilisant la méthode décrite par Kalra *et al.* (2007).

Les cations échangeables (Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , Na^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+} , Al^{3+}) et le P extractible des horizons O et B ont été extraits à l'aide de la méthode d'extraction de Mehlich III (Carter and Gregorich, 2007) et les concentrations ont été mesurées par un spectromètre ICP-AES (Optical Emission Spectrometer, Perkin Elmer, Optima). La capacité d'échange cationique a été calculée à partir de la somme des cations échangeable (Hendershot *et al.*, 2007) pour les deux horizons. Le ratio C/N a été déterminé après avoir mesuré le carbone et l'azote total par combustion sèche à l'aide d'un TruMac CNS analyzer (LECO Corporation, St. Joseph, MI, USA).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au début du XX^{ème} siècle, le sol était perçu comme un simple support statique dont la seule propriété intéressante était la chimie fonctionnelle qui fournissait les nutriments aux plantes (Duchaufour, 2001). L'idée que la végétation soit un facteur d'influence important dans la formation des sols remonte à la première moitié du XX^{ème} siècle (Jenny, 1941). Depuis, les relations entre les plantes et le sol ont été bien documentées et il est maintenant largement admis que la composition du peuplement a un impact sur les caractéristiques chimiques, physiques et biologiques des sols (Augusto *et al.*, 2002).

En revanche, ces relations sont moins bien comprises lorsqu'elles s'opèrent dans un contexte de changement de la composition forestière. Ceci peut s'expliquer en partie par la multiplicité des facteurs potentiels et de leurs possibles interactions. Premièrement, les facteurs à l'origine de ces changements de composition peuvent être nombreux et inclure, entre autres, l'introduction de plantes invasives et de pestes (Lovett *et al.*, 2002; Hejda *et al.*, 2009), la modification du régime de feu (Bergeron *et al.*, 2004; Boucher *et al.*, 2017), l'exploitation forestière (Weir et Johnson, 1998; Boucher *et al.*, 2006a; Elliott et Swank, 2008; Hart et Chen, 2008) ou les changements climatiques (Buchmann, 2002; Woodall *et al.*, 2009; Reich *et al.*, 2015). Deuxièmement, certains de ces facteurs sont liés entre eux; par exemple les changements climatiques ont une influence sur le régime de feu et sur le développement des espèces invasives (Dale *et al.*, 2001). Enfin, lorsqu'on regarde les changements de composition à une échelle locale ou régionale, les caractéristiques

locales de l'écosystème ont un rôle déterminant (Parmesan et Yohe, 2003). Plus spécifiquement, les facteurs abiotiques tels que les propriétés inhérentes des sols (en particulier au travers des propriétés du matériel parental), le régime hydrique (Lafleur *et al.*, 2010; Brown et Vellend, 2014) et les facteurs biotiques tels que les interactions entre les espèces (comme la facilitation ou la compétition) ou la prédation des graines (Brown et Vellend, 2014; Svenning *et al.*, 2014) ont une influence majeure sur les changements de composition des espèces.

La végétation et les propriétés du sol doivent donc être vues comme des composantes en co-développement et des approches globales incluant les multiples facteurs potentiels sont judicieuses pour mieux appréhender ces relations de rétroactions entre les composantes. Dans ce contexte général, l'objectif de ce doctorat était de comprendre les effets des changements de composition du couvert forestier sur les propriétés du sol, sur la croissance de l'érable à sucre et du sapin baumier et sur la densité du bois du sapin baumier. Des contributions importantes issues de ce travail de recherche ont été apportées quant à la compréhension des conséquences des changements de composition forestière et pourront intégrer les connaissances utilisées dans les choix d'aménagement des forêts. La conclusion de ce travail de doctorat s'organise en trois parties et traite de l'effet des changements de composition du peuplement sur : 1) le sol, 2) la croissance de l'érable à sucre et 3) la croissance et la qualité du sapin baumier.

1.1 Contributions écologiques sur l'altération des propriétés du sol

La démarche multivariée (à l'aide de l'analyse de redondance partielle ; RDA) adoptée dans ce travail de doctorat a permis de relever le défi de mesurer les effets

des changements de composition sur la chimie du sol en considérant une large gamme de variables (12) sur deux horizons (O et B), tout en tenant compte des propriétés inhérentes du sol (de l'horizon C) et dans un cadre géographique dépassant les limites d'une expérience contrôlée, dite « jardinée ». Ce qui, à notre connaissance, n'avait pas encore été réalisé dans un contexte de changement de composition du peuplement. Les résultats de ce travail de recherche ont permis de mettre en évidence la contribution des changements de composition pour expliquer une partie des propriétés chimiques des sols.

Plus spécifiquement, il a été mis en évidence que l'augmentation en proportion d'espèces feuillues au détriment des conifères entraîne une concentration d'azote plus importante, et un ratio C/N plus faible dans les horizons superficiels du sol. Les résultats rappellent également l'importance de prendre en compte le matériel parental dans l'analyse des relations entre la végétation et le sol telle que démontré par Finzi et collaborateurs (1998). En effet, il apparaît comme le premier facteur d'influence dans la chimie des horizons O et B. L'effet des changements de composition n'est pas aussi marqué que celui de la végétation actuelle. Cela est peut-être lié au fait que l'absence de référence des caractéristiques des sols en 1930 peut causer beaucoup de bruit dans la variation mesurée. Dans un contexte de forêt tempérée, l'étude de Reich et collaborateurs (2005) conduite en Europe a démontré un effet marqué du changement de composition en un peu moins de trois décennies. Nos résultats illustrent également l'antagonisme entre les variations de l'érable à sucre et du sapin baumier. Plus spécifiquement, une augmentation de l'érable entraîne une concentration plus élevée en NO_3^- ; elle est opposée à l'augmentation du sapin baumier qui est reliée à un ratio C/N plus élevé. Ceci tend à confirmer les différences écologiques majeures entre ces deux espèces très

présentes au Bas-Saint-Laurent. Ces différences pourraient être liées aux caractéristiques de la litière de chaque espèce. Une autre hypothèse possible repose sur les associations mycorhiziennes très différentes entre les deux espèces (Villeneuve *et al.*, 1989; Klironomos, 1995); Les mycorhizes arbusculaires associées à l'érable entraînant un stockage de carbone plus faible dans le sol et donc un ratio C/N plus faible (Fisher *et al.*, 2016).

1.2 Contributions sur les connaissances de l'écologie de l'érable à sucre

Les résultats de ce travail de recherche ont permis de mettre en évidence de nettes différences spécifiques dans la réaction de croissance entre l'érable à sucre et le sapin baumier. En effet, dans le cas de l'érable à sucre, ni les propriétés du sol, ni les changements de composition du peuplement ne semblent influencer la croissance.

L'érable à sucre est un excellent compétiteur et il est très tolérant à l'ombre (Godman *et al.*, 1990). Dans les forêts du Bas-Saint-Laurent, il n'y a pas d'espèces longévives qui ait une aussi bonne tolérance à l'ombre. Par conséquent, il est souvent très dominant dans les peuplements matures où il est présent. Ceci peut avoir comme conséquence de restreindre les gradients potentiels de variation relatifs aux propriétés du sol et/ou aux écarts de végétation. La croissance radiale est donc probablement moins affectée par les propriétés des sols ou par la végétation que dans le cas du sapin baumier qui a été trouvé sur un plus large éventail de sols et d'écarts de composition dans le cadre de ce projet.

L'érable à sucre est connu pour être une espèce exigeante en nutriments et notamment en calcium (Ouimet *et al.*, 1996; Hallett *et al.*, 2006; Vadeboncoeur,

2010). L'absence de mise en évidence d'effet des propriétés du sol sur sa croissance est possiblement liée à un gradient de variabilité trop faible entre les sites échantillonnés. Deux études testant l'effet du chaulage sur la croissance de l'érable à sucre ont d'ailleurs démontré l'absence d'effet significatifs des traitements (Gasser *et al.*, 2010; Nolet *et al.*, 2015). L'hypothèse avancée par Gasser et collaborateurs est l'absence de nutriments limitants sur ces sites avant l'ajout d'amendements. Par ailleurs, il a été mis en évidence que l'érable a une très grande plasticité dans sa couronne (Martin-Ducup *et al.*, 2016) ; ce qui lui permet d'optimiser sa capture de lumière et de maintenir un fort taux de croissance (Williams *et al.*, 2017). Nolet et collaborateurs (2015) avancent d'ailleurs l'idée que l'interception de la lumière est le facteur prépondérant influençant la croissance de l'érable à sucre, avant la disponibilité des nutriments. Afin de mieux comprendre la relation entre l'érable à sucre et les propriétés du sol dans un contexte de changement de composition forestière, il serait pertinent d'échantillonner cette espèce sur un gradient plus large de propriétés des sols. Dans ce but, un échantillonnage sur une zone géographique plus étendue pourrait être un bon point de départ.

La coloration uniforme du bois est un critère primordial dans la détermination de la qualité de l'érable à sucre pour son utilisation par l'industrie (Baral *et al.*, 2013). Il a été démontré que le site a un effet important dans la décoloration du bois (Baral *et al.*, 2013; Havreljuk *et al.*, 2013). La disponibilité en nutriments du sol pourrait notamment intervenir dans les processus de cicatrisation du bois de l'érable (Huggett *et al.*, 2007), réduisant ainsi la proportion de bois décoloré (Baral *et al.*, 2013). À ce titre, l'influence des changements de composition sur les propriétés du bois de l'érable à sucre *via* l'altération des propriétés du sol est une perspective pertinente à étudier.

1.3 Contributions sur les connaissances de l'écologie du sapin baumier

À terme, le remplacement des forêts de conifères par des feuillus comme l'érable à sucre entraînera certainement des cycles de dégradation de la matière organique plus rapides *via* une augmentation de la densité de microbes et une augmentation du pH du sol (Bauhus *et al.*, 1998) et des sols plus riches en azote. Or, dans les écosystèmes froids, l'azote est souvent un élément limitant la productivité des forêts (Persson et Forskningsraad, 1980; Wedin et Tilman, 1990). Hunt *et al.* (1999) ont attesté que la concentration en azote était corrélée à la croissance du sapin baumier. Ceci a également été démontré dans le présent travail de recherche. L'augmentation de la proportion de feuillus au cours du temps a donc probablement une influence positive sur la croissance du sapin, bien qu'aucun lien direct n'ait été mis en évidence entre les changements de composition et la croissance radiale du sapin baumier. Une relation positive a été démontrée entre la proportion de bouleau jaune et la croissance radiale du sapin baumier. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette relation. Ceci peut être dû à la richesse en NH_4^+ de la litière de bouleau jaune (Côté et Fyles, 1994), qui est la forme d'azote préférentiellement prélevée par les conifères (Hangs *et al.*, 2004). Ceci peut également être lié à une compétition moins intense pour les ressources, telles que la lumière, en raison d'une meilleure complémentarité des couronnes (Martin-Ducup *et al.*, 2016), ou pour les nutriments en raison d'une architecture racinaire différente, entraînant une prospection racinaire à des profondeurs distinctes. Le sapin baumier est en effet connu pour son système racinaire peu profond (Burns et Honkala, 1990a) lui permettant de prospecter principalement les horizons superficiels. Le bouleau jaune possède un système racinaire capable de s'adapter aux conditions édaphiques et de puiser des nutriments en profondeur lorsque les conditions le permettent (Burns et

Honkala, 1990b). Par ailleurs, le bouleau jaune est également une espèce formant des associations ectomychoriziennes (Cheng *et al.*, 2005), comme le sapin baumier. Cette même association mychoriziennes entre les deux espèces pourrait permettre un partage des nutriments. De plus amples études seraient nécessaires afin de tester ces différentes hypothèses.

La densité du bois est une mesure clé dans l'évaluation de la qualité du bois (Bowyer *et al.*, 2007). Chez de nombreux conifères tels que l'épinette de Norvège, la densité du bois est liée à la largeur de cerne (Mäkinen *et al.*, 2002; Franceschini *et al.*, 2013). Nous avons vu précédemment que les résultats de ce travail ont mis en évidence l'effet des propriétés du sol (spécifiquement la disponibilité en azote) sur la largeur de cerne du sapin baumier. Cependant, les résultats présentés ici n'ont pas mis en évidence un effet des propriétés du sol sur la densité du bois. Dans leur étude, Koga et Zhang (2002) ont démontré que chez le sapin baumier, l'augmentation de la largeur de cerne était principalement reliée à l'augmentation de bois initial (plutôt que de bois final). Or, la densité moyenne du cerne est liée à deux composantes principales : la densité moyenne du bois initial et la proportion de bois final au sein du cerne chez cette espèce (Koga *et al.*, 2002). Ici, l'augmentation de la largeur de cerne reliée à une plus grande disponibilité de l'azote dans le sol pourrait être insuffisante pour entraîner une diminution importante de la proportion de bois final. Ainsi, la densité du bois n'en serait pas significativement impactée. L'étude présentée par Lemay et collaborateurs (2016) montre qu'une diminution de la densité du bois pour le sapin baumier se produit uniquement dans le cas où l'accroissement radial est très important (c'est-à-dire dans les cas d'accroissements maximaux mesurés dans leur étude). Il est donc probable que l'augmentation de la proportion de feuillus entraînant une augmentation de l'azote sur un site donné ne

soit pas suffisante pour entraîner une diminution de la densité du bois du sapin baumier.

Dans notre étude, les variables climatiques sont apparues comme le déterminant de première importance dans la variation de la densité du bois. Plus précisément, nos résultats ont démontré que les températures de printemps ont un effet positif sur la densité et que les précipitations estivales ont un effet négatif. Ceci est en accord avec la littérature qui indique que les températures printanières favorisent la production de paroi cellulaire (Deslauriers et Morin, 2005), ce qui conduit à une densité plus élevée (Rossi *et al.*, 2008). D'un autre côté, les précipitations plus abondantes entraînent une augmentation de la taille du lumen (Krause *et al.*, 2010), ce qui produit une densité plus faible.

1.4 Apport et originalité de la recherche

La démarche générale adoptée et les résultats obtenus dans ce travail de doctorat confirment que les relations entre la végétation et le sol doivent être perçues comme des liens de rétroactions entre les différentes composantes. À notre connaissance, peu d'études ont envisagé les effets des changements de composition du peuplement dans un contexte géographique aussi large. À la différence des « approches jardinées », la résolution spatiale de notre étude permet de prendre en compte une source de variation importante, beaucoup plus proche de la réalité des écosystèmes forestiers. Par ailleurs, dans une expérience contrôlée, il paraît difficile de quantifier l'effet de changement de la végétation à long terme sur des arbres matures.

Malgré le fait que les effets des changements de composition du peuplement mesurés après 80 ans n'expliquent qu'environ 5% des propriétés actuelles, les tendances obtenues suggèrent que l'augmentation des feuillus au détriment des conifères depuis la période préindustrielle aurait conduit à des sols plus riches, notamment en azote et à des ratios C/N plus faibles. Ces sols plus riches peuvent, en retour, conduire à une meilleure croissance des arbres, en particulier si l'azote est limitant pour leur croissance. Dans le cas du sapin baumier, le gain d'accroissement constaté n'a pas entraîné de baisse de sa densité et donc de sa qualité. Dans le cas de l'érable à sucre en revanche, la croissance radiale semble très peu affectée.

Plus spécifiquement, ces résultats mettent en évidence qu'au sein de notre zone d'étude, l'augmentation de la croissance radiale du sapin baumier dans le cas d'une disponibilité en azote plus grande ou d'une proportion de bouleau jaune plus importante n'est pas suivie d'une perte significative de la densité du bois. Il pourrait alors être intéressant de favoriser la mixité dans les peuplements de sapin baumier en favorisant d'avantage le bouleau jaune dans les forêts du Bas-Saint-Laurent. La dominance de cette espèce a drastiquement diminuée dans ces forêts depuis l'époque préindustrielle (Dupuis *et al.*, 2011). En plus de permettre de maintenir une diversité d'espèces et d'habitats par une plus grande mixité (Larsson et Danell, 2001), une plus forte proportion de bouleau jaune permet d'améliorer la qualité de la litière (Duchesne *et al.*, 2010), de diminuer la compétition pour la lumière en raison d'un agencement des couronnes différent (Martin-Ducup *et al.*, 2016) et, *in fine*, d'avoir un effet positif sur la croissance du sapin baumier sans en affecter la qualité du bois.

1.5 Limites et perspectives

Notre étude a permis de mettre en évidence de manière empirique que les changements de végétation sont une des clés de la compréhension de la dynamique plantes – sol. Cependant, la faible contribution de ces changements suggère que les effets touchent probablement à leur fin sur la période de 80 ans étudiée.

La méthodologie développée dans ce projet permet de contourner la difficulté reliée à l'impossibilité de connaître directement les propriétés du sol en 1930; année de réalisation des inventaires utilisés pour connaître l'état passé des forêts. Toutefois, en raison de l'existence même des processus pédogénétiques, même s'il s'agit de processus lents, il est délicat de remonter plus de cinq ans en arrière dans l'analyse de la croissance des arbres et de la densité du bois. Cette limite explique pourquoi les analyses ont été bornées à cinq ans dans les deuxièmes et troisièmes chapitres. Un dispositif de suivi à long terme pourrait permettre d'aller plus loin dans la compréhension des relations entre propriétés du sol, croissance des arbres et densité du bois au cours du temps.

Il serait pertinent d'appliquer la méthodologie développée ici à d'autres espèces importantes au Bas-Saint-Laurent telles que l'épinette blanche, qui a particulièrement diminué depuis la période préindustrielle dans les forêts de la région. L'échantillonnage utilisé dans cette étude est en effet centré sur le sapin et l'érable et ne permet pas de tirer de conclusions pour les autres espèces majeures des forêts concernées. Par ailleurs, il pourrait également être intéressant de reconduire la démarche employée dans ce doctorat sur une échelle spatiale plus importante, comme par exemple dans l'ensemble de la sapinière à bouleau jaune de l'est. Ceci permettrait de vérifier la généralisation des résultats obtenus, en plus

d'étudier la variation des effets des changements de composition sous l'influence du climat.

Les résultats de notre étude laissent suggérer à plusieurs reprises l'existence de relations indirectes entre les différents facteurs testés, comme dans le cas des effets des changements de composition sur la croissance du sapin baumier par la médiation des propriétés du sol. Afin de quantifier l'importance de ces liens et des liens directs, il serait intéressant de conduire des analyses de pistes telles que développées par Shipley (2009).

Enfin, il existe un consensus indiquant que les changements climatiques seront la plus importante source de redistribution des espèces dans les années à venir et que cet effet est déjà en action (Parmesan et Yohe, 2003; Chen *et al.*, 2011). Plus précisément, il est attendu que les espèces migrent au-delà de leur limite nordique actuelle (Woodall *et al.*, 2009). Néanmoins, la compréhension de ces changements reste complexe, les facteurs non-climatiques jouant un rôle majeur à l'échelle locale (Parmesan et Yohe, 2003; Lafleur *et al.*, 2010; Brown et Vellend, 2014). Dans ce contexte, il est nécessaire d'intégrer la complexité du sol dans les futurs modèles de redistribution des espèces afin de mieux en prédire les conséquences. La démarche générale adoptée ici dans le cadre des changements de composition du peuplement depuis la période préindustrielle pourrait être adaptée aux défis imminents que va imposer l'accélération des changements climatiques (IPCC, 2014). À ce titre, Brown et Vellend (2014) soulignent le besoin d'études empiriques incorporant la complexité de ces relations plante – sol dans les modèles d'expansion afin de gagner en qualité de prédiction des changements de composition futurs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Achim, A., Paradis, N., Carter, P., Hernández, R.E., 2011. Using Acoustic Sensors to Improve the Efficiency of the Forest Value Chain in Canada: A Case Study with Laminated Veneer Lumber. *Sensors* 11, 5716–5728.
<https://doi.org/10.3390/s110605716>
- Alemdag, I.S., 1984. Wood density variation of 28 tree species from Ontario.
- Archambault, L., Morissette, J., Bernier-Cardou, M., 1998. Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Québec, Canada. *For. Ecol. Manag.* 102, 61–74.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00109-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00109-6)
- Assessment, Millennium Ecosystem, 2005. Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis. World Resour. Inst. Wash. DC.
- Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C., Ranger, J., 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biol. Rev.* 90, 444–466. <https://doi.org/10.1111/brev.12119>
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* 59, 233–253.
- Averill, C., Turner, B.L., Finzi, A.C., 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505, 543–545.
<https://doi.org/10.1038/nature12901>
- Ayres, E., Steltzer, H., Berg, S., Wallenstein, M.D., Simmons, B.L., Wall, D.H., 2009. Tree Species Traits Influence Soil Physical, Chemical, and Biological Properties in High Elevation Forests. *PLoS ONE* 4.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005964>
- Baral, S.K., Schneider, R., Pothier, D., Berninger, F., 2013. Predicting sugar maple (*Acer saccharum*) discoloured wood characteristics. *Can. J. For. Res.* 43, 649–657.
- Bauhus, J., Paré, D., Côté L., 1998. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biol. Biochem.* 30, 1077–1089.
- Beets, P.N., Gilchrist, K., Jeffreys, M.P., 2001. Wood density of radiata pine: effect of nitrogen supply. *For. Ecol. Manag.* 145, 173–180.
- Beets, P.N., Kimberley, M.O., McKinley, R.B., 2007. Predicting wood density of *Pinus radiata* annual growth increments. *N. Z. J. For. Sci.* 37, 241.

- Bergeron, Y., 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81, 1500–1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., Kafka, V., 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85, 1916–1932.
- Bernier, B., Brazeau, M., 1988. Magnesium deficiency symptoms associated with sugar maple dieback in a Lower Laurentians site in southeastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 18, 1265–1269.
- Bigelow, S.W., Canham, C.D., 2007. Nutrient limitation of juvenile trees in a northern hardwood forest: Calcium and nitrate are preeminent. *For. Ecol. Manag.* 243, 310–319. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.027>
- Blume, H.-P., Brümmer, G.W., Fleige, H., Horn, R., Kandeler, E., Kögel-Knabner, I., Kretzschmar, R., Stahr, K., Wilke, B.-M., 2016. Land Evaluation and Soil Protection, in: Scheffer/Schachtschabel Soil Science. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 561–585. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30942-7_11
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2009a. La forêt préindustrielle du Bas-Saint-Laurent et sa transformation (1820-2000) : implications pour l'aménagement écosystémique. *Société Provancher Hist. Nat. Can. Le naturaliste Canadien*, 133 n°2, 60–69.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2006a. Logging-induced change (1930–2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 36, 505–517.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., Blais, L., 2009b. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landsc. Ecol.* 24, 171–184. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9294-8>
- Boucher, Y., Auger, I., Noël, J., Grondin, P., Arseneault, D., 2017. Fire is a stronger driver of forest composition than logging in the boreal forest of eastern Canada. *J. Veg. Sci.* 28, 57–68. <https://doi.org/10.1111/jvs.12466>
- Boulanger, Y., Arseneault, D., 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Can. J. For. Res.* 34, 1035–1043. <https://doi.org/10.1139/x03-269>
- Bowyer, J., Shmulsky, R., Haygreen, J., 2007. Forest products and wood science an introduction, 5th ed. ed. Blackwell Publishing, Ames, Iowa.
- Brown, C.D., Vellend, M., 2014. Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20141779. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1779>
- Brugam, R.B., 1978. Pollen indicators of land-use change in southern Connecticut. *Quat. Res.* 9, 349–362.

- Buchmann, N., 2002. Plant ecophysiology and forest response to global change. *Tree Physiol.* 22, 1177–1184. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1177>
- Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990a. *Silvics of North America: Volume 1. Conifers.* United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Agriculture Handbook.
- Burns, R.M., Honkala, B.H., 1990b. *Silvics of North America: Volume 2. Hardwoods.* United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Agriculture Handbook.
- Burton, P.J., 2003. *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest.* NRC Research Press.
- Catovsky S., Kobe R. K., Bazzaz F. A., 2002. Nitrogen-induced changes in seedling regeneration and dynamics of mixed conifer–broad-leaved forests. *Ecol. Appl.* 12, 1611–1625. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1611:NICISR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1611:NICISR]2.0.CO;2)
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cheng, S., Widden, P., Messier, C., 2005. Light and tree size influence belowground development in yellow birch and sugar maple. *Plant Soil* 270, 321–330. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1726-x>
- Condit, R., Engelbrecht, B.M.J., Pino, D., Pérez, R., Turner, B.L., 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 5064–5068. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218042110>
- Cornelissen, J., Aerts, R., Cerabolini, B., Werger, M., Heijden, M. van der, 2001. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy. *Oecologia* 129, 611–619. <https://doi.org/10.1007/s004420100752>
- Côté, B., Fyles, J.W., 1994. Nutrient concentration and acid-base status of leaf litter of tree species characteristic of the hardwood forest of southern Quebec. *Can. J. For. Res.* 24, 192–196.
- Crowley, K.F., Lovett, G.M., 2017. Effects of nitrogen deposition on nitrate leaching from forests of the northeastern United States will change with tree species composition. *Can. J. For. Res.* 47, 997–1009. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0529>
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Michael Wotton, B., 2001. Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience* 51, 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)

- Dannehyrolles, V., Arseneault, D., Bergeron, Y., Wulf, M., 2016. Pre-industrial landscape composition patterns and post-industrial changes at the temperate–boreal forest interface in western Quebec, Canada. *J. Veg. Sci.* 27, 470–481. <https://doi.org/10.1111/jvs.12373>
- Deslauriers, A., Morin, H., 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees* 19, 402–408.
- Dijkstra, F.A., West, J.B., Hobbie, S.E., Reich, P.B., 2009. Antagonistic effects of species on C respiration and net N mineralization in soils from mixed coniferous plantations. *For. Ecol. Manag.* 3, 1112–1118.
- Duchaufour, P., 2001. Introduction à la science du sol (6ème éd.), Sciences Sup. Dunod, Paris.
- Duchesne, L., Ouimet, R., Houle, D., 2010. Nutrient transfer by leaf litterfall during a sugar maple decline episode at Lake Clair watershed, Québec, Canada. *Plant Ecol.* 208, 213–221. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9699-8>
- Duchesne, L., Ouimet, R., Houle, D., 2002. Basal area growth of sugar maple in relation to acid deposition, stand health, and soil nutrients. *J. Environ. Qual.* 31, 1676–1683.
- Dumais, D., Prévost, M., 2008. Ecophysiology and growth of advance red spruce and balsam fir regeneration after partial cutting in yellow birch–conifer stands. *Tree Physiol.* 28, 1221–1229. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.8.1221>
- Dupuis, S., Arseneault, D., Sirois, L., 2011. Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. *J. Veg. Sci.* 22, 564–575.
- Éditeur officiel du Québec, 2013. Projet de loi no 7 (2013, chapitre 2). Loi modifiant la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier et d'autres dispositions législatives.
- Éditeur officiel du Québec, 2009. Projet de loi no 57. Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier.
- Elliott, K.J., Swank, W.T., 2008. Long-term changes in forest composition and diversity following early logging (1919–1923) and the decline of American chestnut (*Castanea dentata*). *Plant Ecol.* 197, 155–172.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57, 1–32.
- Filipescu, C.N., Lowell, E.C., Koppelaar, R., Mitchell, A.K., 2013. Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 44, 220–229.
- Finzi, A.C., Canham, C.D., 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *For. Ecol. Manag.* 131, 153–165. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00206-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00206-6)

- Finzi, A.C., Canham, C.D., Van Breemen, N., 1998a. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecol. Appl.* 8, 447–454.
- Finzi, A.C., Van Breemen, N., Canham, C.D., 1998b. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecol. Appl.* 8, 440–446.
- Fisher, J.B., Sweeney, S., Brzostek, E.R., Evans, T.P., Johnson, D.J., Myers, J.A., Bourg, N.A., Wolf, A.T., Howe, R.W., Phillips, R.P., 2016. Tree-mycorrhizal associations detected remotely from canopy spectral properties. *Glob. Change Biol.* 22, 2596–2607. <https://doi.org/10.1111/gcb.13264>
- Foster, D.R., 1992. Land-Use History (1730-1990) and Vegetation Dynamics in Central New England, USA. *J. Ecol.* 80, 753–771. <https://doi.org/10.2307/2260864>
- Franceschini, T., Gauthray-Guy  net, V., Schneider, R., Ruel, J.-C., Pothier, D., Achim, A., 2017. Effect of thinning on the relationship between mean ring density and climate in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *For. Int. J. For. Res.* 1–16.
- Franceschini, T., Longuetaud, F., Bontemps, J.-D., Bouriaud, O., Caritey, B.-D., Leban, J.-M., 2013. Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. *Trees* 27, 913–925. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0844-6>
- Fraver, S., Seymour, R.S., Speer, J.H., White, A.S., 2007. Dendrochronological reconstruction of spruce budworm outbreaks in northern Maine, USA. *Can. J. For. Res.* 37, 523–529. <https://doi.org/10.1139/X06-251>
- Friedman, S.K., Reich, P.B., 2005. Regional legacies of logging: departure from presettlement forest conditions in northern Minnesota. *Ecol. Appl.* 15, 726–744.
- Fuller, J.L., Foster, D.R., McLachlan, J.S., Drake, N., 1998. Impact of Human Activity on Regional Forest Composition and Dynamics in Central New England. *Ecosystems* 1, 76–95. <https://doi.org/10.1007/s100219900007>
- Gagn  , S.A., Eigenbrod, F., Bert, D.G., Cunningham, G.M., Olson, L.T., Smith, A.C., Fahrig, L., 2015. A simple landscape design framework for biodiversity conservation. *Landsc. Urban Plan.* 136, 13–27. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.11.006>
- Gartner, T.B., Cardon, Z.G., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* vol. 104, p. 230–246. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12738.x>
- Gasser, D., Messier, C., Beaudet, M., Lechowicz, M.J., 2010. Sugar maple and yellow birch regeneration in response to canopy opening, liming and vegetation

- control in a temperate deciduous forest of Quebec. *For. Ecol. Manag.* 259, 2006–2014. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.011>
- Gauthray-Guy  net, V., Schneider, R., Par  , D., Achim, A., Loi, C., Sirois, L., 2018. Influence of shifts over an 80-year period in forest composition on soil properties. *Plant Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3819-y>
- Genet, A., Auty, D., Achim, A., Bernier, M., Pothier, D., Cogliastro, A., 2013. Consequences of faster growth for wood density in northern red oak (*Quercus rubra* Liebl.). *For. Int. J. For. Res.* 86, 99–110. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps057>
- Gindl, W., Grabner, M., Wimmer, R., 2000. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees* 14, 409–414.
- Giroud, G., B  gin, J., Defo, M., Ung, C.-H., 2017. Regional variation in wood density and modulus of elasticity of Quebec’s main boreal tree species. *For. Ecol. Manag.* 400, 289–299. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.019>
- Godman, R.M., Yawney, H.W., Tubbs, C.H., 1990. *Acer saccharum* Marsh. sugar maple. *Silv. N. Am.* 2, 78.
- Guller, B., 2007. The effects of thinning treatments on density, MOE, MOR and maximum crushing strength of *Pinus brutia* Ten. wood. *Ann. For. Sci.* 64, 467–475.
- Hallett, R.A., Bailey, S.W., Horsley, S.B., Long, R.P., 2006. Influence of nutrition and stress on sugar maple at a regional scale. *Can. J. For. Res.* 36, 2235–2246.
- Hangs, R.D., Greer, K.J., Sulewski, C.A., 2004. The effect of interspecific competition on conifer seedling growth and nitrogen availability measured using ion-exchange membranes. *Can. J. For. Res.* 34, 754–761. <https://doi.org/10.1139/x03-229>
- Hart, S.A., Chen, H.Y., 2008. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecol. Monogr.* 78, 123–140.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *For. Ecol. Manag., Forest Ecology in the next Millennium : Putting the long view into Practice* 155, 369–385. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00573-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00573-4)
- Havreljuk, F., Achim, A., Pothier, D., 2013. Regional variation in the proportion of red heartwood in sugar maple and yellow birch. *Can. J. For. Res.* 43, 278–287. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0479>
- Hejda, M., Py  sek, P., Jaro    k, V., 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *J. Ecol.* 97, 393–403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>

- Hlásny, T., Trombik, J., Bošel'a, M., Merganič, J., Marušák, R., Šebeň, V., Štěpánek, P., Kubišta, J., Trnka, M., 2017. Climatic drivers of forest productivity in Central Europe. *Agric. For. Meteorol.* 234, 258–273.
- Howard, P.J.A., Howard, D.M., 1990. Titratable Acids and Bases in Tree and Shrub Leaf Litters. *Forestry* 63, 177–196. <https://doi.org/10.1093/forestry/63.2.177>
- Huang, J.-G., Tardif, J., Denneler, B., Bergeron, Y., Berninger, F., 2008. Tree-ring evidence extends the historic northern range limit of severe defoliation by insects in the aspen stands of western Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* 38, 2535–2544.
- Huggett, B.A.H.B.A., Schaberg, P.G.S.P.G., Hawley, G.J.H.G.J., Eagar, C.E.C., 2007. Long-term calcium addition increases growth release, wound closure, and health of sugar maple (*Acer saccharum*) trees at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Can. J. For. Res.* 37, 1692–1700.
- Hughes, M.K., 2002. Dendrochronology in climatology—the state of the art. *Dendrochronologia* 20, 95–116.
- Hunt, E.R., Lavigne, M.B., Franklin, S.E., 1999. Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. *Ecol. Model.* 122, 151–164.
- IPCC, 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.
- Jaakkola, T., Mäkinen, H., Saranpää, P., 2005. Wood density in Norway spruce: changes with thinning intensity and tree age. *Can. J. For. Res.* 35, 1767–1778.
- Jenny, H., 1941. Factors of soil formation: A system of quantitative pedology, 281 pp. McGraw-Hill, New York.
- Jozsa, L.A., Middleton, G.R., 1994. A discussion of wood quality attributes and their practical implications.
- Kardol, P., Martijn Bezemer, T., van der Putten, W.H., 2006. Temporal variation in plant–soil feedback controls succession. *Ecol. Lett.* 9, 1080–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00953.x>
- Kennedy, R.W., 1995. Coniferous wood quality in the future: concerns and strategies. *Wood Sci. Technol.* 29, 321–338. <https://doi.org/10.1007/BF00202581>
- Klironomos, J.N., 1995. Arbuscular mycorrhizae of *Acer saccharum* in different soil types. *Can. J. Bot.* 73, 1824–1830.
- Koga, S., Zhang, S.Y., 2004. Inter-tree and intra-tree variations in ring width and wood density components in balsam fir (*Abies balsamea*). *Wood Sci. Technol.* 38, 149–162. <https://doi.org/10.1007/s00226-004-0222-z>

- Koga, S., Zhang, S.Y., 2002. Relationships between wood density and annual growth rate components in balsam fir (*Abies balsamea*). *Wood Fiber Sci.* 34, 146–157.
- Koga, S., Zhang, S.Y., Bégin, J., 2002. Effects of precommercial thinning on annual radial growth and wood density in balsam fir (*Abies balsamea*). *Wood Fiber Sci.* 34, 625–642.
- Koubaa, A., Zhang, S.Y., Isabel, N., Beaulieu, J., Bousquet, J., 2000. Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce. *Wood Fiber Sci.* 32, 61–71.
- Krause, C., Rossi, S., Thibeault-Martel, M., Plourde, P.-Y., 2010. Relationships of climate and cell features in stems and roots of black spruce and balsam fir. *Ann. For. Sci.* 67, 402.
- Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fenn.* 36. <https://doi.org/10.14214/sf.552>
- Lachenbruch, B., Moore, J.R., Evans, R., 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence, in: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Springer, pp. 121–164.
- Lafleur, B., Paré, D., Munson, A.D., Bergeron, Y., 2010. Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environ. Rev.* 18, 279–289. <https://doi.org/10.1139/A10-013>
- Laganière, J., Paré, D., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H., 2012. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality. *Soil Biol. Biochem.* 53, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.024>
- Laganière, J., Paré, D., Bradley, R.L., 2010. How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions. *Can. J. For. Res.* 40, 465–475. <https://doi.org/10.1139/X09-208>
- Larsson, S., Danell, K., 2001. Science and the Management of Boreal Forest Biodiversity. *Scand. J. For. Res.* 16, 5–9. <https://doi.org/10.1080/028275801300090528>
- Lavigne, M.B., Franklin, S.E., Hunt, E.R., 1996. Estimating stem maintenance respiration rates of dissimilar balsam fir stands. *Tree Physiol.* 16, 687–695.
- Légaré, S., Paré, D., Bergeron, Y., 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant Soil* 275, 207–220.
- Lemay, A., Krause, C., Achim, A., Bégin, J., 2016. Growth and wood quality of black spruce and balsam fir following careful logging around small merchantable

- stems (CLASS) in the boreal forest of Quebec, Canada. *For. Int. J. For. Res.* 1–12. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw060>
- Levanič, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N.J., McCarroll, D., Oven, P., Robertson, I., 2009. The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees* 23, 169.
- Lorimer, C.G., 2001. Historical and Ecological Roles of Disturbance in Eastern North American Forests: 9,000 Years of Change. *Wildl. Soc. Bull.* 1973–2006 29, 425–439.
- Lorimer, C.G., 1977. The Presettlement Forest and Natural Disturbance Cycle of Northeastern Maine. *Ecology* 58, 139–148. <https://doi.org/10.2307/1935115>
- Lovett, G.M., Weathers, K.C., Arthur, M.A., 2002. Control of Nitrogen Loss from Forested Watersheds by Soil Carbon:Nitrogen Ratio and Tree Species Composition. *Ecosystems* 5, 0712–0718. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0153-1>
- Mäkinen, H., Jaakkola, T., Piispanen, R., Saranpää, P., 2007. Predicting wood and tracheid properties of Norway spruce. *For. Ecol. Manag.* 241, 175–188.
- Mäkinen, H., Saranpää, P., Linder, S., 2002. Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions. *Can. J. For. Res.* 32, 185–194. <https://doi.org/10.1139/x01-186>
- Martin-Ducup, O., Schneider, R., Fournier, R.A., 2016. Response of sugar maple (*Acer saccharum*, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. *For. Ecol. Manag.* 374, 20–32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.047>
- McNulty, S.G., Aber, J.D., 1993. Effects of chronic nitrogen additions on nitrogen cycling in a high-elevation spruce–fir stand. *Can. J. For. Res.* 23, 1252–1263.
- MFFP - Direction des inventaires forestiers - Forêt Québec (ACRIGéo), 2012. Couche écoforestière 22C08-0201.
- MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits du bois, 2016. Ressources et Industries Forestières du Québec, Portrait statistique 2016.
- MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, 2002. Profil des produits forestiers Première transformation Bois de sciage de feuillus durs.
- MFFP - Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, 2000. La valorisation des sciages résineux dans le Bas-Saint-Laurent.
- MFFP - Direction générale du BSL, 2010. Portrait Territorial Bas-Saint-Laurent.
- MFFP - Direction générale du BSL, 2004. Portrait forestier de la région Bas-Saint-Laurent.

- Molteberg, D., Høibø, O., 2006. Development and variation of wood density, kraft pulp yield and fibre dimensions in young Norway spruce (*Picea abies*). *Wood Sci. Technol.* 40, 173–189. <https://doi.org/10.1007/s00226-005-0020-2>
- Moore, J., Camiré, C., Ouimet, R., 2000. Effects of liming on the nutrition, vigor, and growth of sugar maple at the Lake Clair Watershed, Québec, Canada. *Can. J. For. Res.* 30, 725–732.
- Moore, J., Ouimet, R., 2010. Effects of two Ca fertilizer types on sugar maple vitality. *Can. J. For. Res.* 40, 1985–1992.
- Moore, J.D., Ouimet, R., 2006. Ten-year effect of dolomitic lime on the nutrition, crown vigor, and growth of sugar maple. *Can. J. For. Res.* 36, 1834–1841.
- Mörling, T., 2002. Evaluation of annual ring width and ring density development following fertilisation and thinning of Scots pine. *Ann. For. Sci.* 59, 29–40. <https://doi.org/10.1051/forest:2001003>
- Mueller, K.E., Eissenstat, D.M., Hobbie, S.E., Oleksyn, J., Jagodzinski, A.M., Reich, P.B., Chadwick, O.A., Chorover, J., 2012. Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry* 111, 601–614.
- Nolet, P., Delagrange, S., Bannon, K., Messier, C., Kneeshaw, D., 2015. Liming has a limited effect on sugar maple – American beech dynamics compared with beech sapling elimination and canopy opening. *Can. J. For. Res.* 45, 1376–1386. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0010>
- Ouimet, R., Arp, P.A., Watmough, S.A., Aherne, J., DeMerchant, I., 2006. Determination and mapping critical loads of acidity and exceedances for upland forest soils in Eastern Canada. *Water. Air. Soil Pollut.* 172, 57–66.
- Ouimet, R., Camiré, C., Furlan, V., 1996. Effect of soil K, Ca and Mg saturation and endomycorrhization on growth and nutrient uptake of sugar maple seedlings. *Plant Soil* 179, 207–216.
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 170–180.
- Paradis, N., Auty, D., Carter, P., Achim, A., 2013. Using a Standing-Tree Acoustic Tool to Identify Forest Stands for the Production of Mechanically-Graded Lumber. *Sensors* 13, 3394–3408. <https://doi.org/10.3390/s130303394>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Payette, S., Fortin, M.J., Morneau, C., 1996. The recent sugar maple decline in southern Quebec: probable causes deduced from tree rings. *Can. J. For. Res.* 26, 1069–1078.

- Pennington, W., 1986. Lags in adjustment of vegetation to climate caused by the pace of soil development. Evidence from Britain. *Plant Ecol.* 67, 105–118. <https://doi.org/10.1007/BF00037361>
- Persson, T., Forskningsraad, S.N., 1980. Structure and function of northern coniferous forests: an ecosystem study. Swedish Natural Science Research Council (NFR).
- Prescott, C.E., 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiol.* 22, 1193–1200.
- Raulund-Rasmussen, K., Vejre, H., 1995. Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. *Plant Soil* 168, 345–352.
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzynski, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J., Chadwick, O.A., Hale, C.M., Tjoelker, M.G., 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecol. Lett.* 8, 811–818. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>
- Reich, P.B., Sendall, K.M., Rice, K., Rich, R.L., Stefanski, A., Hobbie, S.E., Montgomery, R.A., 2015. Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species. *Nat. Clim. Change* 5, 148.
- Rhemtulla, J.M., Mladenoff, D.J., Clayton, M.K., 2009. Historical forest baselines reveal potential for continued carbon sequestration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 6082–6087.
- Rhemtulla, J.M., Mladenoff, D.J., Clayton, M.K., 2007. Regional land-cover conversion in the US upper Midwest: magnitude of change and limited recovery (1850–1935–1993). *Landsc. Ecol.* 22, 57–75.
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. [Québec]: Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Sainte-Foy.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J.-W., Rathgeber, C.B., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., Jalkanen, R., 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 696–707.
- Sariyildiz, T., Anderson, J., 2005. Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types. *For. Ecol. Manag.* 210, 303–319.
- Shipley, B., 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90, 363–368. <https://doi.org/10.1890/08-1034.1>
- Soudzilovskaia, N.A., van der Heijden, M.G.A., Cornelissen, J.H.C., Makarov, M.I., Onipchenko, V.G., Maslov, M.N., Akhmetzhanova, A.A., van Bodegom, P.M., 2015. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and

- ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytol.* 208, 280–293.
<https://doi.org/10.1111/nph.13447>
- St.Clair, S.B., Sharpe, W.E., Lynch, J.P., 2008. Key interactions between nutrient limitation and climatic factors in temperate forests: a synthesis of the sugar maple literature. *Can. J. For. Res.* 38, 401–414. <https://doi.org/10.1139/X07-161>
- Svenning, J.-C., Gravel, D., Holt, R.D., Schurr, F.M., Thuiller, W., Münkemüller, T., Schiffrers, K.H., Dullinger, S., Edwards, T.C., Hickler, T., Higgins, S.I., Nabel, J.E.M.S., Pagel, J., Normand, S., 2014. The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography* 37, 1198–1209.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00574.x>
- Terrail, R., Arseneault, D., Fortin, M.-J., Dupuis, S., Boucher, Y., 2014. An early forest inventory indicates high accuracy of forest composition data in pre-settlement land survey records. *J. Veg. Sci.* 25, 691–702.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12142>
- Thompson, J.R., Carpenter, D.N., Cogbill, C.V., Foster, D.R., 2013. Four Centuries of Change in Northeastern United States Forests. *PLOS ONE* 8, e72540.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072540>
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45.
- Vadeboncoeur, M.A.V.M.A., 2010. Meta-analysis of fertilization experiments indicates multiple limiting nutrients in northeastern deciduous forests. *Can. J. For. Res.* 40, 1766–1780.
- Villeneuve, N., Grandtner, M.M., Fortin, J.A., 1989. Frequency and diversity of ectomycorrhizal and saprophytic macrofungi in the Laurentide Mountains of Quebec. *Can. J. Bot.* 67, 2616–2629. <https://doi.org/10.1139/b89-338>
- Wang, L., Payette, S., Bégin, Y., 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Can. J. For. Res.* 32, 477–486.
- Wedin, D.A., Tilman, D., 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84, 433–441.
<https://doi.org/10.1007/BF00328157>
- Wein, R.W., Moore, J.M., 1977. Fire history and rotations in the New Brunswick Acadian Forest. *Can. J. For. Res.* 7, 285–294. <https://doi.org/10.1139/x77-038>
- Weir, J.M.H., Johnson, E.A., 1998. Effects of escaped settlement fires and logging on forest composition in the mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* 28, 459–467.

- Whitney, G.G., 1994. From Coastal Wilderness to Fruited Plain: A History of Environmental Change in Temperate North America from 1500 to the Present. Cambridge University Press.
- Williams, L.J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., Reich, P.B., 2017. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 0063. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0063>
- Wimmer, R., Grabner, M., 2000. A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate. *IAWA J.* 21, 403–416. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000256>
- Woodall, C.W., Oswalt, C.M., Westfall, J.A., Perry, C.H., Nelson, M.D., Finley, A.O., 2009. An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *For. Ecol. Manag.* 257, 1434–1444. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.013>
- Xiang, W., Auty, D., Franceschini, T., Leitch, M., Achim, A., 2014a. Wood density-climate relationships are mediated by dominance class in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *Forests* 5, 1163–1184.
- Xiang, W., Leitch, M., Auty, D., Duchateau, E., Achim, A., 2014b. Radial trends in black spruce wood density can show an age- and growth-related decline. *Ann. For. Sci.* 71, 603–615. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0363-7>
- Yuan, Z., Ali, A., Wang, S., Gazol, A., Freckleton, R., Wang, X., Lin, F., Ye, J., Zhou, L., Hao, Z., Loreau, M., 2018. Abiotic and biotic determinants of coarse woody productivity in temperate mixed forests. *Sci. Total Environ.* 630, 422–431. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.125>
- Zhang, S.Y., Simpson, D., Morgenstern, E.K., 1996. Variation in the Relationship of Wood Density With Growth In 40 Black Spruce (*Picea Mariana*) Families Grown in New Brunswick. *Wood Fiber Sci.* 28, 91–99.
- Zobel, B.J., Buijtenen, J.P., 1989. Wood variation: its causes and control. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

