

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

EFFET DE LA BORDURE FORESTIÈRE ET DU STRESS HYDRIQUE SUR LA
NUTRITION DE L'ÉRABLE À SUCRE EN ABSENCE DE LIMITATION EN
AZOTE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
EVA MASSON

OCTOBRE 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur et mon co-directeur de recherche, David Rivest et Alain Cogliastro, pour m'avoir guidée et soutenue au cours de mon projet de maîtrise. Je tiens aussi à remercier Daniel Houle pour son aide précieuse dans les différentes expériences et analyses. Je suis très reconnaissante envers Frédérik Doyon qui a participé au comité d'encadrement de mon projet de maîtrise et pour son soutien au plan administratif.

Le développement de mon mémoire est présenté sous la forme de deux articles scientifiques rédigés en français. Le chapitre II présente les résultats issus de mesures prises sur le terrain au cours de l'été 2017 concernant la fertilité des sols et le statut nutritionnel des érables à sucre dans 11 érablières de la MRC du Haut-Saint-Laurent, dans un paysage fragmenté par l'agriculture intensive. Le chapitre III présente les résultats d'une expérience en serre réalisée au Jardin botanique de Montréal au cours de l'été 2017. Nous avons analysé l'effet d'un stress hydrique sur des plants d'érable à sucre dans des conditions de sols hautement fertilisés en azote. J'ai moi-même effectué la revue de littérature, l'échantillonnage et le traitement des échantillons en laboratoire ainsi que les analyses statistiques des données.

J'ai bénéficié du soutien de plusieurs personnes tout au long de mon projet de maîtrise. Ainsi, je dois remercier René Dulude, Yves-Régis Pouliot, Hélène Lalande, le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Jean Delatour, Alexandrine Larson-Dupuis, Sacha Viau et Bobby les élagueurs, ainsi que tous les propriétaires forestiers, qui m'ont aidé sur le terrain et/ou en laboratoire. Merci à Alain Cogliastro pour la mise à disposition d'un tunnel au Jardin botanique de Montréal, et à Philippe Heine pour le contrôle de l'arrosage des plants d'érable à sucre.

Merci aussi à toutes les personnes qui m'ont entouré pendant ce projet de maîtrise. Je commence par Marc-Olivier Martin-Guay, sans qui je serais restée bloquée dans des analyses statistiques sans fond ! Merci à Florence Tauc, le terrain aurait été bien solitaire sans toi ! Et merci à tous les étudiant(e)s de l'ISFORT pour leur bonne humeur et leur soutien !! Merci aussi à mes parents, qui, malgré les 3 000 km d'océan qui nous séparent, ont toujours été présents d'une manière ou d'une autre. Il ne faut évidemment pas oublier les professionnels de la communauté isfortienne qui m'ont aussi beaucoup aidé.

Merci aux bailleurs de fond de ce projet de maîtrise, le Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada, Ouranos et Mitacs.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	x
RÉSUMÉ	xi
CHAPITRE I INTRODUCTION.....	1
1.1 Problématique	1
1.2 État des connaissances	7
1.2.1 Les dépôts azotés au Canada	7
1.2.2 Les propriétés du sol	8
1.2.3 La nutrition des arbres.....	11
1.2.4 La productivité des arbres	13
1.2.6 Le stress hydrique et l'augmentation des dépôts azotés	15
1.3 Objectifs et hypothèses de recherche	17
CHAPITRE II FERTILITÉ DES SOLS ET STATUT NUTRITIONNEL DE L'ÉRABLE À SUCRE DANS DES PEUPELEMENTS FORTEMENT FRAGMENTÉS PAR L'AGRICULTURE INTENSIVE: EXISTE-T-IL UN EFFET DE BORDURE ?	18
Auteurs	18
Résumé	19
2.1 Introduction	20
2.2 Matériels et méthodes	23
2.2.1 Sites d'étude et dispositif expérimental	23
2.2.2 Échantillonnages et analyses en laboratoire.....	25
2.2.3 Diagnostiques nutritionnels.....	27
2.2.4 Analyses statistiques	30

2.3 Résultats	32
2.3.1 Effet de la distance de la bordure forestière sur les propriétés chimiques du sol et la nutrition de l'érable à sucre	32
2.3.2 Carences nutritionnelles des érables à sucre	33
2.3.3 Analyse nutritionnelle des érables à sucre selon l'approche CND- <i>ilr</i>	34
2.4 Discussion	34
2.4.1 Augmentation de l'azote minéralisable et des indices DRIS N et P avec la distance de la bordure forestière	34
2.4.2 Absence d'effet de bordure sur les cations basiques.....	36
2.4.3 Carences en phosphore et en potassium.....	38
CHAPITRE III EFFET D'UN STRESS HYDRIQUE SUR DES PLANTS D'ÉRABLE À SUCRE DANS DES CONDITIONS DE SOLS FORESTIERS HAUTEMENT ENRICHIS EN AZOTE.....	50
Auteurs	50
Résumé.....	51
3.1 Introduction	52
3.2 Matériels et méthodes	54
3.2.1 Dispositif expérimental	54
3.2.2 Analyses en laboratoire	56
3.2.3 Diagnostiques nutritionnels.....	56
3.2.4 Analyses Statistiques.....	58
3.3 Résultats	59
3.4 Discussion	60
CHAPITRE IV CONCLUSION GÉNÉRALE	68
ANNEXE A PARTITIONS BINAIRES SÉQUENTIELLES ORTHOGONALES....	72
ANNEXE B MÉTHODE DRIS (DIAGNOSIS AND RECOMMENDATION INTEGRATED SYSTEM)	74
ANNEXE C EFFET DU STRESS HYDRIQUE SUR LE POURCENTAGE DE FEUILLES NÉCROSÉES DES PLANTS D'ÉRABLES À SUCRE DURANT L'ÉTÉ 2017.....	77
LISTE DES RÉFÉRENCES	77

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1 Répartition géographique des 11 sites sélectionnés dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent, au Québec...	40
2.2 Plan d'échantillonnage des sols et des feuilles d'érable à sucre d'une forêt adjacente à un champ fertilisé.....	41
2.3 Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur le taux total d'azote minéralisé (ammonification+nitrification) dans 11 érablières du sud du Québec.....	45
2.4 Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière et du type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) sur l'indice foliaire DRIS N dans 11 érablières du sud du Québec.....	45
2.5 Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur l'indice foliaire DRIS P dans 11 érablières du sud du Québec.....	46
2.6 Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur la balance nutritionnelle foliaire [K,Ca,Mg N,P] (cations/anions) dans 11 érablières du sud du Québec.....	48
2.7 Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur la balance nutritionnelle du sol [K,Ca,Mg N,P] (cations/anions) dans 11 érablières du sud du Québec.....	49
3.1 Analyse en composantes principales illustrant l'effet du stress hydrique sur les variables morphologiques et de concentrations foliaires (F) et racinaires (R) en macronutriments de plants d'érable à sucre. AD = accroissement diamétral au collet ; BT = biomasse totale ; BR = biomasse racinaire ; Bt = biomasse de la tige ; R.S = ratio racine/tige ; PFN = pourcentage de feuilles nécrosées.....	66

3.2	Schéma conceptuel du lien entre le stress hydrique et le pourcentage de feuilles nécrosées et leur effet sur les variables mesurées.....	76
-----	--	----

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Caractéristiques des 11 sites sélectionnés dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent, au Québec.....	42
2.2	Normes DRIS pour les feuilles d'érable à sucre dans la mi-cime pour N, P, K, Ca et Mg (Lozano et Huynh, 1989).....	43
2.3	Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière, du type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) et de l'exposition de la forêt au vent dominant sur les propriétés chimiques du sol et les indices nutritionnels DRIS dans 11 érablières du sud du Québec. Le pseudo- R^2 marginal de chaque modèle ainsi que la valeur du p pour chaque variable sont présentés.....	44
2.4	Tableau des optimums et des seuils de carence des érables à sucre, de la concentration moyenne observée, ainsi que la proportion d'individus de l'étude se situant en-dessous ou au-dessus du seuil de carence pour chaque nutriment foliaire (Ouimet, 1995).....	46
2.5	Moyenne des concentrations foliaires en macronutriments des érables à sucre et des indices foliaires DRIS selon le type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) et la distance par rapport à la bordure forestière dans 11 érablières du sud du Québec.....	47
2.6	Effet de la distance par rapport à la bordure forestière, du type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) et de l'exposition de la forêt au vent dominant sur les balances nutritionnelles foliaires de l'érable à sucre et du sol dans 11 érablières du sud du Québec. Les valeurs des balances nutritionnelles ont été obtenues grâce à	

	la méthode CND- <i>ilr</i> . Le pseudo- R^2 marginal de chaque modèle ainsi que la valeur du p pour chaque variable sont présentés.....	48
3.1	Moyenne et écart type (entre parenthèse) des variables morphologiques et des concentrations foliaires et racinaires en macronutriments des plants d'érable à sucre, ainsi que l'effet du stress hydrique et de la proportion de feuilles nécrosées sur ces variables. Le pseudo- R^2 marginal de chaque modèle ainsi que la valeur du p pour chaque variable sont présentés.....	64
3.2	Coefficients de l'analyse en composantes principales pour 14 variables caractérisant la morphologie et la chimie foliaire et racinaire de plants d'érable à sucre. Les valeurs en caractère gras représentent les principales variables reliées à chaque axe.....	67
3.3	Partitions binaires séquentielles orthogonales utilisées dans cette étude et permettant de calculer les indices CND- <i>ilr</i> chez les plantes (L.-E. Parent, 2011)	72
3.4	Normes DRIS pour les feuilles d'érable à sucre dans la mi-cime pour N, P, K, Ca, Mg (Lozano et Huynh, 1989).....	74
3.5	Indice foliaire DRIS des plants d'érable à sucre selon le stress hydrique appliqué.....	75
3.6	Effet du stress hydrique sur le pourcentage de feuilles nécrosées des plants d'érables à sucre durant l'été 2017. Le pseudo- R^2 marginal du modèle est présenté ici, ainsi les valeurs d'estimé, les erreurs types, les valeurs de t et les valeurs de p	76

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

CND-ilr	Compositional nutrient diagnosis – isometric log ratio
DHP	Diamètre à hauteur de poitrine
DRIS	Diagnosis and recommendation integrated system
FACF	Forêt adjacente à un champ fertilisé
HSL	Haut-Saint-Laurent
IND	Indice de déséquilibre nutritionnel
MRC	Municipalité régionale de comté
N _{atm}	Azote atmosphérique
PPN	Production primaire nette

RÉSUMÉ

Les dépôts d'azote atmosphérique (N_{atm}) de sources anthropiques ont augmenté de façon draconienne depuis la révolution industrielle. L'agriculture est responsable de 50% des dépôts de N_{atm} anthropogéniques. Des apports excessifs d' N_{atm} peuvent acidifier les sols, engendrer des déséquilibres nutritionnels et le dépérissement des forêts tout en augmentant leur vulnérabilité face à des stress environnementaux comme la sécheresse. En partant de la prémisse que la bordure forestière reçoit davantage d'apports en N_{atm} que la forêt d'intérieur, l'objectif du premier chapitre de ce mémoire était d'analyser les propriétés chimiques du sol (pH, C et N totaux, P extractible, cations échangeables, N minéralisable) et la nutrition foliaire (N, P, K, Ca, Mg) de l'érable à sucre au stade mature à différentes distances de la bordure de peuplements forestiers (10, 20, 30, 50, 70 et 120 m). Ce premier objectif a été réalisé dans un paysage fortement fragmenté par l'agriculture intensive dans la région de la Vallée-du-Haut-Saint-Laurent, au Québec. Le taux d'azote minéralisé et la concentration en P foliaire de l'érable à sucre augmentaient avec l'augmentation de la distance par rapport à la bordure forestière. Des carences en P et en K ont été mises en évidence dans les 11 érablières échantillonnées, à toutes les distances par rapport à la bordure forestière. L'objectif du deuxième chapitre était d'analyser les effets d'un stress hydrique sur la nutrition de plants d'érable à sucre poussant sur des sols forestiers hautement fertilisés en azote. Des plants d'érable à sucre ont ainsi été cultivés en serre, avec ou sans stress hydrique, sur des monolithes de sol provenant d'une érablière fertilisée artificiellement depuis 15 ans à un taux de $85 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$. Les plants d'érable à sucre ayant subi un stress hydrique présentaient des concentrations foliaires en N, P, Ca, et Mg ainsi que des concentrations racinaires en K, Ca et Mg plus faibles que les plants n'ayant pas subi de stress. La productivité des plants a été plus faible chez ceux ayant subi un stress hydrique.

MOTS-CLÉS : dépôt d'azote atmosphérique ; érable à sucre ; analyse nutritionnelle ; propriétés chimiques du sol ; stress hydrique

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Problématique

Les activités humaines ont dramatiquement augmenté la mobilité et les dépôts d'azote atmosphérique (N_{atm}) à travers la combustion, l'industrie, l'utilisation de fertilisants, l'élevage ou encore les activités urbaines. La création de N_{atm} d'origine anthropique a ainsi augmenté de 120% depuis les années 1970 (Aber *et al.*, 2003; Asner *et al.*, 2001; Magill *et al.*, 1997; Templer *et al.*, 2012; Vitousek, Mooney, *et al.*, 1997). Dans les 150 dernières années, l'apport annuel anthropogénique d' N_{atm} a été multiplié par dix et, aux États-Unis, les dépositions d' N_{atm} ont augmenté de cinq à dix fois depuis l'aire préindustrielle (Aber *et al.*, 2003; L. Liu et Greaver, 2009). La création anthropique d' N_{atm} est passée de 15 à 156 Tg N an⁻¹ entre 1860 et 1995, et a atteint jusqu'à 187 Tg N an⁻¹ en 2005 (Galloway *et al.*, 2008). Le N_{atm} émis par l'industrie et l'agriculture est retourné sous forme de dépositions sèches (particules sèches ou gaz) ou humides (précipitations, brouillard ou nuages) aux écosystèmes forestiers, où il est capté, notamment par les arbres, de façon à modifier leurs fonctions de base (Aherne et Posch, 2013; Le Gall, 2004; Tulloss et Cadenasso, 2015). Les activités anthropiques sont à l'origine de l'émission de différentes formes d'azote : 55% d'ammoniac (NH₃), 40% d'oxyde d'azote (NO_x) et 5% de protoxyde d'azote (N₂O). L'agriculture est la

principale source de ces trois formes azotées et est responsable de 50% des émissions anthropogéniques de composés azotés (Krupa, 2003).

Des études ont permis d'estimer une charge critique en azote pour différents types d'écosystèmes. Le concept de charge critique a été créé pour établir les seuils critiques de dépôts d' N_{atm} acceptables, soit avant que ces apports ne deviennent néfastes pour l'environnement, pour chaque type d'écosystème afin de mieux orienter les émissions maximales admissibles et les politiques de réduction à suivre (Le Gall, 2004). Dans des forêts québécoises excédant les seuils critiques en acidité résultant de dépôts d' N_{atm} , Ouimet *et al.* (2001) ont observé une réduction de croissance des arbres de 30% par rapport aux forêts n'excédant pas leur seuil critique. Dans les provinces de l'est du Canada (Québec et plus à l'est), 37,6% du territoire forestier a déjà dépassé la charge critique en acidité. Plus spécifiquement, 31,6% des forêts québécoises ont surpassé cette charge critique (Carou *et al.*, 2008; NEG/ECP Forest Mapping Group, 2007). Au début du 21^e siècle, environ 13% du territoire québécois, concentré essentiellement dans le sud du Québec, recevait des dépôts d' N_{atm} supérieurs à $8 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, une valeur proche du seuil critique de saturation en azote (Ouimet et Duchesne, 2009). Les charges critiques des forêts tempérées varient généralement entre 10 et $15 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Bobbink *et al.*, 2010).

Les forêts retiennent 85 à 99% des apports d' N_{atm} (Magill *et al.*, 1997). L'augmentation des émissions d' N_{atm} peut ainsi avoir un impact négatif sur le fonctionnement des forêts (Aherne et Posch, 2013; Carou *et al.*, 2008). Cet impact négatif va dépendre du pouvoir tampon du sol, de ses propriétés chimiques, des précipitations, du stade successional, du type d'écosystème, des espèces d'arbre, de l'utilisation passée de la terre ou encore de la topographie (Matson *et al.*, 2002; Wall, 2012). Par exemple, une érablière située sur un sol pauvre en cations basiques sera plus sensible aux dépôts de N_{atm} qu'une érablière évoluant sur un sol plus riche (Berg et Matzner, 1997; Moore et Houle, 2009b).

Puisque l'azote est généralement limitant dans les forêts boréales et tempérées, les premiers effets de l'ajout d' N_{atm} se traduisent souvent par l'augmentation de la production primaire des forêts (Matson *et al.*, 2002). Cependant, à long terme, les dépôts d' N_{atm} peuvent acidifier le milieu, augmenter la perte par lessivage des nitrates (NO_3^-) et des cations basiques essentiels à la croissance des arbres, réduire la productivité des arbres, altérer le cycle naturel de l'azote et du carbone et diminuer la biodiversité des forêts (Aber *et al.*, 1998). Les apports chroniques d' N_{atm} peuvent aussi contribuer à augmenter les émissions de N_2O , un gaz à effet de serre dont le potentiel de réchauffement est d'environ 300 fois celui du CO_2 (Gao *et al.*, 2015; L. Liu et Greaver, 2009). L'augmentation des dépôts d' N_{atm} représente un risque pour tous les écosystèmes aussi bien terrestres qu'aquatiques. La compréhension des relations entre les apports d' N_{atm} , la biodiversité et les fonctions et services des écosystèmes ainsi que des mécanismes qui régulent ces relations demeure un enjeu planétaire prioritaire dans le contexte de la conservation et de l'aménagement durable des écosystèmes naturels et semi-naturels (Phoenix *et al.*, 2012).

L'agriculture est la principale source des émissions de dépôts d' N_{atm} sous forme de NH_3 , à travers la fertilisation et l'élevage (Tulloss et Cadenasso, 2015). Contrairement aux émissions de NO_x , principalement urbaines, qui tendent à diminuer depuis les années 1990 grâce au programme « Clean Air Acts Amendments » de réduction des sources d'émissions de SO_2 , les émissions de NH_3 ne semblent pas suivre cette tendance (Environnement et Changement climatique Canada, 2018a; Magill *et al.*, 1997; Ouimet et Duchesne, 2009; Templer *et al.*, 2012). La demande agroalimentaire mondiale toujours croissante oblige les agriculteurs à produire plus et à intensifier l'utilisation de fertilisants pour maximiser leur rendement, rendant difficile la réduction des émissions de NH_3 (Templer *et al.*, 2012). Les écosystèmes proches des aires agricoles peuvent recevoir de forts apports d' N_{atm} , dépassant parfois les $60 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, comparativement aux écosystèmes éloignés des sources d'émissions qui reçoivent en moyenne entre $0,5$ et $2 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Bettez et Groffman, 2013; Carreiro *et al.*,

2000). Dans le sud-est du Canada, les régions sous l'influence des grandes zones d'agriculture intensive présentent des taux de dépositions moyens d' N_{atm} pouvant aller jusqu'à $25 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Templer *et al.*, 2012).

Plusieurs études se sont intéressées aux effets des émissions d' N_{atm} sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ces études sont toutefois issues de parcelles recevant des fertilisations expérimentales massives et uniques d'azote à l'intérieur d'échelles spatiales et temporelles limitées. Elles demeurent donc peu représentatives des effets réels et peu utiles pour des évaluations quantitatives de risque environnemental ou pour informer des décideurs (X. Liu *et al.*, 2011). D'autres études ont utilisé un gradient naturel d'apports d' N_{atm} généré en faisant varier la distance séparant des sites forestiers à des centres urbains et industriels majeurs (Bettez et Groffman, 2013). Les forêts en bordure des zones de cultures agricoles intensives apparaissent aussi comme des lieux propices à l'étude des impacts des dépositions chroniques d' N_{atm} sur le fonctionnement des forêts. Les bordures de ces forêts jouent un rôle écologique important en rendant de nombreux services écosystémiques et en ayant des effets importants sur la biodiversité et sur la régénération des forêts (Weathers *et al.*, 2001). Ces bordures sont des zones d'échanges entre l'atmosphère et la végétation de la forêt (Draaijers *et al.*, 1994). Elles ont tendance à recevoir des apports d' N_{atm} plus élevés en raison de la vitesse supérieure des vents et de l'advection locale (Draaijers *et al.*, 1988). En perturbant les flux d'airs, les bordures forestières peuvent donc devenir des « hotspots » pour les dépôts d' N_{atm} , les arbres présents recevant alors des quantités d' N_{atm} jusqu'à quatre fois plus élevées que les arbres à l'intérieur du peuplement (Draaijers *et al.*, 1988; Hasselrot et Grennfelt, 1987; Tulloss et Cadenasso, 2015; Weathers *et al.*, 2001). Ces apports excessifs d' N_{atm} au niveau des bordures peuvent provoquer des dérèglements dans le cycle de l'azote et un déclin des arbres de bordure, diminuant à long terme leur effet brise-vent qui contribue à la protection des sols (Wallace *et al.*, 2007). Cette perte potentielle de rôle de protection

pourrait augmenter les impacts négatifs des dépôts de N_{atm} à l'intérieur du peuplement forestier peu protégé, qui se retrouve sous l'influence de la bordure.

L'augmentation des dépôts de N_{atm} est un changement global qui peut interagir avec d'autres modifications environnementales. Par exemple, les forêts québécoises devraient être affectées dans le futur par une augmentation des températures annuelles, avec des étés plus chauds et plus secs, des changements dans le patron des précipitations ainsi que des événements climatiques extrêmes plus fréquents (Meyer-Grünefeldt *et al.*, 2013). Le déclin de la productivité de certaines forêts aurait pour origine l'action combinée de l'acidification des sols par les dépôts de N_{atm} et des stress environnementaux, notamment le stress hydrique (Elvir *et al.*, 2003). Le stress hydrique affecte négativement le fonctionnement des plantes en diminuant la production de biomasse, altérant la morphologie des feuilles, inhibant la performance des graines et modifiant les cycles de l'eau et du carbone (Dziedek *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2015). Les effets négatifs du stress hydrique provenant de sécheresse sur la croissance des arbres pourraient alors être amplifiés par l'augmentation des dépôts de N_{atm} (Dziedek *et al.*, 2016; Meyer-Grünefeldt *et al.*, 2013). Comprendre les effets combinés de ces facteurs environnementaux sur les arbres est important afin de prédire le fonctionnement futur des forêts (Ibáñez *et al.*, 2018).

Ce projet de recherche est important car il aborde des éléments clés du fonctionnement de l'écosystème de l'érablière que sont la chimie des sols et la nutrition des arbres. Les érablières sont des écosystèmes de première importance socioéconomique dans l'est du Canada. Par exemple, au Québec, les retombées économiques directes engendrées par le réseau de création de valeur de la filière bois de feuillus durs, exploités majoritairement dans les érablières, ont été estimées récemment à plus de 3,5 milliards de \$ an⁻¹ en livraison de produits du bois et à 20 000 emplois directs (Trudelle *et al.*, 2009). De plus, l'acériculture, qui génère près de 3 900 emplois et dont l'impact économique a été estimé à 200 millions de \$ an⁻¹, dépend directement des érablières

(MAPAQ, 2011). La compétitivité de ces marchés dépend ainsi beaucoup de la productivité et de la santé des érablières. Or, des signes inquiétants de dépérissement des érablières ont été relevés, notamment dans les années 70, avec une réduction de la vigueur des érables à sucre, une diminution de leur taux de croissance et une augmentation de leur susceptibilité aux stress biotiques et abiotiques secondaires (Bauce et Allen, 1991; Duchesne *et al.*, 2002). Dans le sud-est du Canada et au nord-est des États-Unis, la mortalité des érables est un problème depuis les années 1980. Les causes exactes du dépérissement des érablières restent encore incertaines, mais la sensibilité de l'érable à l'acidité du sol suggère que les dépôts de N_{atm} peuvent être une cause potentielle de ce dépérissement (Moore et Houle, 2009a, 2013). L'augmentation des événements de sécheresse est aussi associée à la hausse de la mortalité des arbres des forêts canadiennes (Allen *et al.*, 2010; Hember *et al.*, 2017).

Ce mémoire présente d'abord un état des connaissances actuelles sur les effets des dépôts azotés et du stress hydrique sur la nutrition des forêts. Il est ensuite constitué de deux chapitres rédigés sous la forme d'articles scientifiques. Le premier article (chapitre II) présente les résultats d'une expérience effectuée sur le terrain qui cherche à comprendre les effets de bordure sur les propriétés chimiques du sol et la nutrition des arbres. Le deuxième article (chapitre III) intègre les résultats d'une expérience en serre qui visait à analyser la réponse de semis d'érable à sucre au stress hydrique dans des conditions de sols enrichis en azote. Enfin, les implications écologiques et sylvicoles des résultats obtenus dans les deux articles sont synthétisées dans la conclusion générale.

1.2 État des connaissances

1.2.1 Les dépositions azotées au Canada

En Europe, le problème d'acidification des forêts est plus critique qu'en Amérique du Nord. Près de 45% des forêts européennes ont dépassé la charge critique de saturation des sols en azote (McLaughlin, 1998). En France, la majorité du territoire a dépassé les charges critiques en acidité, qui sont évalués entre 200 et 500 eq ha⁻¹ an⁻¹ (12 et 30 kg NO₃⁻ ha⁻¹ an⁻¹) (Party *et al.*, 2001). Au Québec, la charge critique moyenne est beaucoup plus élevée : 980 eq ha⁻¹ an⁻¹ (60 kg NO₃⁻ ha⁻¹ an⁻¹), indiquant probablement des sols forestiers plus limités en azote, qui ont tendance à retenir presque 100% des ajouts (Ouimet *et al.*, 2001). La majorité des écosystèmes ayant dépassé cette charge sont situés dans le corridor Québec-Windsor, où les excès en azote sont situés entre 60 et 470 eq ha⁻¹ an⁻¹ (4 et 29 kg NO₃ ha⁻¹ an⁻¹) dans des peuplements feuillus (Carou *et al.*, 2008; Ouimet *et al.*, 2001). Les forêts boréales et tempérées québécoises sont généralement limitées en azote et ont une charge critique élevée. Elles présentent ainsi moins de cas de saturation à l'azote que les forêts européennes.

Il est difficile de prédire les effets de l'enrichissement en azote sur un écosystème forestier. En effet, les effets à court et long terme divergent beaucoup, rendant difficile la prévision des résultats en absence de connaissance sur le stade de saturation en azote du milieu (Moore et Houle, 2009b). Les variations dans les résultats des différentes études sont souvent fonction du temps, de la quantité et de la forme chimique d'azote appliquée, ainsi que de l'histoire des parcelles expérimentales (Hutchinson *et al.*, 1998; Magill *et al.*, 1996).

1.2.2 Les propriétés du sol

Le sol est le plus grand réservoir d'azote dans les écosystèmes forestiers. Ce réservoir peut atteindre plus de 80% du pool d'azote total de ces écosystèmes (Fenn *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2010). Par exemple, une synthèse de 19 études a indiqué que le pool en NH_4^+ et en NO_3^- dans la végétation forestière représentait, dans l'ordre, de 6 à 33% et de 4 à 37% du pool total, alors que le pool dans le sol variait entre 30 et 87% pour le NH_4^+ et entre 19 et 86% pour le NO_3^- (Matson *et al.*, 2002). Johnson (1992) a pour sa part observé que le pool d'azote total dans le sol (39% du pool forestier total) était supérieur à celui relevé dans la végétation forestière (28%) après des ajouts répétés d'azote.

L'azote est généralement un élément limitant dans les forêts boréales et tempérées. L'ajout d'azote, sous différentes formes, a donc des effets notables sur l'ensemble des écosystèmes (Matson *et al.*, 2002). L'augmentation des apports en azote de sources anthropiques entraîne généralement une augmentation de sa concentration dans le sol, et une modification du cycle de l'azote, de la composition des communautés microbiennes et de la composition chimique du sol (Bonneau *et al.*, 2000; Fenn *et al.*, 1998). L'augmentation de la concentration en azote du sol peut, dans certains cas, être seulement de courte durée et donc ne pas être détectable suite à la fertilisation, cet élément étant vite absorbé par les racines et immobilisé par les communautés microbiennes du sol (Berg et Matzner, 1997; Moore et Houle, 2009b).

L'augmentation de la disponibilité de l'azote va stimuler sa minéralisation aux dépens de son immobilisation par les communautés microbiennes (Fenn *et al.*, 2003; Gao *et al.*, 2015; Magill *et al.*, 2000; OIFQ, 2009). La majorité des études confirme cette augmentation de la minéralisation suite à l'ajout d'azote, mais certaines ont aussi relevé une diminution subséquente lorsque les forêts approchent le stade de saturation en azote (Aber *et al.*, 1998; Gao *et al.*, 2015; Matson *et al.*, 2002). Cette diminution peut

s'expliquer de deux façons. Premièrement, l'augmentation du contenu en azote dans le sol entraînerait une réduction de l'efficacité des enzymes cataboliques extracellulaires et du taux de décomposition de la matière organique par la modification de sa chimie (Aber *et al.*, 1998). En effet, l'apport d'azote entraînerait des modifications des structures des liaisons chimiques, créant des liaisons covalentes avec des ponts d'azote entre les molécules, ce qui réduirait l'efficacité des enzymes microbiennes extracellulaires (Aber *et al.*, 1998; Carreiro *et al.*, 2000; Gan *et al.*, 2013). Le NH_4^+ et le NO_3^- réagissent ainsi avec les débris de lignine et les composés phénoliques et rendent la litière plus résistante à la décomposition (Berg et Matzner, 1997). D'autre part, les fortes concentrations d'azote sous des formes disponibles dans le sol supprimeraient la production d'enzyme dégradant l'humus (Aber *et al.*, 1998; Matson *et al.*, 2002). Effectivement, certains champignons dégradant la lignine, comme les basidiomycètes de pourriture blanche, produisent des enzymes lignolytiques uniquement lorsque que l'azote est limitant dans le milieu (Saiya-Cork *et al.*, 2002). Des concentrations élevées en azote peuvent ainsi supprimer leur production (Carreiro *et al.*, 2000).

L'augmentation du contenu en azote du sol peut aussi altérer l'abondance, la composition, la structure et les fonctions des communautés microbiennes (Templer *et al.*, 2012; Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2011). L'ajout d'azote dans le sol favorise généralement la croissance des bactéries au détriment des champignons (Aber *et al.*, 1998; Brandrud et Timmermann, 1998; Frey *et al.*, 2004; Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2011). Les champignons, plus sensibles à l'ajout d'azote, voient souvent leur biomasse diminuer dans les parcelles fertilisées, entraînant une diminution du ratio biomasse fongique/biomasse bactérienne (Frey *et al.*, 2004). Bien que les bactéries dominent dans les sols riches en azote, la biomasse microbienne totale tend à diminuer avec l'augmentation de la concentration en azote (Deforest *et al.*, 2004; Gan *et al.*, 2013). En effet, la saturation en azote contraint l'activité de la β – glucosidase dans le

sol, réduisant l'acquisition du carbone par les communautés microbiennes et sa biomasse (Deforest *et al.*, 2004).

Avant que l'écosystème ne soit saturé en azote, l'effet fertilisant de l'azote provoque une augmentation de la biomasse végétale. Cette augmentation de la biomasse entraîne une plus grande accumulation de litière au sol, stimulant la séquestration de carbone et réduisant sa libération sous forme de CO₂ (Aber *et al.*, 1998; Berg et Matzner, 1997; Fenn *et al.*, 2003; Janssens *et al.*, 2010; Templer *et al.*, 2012). Par exemple, Pregitzer *et al.* (2008) ont calculé, suite à une expérience de 10 ans d'ajout d'azote (30 kg N ha⁻¹ an⁻¹), un taux additionnel de carbone stocké dans la matière organique constituant la surface du sol (0-10cm) de 690 g C m⁻² grâce à la diminution du taux de décomposition suite à la suppression des enzymes lignolytiques dégradant la litière. La décomposition de la litière peut être ralentie, voire inhibée, quand les dépôts d' N_{atm} sont de 5 - 10 kg N ha⁻¹ an⁻¹ (Knorr *et al.*, 2005). La diminution de la respiration de la communauté microbienne hétérotrophe augmente aussi le stockage de carbone dans le sol (Janssens *et al.*, 2010; Lovett *et al.*, 2013). Les plus grands taux de déposition azotée observés dans les bordures forestières se traduisent par des taux accrus de séquestration de carbone dans les sols et la végétation, comparativement à l'intérieur des peuplements forestiers qui reçoit moins d'apports d' N_{atm} (Remy *et al.*, 2016).

L'augmentation de la concentration en NH₄⁺, résultant de l'ajout d'azote dans le sol, peut stimuler les bactéries nitrifiantes et favoriser une augmentation du taux de nitrification dans le sol (Aber *et al.*, 2003; Fenn *et al.*, 2003). L'augmentation de la nitrification peut aussi résulter de la perte de la fonction mycorhizienne et/ou de l'augmentation de la mobilité des nitrates (Aber *et al.*, 1998).

Un des principaux effets globaux de l'ajout d'azote dans les sols forestiers est leur acidification par l'augmentation de la concentration en proton H⁺ (Wall, 2012). La baisse du pH solubilise les ions aluminium (Al³⁺) qui remplacent les cations basiques du sol (Le Gall, 2004). Dans un sol acide, les ions aluminium sont capables de

s'hydrolyser et de libérer eux aussi des protons, amplifiant l'acidité du milieu (Le Gall, 2004). La réponse d'un écosystème à l'acidification va dépendre de la forme d'azote ajouté, de la balance entre la production et la consommation de protons et du pouvoir tampon du sol (Matson *et al.*, 2002). Les plus grandes quantités de dépôts de N_{atm} au niveau de la bordure auraient donc un effet acidifiant sur cette zone.

Un sol saturé en azote a tendance à augmenter le lessivage des nitrates et son caractère acide le rend moins résistant à l'érosion (Aber *et al.*, 1998; Le Gall, 2004). Les cations basiques, nécessaires au développement des végétaux, sont eux aussi lessivés, étant moins bien retenus que d'autres éléments tels que les protons et l'aluminium (Vitousek *et al.*, 1997). La perte des cations basiques libère plus de sites d'échange dans le sol qui vont alors être occupés par H^+ et Al^{3+} , augmentant l'acidité du sol et sa concentration en aluminium (Wallace *et al.*, 2007). Cette perte de cations entraîne un déséquilibre dans les nutriments du sol : l'azote normalement limitant se retrouve en abondance alors que des cations indispensables tendent à se faire limitant (Duarte *et al.*, 2013; Gilliam, 2006). Par ailleurs, le phosphore devient limitant suite à la fertilisation à l'azote, ce qui peut être expliqué à travers deux mécanismes (Braun *et al.*, 2010). D'une part, l'augmentation de la disponibilité en azote, en stimulant la production primaire, augmente les demandes biotiques en phosphore. D'autre part, en se liant aux molécules d'aluminium et de fer du sol, le phosphore devient moins disponible (Block *et al.*, 2013).

1.2.3 La nutrition des arbres

Le déséquilibre nutritionnel observé dans les sols suite au lessivage des cations basiques est aussi observable au niveau des arbres, affectant leur nutrition et contribuant ainsi à leur déclin (Le Gall, 2004; Long *et al.*, 2009). La majorité des études sur l'enrichissement en azote des érablières a montré une augmentation de la concentration en azote dans les feuilles d'érables à sucre. Par exemple, Moore et Houle

(2013) ont relevé une augmentation de 16% de la concentration en azote dans les feuilles d'érable à sucre suite à 8 ans de fertilisation à l'azote ($85 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). D'autres auteurs ont observé que la concentration foliaire en azote peut augmenter jusqu'à 25% suite à une fertilisation azotée (Lovett *et al.*, 2013; Magill *et al.*, 1997). Parallèlement à cette augmentation en azote foliaire, les feuilles de l'érable à sucre voient leur concentration en cations basiques (K, Mg, Mn, Ca) diminuer (Moore et Houle, 2009a, 2013). Aber *et al.* (1998) et Magill *et al.* (2000) ont pour leur part noté une diminution des ratios Mg/N et Ca/Al dans les feuilles d'érables à sucre suite à des traitements de fertilisation azotée ($50 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ et $150 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) de trois ou neuf ans. L'aluminium, en plus grande abondance dans le sol, tend à être mobile et capté plus facilement par les racines que le Ca et le Mg, entraînant alors une carence de ces deux nutriments essentiels (Le Gall, 2004; Wallace *et al.*, 2007). Les déficiences nutritionnelles peuvent aussi s'expliquer par la croissance plus rapide des arbres par rapport à la disponibilité de certains nutriments (Berg et Matzner, 1997).

Les apports d'azote dans le sol, diminuant le rapport C/N, réduisent la croissance des champignons et affectent l'abondance et la diversité des mycorhizes (Fenn *et al.*, 2003; Le Gall, 2004). Par exemple, certaines d'études ont mesuré une diminution de la diversité taxonomique des champignons mycorhiziens de 60 à 70% suite à des traitements de fertilisation azotée (Brandrud et Timmermann, 1998; Patterson *et al.*, 2012). Les changements dans la biomasse racinaire, la diversité des mycorhizes et la colonisation du sol par le mycélium extra matriciel peuvent entraîner des déficiences dans la nutrition des arbres et des stress hydriques (Emmett *et al.*, 1995). La diminution de la densité des mycorhizes dans le sol suite à l'apport d'azote peut aussi contribuer à diminuer la concentration foliaire en phosphore des arbres par une réduction de l'efficacité des mycorhizes à capter ce nutriment (Braun *et al.*, 2010).

1.2.4 La productivité des arbres

La productivité nette d'un écosystème peut être définie par le taux d'accumulation net de carbone dans la végétation et dans le sol (de Vries *et al.*, 2009). Dans les forêts boréales et tempérées, l'azote est généralement un élément limitant. Ainsi, plusieurs études ont démontré un effet positif de l'augmentation de la disponibilité de l'azote sur la croissance des arbres et la production primaire nette (PPN) des forêts (Matson *et al.*, 2002; Wallace *et al.*, 2007). Thomas *et al.* (2010) ont ainsi calculé une augmentation de la biomasse aérienne de 61 kg de carbone par kg d'azote ajouté. Pregitzer *et al.* (2008) ont noté, après fertilisation à l'azote, une augmentation annuelle de 10% de la PPN et de 16% de la croissance de la biomasse ligneuse, cette dernière permettant un taux additionnel de carbone stocké dans la biomasse ligneuse de 500 g C m⁻². Magill *et al.* (2000) ont mesuré, dans un peuplement de feuillus mixte (chêne rouge et noir, bouleau jaune, érable rouge, hêtre à grande feuille) de la forêt de Harvard (Massachusetts), une augmentation de 50% de la croissance ligneuse dans des parcelles traitées avec un taux d'azote élevé (150 kg N ha⁻¹ an⁻¹) durant neuf ans. La fertilisation à l'azote (50 ou 150 kg N ha⁻¹ an⁻¹ selon les parcelles) dans une région très polluée, proche de Los Angeles, a provoqué une augmentation du diamètre du tronc des chênes noirs de Californie (Fenn et Poth, 2001). L'augmentation de la PPN annuelle suite à l'ajout d'azote dans les sols forestiers pourrait s'expliquer par une augmentation de la concentration foliaire en azote et du taux de photosynthèse des arbres (Pregitzer *et al.*, 2008). Emmett *et al.* (1995) ont pour leur part relevé une augmentation du poids moyen des aiguilles d'épinette de Sitka suite à une fertilisation à l'azote (35 kg N ha⁻¹ an⁻¹), indiquant un taux de photosynthèse potentiellement accru. Ellsworth (1999) a mesuré une augmentation de 35% de la photosynthèse chez des érables à sucre soumis à deux ans d'ajout d'azote (30 kg N ha⁻¹ an⁻¹). Cette hausse de la photosynthèse était reliée à une hausse de l'activité de l'enzyme RuBisCo carboxylase. La diminution de l'allocation de carbone vers la biomasse souterraine

serait une autre explication à l'augmentation de la PPN aérienne annuelle suite à la fertilisation. En effet, l'augmentation de la disponibilité en azote diminue le besoin des arbres à investir du carbone dans la croissance des racines pour capter d'autres éléments nutritifs, augmentant alors le ratio tige/racine (Burton *et al.*, 2004; Janssens *et al.*, 2010; Meunier *et al.*, 2016; Meyer-Grünefeldt *et al.*, 2013; Pregitzer *et al.*, 2008). Les arbres situés à la bordure, recevant plus de dépôts de N_{atm} , sont ainsi d'un plus gros volume que les arbres situés à l'intérieur du peuplement, illustrant l'effet fertilisant positif de l'azote (Remy *et al.*, 2016).

Cependant, l'augmentation de la PPN suite à des ajouts d'azote énoncée ci-dessus est souvent temporaire. À long terme, lorsque les sols atteignent un stade de saturation en azote, on observe généralement une diminution de la PPN, de la croissance des arbres et, dans certains cas, un déclin de la santé des forêts avec une augmentation de la mortalité des individus (Matson *et al.*, 2002; Moore et Houle, 2013; Ouimet et Duchesne, 2009; Wallace *et al.*, 2007). L'augmentation de la concentration foliaire en azote et la perte de calcium par lessivage rendent les arbres plus susceptibles aux blessures foliaires et aux autres stress secondaires (Emmett *et al.*, 1995; Likens *et al.*, 1998; Ouimet *et al.*, 2001; Wallace *et al.*, 2007). Les dépôts d' N_{atm} et l'acidité du sol sont aussi responsables du dépérissement des érables en réduisant la fertilité des sols, ce qui entraîne une diminution de la croissance de la surface terrière des arbres (Duchesne *et al.*, 2002; Long *et al.*, 2009; Moore et Houle, 2013; Ouimet *et al.*, 2008). L'augmentation de la concentration en aluminium dans les sols acides nuit gravement au développement de la végétation de par son caractère toxique. En forte concentration, cet élément chimique induit des nécroses des racines, une inhibition de la croissance des racines secondaires et un jaunissement des feuilles (Le Gall, 2004). La diminution des échanges et de la concentration des cations basiques dans le sol est aussi à l'origine de la réduction de la croissance et de la productivité des arbres (Asner *et al.*, 2001; Braun *et al.*, 2010; Houle et Moore, 2008; Long *et al.*, 2009; Moore et Houle, 2013). L'étude de l'impact des dépôts d' N_{atm} le long d'un gradient allant de la bordure

d'un peuplement vers son intérieur a montré que la taille des arbres augmente avec la distance à la bordure, suggérant un effet négatif des dépôts de N_{atm} sur la croissance des arbres (Draaijers *et al.*, 1994).

À l'échelle des semis, une étude a montré que l'augmentation de leur biomasse, la diminution du taux de décomposition et l'accumulation de litière, provoquées par l'ajout d'azote dans le milieu ($30 \text{ kg NO}_3\text{-N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), sont à l'origine de la diminution de la survie des semis (Patterson *et al.*, 2012). En effet, la plus grande quantité de matière organique au niveau du sol forestier crée une barrière physique pour l'établissement des semis. Le déclin de la biomasse mycorhizienne explique aussi la difficulté pour les semis d'érable à sucre de s'établir (Patterson *et al.*, 2012). Enfin, le déséquilibre nutritionnel, dû au lessivage des cations basiques, affecte négativement la survie des semis (Moore et Houle, 2013).

1.2.6 Le stress hydrique et l'augmentation des dépôts azotés

Le manque d'eau est un facteur majeur dans le déclin global des forêts et une importante cause de mortalité dans les forêts canadiennes (Allen *et al.*, 2010; Hember *et al.*, 2017). Au Québec, les modèles prédisent une augmentation des événements de sécheresse dans le sud du Québec en raison d'une augmentation des températures allant de 2 à 4°C d'ici 2070 (Ouranos, 2015). Un stress hydrique entraîne une diminution de la productivité des plantes causée par une diminution de la disponibilité en eau et en nutriments dans la matrice du sol, ainsi qu'une diminution de la capacité à prélever les nutriments (Kreuzwieser et Gessler, 2010). La diminution de la disponibilité en nutriments dans le sol passe par la diminution de la minéralisation de la matière organique (Bloem *et al.*, 1992; Kreuzwieser et Gessler, 2010; Sardans et Peñuelas, 2007) ainsi que de la mobilité des nutriments dans le sol (Bradford et Hsiao, 1982; Kreuzwieser et Gessler, 2010), affectant le transport des nutriments du sol vers les racines. La diminution de la capacité à prélever les nutriments s'explique par la

diminution de la biomasse racinaire (Côté *et al.*, 1998; Hu et Schmidhalter, 2005; Konôpka *et al.*, 2007), de la colonisation par les mycorhizes (Rennenberg *et al.*, 2009), et de la transpiration lors d'un stress hydrique (O'Toole et Baldia, 1982; Peuque et Rennenberg, 2004; Tanguilig *et al.*, 1987). La diminution du taux de transpiration a pour effet de diminuer le transport apical des nutriments. Ces mécanismes sont donc à l'origine d'une diminution de la croissance et de la productivité des plantes lors d'une baisse de la disponibilité en eau (Berger et Glatzel, 2001; Friedrich *et al.*, 2012). Les jeunes plants sont d'autant plus à risque d'être impactés par un événement de manque d'eau car leurs racines sont situées en surface. Or, lors de sécheresses, l'eau se retrouve dans les horizons plus profonds du sol encore inaccessibles aux racines des jeunes plants (Bréda *et al.*, 1995; Luo et Chen, 2013). À l'opposé, l'azote, lorsqu'il n'est pas en excès dans le milieu, a un effet positif en stimulant la croissance des plantes et en augmentant la production de la biomasse foliaire (augmentation du nombre des feuilles et de leur surface) (Berger et Glatzel, 2001; Friedrich *et al.*, 2012). Le stress hydrique dans le sol inhibe l'effet potentiellement positif de l'apport d' N_{atm} sur la productivité végétale, ce qui correspond à une relation non-additive antagoniste entre ces deux facteurs abiotiques (Dziedek *et al.*, 2016; Meyer-Grünefeldt *et al.*, 2013). L'apport d'azote dans le sol tend à augmenter le ratio tige/racine à travers une augmentation de l'aire foliaire. Ce changement dans la surface de transpiration peut entraîner une augmentation de la transpiration et une augmentation de la sensibilité des plantes aux événements de stress hydrique (Dziedek *et al.*, 2016; Welander et Ottosson, 2000). Par exemple, Högberg *et al.* (1993) ont mesuré que l'augmentation de 50% de la quantité d'azote dans un milieu limité en azote double la probabilité de stress hydrique. La combinaison d'une augmentation de l'azote du sol à un stress hydrique peut résulter en une diminution de la productivité végétale. Cette diminution peut s'expliquer par deux mécanismes. D'une part, face à un manque en eau, les plantes vont avoir tendance à fermer leurs stomates et, par conséquent, diminuer leur taux de photosynthèse. D'autre part, les tissus nécrosés suite au stress hydrique vont affaiblir la croissance des plantes à travers une pénurie en photosynthase (Friedrich *et al.*, 2012). La diminution du taux

de colonisation des racines des plantes par les mycorhizes, dû à l'excès d'azote, diminuerait leur capacité de prélèvement d'eau et les rendrait plus susceptibles au manque d'eau (Meyer-Grünefeldt *et al.*, 2013). Les espèces végétales seraient ainsi incapables de s'acclimater aux changements combinés en azote et en eau du sol, ce qui contribuerait au déclin de la productivité des forêts (Friedrich *et al.*, 2012).

1.3 Objectifs et hypothèses de recherche

Le premier objectif était d'analyser les propriétés chimiques du sol (pH, C total, N total, P extractible, K, Ca, Mg, Al, Fe, taux d'azote minéralisé, taux d'ammonification, taux de nitrification) et la nutrition de l'érable à sucre (N, P, K, Ca, Mg) au stade mature à différentes distances de la bordure d'érablières situées dans la région de la Vallée-du-Haut-St-Laurent, au Québec. L'étude a été menée dans un secteur dominé par l'agriculture intensive. Peu d'études ont porté sur l'impact des apports d' N_{atm} sur les écosystèmes forestiers tempérés en situation réelle. La plupart d'entre elles se basent sur des ajouts expérimentaux massifs et uniques qui sont peu représentatifs des effets réels des apports continus d' N_{atm} . Cette étude permet donc une mesure plus concrète de l'effet des dépositions d' N_{atm} . En partant de la prémisse que la forêt de bordure reçoit davantage d'apports en N_{atm} que la forêt d'intérieur, nous avons émis l'hypothèse suivante : la proximité à la bordure champ agricole-érablière entraîne une augmentation de l'azote dans le sol et dans les feuilles de l'érable à sucre ainsi qu'une diminution du contenu en cations basiques dans le sol et dans les feuilles de l'érable à sucre.

Le deuxième objectif de la présente étude était de décrire les effets d'un stress hydrique sur la nutrition de plants d'érable à sucre poussant sur des sols forestiers hautement enrichis en azote depuis 15 ans. Nous avons émis l'hypothèse suivante : le stress hydrique entraîne une diminution de la croissance des semis d'érable à sucre et de leur concentration foliaire et racinaire en macronutriments.

CHAPITRE II

FERTILITÉ DES SOLS ET STATUT NUTRITIONNEL DE L'ÉRABLE À SUCRE DANS DES PEUPELEMENTS FORTEMENT FRAGMENTÉS PAR L'AGRICULTURE INTENSIVE: EXISTE-T-IL UN EFFET DE BORDURE ?

Auteurs

Eva Masson^{*1}, Alain Cogliastro², Daniel Houle^{3,4} et David Rivest¹

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée (ISFORT), Université du Québec en Outaouais (UQO), 58 rue Principale, Ripon, QC, Canada, J0V 1V0

² Institut de recherche en biologie végétale, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, QC, Canada, H1X 2B2

³ Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 5700 4^e avenue Ouest, Québec, QC, Canada, G1H 6R1

⁴ Ouranos, 550 rue Sherbrooke Ouest, Montréal, QC, Canada, H3A 1B9

* Auteure de correspondance: mase14@uqo.ca

Autres courriels (par ordre d'apparition) :

alain.cogliastro@ville.montreal.qc.ca

Daniel.Houle@mffp.gouv.qc.ca

david.rivest@uqo.ca

Résumé

Les dépositions atmosphériques d'azote (N_{atm}) de sources anthropiques ont augmenté de façon draconienne depuis la révolution industrielle. L'agriculture est responsable de 50% des dépositions d' N_{atm} anthropogéniques. Des apports excessifs d' N_{atm} peuvent acidifier les sols, engendrer des déséquilibres nutritionnels et le dépérissement des forêts tout en augmentant leur vulnérabilité face à des stress environnementaux comme la sécheresse. Dans cette étude, 11 érablières ont été sélectionnées dans la MRC de la Vallée-du-Haut-Saint-Laurent afin d'étudier l'effet d'un hypothétique gradient de dépositions d' N_{atm} , allant de la bordure champ agricole-érablière jusqu'à l'intérieur du peuplement (120 m), sur les propriétés chimiques du sol (pH, C et N totaux, P extractible, cations échangeables, N minéralisable) et sur la nutrition foliaire (N, P, K, Ca, Mg) d'érables à sucre matures. La majorité des propriétés chimiques du sol et des concentrations en macronutriments foliaires de l'érable à sucre ne différaient pas entre les distances le long du gradient mesuré (10, 20, 30, 50, 70 et 120 m). L'importante fragmentation des peuplements dans cette région explique possiblement l'absence d'effet de bordure pour la majeure partie des variables mesurées. Les gradients observés pour le taux d'azote minéralisé et la concentration en P foliaire pourraient s'expliquer à travers des mécanismes biologiques du sol qui n'ont pas été étudiés dans cette étude. L'analyse du statut nutritionnel de l'érable à sucre au travers de différents indices nutritionnels a révélé des carences en K et P dans toutes les érablières échantillonnées, à toutes les distances par rapport à la bordure champ agricole-érablière. Ces résultats permettent de mieux orienter les propriétaires vers les saines pratiques d'aménagement forestier à privilégier afin d'améliorer la nutrition de leurs érablières.

MOTS-CLÉS : dépositions azotées ; effet de bordure ; érable à sucre ; composition chimique du sol ; nutrition foliaire

2.1 Introduction

L'accroissement de la population mondiale a entraîné une augmentation de la superficie de terres cultivées afin de parvenir aux besoins alimentaires grandissants. Aujourd'hui, 37% de la surface du globe sont utilisées pour l'agriculture (Groupe Banque Mondiale, 2018). L'intensification de l'agriculture et l'urbanisation sont les principales causes de la fragmentation des forêts (Asbjornsen *et al.*, 2004; Bélanger et Grenier, 2002; Harper *et al.*, 2005). Le remplacement de grandes forêts par de plus petites parcelles isolées crée une augmentation des habitats de bordures (Laurance, 2000; Murcia, 1995). Les conditions environnementales dans les bordures forestières diffèrent souvent de celles de l'intérieur des peuplements forestiers, en présentant généralement un environnement plus chaud, plus sec et plus éclairé (Davies-Colley *et al.*, 2000; Harper *et al.*, 2005; Saunders *et al.*, 1991; Young et Mitchell, 1994). Ces changements environnementaux issus de la fragmentation sont nommés « effets de bordures » et sont le résultat de l'interaction entre deux écosystèmes adjacents séparés par une transition abrupte (Murcia, 1995).

Les forêts agissent comme un puit pour les gaz et les particules atmosphériques (Beier et Gundersen, 1989). Les structures abruptes des bordures forestières, qui perturbent les flux d'air ainsi que la vitesse des vents, sont des « hotspots » pour les dépôts atmosphériques d'azote (N_{atm}). Ainsi, proche des champs agricoles, les émissions locales d'azote provenant des champs viennent généralement enrichir le pool d'azote atmosphérique affecté par les conditions régionales, ce qui contribue à augmenter les dépositions d' N_{atm} dans les forêts qui leur sont adjacentes. Les bordures forestières proche d'espace agricoles sont ainsi susceptibles de recevoir plus d' N_{atm} que l'intérieur du peuplement (Draaijers *et al.*, 1988; Hasselrot et Grennfelt, 1987; Tulloss et Cadenasso, 2015; Weathers *et al.*, 2001). Cet effet de bordure peut être ressenti plus ou moins profondément à l'intérieur du peuplement forestier. L'étendue de l'impact varie

selon la structure de la bordure (e.g., Beier et Gundersen, 1989; Laurance et Yensen, 1991; Weathers *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2010). Ainsi, une bordure présentant une « végétation de bordure progressive », amenuisant donc les différences entre les deux écosystèmes adjacents, permet de réduire les dépositions d' N_{atm} au niveau de la bordure et de limiter leur progression vers l'intérieur. Les dépositions d' N_{atm} en forêt dense sont aussi généralement plus faibles qu'en forêt ouverte (Wuyts *et al.*, 2008). Dans les forêts feuillues, les bordures ont une zone d'influence qui ne s'étale généralement pas au-delà de 50 m vers l'intérieur du peuplement (Asbjornsen *et al.*, 2004; de Schrijver *et al.*, 2007; Wright *et al.*, 2010), bien qu'elles puissent parfois s'étendre jusqu'à 150 m (Murcia, 1995).

En plus de fragmenter le paysage, l'intensification de l'agriculture a provoqué une augmentation de l'utilisation de fertilisants chimiques en milieu agricole. Depuis les années 1970, les activités anthropiques (combustion, industries, agriculture, activités urbaines) ont augmenté de façon draconienne la mobilité et les dépôts d' N_{atm} de 120%, dont 50% proviennent de l'agriculture (e.g., Aber *et al.*, 2003; Krupa, 2003; Vitousek, Aber, *et al.*, 1997). Les écosystèmes proches des aires agricoles peuvent recevoir de forts apports d' N_{atm} , dépassant parfois les $60 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, comparativement aux écosystèmes éloignés des sources d'émissions qui reçoivent en moyenne entre 0,5 et $2 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Bettez et Groffman, 2013; Carreiro *et al.*, 2000; Mohren *et al.*, 1986). Les forêts adjacentes aux cultures et tout particulièrement les bordures pourraient ainsi recevoir jusqu'à quatre fois plus d' N_{atm} que l'intérieur du peuplement, entraînant des modifications de leur composition et de leur fonctionnement (Draaijers *et al.*, 1988; Phoenix *et al.*, 2012; Wuyts *et al.*, 2008). Ces apports de polluants atmosphériques, tel l' N_{atm} , sont des facteurs majeurs dans le dépérissement des forêts (McLaughlin, 1985).

L'augmentation des apports d' N_{atm} de sources anthropiques entraîne généralement une augmentation de sa concentration dans le sol et une modification du cycle de l'azote, de la composition des communautés microbiennes et de la composition chimique du

sol (Bonneau *et al.*, 2000; Fenn *et al.*, 1998). Les apports en azote dans le sol stimulent généralement sa minéralisation bien que certaines études aient aussi relevé une réduction de minéralisation de l'azote en situation de saturation en azote (Aber *et al.*, 1998; Gao *et al.*, 2015; Matson *et al.*, 2002).

Un des principaux effets globaux de l'ajout d'azote dans les sols forestiers est leur acidification (Le Gall, 2004; OIFQ, 2009; Wall, 2012). La réponse d'un écosystème à l'acidification va dépendre de la forme d'azote ajouté, de la balance entre la production et l'immobilisation de proton et du pouvoir tampon du sol (Matson *et al.*, 2002). Les plus grandes quantités d' N_{atm} apportées au niveau de la bordure auraient ainsi tendance à acidifier ce milieu. Un milieu saturé en azote a tendance à augmenter le lessivage des nitrates et son caractère acide le rend moins résistant à l'érosion (Aber *et al.*, 1998; Le Gall, 2004). Les cations basiques, nécessaires au développement des végétaux, deviennent ainsi eux aussi vulnérables au lessivage, étant moins bien retenus que d'autres éléments tels que les protons et l'aluminium (Vitousek, Aber, *et al.*, 1997). Cette perte de cations entraîne un déséquilibre dans les nutriments du sol : l'azote normalement limitant se retrouve en abondance alors que des cations indispensables tendent à se faire limitant (Duarte *et al.*, 2013).

L'augmentation du contenu en azote et le déséquilibre nutritionnel observés dans les sols suite au lessivage des cations basiques se répercutent bien souvent par des changements dans la nutrition foliaire des arbres (Aber *et al.*, 1998; Fenn *et al.*, 1998; Le Gall, 2004). Par exemple, plusieurs études sur l'enrichissement en azote des érablières de l'est de l'Amérique du Nord ont montré une augmentation de la concentration en azote dans les feuilles d'érables à sucre (Lovett *et al.*, 2013; Magill *et al.*, 1997; Moore et Houle, 2013). Cette augmentation en azote foliaire s'accompagne généralement d'une diminution des concentrations en cations basiques (K, Mg, Mn, Ca) (Aber *et al.*, 1998; Magill *et al.*, 2000; Moore et Houle, 2009, 2013). L'aluminium, en plus grande abondance dans les sols acides, tend à être mobile et capté plus

facilement par les racines que le Ca et le Mg, entraînant alors une carence de ces deux nutriments essentiels (Le Gall, 2004; Wallace *et al.*, 2007). Les déséquilibres nutritionnels peuvent diminuer la santé des arbres d'un peuplement forestier (Emmett *et al.*, 1995; Likens *et al.*, 1998; Ouimet *et al.*, 2001; Wallace *et al.*, 2007). Ces déséquilibres nutritionnels, déjà observés dans de nombreuses études au Québec, ont été identifiés comme une cause possible du dépérissement des érablières (Bernier et Brazeau, 1988a, 1988b, 1988c; Bernier *et al.*, 1989; Hendershot et Jones, 1989).

Peu de travaux ont cherché à comprendre les effets de bordure sur les propriétés chimiques du sol et sur la nutrition des arbres (Porensky et Young, 2013). Ainsi, l'objectif de cette étude est de déterminer l'influence de la bordure d'érablières sur les propriétés chimiques du sol et la nutrition de l'érable à sucre au stade mature dans un paysage fortement fragmenté par l'agriculture intensive. Nous avons émis les hypothèses suivantes : la proximité à la bordure champ agricole-érablière entraîne (i) une augmentation de l'azote dans le sol et dans les feuilles de l'érable à sucre ; et (ii) une diminution du contenu en cations basiques dans le sol et dans les feuilles de l'érable à sucre.

2.2 Matériels et méthodes

2.2.1 Sites d'étude et dispositif expérimental

L'étude a été réalisée dans des peuplements dominés par l'érable à sucre situés sur le territoire de la municipalité régionale de comté (MRC) du Haut-Saint-Laurent (HSL). La MRC du HSL est située à l'extrême sud-ouest du Québec, délimitée au sud par l'état de New York, dans la région des basses-terres du Saint-Laurent. Les forêts de la MRC du HSL, dont la superficie a considérablement été diminuée par les activités humaines, représentent 34% du territoire (Roy *et al.*, 2015; MRC du Haut-Saint-Laurent, 2018). Les vents dominants proviennent de l'ouest-sud-ouest (Windfinder, 2018). Entre 1981

et 2010, la température annuelle moyenne avoisine les 6,7°C et les précipitations annuelles s'élèvent à 965 mm (Environnement et changement climatique Canada, 2018b). Les dépôts glaciaires de type moraine et till dominent le territoire lorsqu'on s'éloigne du Saint-Laurent vers la frontière américaine (Gouvernement du Québec, 2018). Onze sites forestiers ont été sélectionnés, dont sept forêts adjacentes à un champ fertilisé (nommés ci-après « FACF ») et quatre forêts adjacentes à des champs non fertilisés (nommés ci-après « témoin »). Les précédents culturaux des dix dernières années des FACF intégraient le maïs et le soya. Les doses de fertilisants appliquées sur les cultures ont varié selon les propriétaires et les années, mais, en moyenne, ces doses s'élèvent à 150 N kg⁻¹ ha⁻¹ an⁻¹ pour le maïs et à 25 N kg⁻¹ ha⁻¹ an⁻¹ pour le soya (Allaire *et al.*, 2011). La mise en place de sites témoins a permis de séparer expérimentalement les possibles effets de bordure des effets des dépôts azotés provenant des champs agricoles. Les forêts sélectionnées pour la présente étude étaient situées sur de la dolomie ou du grès. Les sols forestiers avaient des valeurs moyennes de pH variant de 4,7 à 6,4 et les érables à sucre échantillonnés présentaient des DHP moyens variant de 22,3 à 38,0 cm (tableau 2.1). L'emplacement des sites sur le territoire est précisé dans la figure 2.1.

Dans chacun des 11 sites d'étude, trois transects perpendiculaires à la bordure champ agricole-érablière ont été mis en place dans le milieu forestier, chacun d'entre eux distants au minimum de 30 m. Dans cette étude, la bordure a été définie comme la zone correspondant à l'apparition des premiers ligneux (arbres et arbustes confondus). Dans les sept FACF, les échantillons ont été récoltés à six distances le long des trois transects : 10, 20, 30, 50, 70 et 120 m par rapport à la bordure champ agricole-érablière (figure 2.2). En échantillonnant plus intensément proche de la bordure, soit avant 50 m, nous comptons mieux révéler le possible effet du gradient de déposition azotée. En effet, Remy *et al.* (2016) ont mesuré que les dépôts azotés diminuent de façon exponentielle avec la distance par rapport à la bordure forestière. Dans les quatre forêts témoins, l'échantillonnage s'est effectué uniquement à deux distances par rapport à la

bordure champ agricole-érablière, soit à 20 et 120 m. Ces deux distances extrêmes ont été choisies pour observer au mieux le gradient dans les forêts témoins. Sur tous les sites, à chaque distance, un érable à sucre mature (DHP entre 20 et 45 cm) a été sélectionné.

2.2.2 Échantillonnages et analyses en laboratoire

2.2.2.1 Propriétés chimiques du sol minéral

Autour de chaque érable à sucre échantillonné en juin 2017, huit échantillons de sol minéral (0-20 cm) ont été prélevés aléatoirement dans un rayon de 2,5 m autour de l'arbre (figure 2.2), puis tamisés (7 mm) en un seul échantillon composite. L'horizon minéral débutait à moins de 5 cm de la surface du sol (litière). L'horizon organique, quasi absent dans la majorité des forêts, a été quant à lui soigneusement évacué lors de l'échantillonnage des sols. Le pH a été mesuré en utilisant un ratio sol/eau distillée de 1/5, approprié pour les sols forestiers (Hendershot *et al.*, 2008). Les ions nitrate (NO_3^-) et ammonium (NH_4^+) ont été extraits à l'aide d'une solution de 2 M de KCL puis analysés par colorimétrie (Lachat Instrument, Milwaukee, WI, USA) (Maynard et Kalra, 2008). Le taux d'azote minéralisé, calculé comme la différence entre les quantités d'ions nitrates et ammoniums extraites au début puis celles extraites à la fin de l'incubation aérobie en laboratoire (28 jours), a été mesuré en suivant le protocole de Curtin et Campbell (2008). Les teneurs en azote (N) et en carbone (C) total ont été mesurées par combustion sur un analyseur TruMac CNS (LECO, St. Joseph, MI, USA). Les concentrations en phosphore extractible (P) ont été déterminées par colorimétrie sur des extractions de sols au Mehlich III selon la méthode de Zidia et Tran (2008) avec un analyseur automatique d'ion (Lachat Instruments, Milwaukee, WI, USA). Les concentrations en bases échangeables (Ca, Mg, K, Al, Fe et Mn) ont été mesurées sur des extractions de sols au BaCl_2 (0,1M) avec un spectrophotomètre d'absorption

atomique à flamme (Varian 220 FS, Agilent Technologies, Palo Alto, CA, USA) (Tran et Simard, 2008).

2.2.2.2 Concentrations en macronutriments dans les feuilles d'érable à sucre

Les feuilles des érables à sucre ont été récoltées durant les deux premières semaines d'août 2017, période où la composition chimique des feuilles est stable (Houle *et al.*, 2007). Sur chaque arbre, deux branches de direction opposée ont été sciées afin de récolter une dizaine de feuilles saines et complètement formées sur chacune d'elle. Les branches étaient situées à une hauteur de plus de 10 m, entre la mi-cime et sa partie supérieure. Une fois récoltées, les feuilles avec leur pétiole ont été séchées à 60°C pendant 48h, puis broyées. Les tissus foliaires ont été digérés dans une solution d'acide sulfurique et de peroxyde en présence de catalyseurs (lithium et sélénium). Le N et P ont été dosés par colorimétrie (Lachat Instrument, Milwaukee, WI, USA). Les cations (K, Ca et Mg) ont été dosés sur un spectrophotomètre à absorption atomique à flamme (Varian 220 FS, CA, USA) (Parkinson et Allen, 1975).

2.2.2.3 Diamètre des arbres

Le diamètre à hauteur de poitrine (DHP, 1,30 m) de chaque arbre a été mesuré à l'aide d'un ruban à mesurer.

2.2.2.4 Orientation de la forêt par rapport au vent

L'orientation par rapport au vent dominant a été calculée en mesurant l'angle entre l'orientation du vent dominant d'ouest et la droite perpendiculaire à la bordure. Un

angle de 0° correspond ainsi à 100% d'exposition, alors qu'un angle de 180° correspond à une exposition de 0%. L'orientation des forêts par rapport au vent dominant d'ouest a été prise en compte dans les modèles statistiques. Le vent pénètre en effet beaucoup plus profondément dans les forêts orientées directement face au vent dominant, ce qui peut augmenter la zone d'influence de la bordure forestière, en particulier sur le plan de la quantité de dépôts azotés (Davies-Colley *et al.*, 2000; de Ridder *et al.*, 2004; de Schrijver *et al.*, 1998; Harper *et al.*, 2005).

2.2.3 Diagnostiques nutritionnels

Deux tiers des éléments nutritifs prélevés dans le sol par les érables à sucre se retrouvent ou passent par les feuilles. L'analyse des tissus foliaires d'un arbre permet ainsi d'estimer son statut nutritionnel. L'approche traditionnelle de diagnostic nutritionnel qui compare des données brutes de concentration foliaire avec les seuils critiques de déficience (Critical Value Approach, CVA) n'apporte pas une information complète sur l'état de santé des arbres, car les optimums varient selon l'âge des peuplements et les concentrations des autres nutriments dans l'environnement (Bailey *et al.*, 1997). Les ratios sont donc plus souvent utilisés pour estimer les déficiences nutritionnelles, à travers les méthodes DRIS (Diagnosis and Recommendation Integrated System) ou CND-*ilr* (Compositional Nutrient Diagnosis – isometric log ratio) (Burke et Raynal, 1998). De plus, l'approche CVA ne permet pas d'intégrer les interactions entre plusieurs nutriments. Cela signifie qu'en présence d'une carence de plusieurs nutriments, l'analyse ne permettra pas de connaître l'ordre selon lequel les nutriments sont limitants (Lozano et Huynh, 1989; L.-E. Parent, 2011). Les méthodes DRIS et CND-*ilr* permettent quant à elles de prendre en compte les différentes interactions des nutriments dans les plantes, et ainsi de faire ressortir les carences et les excès de chacun d'entre eux. Contrairement à la méthode DRIS, basée sur des ratios

théoriques, la méthode CND-*ilr* se base sur des hypothèses *ad hoc* fondées sur des interactions clefs entre les nutriments dans les végétaux (L.-E. Parent, 2011).

Le DRIS est une méthode d'analyse nutritionnelle mise en place par Beaufils (1973) puis modifiée par Beverly (1987). Cette méthode permet d'identifier simultanément les déséquilibres, les carences et les excès en nutriment dans les tissus végétaux en comparant les ratios des concentrations observées aux ratios optimums (Bailey *et al.*, 1997; Ouimet et Camiré, 1995). L'indice DRIS obtenu indique l'intensité à laquelle une plante nécessite un nutriment donné (Paré *et al.*, 1993). Dans cette méthode, les indices DRIS sont calculés à partir des ratios de nutriments (Ouimet et Camiré, 1995). Plus l'indice obtenu est négatif, plus le nutriment est en déficit dans les feuilles, et vice versa (Ouimet et Camiré, 1995; Serra *et al.*, 2013). Un indice DRIS inférieur à -15 démontre une carence nutritive significative de l'élément correspondant dans la plante. La qualité nutritionnelle serait suffisante lorsque les indices nutritionnels DRIS sont proches de zéro. La somme des valeurs absolues des indices nutritionnels permet d'obtenir l'indice de déséquilibre nutritionnel (IND), indice total du stress nutritionnel, qui devrait aussi s'approcher de zéro lorsque le contenu des feuilles est adéquat (Ouimet *et al.*, 2013). Un IND inférieur à 60 correspond à un statut nutritif équilibré, un IND compris entre 60 et 100 indique une carence nutritive légère, un IND entre 100 et 200 indique une carence nutritive modérée et un IND supérieur à 200 indique une carence nutritionnelle majeure (Ouimet *et al.*, 2013). Ces valeurs seuils sont utilisées par le MFFP dans leur outil de diagnostic des éléments limitatifs selon le feuillage de l'érable à sucre et le sol (DELFES version 1.3).

Le calcul du DRIS s'effectue en deux étapes. Tout d'abord le calcul des fonctions pour chaque paire d'éléments, puis la somme des fonctions impliquant chaque nutriment. En imaginant de A à N nutriments mesurés dans les tissus foliaires, les indices DRIS pourraient être calculés de la façon suivante (Mourão Filho, 2004; Walworth et Sumner, 1987) :

$$\begin{aligned}\text{Indice A} &= \frac{[f(A/B) + f(A/C) + f(A/D) \dots + f(A/N)]}{Z} \\ \text{Indice B} &= \frac{[-f(A/B) + f(B/C) + f(B/D) \dots + f(B/N)]}{Z} \\ \text{Indice N} &= \frac{[-f(A/N) - f(B/N) + f(C/N) \dots - f(M/N)]}{Z}\end{aligned}$$

Quand $A/B \geq a/b$,

$$F(A/B) = \left(\frac{A/B}{a/b} - 1 \right) \frac{1000}{CV}$$

Quand $A/B \leq a/b$,

$$F(A/B) = \left(1 - \frac{a/b}{A/B} \right) \frac{1000}{CV}$$

où A/B est le ratio des nutriments dans les tissus de la plante qu'on cherche à diagnostiquer ; a/b est la valeur optimale ou la norme pour ce ratio ; CV est le coefficient de variation associé à la norme ; et Z le nombre de fonction composant l'indice nutritionnel. Les normes et les coefficients de variation que nous avons utilisés sont celles de Lozano et Huynd (1989) pour des érablières en santé (tableau 2.2).

La méthode *CND-ilr*, extension de la méthode *CND-clr* (centered log ratio), est une méthode de diagnostic nutritionnel foliaire prenant en compte les relations entre les nutriments, ces dernières reflétant des processus biologiques qui font varier de manière coordonnée les proportions et les concentrations des nutriments dans les tissus des végétaux (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005; L.-E. Parent, 2011). Cette méthode calcule donc des indices *ilr* en se basant sur des transformations de ratios isométriques logarithmiques. Egozcue et Pawlowsky-Glahn (2006) ont montré que le ratio d'un groupe est proportionnel au logarithme d'un ratio de deux moyennes géométriques de deux sous-divisions de ce groupe (Miquel, 2016). Les nutriments sont donc partitionnés en groupes appelés « partitions binaires » selon des interactions clefs de la biologie des plantes (annexe A) (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005; L.-E. Parent, 2011). Ces

groupes sont eux-mêmes divisés en deux sous-groupes de direction opposée (positif vs négatif) (S.-E. Parent *et al.*, 2013). La partition théorique de l'ensemble des nutriments non mesurée au cours de l'expérience correspond à la valeur de remplissage (notée Fv par convention). Cette dernière s'obtient en retranchant la somme des différentes proportions de chaque élément à 1, la méthode de CND considérant que la somme des teneurs relatives des différents nutriments qui composent la feuille étant égale à 1 (Miquel, 2016).

Les indices *ilr* se mesurent de la façon suivante (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005):

$$ilr_j = \sqrt{\frac{r_j s_j}{r_j + s_j}} \ln \frac{g(c_j^+)}{g(c_j^-)}$$

où, considérant la $j^{\text{ème}}$ rangée du tableau 3.3 (annexe A), *ilr_j* est le $j^{\text{ème}}$ ratio isométrique logarithmique ; $\sqrt{r_j s_j / (r_j + s_j)}$ correspond au coefficient orthogonal de la $j^{\text{ème}}$ balance du tableau 3.3 (annexe A); r_j et s_j représentent respectivement le nombre d'éléments du groupe +1 et -1 de la $j^{\text{ème}}$ balance ; $g(c_j^+)$ est la moyenne géométrique des éléments du groupe +1 et $g(c_j^-)$ est la moyenne géométrique des composants du groupe -1 (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005; S.-E. Parent *et al.*, 2013).

2.2.4 Analyses statistiques

L'effet de la distance de la bordure forestière sur les concentrations en nutriments dans le sol, sur les indices nutritionnels DRIS foliaires et sur les balances foliaires nutritionnelles des érables à sucre a été testé à l'aide de modèles linéaires mixtes grâce à la fonction lme du package nlme (Pinheiro *et al.*, 2017). Dans ces modèles, les effets fixes sont le logarithme de la distance de la bordure forestière, le type de forêt (témoin vs FACF) et l'exposition de la forêt face au vent dominant. Le logarithme de la distance a été utilisé afin d'éviter que les variables réponses mesurées à 120 m aient un poids

trop élevé sur le modèle de régression. La variable « distance » a aussi été mise dans la partie aléatoire du modèle, afin de faire varier l'effet de la distance selon le site forestier. La variable « site » a été considérée comme variable aléatoire. Une généralisation du modèle testé serait donc la suivante :

Variable expliquée $Y \sim \log(\text{distance}) * \text{type} + \text{exposition}, \text{random} = \sim 1 + \log(\text{distance}) | \text{site}$

L'interaction entre la distance et l'exposition au vent dominant ainsi que celle entre la distance à la bordure et le pourcentage de sable ont été testées afin de voir ce qui pourrait différencier les sites et ainsi expliquer les différences observées entre chacun d'entre eux.

Une transformation logarithmique ou racine carrée a été appliquée sur les variables qui ne rencontraient pas les critères de normalité. Lorsque l'interaction avec la variable type était significative, on a testé l'effet de la variable réponse séparément dans les FACP et dans les forêts témoins.

Le pseudo- R^2 marginal a été obtenu pour chacun des modèles linéaires mixtes grâce à la fonction `r.squaredGLMM` du package `MuMIn` (Bartoń, 2016). Le pourcentage expliqué par les variables aléatoires pour chaque modèle a été calculé en soustrayant le pseudo- R^2 conditionnel au pseudo- R^2 marginal. Un seuil de significativité alpha de 5 % a été considéré dans les analyses. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (version 3.3.3; R Core Team, 2017).

2.3 Résultats

2.3.1 Effet de la distance de la bordure forestière sur les propriétés chimiques du sol et la nutrition de l'érable à sucre

On observe une faible relation ($R^2 = 0,16$; $p = 0,03$; tableau 2.3 ; figure 2.3) négative entre le taux d'azote minéralisé et la distance par rapport à la bordure, et ce peu importe le type de forêt. L'indice foliaire DRIS N variait lui aussi par rapport à la bordure forestière, mais de façon différente selon le type de forêt (tableau 2.3). Les érables à sucre des forêts témoins avaient un indice DRIS N plus élevé que les érables à sucre des FACF. Dans les FACF, l'indice DRIS N dans les érables à sucre augmentait avec l'éloignement à la bordure forestière, alors que l'inverse était observé dans les forêts témoins (figure 2.4 ; résultats non présentés). L'indice foliaire DRIS P augmentait significativement avec la distance par rapport à la bordure forestière ($R^2 = 0,10$; $p = 0,02$; tableau 2.3 ; figure 2.5). Les interactions significatives pour l'indice DRIS K et l'indice de déséquilibre nutritionnel IND indiquent que la distance de la bordure forestière a eu un effet significatif uniquement dans les forêts témoins (tableau 2.3). Dans les érablières témoins, l'indice DRIS K augmentait avec la distance, alors que l'IND diminuait avec la distance. Ces résultats doivent cependant être interprétés avec prudence à la vue des faibles R^2 des modèles et de l'échantillonnage partiel des forêts témoins qui n'intégrait que deux distances.

L'orientation de la bordure par rapport au vent dominant d'ouest ne semble pas avoir affecté les propriétés chimiques du sol mesurées, ni les indices DRIS de nutrition foliaire (tableau 2.3).

Les effets aléatoires expliquaient en moyenne 39% de la variation des variables mesurées. Les caractéristiques de site prises en compte (exposition au vent et pourcentage de sable) n'ont pas permis d'expliquer cette variation (résultats non

montrés). D'autres caractéristiques sont donc potentiellement à l'origine de la grande variation observée entre les différents sites.

2.3.2 Carences nutritionnelles des érables à sucre

L'analyse du ratio K/Mg (0,45) des sols indique que ceux-ci présentaient un excès de Mg par rapport au K. En effet, le rapport des cations d'un sol favorisant la productivité dans une érablière devrait avoir un ratio K/Mg > 1 (Ouimet et Camiré, 1995).

La comparaison des concentrations foliaires avec les optimums et les seuils de carence observés dans la littérature (Ouimet, 1995) indique que les érables à sucre présentaient des carences nutritives. En effet, 75 % des individus échantillonnés avaient des concentrations en P et en K foliaires inférieures au seuil de carence. De plus, les concentrations moyennes pour ces nutriments étaient en dessous du seuil de carence. En revanche, les érables à sucre échantillonnés n'étaient généralement pas carencés en N, Ca et Mg. En effet, pour ces nutriments, la proportion des individus qui avaient des concentrations foliaires au-dessus du seuil de carence variait entre 81 et 100 % (tableau 2.4). Le ratio foliaire N/P moyen observé était de 18,8. De façon générale, un ratio N/P supérieur à 16 indique une carence en P et une absence de limitation en N (Koerselman et Meuleman, 1996). Les valeurs des indices DRIS inférieures à -15 pour le P et le K confirment les carences nutritives pour ces deux nutriments dans les deux types de forêts et à toutes les distances par rapport à la bordure (tableau 2.5). Les éléments N, Ca et Mg, quant à eux, ne montraient pas de carence avec des indices DRIS supérieures à 0. Ces derniers étaient en excès, de façon plus ou moins prononcée, dans les tissus foliaires (tableau 2.5). Les valeurs mesurées de l'indice IND, comprises entre 100 et 200, indiquent que les érables à sucre échantillonnés dans cette étude présentaient des carences nutritives dans les deux types de forêt à toutes les distances dues aux carences en P et en K (tableau 2.5).

2.3.3 Analyse nutritionnelle des érables à sucre selon l'approche CND-*ilr*

Les analyses nutritionnelles selon l'approche CND-*ilr* indiquent que la balance cations/anions ([K,Ca,Mg|N,P]) foliaire augmentait significativement avec la distance par rapport à la bordure forestière dans les deux types de forêt ($R^2 = 0,09$; $p = 0,001$; tableau 2.6 ; figure 2.6). L'augmentation de cette balance avec l'augmentation de la distance était associée à une augmentation de la concentration foliaire en P des érables à sucre avec l'augmentation de la distance par rapport à la bordure, bien que les carences en P soient maintenues à toutes les distances. Les autres balances nutritionnelles foliaires ne variaient pas selon la distance par rapport à la bordure forestière.

La balance cations/anions ([K,Ca,Mg|N,P]) du sol augmentait aussi de façon marginalement significative avec la distance par rapport à la bordure forestière ($R^2 = 0,04$; $p = 0,06$; tableau 2.6 ; figure 2.7). Cette augmentation de la balance cations/anions était associée avec l'augmentation du taux de minéralisation de l'azote dans le sol. Les autres balances nutritionnelles du sol ne variaient pas selon la distance.

2.4 Discussion

2.4.1 Augmentation de l'azote minéralisable et des indices DRIS N et P avec la distance de la bordure forestière

Contrairement à ce qui avait été prédit, nous avons observé que l'azote potentiellement minéralisable du sol était plus élevé à l'intérieur des peuplements qu'à la bordure champ agricole-érablière. Cette observation a été faite autant dans les FACF que dans les forêts témoins, suggérant que la proximité d'un champ hautement fertilisé en azote n'a pas affecté la minéralisation de l'azote dans les sols des érablières de notre étude. L'augmentation du taux d'azote minéralisable a possiblement contribué à

l'augmentation de la balance cations/anions du sol, par l'augmentation de la quantité d'azote inorganique loin de la bordure champ agricole-érablière. L'observation d'un gradient d'azote minéralisable contraire à nos prédictions pourrait s'expliquer par la variation de conditions abiotiques et biotiques non mesurées dans cette étude. Par exemple, en comparaison avec la bordure forestière, les conditions plus humides des sols à l'intérieur d'un peuplement forestier peuvent être propices à une plus grande biomasse microbienne, résultant en un taux d'azote minéralisé accru (Curtin *et al.*, 2012; Guntiñas *et al.*, 2012; Malmivaara-Lämsä *et al.*, 2008; Matlack, 1993). Par ailleurs, certaines études ont montré que l'augmentation du taux d'azote minéralisé dans les sols forestiers suite à des apports d'azote peut ensuite chuter de façon importante lorsque ces apports sont élevés et soutenus (Aber *et al.*, 1998; Gao *et al.*, 2015; Matson *et al.*, 2002). Il est ainsi possible que les sols des forêts étudiées soient devenus saturés en azote, la bordure étant plus saturée que l'intérieur du peuplement. Cela expliquerait la plus faible minéralisation de l'azote dans la bordure par rapport à l'intérieur du peuplement. Cependant, les résultats ne permettent pas de conclure que ce gradient croissant d'azote minéralisable est dû aux dépositions d' N_{atm} provenant des champs agricoles en raison de l'absence d'une interaction entre la distance et le type de forêt (tableau 2.3). Par ailleurs, l'absence de carence en N permet de suggérer une possible saturation des forêts due à des apports en N_{atm} provenant de beaucoup plus loin et agissant sur l'ensemble des forêts (Hendershot et Jones, 1989). Bien que les forêts témoins ne soient pas adjacentes à des cultures intensives, la forte concentration d'exploitations agricoles dans le paysage pourrait venir autant impacter les FACF que les forêts témoins.

Tout comme l'azote minéralisable du sol dans les FACF, l'indice foliaire DRIS N dans les forêts témoins était plus élevé à l'intérieur du peuplement que dans la bordure forestière. L'augmentation du taux d'azote minéralisé entraîne souvent une plus grande disponibilité d'azote minéral assimilable dans le sol, augmentant alors le taux de prélèvement par les érables à sucre (Aber *et al.*, 1998; Fenn *et al.*, 1998). L'indice

foliaire DRIS P et le ratio cations/anions foliaire suivaient la même tendance que l'indice foliaire DRIS N dans les FACH. Les plus grandes valeurs de l'indice foliaire DRIS P observés à l'intérieur des peuplements pourraient aussi s'expliquer par une plus grande disponibilité d'azote minéralisable dans cette zone et par la concentration en N plus élevée dans les feuilles. En effet, une assimilation accrue d'azote minéral par les arbres entraîne généralement une augmentation de la demande en P dans les feuilles afin de rejoindre un équilibre nutritionnel, induisant un ratio cations/anions plus élevé loin de la bordure (e.g., Clarholm et Rosengren-Brinck, 1995 ; Gradowski et Thomas, 2006 ; Weand *et al.*, 2010). L'augmentation de la concentration foliaire en P à l'intérieur du peuplement n'était sans doute pas attribuable à un effet local des dépositions d' N_{atm} provenant des champs fertilisés en raison de l'absence de différence entre les forêts témoins et les FACH (tableaux 2.3, 2.6). Il est important de souligner que cette augmentation de la concentration de P dans les feuilles correspond à une diminution de la carence en P loin de la bordure. En effet, tous les érables à sucre échantillonnés présentaient des carences en P, quel que soit la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière et le type de forêt. Malgré l'augmentation du P foliaire avec l'augmentation de la distance par rapport à la bordure forestière, nous n'avons pas mesuré que le P extractible du sol suivait ce résultat. Paré et Bernier (1989), ainsi que Casson et al. (2012) ont aussi relevé une absence de relation entre le P du sol et la concentration foliaire en P chez l'érable à sucre. Cela peut être dû aux types d'humus ou aux propriétés chimiques du sol qui font varier la disponibilité et donc la prise de P par les arbres, mais pas la concentration en P dans le sol (Paré et Bernier, 1989).

2.4.2 Absence d'effet de bordure sur les cations basiques

En étudiant les effets de bordure dans deux types de forêts différentes (FACH vs témoin), la présente étude cherchait aussi à tester un possible effet des dépositions

d' N_{atm} accentué par la fertilisation agricole, sur les cations basiques dans le sol et les feuilles des érables à sucre. L'absence d'interaction entre le type de forêt (témoin vs FACF) et la distance, et donc de différence entre les forêts témoins et les FACF, ne nous a pas permis de montrer une diminution du contenu en cations basiques dans le sol et dans les feuilles de l'érable à sucre à proximité de la bordure forestière, tel que nous l'avions prédit.

L'absence d'effet de bordure sur les concentrations en cations basiques dans le sol et dans les feuilles pourrait s'expliquer par le modèle du « all edge effect », soit l'absence d'intérieur de forêt (e.g., Forman et Godron, 1981 ; Porensky et Young, 2013 ; Young et Mitchell, 1994). En effet, l'extrême fragmentation des forêts en petits îlots dans le sud du Québec et les transitions abruptes entre les forêts et les champs agricoles augmentent la force des effets de bordures, réduisant ainsi l'intérieur de forêt non impacté (Franklin et Forman, 1987; Laurance et Yensen, 1991; Lovejoy *et al.*, 1986). Bien que le modèle « all edge effect » soit un modèle simplifié assumant une absence d'interaction entre les bordures, il est cohérent avec le paysage actuel de la vallée du Saint-Laurent (Porensky et Young, 2013).

Chen *et al.* (1995) ont relevé des vents pouvant s'introduire jusqu'à 240 m à l'intérieur d'un peuplement dans une forêt ouverte. De plus, la littérature a relevé que l'effet du vent pouvait se propager à l'intérieur d'un peuplement jusqu'à une distance égale à 6 à 12 fois la taille des arbres (Chen *et al.*, 1995; Miller, 1980; Miller *et al.*, 1991). Les érables à sucre des forêts étudiées mesurant minimalement 20 m de hauteur, les vents pourraient alors se propager entre 120 et 240 m à l'intérieur du peuplement, apportant avec eux des dépôts de N_{atm} bien plus loin que 120 m. L'absence d'un effet de bordure sur plusieurs variables pourrait ainsi s'expliquer par la trop faible distance d'échantillonnage par rapport à la bordure champ agricole-érablière.

L'absence d'un effet de bordure généralisé dans les FACF pourrait aussi s'expliquer par les dépôts de N_{atm} dans le sud du Québec qui n'ont pas encore atteint des taux

élevés, comme dans d'autres régions fortement industrialisées comme en Europe ou en Chine (Côté et Camiré, 1995 ; Dentener *et al.*, 2006). Les taux de déposition d' N_{atm} dans le sud du Québec produiraient donc actuellement de faibles stress sur l'environnement mais n'entraîneraient pas encore des altérations structurelles et fonctionnelles significatives (Côté et Camiré, 1995; Hendershot et Jones, 1989). Par exemple, Moore et Houle (2009) n'ont pas relevé de saturation d'azote du sol d'érablières suite à d'importants ajouts en azote ($85 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) durant 17 ans. L'absence de résultats négatifs quant aux effets de l'enrichissement en azote des sols forestiers pourrait aussi être due à un biais de publication, les études montrant des résultats significatifs étant plus largement publiées (Lortie *et al.*, 2007).

2.4.3 Carences en phosphore et en potassium

Toutes les érablières de cette étude présentaient des carences en P et en K. De telles carences ont aussi été observées dans le sud-est du Canada sur des sols plus acides (pH variant de 3,6 à 4,0 dans le sol minéral) (Bernier et Brazeau, 1988a, 1988b, 1988c; Casson *et al.*, 2012; Gradowski et Thomas, 2006) que ceux de la présente étude (pH moyen = 5,7) . Les causes exactes de ces perturbations dans le statut nutritionnel des arbres restent encore peu connues (Bernier *et al.*, 1989). Des carences prolongées en P et en K peuvent contribuer au dépérissement des érablières (Bernier et Brazeau, 1988a, 1988c). Ces carences en K et en P peuvent être une conséquence des dépositions de polluants atmosphériques acides de différentes origines spatio-temporelles qui ont progressivement favorisé, sur toute la surface des érablières, le lessivage des cations, du P et du K (Aber *et al.*, 1998; Le Gall, 2004; Long *et al.*, 2009). Certaines études ont aussi observé des carences en Ca et Mg (Camiré et Ouimet, 1993; Kolb et McCormick, 1993). L'absence de carence en Mg et Ca dans notre étude pourrait être attribuable à la forte concentration de ces éléments dans les roches dolomitiques qui dominent notre aire d'étude (Donahue *et al.*, 1983). L'effet antagoniste entre le K et le Mg peut avoir

contribué à accroître la carence en K des érables à sucre de notre étude. En effet, une trop grande concentration en Mg dans le sol par rapport au K peut nuire au prélèvement du K par l'érable à sucre (OIFQ, 2009; Ouimet et Camiré, 1995). La solubilité du P dans le sol est contrôlée par le Fe et l'Al. Lorsque le sol est modérément acide, comme sur nos sites d'étude, l'augmentation de la concentration en Fe et Al peut entraîner une diminution de la disponibilité du P pour les arbres par la création de ponts chimiques entre le P et les éléments minéraux Al et Fe (Block *et al.*, 2013; Gradowski et Thomas, 2006; Paré et Bernier, 1989). La présence d'un humus de type mull peut aussi être à l'origine de la carence en P observée. En effet, les humus de type mull sont souvent mélangé avec le sol minéral en raison de la forte présence de vers de terre (Pagé et Brown, 1995). L'Al et le Fe sont ainsi présents dans les couches près de la surface du sol où se trouvent les racines. Ces éléments peuvent ainsi créer des ponts chimiques avec le P, le rendant moins disponible, ce qui peut entraîner une carence chez l'érable à sucre (Paré et Bernier, 1989). L'absence de carence foliaire en N, mais la présence d'une carence en P dans les érablières échantillonnées suggère que les forêts du sud du Québec seraient en train de passer d'une limitation en N à une limitation en P (Aber *et al.*, 1998; Hendershot et Jones, 1989). Les forêts feuillues ont longtemps été considérées comme limitées en azote en Amérique du nord, mais l'augmentation d'apports en N_{atm} à travers les activités anthropiques a entraîné un changement de tendance (Galloway *et al.*, 2008; Vitousek, Aber, *et al.*, 1997). En effet, de nombreuses études ont observé que des érablières historiquement limitées en N sont devenues non limitée ou saturée en N et limitées en P, ce qui semble se produire dans les érablières échantillonnées dans notre étude (e.g., Braun *et al.*, 2010; Gradowski et Thomas, 2006; Güsewell, 2004). Les concentrations relativement élevées de N dans le sol peuvent donc aussi être à l'origine des carences en P observées dans les érablières du sud du Québec. En effet, une concentration élevée en N peut entraîner une diminution de la production de racine par rapport à production aérienne et une diminution de la colonisation racinaire par les mycorhizes, nuisant à la prise de P par les arbres (Braun *et al.*, 2010; Hutchinson *et al.*, 1999; Nadelhoffer, 2000; Wall, 2012). Les phénomènes

de carences en P et K observés sont amplifiés au cours du temps car la litière retournant au sol est faible en P et en K, ne permettant pas de renouveler les stocks de ces nutriments dans les sols (Paré et Bernier, 1989). Ces carences observées sur des sols modérément à faiblement acides, indiquent que ces dernières n'apparaissent pas uniquement dans les sols très acides, comme ceux des Appalaches.

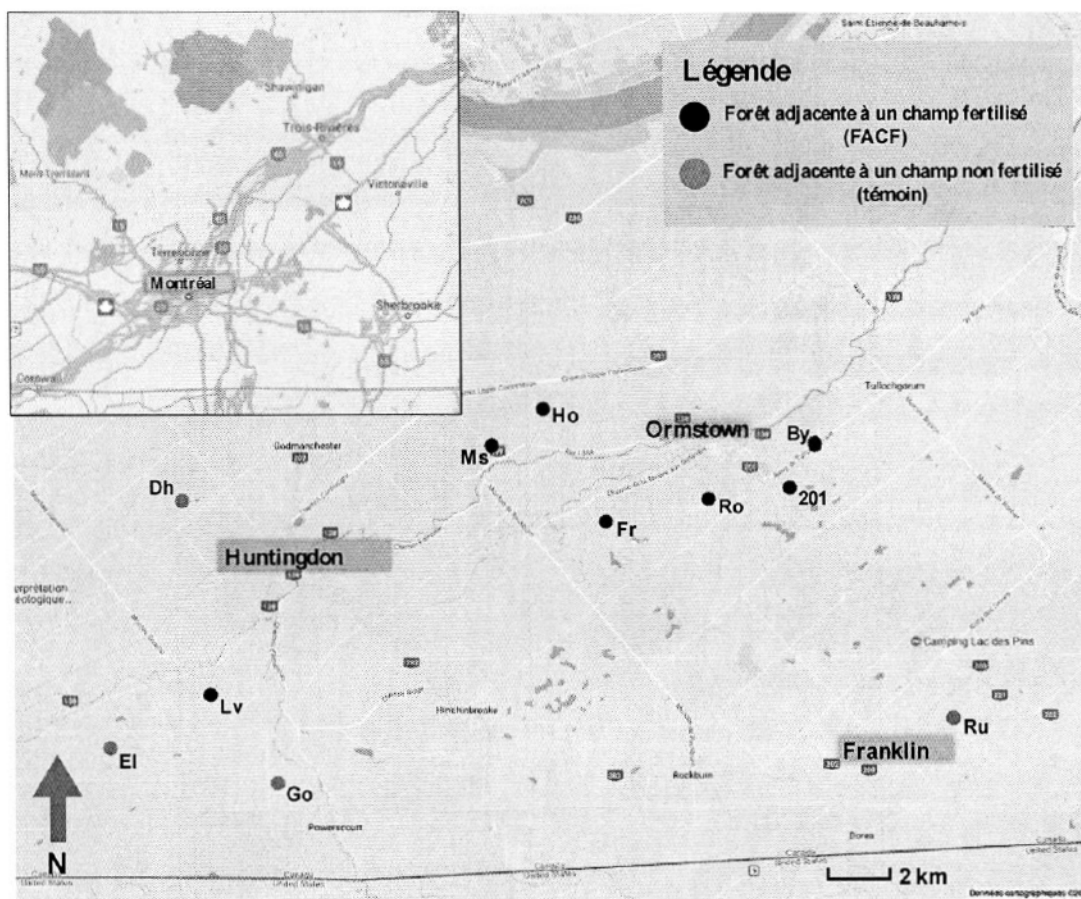


Figure 2.1. Répartition géographique des 11 sites sélectionnés dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent, au Québec.

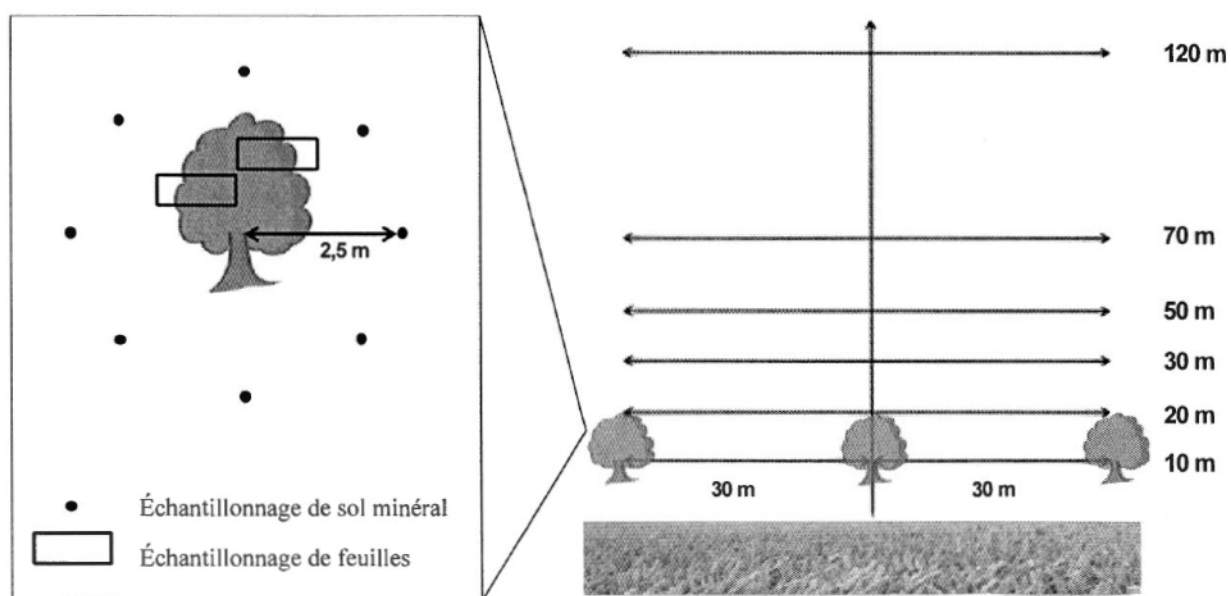


Figure 2.2. Plan d'échantillonnage des sols et des feuilles d'érable à sucre d'une forêt adjacente à un champ fertilisé.

Tableau 2.1. Caractéristiques des 11 sites sélectionnés dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent, au Québec.

Site	Municipalité	Coordonnées ¹	Type de forêt ²	Classe texturale	Roche du dépôt de surface	pH ³	DHP ⁴ (cm)	Exposition de la bordure au vent d'ouest ⁵ (%)
Lv	Elgin	45°02'47,92"N 74°1248,43"O	FACF	loam limoneux (38% sable, 10% argile)	dolomie	6,3 (0,29)	23,7 (4,11)	100
Ho	Ormstown	45°07'57,26"N 74°04'12,76"O	FACF	loam sableux (53% sable, 7% argile)	dolomie	6,2 (0,27)	32,9 (4,14)	61
Fr	Hinchinbrooke	45°05'55,97"N 74°02'36,47"O	FACF	loam sableux (67% sable, 4% argile)	dolomie	5,8 (0,24)	33,9 (7,82)	50
Ms	Godmanchester	45°07'14,19"N 74°05'31,17"O	FACF	loam sableux (52% sable, 5% argile)	dolomie	5,7 (0,36)	24,9 (4,49)	41
Ro	Dewittville	45°06'19,29"N 73°59'58,44"O	FACF	sable loameux (76% sable, 4% argile)	grès	4,7 (0,21)	38,0 (7,81)	67
201	Ormstown	45°06'32,34"N 73°57'56,13"O	FACF	sable loameux (76% sable, 2% argile)	grès	4,9 (0,58)	34,8 (6,60)	74
By	Ormstown	45°07'20,29"N 73°57'15,84"O	FACF	loam sableux (68% sable, 5% argile)	grès	5,7 (0,57)	30,1 (7,80)	68
Go	Elgin	45°01'13,80"N 74°11'04,53"O	témoïn	loam sableux (67% sable, 5% argile)	dolomie	5,7 (0,49)	27,9 (8,03)	100
Dh	Godmanchester	45°06'15,32"N 74°13'27,85"O	témoïn	loam sableux (54% sable, 7% argile)	dolomie	5,6 (0,34)	35,0 (4,70)	75
El	Elgin	45°01'52,27"N 74°15'17,51"O	témoïn	loam limoneux (42% sable, 8% argile)	dolomie	6,4 (0,44)	25,8 (4,22)	0
Ru	Franklin	45°02'20,69"N 73°53'38,89"O	témoïn	sable loameux (83% sable, 2% argile)	grès	5,6 (0,50)	22,3 (2,92)	33

¹ Coordonnées GPS correspondant dans chaque site à l'érable à sucre situé à 20 m de la bordure au niveau du 2^e transect (transect médian).

² FACF = forêt adjacente à un champ fertilisé ; témoïn = forêt adjacente à un champ non fertilisé

³ Moyenne du pH de chaque site d'étude (n/FACF= 18, n/témoïn= 6) ; la valeur entre parenthèse correspond à l'écart type pour chacun des sites.

⁴ Moyenne du DHP (cm) des érables à sucres échantillonnés pour chacun des sites d'étude (n/FACF= 18, n/témoïn= 6) ; la valeur entre parenthèse correspond à l'écart type pour chacun des sites.

⁵ Pourcentage d'exposition au vent dominant d'ouest de la bordure champ agricole-érablière. Une valeur de 100% indique une bordure exposée plein ouest. À l'opposé, une valeur de 0% indique une bordure de forêt dos au vent.

Tableau 2.2. Normes DRIS pour les feuilles d'érable à sucre dans la mi-cime pour N, P, K, Ca et Mg (Lozano et Huynh, 1989).

Ratio	Moyenne	Coefficient de variation (CV)
N/K	1,8477	28,37
P/K	0,1842	38,166
P/Ca	0,1683	38,4
Ca/N	0,7207	50,995
Ca/K	1,2765	50,839
Ca/Mg	8,1205	24,241
Mg/P	0,8384	25,037
Mg/K	0,1495	32,78

Tableau 2.3. Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière, du type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) et de l'exposition de la forêt au vent dominant sur les propriétés chimiques du sol et les indices nutritionnels DRIS dans 11 érablières du sud du Québec. Le pseudo- R^2 marginal de chaque modèle ainsi que la valeur du p pour chaque variable sont présentés.

Variable		R^2	Distance	Type de forêt	Interaction Distance * Type de forêt	Exposition au vent dominant (%)
Propriétés chimiques du sol	N (mg kg^{-1})	0,05	0,81	0,62	0,99	0,29
	Taux d'N minéralisé ($\text{mg kg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$)	0,16	0,03	0,98	0,36	0,58
	Taux de nitrification ($\text{mg kg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$)	0,06	0,10	0,68	0,43	0,67
	Taux d'ammonification ($\text{mg kg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$)	0,04	0,12	0,90	0,65	0,75
	pH	0,03	0,22	0,73	1,00	0,56
	C (mg kg^{-1})	0,06	0,94	0,22	0,61	0,41
	P (mg kg^{-1})	0,04	0,22	0,65	0,44	0,50
	Ca (mg kg^{-1})	0,03	0,60	0,75	0,84	0,68
	Mg (mg kg^{-1})	0,01	0,31	0,82	0,66	0,73
	K (mg kg^{-1})	0,04	0,75	0,56	0,94	0,98
	Al (mg kg^{-1})	0,03	0,95	0,60	0,84	0,57
	Fe (mg kg^{-1})	0,03	0,92	0,47	0,65	0,47
	Mn (mg kg^{-1})	0,02	0,56	0,24	0,19	0,74
Indice DRIS de nutrition foliaire	Indice N	0,07	0,05	0,02	0,02	0,41
	Indice P	0,10	0,02	0,80	0,69	0,08
	Indice K	0,03	0,67	0,11	0,04	0,79
	Indice Ca	0,02	0,23	0,53	0,47	0,63
	Indice Mg	0,06	0,19	0,42	0,22	0,43
	IND ¹	0,07	0,22	0,11	0,05	0,48

¹IND = indice de déséquilibre nutritionnel

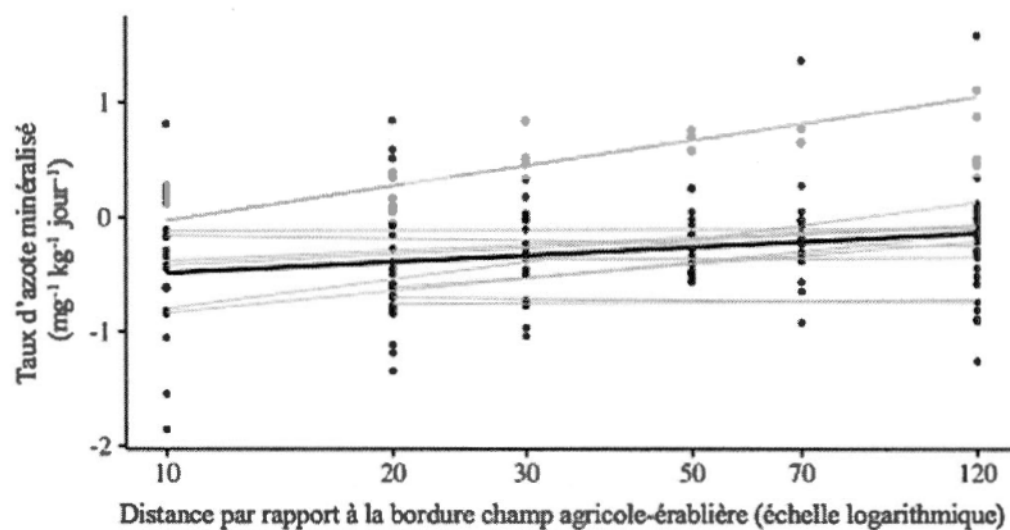


Figure 2.3. Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur le taux total d'azote minéralisé (ammonification+nitrification) dans 11 érablières du sud du Québec.

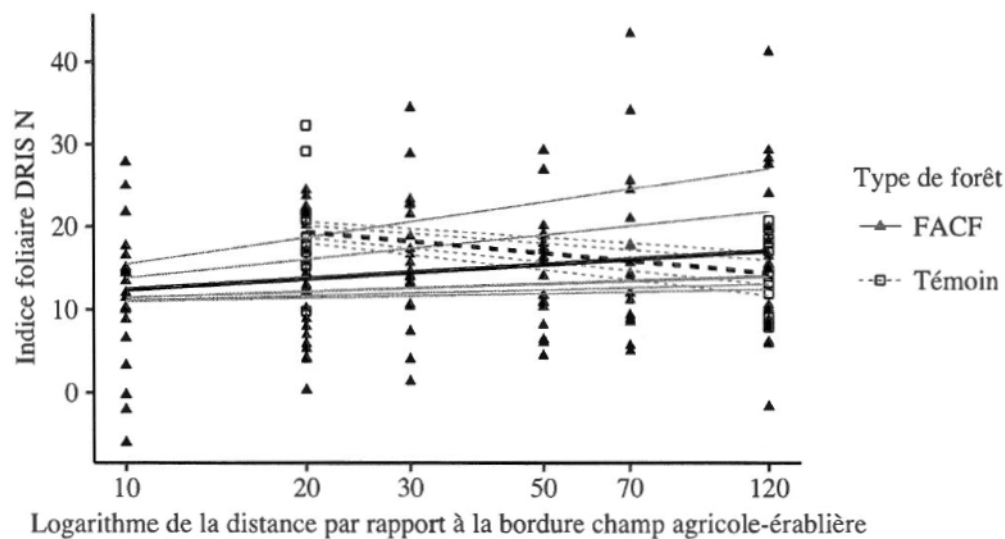


Figure 2.4. Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière et du type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) sur l'indice foliaire DRIS N dans 11 érablières du sud du Québec.

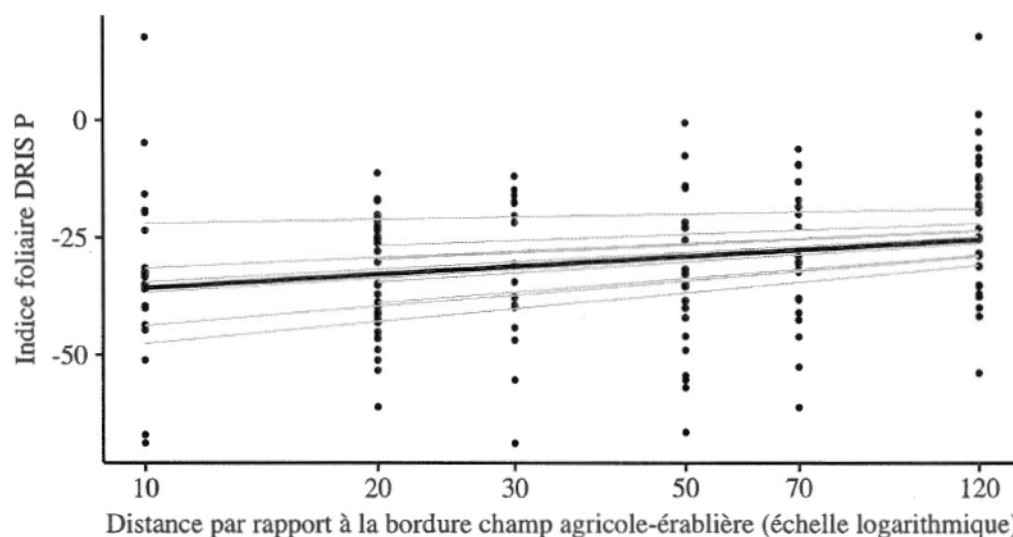


Figure 2.5. Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur l'indice foliaire DRIS P dans 11 érablières du sud du Québec.

Tableau 2.4. Tableau des optimums et des seuils de carence des érables à sucre, de la concentration moyenne observée, ainsi que la proportion d'individus de l'étude se situant en-dessous ou au-dessus du seuil de carence pour chaque nutriment foliaire (Ouimet, 1995).

Élément	Optimum (g kg ⁻¹)	Seuil de carence (g kg ⁻¹)	Concentration foliaire moyenne (g kg ⁻¹)	Proportion des érables à sucre sous le seuil de carence (%)	Proportion d'érable à sucre au-dessus du seuil carence (%)
N	20	16	17,8	19	81
P	1,8	1,2	1,1	75	25
K	8,8	7,0	5,2	75	25
Ca	18,6	6,0	14,7	0	100
Mg	2,3	1,0	2,3	2	98

Tableau 2.5. Moyenne des concentrations foliaires en macronutriments des érables à sucre et des indices foliaires DRIS selon le type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) et la distance par rapport à la bordure forestière dans 11 érablières du sud du Québec.

Type de forêt	Distance (m)	Concentration foliaire (g kg ⁻¹)					Indice foliaire DRIS					
		N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg	IND ¹
FACF	10	17,1	1,1	5,2	15,6	2,5	12	-32	-48	18	51	164
	20	17,9	1,1	5,5	15,0	2,4	13	-33	-42	15	47	149
	30	17,4	1,1	5,0	14,2	2,4	16	-32	-51	14	53	167
	50	18,4	1,1	5,3	15,9	2,6	15	-35	-51	17	55	173
	70	18,7	1,2	5,2	15,8	2,5	17	-29	-52	17	48	163
	120	18,0	1,3	5,3	13,8	2,1	16	-20	-46	11	39	138
Témoin	20	17,1	0,9	4,4	13,7	2,1	20	-35	-54	19	50	176
	120	17,3	1,0	5,1	12,3	1,8	15	-25	-34	12	33	119

¹IND = Indice de déséquilibre nutritionnel

Note : un indice DRIS > 0 indique un excès en nutriment ; un indice DRIS < -15 indique une carence en nutriment.

Tableau 2.6. Effet de la distance par rapport à la bordure forestière, du type de forêt (forêt adjacente à un champ non fertilisé (témoin) vs forêt adjacente à un champ fertilisé (FACF)) et de l'exposition de la forêt au vent dominant sur les balances nutritionnelles foliaires de l'érable à sucre et du sol dans 11 érablières du sud du Québec. Les valeurs des balances nutritionnelles ont été obtenues grâce à la méthode CND-*ilr*. Le pseudo- R^2 marginal de chaque modèle ainsi que la valeur du p pour chaque variable sont présentés.

Balances nutritionnelles		R^2	Distance	Type de forêt	Interaction Distance * Type de forêt	Exposition au vent dominant
Valeur de balance nutritionnelle foliaire	[Fv N,P,K,Ca,Mg]	0,12	0,90	0,49	0,69	0,66
	[K,Ca,Mg N,P]	0,09	0,001	0,46	0,61	0,49
	[P N]	0,17	0,66	0,33	0,50	0,01
	[Ca,Mg K]	0,04	0,46	0,16	0,07	0,85
	[Mg Ca]	0,03	0,51	0,97	0,70	0,83
Valeur de balance nutritionnelle du sol	[Fv N,P,K,Ca,Mg]	0,01	0,80	0,90	0,90	0,55
	[K,Ca,Mg N,P]	0,04	0,06	0,77	0,31	0,68
	[P N]	0,03	0,27	0,58	0,47	0,41
	[Ca,Mg K]	0,06	0,37	0,64	0,80	0,77
	[Mg Ca]	0,05	0,12	0,24	0,55	0,67

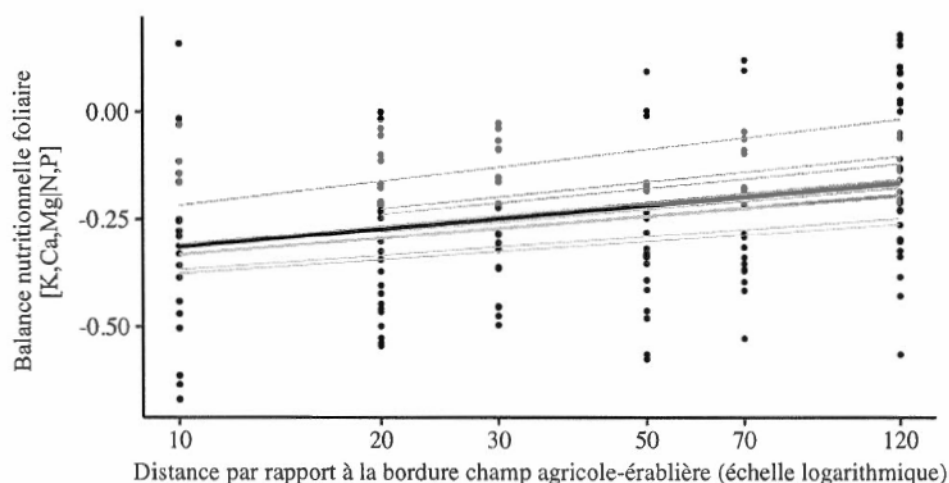


Figure 2.6. Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur la balance nutritionnelle foliaire [K,Ca,Mg|N,P] (cations/anions) dans 11 érablières du sud du Québec.

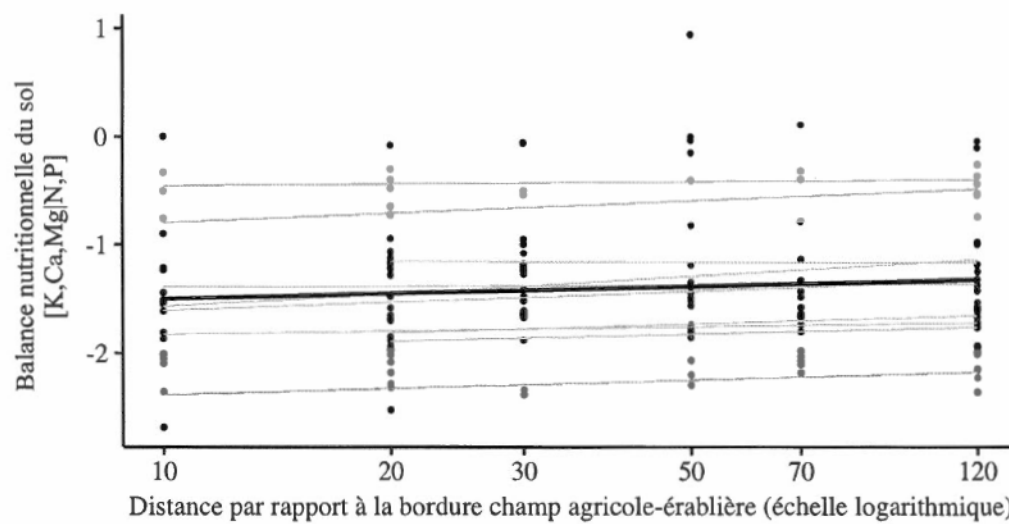


Figure 2.7. Effet de la distance par rapport à la bordure champ agricole-érablière sur la balance nutritionnelle du sol [K,Ca,Mg|N,P] (cations/anions) dans 11 érablières du sud du Québec.

CHAPITRE III

EFFET D'UN STRESS HYDRIQUE SUR DES PLANTS D'ÉRABLE À SUCRE DANS DES CONDITIONS DE SOLS FORESTIERS HAUTEMENT ENRICHIS EN AZOTE

Auteurs

Eva Masson^{*1}, Alain Cogliastro², Daniel Houle^{3,4} et David Rivest¹

¹ Institut des sciences de la forêt tempérée (ISFORT), Université du Québec en Outaouais (UQO), 58 rue Principale, Ripon, QC, Canada, J0V 1V0

² Institut de recherche en biologie végétale, 4101 rue Sherbrooke Est, Montréal, QC, Canada, H1X 2B2

³ Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 5700 4^e avenue Ouest, Québec, QC, Canada, G1H 6R1

⁴ Ouranos, 550 rue Sherbrooke Ouest, Montréal, QC, Canada, H3A 1B9

* Auteure de correspondance: mase14@uqo.ca

Autres courriels (par ordre d'apparition) :

alain.cogliastro@ville.montreal.qc.ca

Daniel.Houle@mffp.gouv.qc.ca

david.rivest@uqo.ca

Résumé

Les forêts tempérées de l'est de l'Amérique du Nord seront de plus en plus affectées par les dépositions chroniques d'azote atmosphérique et l'augmentation des températures et des événements de sécheresse qui conduiront à des stress hydriques des arbres dans des conditions de sols non limités en azote. On connaît peu le comportement de l'érable à sucre, une espèce dominante de ces forêts, face au stress hydrique en situation non limitante en azote. L'objectif de cette étude était d'analyser les effets d'un stress hydrique sur la nutrition de plants d'érable à sucre poussant sur des sols forestiers hautement fertilisés en azote. Des plants d'érable à sucre (1 an) ont ainsi été cultivés en serre, avec (arrêt temporaire de l'irrigation) ou sans stress hydrique, sur des monolithes de sol provenant d'une érablière fertilisée artificiellement depuis 15 ans à un taux de $85 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$. La diminution de la disponibilité en eau a entraîné une diminution de la biomasse totale à travers la diminution des biomasses foliaire, racinaire et de la tige, ainsi qu'une diminution de l'accroissement diamétral au niveau du collet et du ratio racine/tige. Les plants d'érable à sucre ayant subi un stress hydrique présentaient des concentrations foliaires en N, P, Ca, et Mg ainsi que des concentrations racinaires en K, Ca et Mg plus faibles que les plants n'ayant pas subi de stress. Nos résultats suggèrent que la diminution de la biomasse racinaire des semis d'érable à sucre lors d'un stress hydrique en situation non limitante en azote diminuerait leur capacité à prélever les nutriments nécessaires à leur croissance et induirait des concentrations plus faibles dans les tissus foliaires et dans les racines. La diminution des concentrations foliaires en N et P, malgré l'absence de modification des concentrations racinaires en ces nutriments pourrait être due à une diminution de la transpiration des plants, entraînant une diminution de l'efficacité du transport des nutriments des racines vers les feuilles.

MOT-CLÉS : stress hydrique ; plants d'érable à sucre ; nutrition foliaire ; nutrition racinaire

3.1 Introduction

D'ici 2070, le sud du Québec devrait voir ses températures augmenter de 2 à 4°C et observer une tendance à des saisons plus sèches, particulièrement l'été, accompagnée d'une diminution du taux d'humidité du sol pouvant aller jusqu'à 25% (Ouranos, 2015; Sardans et Peñuelas, 2007). La disponibilité en eau joue un rôle principal dans la croissance et le développement des plantes. En effet, le manque d'eau est un facteur majeur dans le déclin global des forêts et une importante cause de mortalité dans les forêts canadiennes (Allen *et al.*, 2010; Hember *et al.*, 2017). Les événements de stress hydrique, c'est-à-dire lorsque les plantes absorbent moins d'eau qu'elles n'en transpirent, sont associés à une diminution de la productivité et une augmentation de la mortalité dans les forêts tempérées (Bréda *et al.*, 2006; Martin-Benito et Pederson, 2015). La disponibilité en eau affecte la disponibilité en nutriments dans le sol et la capacité des plantes à les assimiler, les transporter et les partitionner dans les différents organes (Hu et Schmidhalter, 2005). Le manque d'eau entraîne ainsi une diminution du taux de minéralisation de la matière organique, diminuant alors le contenu en nutriments disponibles pour les végétaux dans le sol (Kreuzwieser et Gessler, 2010). La diminution de la mobilité des ions dans le sol réduit l'efficacité du transport des nutriments entre la matrice du sol et les racines (North et Nobel, 1997; Seiffert *et al.*, 1995). En situation de déficit hydrique intense dans les sols, plusieurs études ont aussi observé une diminution de la production de racines et une augmentation de leur mortalité, limitant le prélèvement de l'eau et des nutriments (Côté *et al.*, 1998; Konôpka *et al.*, 2007; Zang *et al.*, 2014). Les changements des conditions édaphiques dus au manque d'eau sont aussi à l'origine d'une plus faible colonisation des racines par les mycorhizes (Gessler *et al.*, 2005). Par ailleurs, la diminution de la disponibilité en eau entraîne généralement une diminution de la transpiration, un mécanisme qui permet à la plante de conserver l'eau au plus possible dans ses tissus. Or, plusieurs auteurs ont démontré que la diminution de la transpiration peut limiter le transport des

nutriments du sol vers les parties apicales (Hsiao, 1973; Tanguilig *et al.*, 1987; Viets, 1972).

L'augmentation des événements de sécheresse n'est pas l'unique changement global auquel les écosystèmes forestiers vont devoir faire face. En effet, les forêts boréales et tempérées québécoises, longtemps limitées en azote, tendent à recevoir de plus en plus de dépositions d'azote atmosphérique (N_{atm}) de sources anthropiques (Galloway *et al.*, 2008; Kanakidou *et al.*, 2016; Vitousek, Aber, *et al.*, 1997). Les écosystèmes forestiers du sud-est du Canada situés dans le corridor Québec-Windsor dépassent ainsi, pour la majorité, les charges critiques de saturation des sols en azote. Les excès en azote dans les peuplements feuillus de ce corridor varient entre 4 et 29 kg $\text{NO}_3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Carou *et al.*, 2008; Ouimet *et al.*, 2001). Peu d'études se sont intéressées à l'effet de l'interaction entre l'augmentation de la concentration d'azote dans l'atmosphère et l'augmentation des événements de sécheresse (Ibáñez *et al.*, 2018). Dans les forêts limitées en azote, une sécheresse modérée peut contribuer à augmenter la croissance racinaire des arbres, ce qui leur permet d'aller prélever l'eau nécessaire à leur développement (Dziedek *et al.*, 2016; Friedrich *et al.*, 2012). En situation de limitation en azote et en eau, les plantes vont ainsi souvent prioriser le développement de leurs organes sous-terrain plutôt que de leurs organes aériens. L'ajout d'azote dans un milieu, de par son effet fertilisant, va entraîner une augmentation de la production de la biomasse aérienne au dépend des racines. Lorsqu'un stress hydrique vient s'ajouter dans un milieu enrichi en azote, la réduction de la production de racine au profit des parties aériennes peut augmenter la vulnérabilité des arbres à la sécheresse (Dziedek *et al.*, 2016; Meyer-Grünefeldt *et al.*, 2013).

Dans le sud-est du Canada et au nord-est des États-Unis, le dépérissement des érablières est un phénomène qui a reçu beaucoup d'attention, bien que ses causes exactes demeurent encore incertaines (Hendershot et Jones, 1989; Horsley *et al.*, 2002). Il est à craindre que l'augmentation des événements de sécheresse, jumelées à une

augmentation des apports d' N_{atm} pourraient accentuer dans le futur les risques de mortalité et les carences nutritionnelles des érablières. L'objectif de cette étude est donc de décrire les effets d'un stress hydrique sur la nutrition de plants d'érable à sucre poussant sur des sols forestiers hautement enrichis en azote. Les plants d'érable à sucre subissant un stress hydrique devraient présenter des concentrations plus faibles en macronutriments ainsi qu'une biomasse totale plus faibles en raison du manque d'eau disponible.

3.2 Matériels et méthodes

3.2.1 Dispositif expérimental

Des monolithes de sol ont été prélevés dans des érablières de la forêt de Duchesnay (46°57' N, 71°40' W), près de la ville de Québec, fertilisées en azote (nitrate d'ammonium) depuis 2001 (Moore et Houle, 2009b). La température annuelle moyenne dans la forêt de Duchesnay s'élève à 3,4°C et les précipitations annuelles à 1 300 mm (Moore et Houle, 2013). Le 6 juin 2017, 36 monolithes de sol de 20 x 20 x 20 cm ont été prélevés dans trois sites recevant 10 fois le taux annuel de dépositions d' N_{atm} (85 kg N ha⁻¹ an⁻¹) afin d'avoir des sols se rapprochant de la saturation en azote. Les sols de ces érablières sont classés en tant que podzol orthoferro-humique (Canada Soil Survey Committee, 1998), ou haplorthod typique (Soil Survey Staff, 1998). L'humus est de type mor-moder et le dépôt de surface est un till glaciaire dérivé de gneiss granitique (Moore et Houle, 2013). En 2015, le N total dans le sol des sites fertilisés étaient de 19 g kg⁻¹ dans la couche organique LFH, et de 3 g kg⁻¹ dans l'horizon B. Le ratio C/N s'élevait à 26,5 dans l'horizon organique LFH et à 25 dans l'horizon B. Chaque monolithe de sol prélevé a été placé dans un pot cubique de 21 x 24 x 33 cm, rempli préalablement par 10 cm de roche (2 cm) afin de surélever le monolithe par rapport au bord du pot et favoriser le drainage de l'eau d'irrigation. Le fond des pots a été troué afin de permettre l'écoulement de l'eau. Le 7 juin 2017,

deux plants d'érable à sucre (d'une même provenance et descendance), produits en contenant à la pépinière du Gouvernement du Québec de Berthierville, ont été plantés dans chaque pot. Leur hauteur et leur diamètre au collet ont été mesuré à la plantation. Les pots ont été répartis aléatoirement en trois blocs de 12 pots sous un tunnel au Jardin botanique de Montréal (45°33'43''36 N, 73°34'17''88 O), chaque bloc contenant ainsi quatre pots d'un même site.

Avant la mise en place du traitement de sécheresse et dans les pots témoins non stressés, chacun des pots a été arrosé deux fois par semaine, une première fois avec 450-500 ml d'eau, et une seconde fois, quatre jours plus tard, avec 900-1000 ml d'eau. Pour éliminer le chlore contenu dans l'eau, une grande bassine d'eau était remplie et cette eau était par la suite utilisée pour l'arrosage, permettant ainsi l'évaporation des composants chlorés.

Chaque bloc a été séparé en deux parties de six pots, et une partie par bloc a été choisie aléatoirement pour subir l'expérience de stress hydrique. Le traitement de stress hydrique a débuté le 17 juillet et s'est terminé le 6 septembre 2017. Ce traitement constituait en un arrêt d'arrosage des plants jusqu'à ce que plus de 33% des plants montrent des signes de dessiccation foliaire. Dans de tels cas (i.e. 24 juillet, 14 août), tous les pots soumis au traitement de stress hydrique ont reçu 450 ml afin d'éviter la mort des plants. Après le 24 août, les plants stressés ont été ré-arrosés, mais ne recevaient que la moitié de l'eau apportée aux plants non stressés.

Les plants ont été récoltés le 6 septembre 2017. Sur chaque plant, le pourcentage de feuilles nécrosées a été estimé puis les feuilles, la tige et les racines ont été séparées, pesées et conservées pour des analyses chimiques ultérieures. La hauteur et le diamètre au collet des plants ont été mesurés.

3.2.2 Analyses en laboratoire

La tige, les feuilles et les racines de chaque plant ont été broyées à l'aide des broyeurs Wiley Mill (Swedesboro, NJ, USA) et Foss (Nanterre, France). Les concentrations en N et C dans les tissus broyés ont été mesurées à l'aide d'un analyseur TruMac CN (LECO, St. Joseph, MI, USA). Les concentrations en P, K, Ca et Mg ont été mesurées en digérant une masse de tissus pesée d'environ 100 g à l'aide d'une solution d'acide sulfurique, de peroxyde d'hydrogène et de sélénium chauffée à 370°C. L'échantillon digéré a ensuite été analysé par ICP-AES spectrophotomètre à absorption atomique à flamme ICAP 61E (Thermo Jarrell Ash, Mundelein, IL, USA) (Parkinson et Allen, 1975).

3.2.3 Diagnostiques nutritionnels

La méthode DRIS (Diagnosis and Recommendation Integrated System) a été utilisée afin de montrer l'état de saturation en N des plants d'érables à sucre (Beverly, 1987). Cette méthode permet d'identifier simultanément les déséquilibres, les carences et les excès en nutriment dans les tissus végétaux en comparant les ratios des concentrations observées aux ratios optimums (Bailey *et al.*, 1997; Ouimet et Camiré, 1995) (annexe B). Pour un nutriment donné, une valeur d'indice DRIS inférieure à -15 illustre une carence en ce nutriment. Les plants d'érable à sucre semblaient donc présenter une carence en K. Les plants ne présentaient pas de carences importantes en P et en Ca, malgré des indices DRIS négatifs. Le N et le Mg étaient en excès par rapport aux autres nutriments (tableau 3.5 - annexe B). Avec un indice DRIS N largement supérieur à zéro, les plants d'érable à sucre n'étaient donc pas limités en N. Un IND compris entre 100 et 200 indique une carence nutritive modérée. Les plants d'érable à sucre, autant stressés que non stressés, présentaient donc des carences nutritives modérées, surement

attribuables à la carence en K. La méthode complète du DRIS ainsi que les résultats sont présentés à l'annexe B.

Grâce à la méthode *CND-ilr*, les balances nutritionnelles des plants ont été mesurées pour observer les différences entre les plants stressés et non stressés. La méthode *CND-ilr*, extension de la méthode *CND-clr* (Composition Nutrient Diagnosis – centered log ratio), est une méthode de diagnostic foliaire prenant en compte les relations entre les nutriments, ces dernières étant à l'origine de changement de proportion et de concentration des nutriments dans les tissus des végétaux (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005; L.-E. Parent, 2011). Cette méthode calcule donc des indices *ilr* en se basant sur des transformations de ratios isométriques logarithmiques. Egozcue et Pawlowsky-Glahn (2006) ont montré que le ratio d'un groupe est proportionnel au logarithme d'un ratio de deux moyennes géométriques de deux sous-divisions de ce groupe. Les nutriments sont donc partitionnés en groupes appelés « partitions binaires » selon des interactions clefs de la biologie des plantes (annexe A) (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005; L.-E. Parent, 2011). Ces groupes sont eux-mêmes divisés en deux sous-groupes de direction opposée (positif vs négatif) (S.-E. Parent *et al.*, 2013). La partition théorique de l'ensemble des nutriments non mesurée au cours de l'expérience correspond à la valeur de remplissage (notée *Fv* par convention). Cette dernière s'obtient en retranchant la somme des différentes proportions de chaque élément à 1, la méthode de *CND* considérant que la somme des teneurs relatives des différents nutriments qui composent la feuille étant égale à 1 (Miquel, 2016).

Les indices *ilr* se mesure donc de la façon suivante (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005) :

$$ilr_j = \sqrt{\frac{r_j s_j}{r_j + s_j}} \ln \frac{g(c_j^+)}{g(c_j^-)}$$

où, en considérant la $j^{\text{ème}}$ rangée du tableau 3.3 (annexe A), ilr_j est le $j^{\text{ème}}$ ratio isométrique logarithmique ; $\sqrt{r_j s_j / r_j + s_j}$ correspond au coefficient orthogonal de la $j^{\text{ème}}$ balance du tableau 3.3 (annexe A); r_j et s_j représentent respectivement le nombre d'éléments du groupe +1 et -1 de la $j^{\text{ème}}$ balance ; $g(c_j^+)$ est la moyenne géométrique des éléments du groupe +1 et $g(c_j^-)$ est la moyenne géométrique des composants du groupe -1 (Egozcue et Pawlowsky-Glahn, 2005; S.-E. Parent *et al.*, 2013).

3.2.4 Analyses Statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R (version 3.3.3). L'effet du stress hydrique et du pourcentage de feuilles nécrosées sur la chimie foliaire et racinaire des plants d'érables à sucre ainsi que sur leurs variables morphologiques et leur balances nutritionnelles foliaires a été testé à l'aide de modèles linéaires mixtes grâce à la fonction `lme` du package `nlme` (Pinheiro *et al.*, 2017). Le stress hydrique et le pourcentage de feuilles nécrosées ont été considérés comme les effets fixes. Des résultats préliminaires ayant montré que le traitement de stress hydrique a eu un effet direct sur le pourcentage de feuilles nécrosées des plants d'érables à sucre (tableau 3.6-annexe C), un résultat significatif pour l'effet du pourcentage de feuilles nécrosées a été traité comme un effet ultime du stress hydrique appliquée. Le site d'échantillonnage a été considérée comme un facteur aléatoire. Le modèle testé est donc :

$$Y \sim \text{Stress} + \% \text{ de feuilles nécrosées, random} = \sim 1 | \text{Site}$$

Une transformation logarithmique ou racine carrée a été appliquée sur les variables qui ne rencontraient pas les critères de normalité des résidus. Le pseudo- R^2 marginal a été calculé pour chacun des modèles linéaires mixtes grâce à la fonction `r.squaredGLMM` du package `MuMIn` (Bartoń, 2016). Un seuil de significativité alpha de 5 % a été considéré dans les analyses.

Afin de représenter les résultats des modèles mixtes dans un seul et même graphique, une ACP a été réalisée, grâce au package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017) pour illustrer l'effet du stress hydrique sur les variables significatives des modèles linéaires mixtes. La méthode du Broken Stick a permis de choisir les axes à conserver pour l'interprétation de la variation du modèle d'ACP. Les coefficients ont permis de savoir quelles variables étudiées contribuaient le plus à chacun des axes conservés. L'ACP est une analyse descriptive que nous avons privilégié pour visualiser l'ensemble de nos résultats et placer des « sites », ici les plants d'érable à sucre, le long d'un gradient environnemental.

3.3 Résultats

L'accroissement diamétral du collet, la biomasse foliaire, la biomasse de la tige, la biomasse racinaire, la biomasse totale et le ratio racines/tige des plants d'érable à sucre sous stress hydrique étaient inférieurs à ceux des plants non stressés (tableau 3.1). Le stress hydrique a entraîné la diminution de la concentration foliaire en N, P, Ca et Mg mais pas de la teneur en K. La diminution des concentrations foliaires en P, N, Ca et Mg dans les tissus foliaires des plants stressés a entraîné une diminution des balances nutritionnelles foliaires $[Fv|N,P,K,Ca,Mg]$, $[K,Ca,Mg|N,P]$ et $[Mg|Ca]$ et une augmentation de la balance $[Ca,Mg|K]$ (tableau 3.1).

Les concentrations racinaires en K, Ca et Mg des plants sous stress hydrique étaient plus faibles que celles des plants non stressés (tableau 3.1). La diminution de la disponibilité en eau n'a pas eu d'effet sur la concentration en N et P dans les racines (tableau 3.1). La méthode du Broken Stick a permis de conserver les deux premières composantes pour expliquer les résultats de l'ACP (figure 3.1). Le premier et le second axes expliquent, dans l'ordre, 31% et 24% (un total de 55%) de la variation des données. L'axe 1 (axe horizontal/principal) oppose les plants stressés aux plants non stressés. Les plants non stressés présentent un accroissement diamétral, une biomasse

foliaire, une biomasse de la tige, une biomasse racinaire, une biomasse totale et un ratio racine/tige plus élevés (tableau 3.2 ; figure 3.1). Le second axe oppose aussi les plants stressés aux plants non stressés. Les plants non stressés présentent des concentrations foliaires en N, P, Ca et Mg et des concentrations racinaires en K, Ca et Mg plus élevées.

3.4 Discussion

La diminution de la disponibilité en nutriments et de la capacité des arbres à les prélever (Kreuzwieser et Gessler, 2010) seraient à l'origine de la diminution de la concentration foliaire en N, P, Ca et Mg de 13%, 23%, 17% et 7% respectivement, ainsi que de la diminution de la concentration racinaire en K, Ca, Mg des plants d'érables à sucre. La diminution des concentrations en N, P, Ca et Mg dans les tissus foliaires a ainsi entraîné une diminution des balances nutritionnelles foliaires mesurées.

Les plus faibles concentrations foliaires en N et P des plants d'érables à sucre en déficit hydrique pourraient être le résultat de la réduction des nutriments inorganiques disponibles dans le sol suite à la diminution du taux de minéralisation comme l'ont démontré Kreuzwieser et Gessler (2010), Sardans *et al.* (2007) et Bloem *et al.* (1992). En effet, le manque d'eau est à l'origine d'une diminution de l'activité microbienne qui participe à la minéralisation du P et du N. Les événements de sécheresse entraînent une diminution de la diffusion des substrats organiques nécessaires pour la minéralisation, une diminution de la mobilité des micro-organismes et une diminution des processus intracellulaires des microbes (Kreuzwieser et Gessler, 2010; Schimel *et al.*, 2007; van Meeteren *et al.*, 2008). Les fortes sécheresses peuvent même être à l'origine de l'inhibition totale de l'activité métabolique microbienne (Borken et Matzner, 2009). Les quantités de nutriments inorganiques dans le sol deviennent donc limitantes lors d'un événement de sécheresse. Des études ont ainsi montré une diminution de la concentration en N dans les feuilles à travers une réduction des taux d'ammonification

et de nitrification à la suite d'un évènement de sécheresse (Bloem *et al.*, 1992; Borken et Matzner, 2009; Viets, 1972). La diminution de 13% de la concentration foliaire en N dans notre étude concorde avec les résultats de l'étude de Dzionek *et al.* (2016). Ces auteurs ont ainsi relevé une diminution de la concentration foliaire en N de 10% chez des plants de hêtre européen ayant été soumis à un stress hydrique et à une fertilisation azotée de 50 kg N ha⁻¹ an⁻¹, par rapport aux plants ayant reçu uniquement la fertilisation azotée. La diminution de l'activité de la phosphatase par manque d'eau est souvent à l'origine d'une diminution de la concentration en P dans les feuilles (Sardans et Peñuelas, 2004, 2005; van Meeteren *et al.*, 2008). L'absence de prélèvement de N et P par les arbres et donc leur accumulation dans le sol lors d'évènements de sécheresse peut entraîner le lessivage de ces nutriments accumulés vers d'autres écosystèmes lors de fortes pluies (Sardans et Peñuelas, 2007).

La diminution des concentrations foliaires et racinaires en macronutriments pourrait aussi s'expliquer par la diminution de la mobilité des ions dans le sol en situation de déficit hydrique (Bradford et Hsiao, 1982; Kreuzwieser et Gessler, 2010). Des études ont en effet montré une diminution du transport des éléments nutritifs vers la surface des racines causée par la modification de la conductivité hydraulique du sol, mais aussi par le rétrécissement des racines, diminuant ainsi le contact entre les racines des arbres et le sol (Alam, 1999; Bristow *et al.*, 1984; North et Nobel, 1997; Pinkerton et Simpson, 1986).

La diminution de la biomasse racinaire de 30% et du ratio racine/tige de 22% observée dans notre étude, pourrait être une autre explication des plus faibles concentrations en macronutriments dans les feuilles et les racines des plants d'érable à sucre (Côté *et al.*, 1998; Konôpka *et al.*, 2007; Seiffert *et al.*, 1995). En effet, la diminution de la biomasse racinaire entraîne souvent une diminution de la surface disponible pour le prélèvement des nutriments et de l'eau (Cudlin *et al.*, 2007; Konôpka *et al.*, 2007; Mainiero et Kazda, 2006; Zang *et al.*, 2014). Ces résultats sont en accord avec de nombreuses

études qui ont montré une diminution de la production de racines fines des plantes et une augmentation de leur mortalité lors d'évènement de sécheresse (e.g. Côté *et al.*, 1998; Gaul *et al.*, 2008; Mainiero et Kazda, 2006). Dzedek *et al.* (2016) ont mesuré une diminution de 40% de la biomasse racinaire de plants de hêtre européen fertilisés avec de l'azote et soumis à un stress hydrique, par rapport aux plants ayant reçu uniquement le traitement de fertilisation azotée. La diminution de 30% de la biomasse racinaire des érables à sucre dans notre étude corrobore donc les résultats de ces auteurs, bien que ces deux espèces puissent avoir des comportements physiologiques différents. La diminution du taux de colonisation racinaire par les mycorhizes et la modification de leur communauté en situation de stress hydrique peut aussi contribuer à la diminution de la capacité des arbres à prélever les éléments nutritifs du sol, notamment les nitrates (Cudlin *et al.*, 2007; Gessler *et al.* 2005).

La réduction de la disponibilité en eau entraîne chez les plantes une diminution de leur transpiration afin qu'elles puissent conserver le plus d'eau dans leurs cellules. La diminution du taux de transpiration peut ensuite contribuer à diminuer le prélèvement d'eau et des nutriments dans le sol. Les concentrations en macronutriments dans les tissus sont ainsi généralement réduites lors d'un évènement de stress hydrique (Kreuzwieser et Gessler, 2010; Tanguilig *et al.*, 1987). Suite à un stress hydrique, en raison de la diminution de la transpiration, des études ont par exemple observé une diminution de la concentration en N, P, Ca et Mg dans des tissus foliaires, ce qui a aussi été mesuré dans la présente étude chez l'érable à sucre (e.g. Hu et Schmidhalter, 2005; Peuke et Rennenberg, 2004; Tanguilig *et al.*, 1987). La diminution de la transpiration, un mécanisme intervenant dans le transport des éléments nutritifs des racines vers les feuilles, pourrait expliquer la diminution de la concentration foliaire en N et P chez les plants d'érable à sucre stressés, malgré l'absence de variation dans la concentration racinaire en N et P (Tanguilig *et al.*, 1987).

Les concentrations plus faibles en nutriments chez les plants d'érable à sucre stressés pourraient aussi être dues à une diminution de la demande en nutriments qui résulte d'une diminution de croissance des parties aériennes et souterraines et d'une plus grande proportion de feuillage nécrosé (Alam, 1999; Hsiao, 1973; Friedrich *et al.*, 2012; Tanguilig *et al.*, 1987). La diminution de la biomasse totale de 21% observée dans cette étude est analogue à celle observée (i.e. réduction de 31 %) dans une étude comparable sur le hêtre européen (Dziedek *et al.* 2016).

La réduction de la concentration racinaire en K et l'absence de variation de la concentration foliaire en K des plants d'érables à sucre ayant été soumis au traitement de stress hydrique peut être attribuable à un transfert du K racinaire vers les feuilles afin d'accentuer l'efficacité de l'utilisation de l'eau (Sardans et Peñuelas, 2007). Par ailleurs, des études ont montré que la disponibilité en K dans le sol diminue lors d'un évènement de sécheresse en raison de la diminution de la mobilité du K dans la matrice du sol, diminuant ainsi la concentration en K dans les racines (Alam, 1999; Hu et Schmidhalter, 2005).

L'absence de témoins non fertilisés dans cette étude ne nous a pas permis de distinguer l'effet d'une forte concentration en azote de l'effet de sécheresse. Néanmoins, cette étude a permis d'observer la réaction de plants d'érable à sucre à un évènement de stress hydrique en situation de non limitation en azote, une condition qui devrait prendre de l'ampleur dans les prochaines années (Carou *et al.*, 2008; Moore et Houle, 2009a).

Tableau 3.1. Moyenne et écart type (entre parenthèse) des variables morphologiques et des concentrations foliaires et racinaires en macronutriments des plants d'étable à sucre, ainsi que l'effet du stress hydrique et de la proportion de feuilles nécrosées sur ces variables. Le pseudo- R^2 marginal de chaque modèle ainsi que la valeur du p pour chaque variable sont présentés.

Variable	Valeur moyenne observée		R^2	Stress hydrique (valeur de p)	Proportion de feuilles nécrosées (valeur de p)
	SANS stress hydrique	AVEC stress hydrique			
Variables morphologiques	Proportion de feuilles nécrosées (%)	17,8 (27,3)	32,7 (34,56)		
	Accroissement diamétral au collet (mm)	3,1 (1,42)	2,4 (1,04)	0,19	0,003
	Croissance annuelle de la tige (cm)	11,4 (6,20)	9,9 (4,24)	0,03	0,36
	Biomasse foliaire (g)	6,5 (2,41)	6,0 (1,86)	0,13	0,003
	Biomasse de la tige (g)	8,0 (2,46)	6,6 (1,90)	0,14	0,05
	Biomasse racinaire (g)	12,8 (4,07)	8,9 (3,42)	0,28	0,001
	Biomasse totale (g)	27,3 (8,05)	21,5 (6,58)	0,15	0,05
Concentration foliaire (g/kg)	Ratio Racine/Tige	0,9 (0,19)	0,7 (0,19)	0,20	0,0004
	N	19,6 (2,35)	17,0 (2,19)	0,23	0,002
	P	1,3 (0,29)	1,0 (0,12)	0,23	0,002

	K	4,9 (0,64)	5,2 (0,72)	0,06	0,15	0,98
	Ca	11,3 (1,75)	9,4 (1,14)	0,29	0,0005	0,94
	Mg	2,9 (0,40)	2,7 (0,22)	0,10	0,05	0,84
Concentration racinaire (g/kg)	N	12,8 (2,16)	12,9 (1,87)	0,0008	0,89	0,73
	P	0,9 (0,26)	0,8 (0,15)	0,05	0,14	0,96
	K	5,1 (1,08)	4,4 (0,51)	0,12	0,04	0,91
	Ca	3,4 (0,45)	3,0 (0,34)	0,18	0,006	0,81
	Mg	1,6 (0,23)	1,5 (0,15)	0,16	0,005	0,76
Balance nutritionnelle foliaire	[Fv N,P,K,Ca,Mg]	-2,2 (0,17)	-2,4 (0,11)	0,24	0,001	0,84
	[K,Ca,Mg N,P]	-0,1 (0,12)	-0,2 (0,10)	0,22	0,003	0,83
	[P N]	1,9 (0,12)	2,0 (0,10)	0,04	0,25	0,99
	[Ca,Mg K]	-0,1 (0,16)	0,04 (0,13)	0,15	0,003	0,99
	[Mg Ca]	0,95 (0,091)	0,88 (0,089)	0,14	0,02	0,99

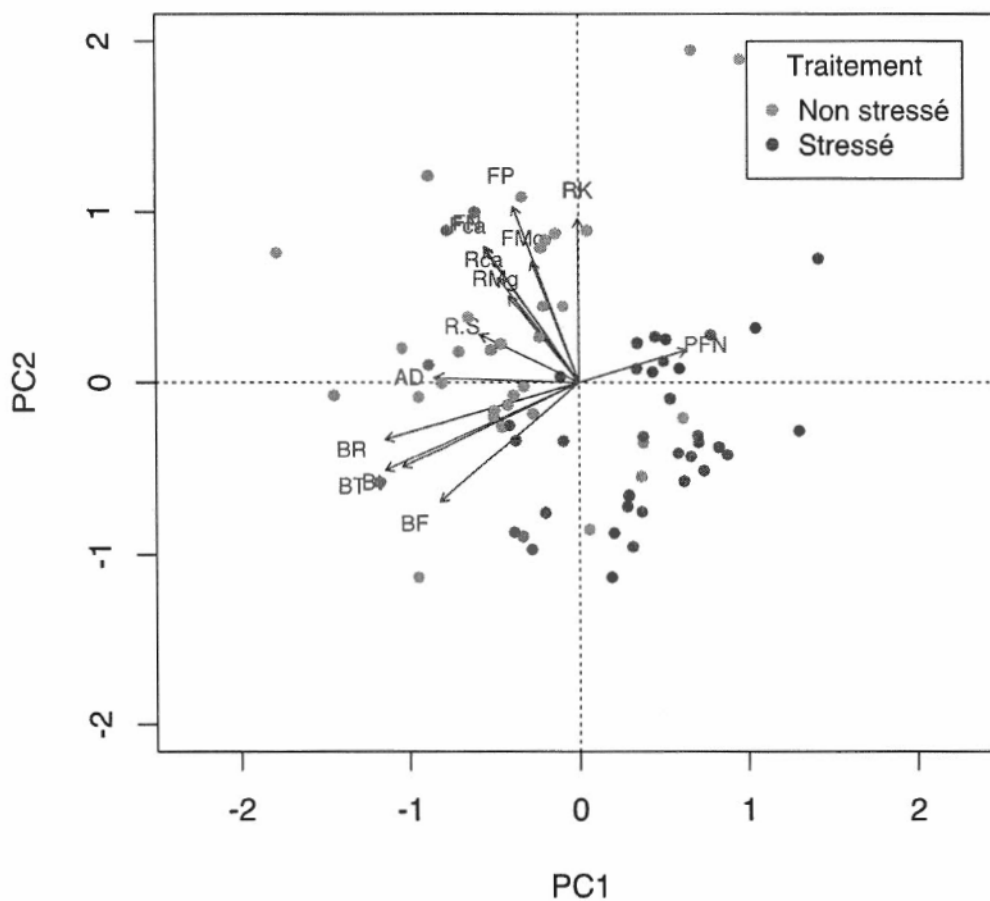


Figure 3.1. Analyse en composantes principales illustrant l'effet du stress hydrique sur les variables morphologiques et de concentrations foliaires (F) et racinaires (R) en macronutriments de plants d'érable à sucre. AD = accroissement diamétral au collet ; BT = biomasse totale ; BR = biomasse racinaire ; Bt = biomasse de la tige ; R.S = ratio racine/tige ; PFN = pourcentage de feuilles nécrosées.

Tableau 3.2. Coefficients de l'analyse en composantes principales pour 14 variables caractérisant la morphologie et la chimie foliaire et racinaire de plants d'érable à sucre. Les valeurs en caractère gras représentent les principales variables reliées à chaque axe.

Variable		PC1	PC2
Variables morphologiques	Pourcentage de feuilles nécrosées (PFN)	0,75	0,22
	Accroissement diamétral au collet (AD)	-1,00	0,03
	Biomasse foliaire (BF)	-0,97	-0,82
	Biomasse de la tige (Bt)	-1,22	-0,58
	Biomasse racinaire (BR)	-1,35	-0,39
	Biomasse totale (BT)	-1,34	-0,60
	Racine/Tige (R.S)	-0,69	0,33
Concentration foliaire (g/kg)	Azote (FN)	-0,66	0,94
	Phosphore (FP)	-0,46	1,21
	Calcium (Fca)	-0,65	0,92
	Magnésium (FMg)	-0,33	0,83
Concentration racinaire (g/kg)	Potassium (RK)	-0,01	1,13
	Calcium (Rca)	-0,56	0,72
	Magnésium (RMg)	-0,49	0,59

Note : les caractères entre parenthèse correspondent à la notation dans le graphique de l'ACP (figure 3).

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les activités anthropiques sont à l'origine d'une augmentation des émissions d' N_{atm} . L'agriculture intensive, qui s'accompagne d'apports massifs en fertilisants azotés, représente une source bien connue de fortes émissions d' N_{atm} pouvant retourner au sol sous la forme de dépôts azotés. Ces dépôts d'azote, retenus à 85-99% par les écosystèmes forestiers, peuvent avoir des impacts négatifs sur leur composition et fonctionnement. Peu d'études se sont intéressées aux conséquences des dépôts d' N_{atm} sur les fonctions de la forêt tempérée en situation réelle. Les résultats du chapitre II ont montré que, dans la région de notre étude, la Vallée-du-Haut-Saint-Laurent, les grandes zones d'agriculture intensive ne semblent pas avoir affectées de façon importante les érablières qui leur sont adjacentes comparativement aux zones d'agriculture peu ou non fertilisées. Ces résultats suggèrent une influence de faible importance, à petite échelle spatiale, des dépôts atmosphériques d'azote sur la nutrition forestière et la fertilité des sols forestiers, c'est-à-dire du champ cultivé et fertilisé intensivement vers les peuplements forestiers dispersés dans la matrice agricole. En revanche, il est possible que la forte fragmentation des érablières dans cette région puisse expliquer le faible effet de bordure dans les érablières échantillonnées : l'entièreté des forêts étant impactée par les effets de bordure, il n'existerait alors plus de forêt d'intérieur non affectée par les bordures. Il est aussi possible que toutes les érablières échantillonnées reçoivent des dépôts d' N_{atm} de sources plus éloignées, comme celles des grands secteurs urbains et industriels du

Québec, de l'Ontario et du nord-est des États-Unis, ce qui masquerait un quelconque effet de bordure agricole. Il faut noter que dans la présente étude les possibles effets confondants de certaines variables microclimatiques (disponibilité de la lumière, température de l'air et du sol, humidité de l'air et du sol) n'ont pas été mesurées ni maîtrisées. Il serait pertinent de maîtriser ces effets confondants dans des études futures. Des recherches futures à l'aide du traceur ^{15}N pourraient permettre de différencier les dépôts d' N_{atm} provenant des champs agricoles à proximité des érablières de ceux provenant des grands secteurs urbains et industriels, permettant ainsi de mieux connaître la source des dépôts. L'échantillonnage du sol par horizon pourrait aussi apporter des résultats plus précis sur les conditions de saturation du sol et sur un possible effet de bordure. De plus, il serait intéressant d'approfondir les connaissances de l'effet des dépôts d' N_{atm} sur la régénération des arbres et des plantes herbacées de sous-bois dans la forêt tempérée décidue de l'est du Canada. La composition de ces strates de végétation peut en effet constituer un bon indicateur de saturation en azote.

Selon cette étude, et des études antérieures, les érablières échantillonnées dans le sud du Québec semblent passer d'une limitation en N à un état de limitation en P. Nos résultats ont montré des carences foliaires marquées en K et P qui pourraient entraîner une baisse marquée de productivité de ces érablières dans les prochaines années si ces carences se maintiennent ou s'aggravent. Afin d'éviter ou limiter le dépérissement de ces érablières, les conseillers et propriétaires forestiers devraient tenter de diminuer ces carences en P et K en mettant en place un suivi du statut nutritionnel de leur érable. En privilégiant des récoltes où les résidus de coupe sont laissés au sol, au détriment d'une récolte par arbre entier, les propriétaires forestiers pourraient par exemple assurer un retour progressif des éléments nutritifs contenus dans les résidus vers le sol forestier. La litière d'érable à sucre étant très acidifiante pour le sol, il est aussi important que les propriétaires forestiers maintiennent un minimum d'espèces compagnes dans leur peuplement pour éviter l'acidification du sol qui contribue à ralentir le recyclage des

éléments nutritifs et à diminuer la biodisponibilité de certains éléments nutritifs comme le phosphore (France *et al.*, 1989). Plusieurs essais expérimentaux ont aussi démontré les impacts positifs de l'application de chaux, notamment sur les sites fortement acides, pour accroître le complexe échangeable du sol en calcium et améliorer son statut acide-base, ce qui favorise la nutrition de l'érable à sucre (e.g. Long *et al.*, 1997; Moore *et al.*, 2014). Par contre, le chaulage des forêts à l'aide de la chaux demeure une pratique onéreuse en raison du coût grandissant lié à l'extraction et au transport de cet intrant. Une alternative intéressante au chaulage forestier, autant sur le plan économique qu'environnemental, est l'amendement des sols par des cendres de bois, notamment celles issues de la combustion des résidus industriels et de biomasse forestière. Bien que les cendres possèdent un pouvoir chaulant de près de 50 % inférieur à celui de la chaux, celles-ci contiennent du phosphore, des cations basiques et des oligo-éléments nécessaires à la croissance des arbres (Augusto *et al.*, 2008). L'amendement de cendres dans les forêts tempérées de l'Amérique du Nord est encore peu pratiqué et les connaissances sur le sujet demeurent limitées (Brais *et al.*, 2015). Des recherches futures semblent nécessaires pour étudier les effets de différents amendements (e.g. recettes et doses) à base de cendres dans des érablières sur les propriétés chimiques du sol, la nutrition foliaire de l'érable à sucre et sa croissance.

En plus des changements apportés par les dépôts de N_{atm} , l'augmentation des événements de sécheresse constitue un autre stress environnemental auquel les écosystèmes forestiers vont devoir faire face. Les événements de stress hydrique seraient déjà responsables du déclin de la forêt tempérée dans certaines régions. Or, peu d'études existent sur l'effet du stress hydrique sur l'érable à sucre, une espèce de première importance économique dans le sud-est du Canada. Dans le chapitre III de ce mémoire, nous avons mesuré que des semis d'érable à sucre ayant reçu un stress hydrique appliqué sur un sol non limité en azote avaient des concentrations foliaires (N, P, Ca et Mg) et racinaires (K, Ca et Mg) en macronutriments ainsi qu'une biomasse totale plus faibles que des semis d'érable à sucre non stressés par un manque d'eau. Nous

avons émis l'hypothèse que la diminution des concentrations en macronutriments dans les tissus serait attribuable à la diminution de la biomasse racinaire, ce qui limiterait la capacité des semis à les prélever dans le sol et entraînerait une réduction de croissance. Les semis d'érable à sucre semblent ainsi très sensibles au stress hydrique. Sur les stations vulnérables au stress hydrique, des prescriptions de coupes forestières qui minimisent l'augmentation de la température du sol et la diminution de sa teneur en eau pendant le stade de régénération (ex. coupe par pied d'arbre) devraient être ainsi privilégiées par les aménagistes forestiers. Les coupes avec de grandes ouvertures du peuplement sont donc à limiter dans les érablières vulnérables au stress hydrique. L'absence d'un témoin non fertilisé dans la présente étude a fait en sorte que nous n'avons pas pu dissocier l'effet de l'enrichissement en azote des sols de celui du stress hydrique sur la croissance et la nutrition de l'érable à sucre. Une étude prenant en compte différents taux d'enrichissement du sol en azote, incluant un témoin non fertilisé, permettrait de comprendre l'interaction entre ces deux changements globaux et son impact sur la productivité et la nutrition des érablières.

Les événements de sécheresse et les dépôts de N_{atm} semblent être des phénomènes qui affaiblissent les érablières. Ce ne sont cependant pas les seuls stress environnementaux qui peuvent potentiellement affecter les érablières. En effet le dépérissement des érablières québécoises observé depuis les années 80 serait le résultat d'une combinaison de plusieurs stress environnementaux (Gagnon et Roy, 1994; Hendershot et Jones, 1989).

ANNEXE A

PARTITIONS BINAIRES SÉQUENTIELLES ORTHOGONALES

Tableau 3.3. Partitions binaires séquentielles orthogonales utilisées dans cette étude et permettant de calculer les indices CND-*ilr* chez les plantes (L.-E. Parent, 2011).

Balance [-1 groupe +1 groupe]	N	P	K	Ca	Mg	Fv	Interprétation	n ⁺	n ⁻
[Fv N,P,K,Ca,Mg]	1	1	1	1	1	-1	nutriment vs Fv	5	1
[K,Ca,Mg N,P]	1	1	-1	-1	-1	0	anions vs cations	2	3
[P N]	1	-1	0	0	0	0	N vs P	1	1
[Ca,Mg K]	0	0	1	-1	-1	0	K vs Ca + Mg	1	2
[Mg Ca]	0	0	0	1	-1	0	Ca vs Mg	1	1

Note : n⁺, n⁻ et Fv sont respectivement le nombre d'éléments constituant le groupe positif, le nombre d'éléments constituant le groupe négatif et la valeur de remplissage. « +1 » correspond au groupe numérateur ; « -1 » correspond au groupe dénominateur ; « 0 » est exclue de la balance.

ANNEXE B

MÉTHODE DRIS (DIAGNOSIS AND RECOMMENDATION INTEGRATED SYSTEM)

Le DRIS est une méthode d'analyse nutritionnelle mise en place par Beaufils (1973) puis modifiée par Beverly (1987). Cette méthode permet d'identifier simultanément les déséquilibres, les carences et les excès en nutriment dans les tissus végétaux en comparant les ratios des concentrations observées aux ratios optimums (Bailey *et al.*, 1997; Ouimet et Camiré, 1995). L'indice DRIS obtenu indique l'intensité à laquelle une plante nécessite un nutriment donné (Paré *et al.*, 1993). Dans cette méthode, les indices DRIS sont calculés à partir des ratios de nutriments (Ouimet et Camiré, 1995). Plus l'indice obtenu est négatif, plus le nutriment est en déficit dans les feuilles, et vice et versa (Ouimet et Camiré, 1995; Serra *et al.*, 2013). Un indice DRIS inférieur à -15 démontre une carence nutritive significative de l'élément correspondant dans la plante. La qualité nutritionnelle serait suffisante lorsque les indices nutritionnels DRIS sont proches de zéro. La somme des valeurs absolues des indices nutritionnels permet d'obtenir l'indice de déséquilibre nutritionnel (IND), indice total du stress nutritionnel, qui devrait aussi s'approcher de zéro lorsque le contenu des feuilles est adéquat (Ouimet *et al.*, 2013). Un IND inférieur à 60 correspond à un statut nutritif équilibré, un IND compris entre 60 et 100 indique une carence nutritive légère, un IND entre 100 et 200 indique une carence nutritive modérée et un IND supérieur à 200 indique une carence nutritionnelle majeure (Ouimet *et al.*, 2013).

Tableau 3.4. Normes DRIS pour les feuilles d'érable à sucre dans la mi-cime pour N, P, K, Ca, Mg (Lozano et Huynh, 1989).

Ratio	Moyenne	Coefficient de variation (CV)
N/K	1,8477	28,37
P/K	0,1842	38,166
P/Ca	0,1683	38,4
Ca/N	0,7207	50,995
Ca/K	1,2765	50,839
Ca/Mg	8,1205	24,241
Mg/P	0,8384	25,037
Mg/K	0,1495	32,78

Le calcul du DRIS s'effectue en deux étapes. Tout d'abord le calcul des fonctions pour chaque paire d'éléments, puis la somme des fonctions impliquant chaque nutriment. En imaginant de A à N nutriments mesurés dans les tissus foliaires, les indices DRIS pourraient être calculés de la façon suivante (Mourão Filho, 2004; Walworth et Sumner, 1987) :

$$\begin{aligned} \text{Indice A} &= \frac{[f(A/B) + f(A/C) + f(A/D) \dots + f(A/N)]}{Z} \\ \text{Indice B} &= \frac{[-f(A/B) + f(B/C) + f(B/D) \dots + f(B/N)]}{Z} \\ \text{Indice N} &= \frac{[-f(A/N) - f(B/N) + f(C/N) \dots - f(M/N)]}{Z} \end{aligned}$$

Quand $A/B \geq a/b$,

$$F(A/B) = \left(\frac{A/B}{a/b} - 1 \right) \frac{1000}{CV}$$

Quand $A/B \leq a/b$,

$$F(A/B) = \left(1 - \frac{a/b}{A/B} \right) \frac{1000}{CV}$$

où, A/B est le ratio des nutriments dans les tissus de la plante qu'on cherche à diagnostiquer ; a/b est la valeur optimale ou la norme pour ce ratio ; CV est le coefficient de variation associé à la norme ; et Z le nombre de fonction composant l'indice nutritionnel. Les normes et les coefficients de variation que nous avons utilisés sont celles de Lozano et Huynd (1989) pour des érablières en santé (tableau 3.4).

Tableau 3.5. Indice foliaire DRIS des plants d'érable à sucre selon le stress hydrique appliqué.

Nutriment	Indice DRIS des plants d'érables à sucre	
	SANS stress hydrique	AVEC stress hydrique
N	32	22
P	- 13	- 13
K	- 82	- 62
Ca	- 7	- 15
Mg	70	68
IND ¹	209	181

¹ IND = Indice de déséquilibre nutritionnel

Note : un indice DRIS > 0 indique un excès en nutriment ; un indice DRIS < -15 indique une carence en nutriment.

ANNEXE C

EFFET DU STRESS HYDRIQUE SUR LE POURCENTAGE DE FEUILLES NÉCROSÉES DES PLANTS D'ÉRABLES À SUCRE DURANT L'ÉTÉ 2017

Tableau 3.6. Effet du stress hydrique sur le pourcentage de feuilles nécrosées des plants d'érables à sucre durant l'été 2017. Le pseudo- R^2 marginal du modèle est présenté ici, ainsi les valeurs d'estimé, les erreurs types, les valeurs de t et les valeurs de p .

Variable	R^2	Estimé ($\pm$ erreur type)	Valeur de t (68 dl)	Valeur de p
Modèle	0,084			
Ordonnée à l'origine		3,48 ($\pm$ 0,74)	4.668263	< 0,001
Stress hydrique		1,58 ($\pm$ 0,56)	2.795106	0,007

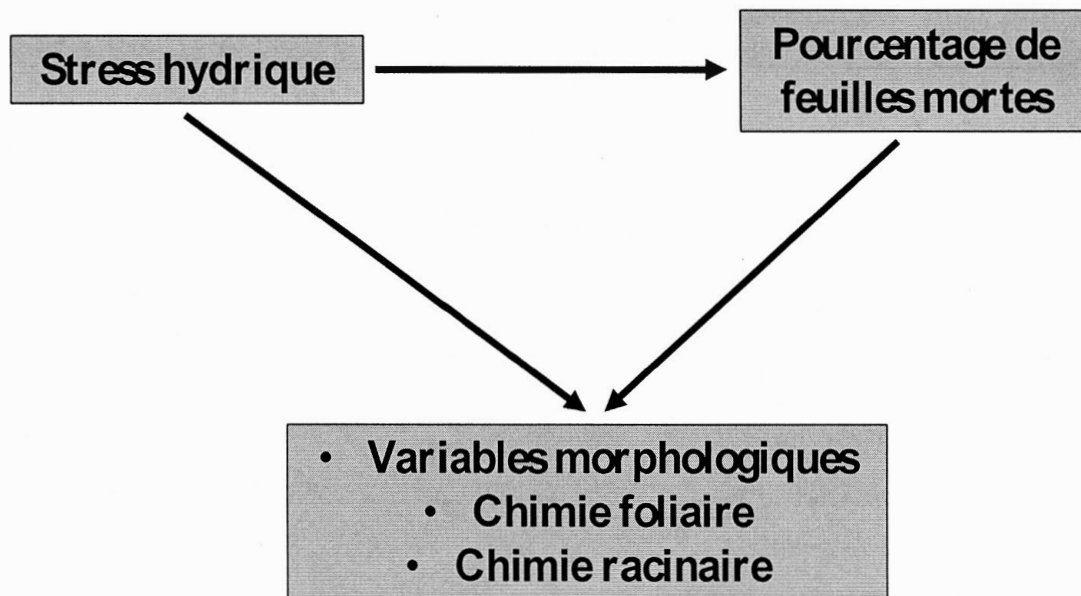


Figure 3.2. Schéma conceptuel du lien entre le stress hydrique et le pourcentage de feuilles nécrosées et leur effet sur les variables mesurées.

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Aber, J. D., Goodale, C. L., Ollinger, S. V., Smith, M.-L., Magill, A. H., Martin, M. E., ... Stoddard, J. L. (2003). Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeast forests? *BioScience*, 53(4), 375-389. doi : 10.1641/0006-3568(2003)053[0375:INDATN]2.0.CO;2
- Aber, J. D., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., ... Fernandez, I. (1998). Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Bioscience*, 48(11), 921-934. doi : 10.2307/1313296
- Aherne, J. et Posch, M. (2013). Impacts of nitrogen and sulphur deposition on forest ecosystem services in Canada. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(1), 108-115. doi : 10.1016/j.cosust.2013.02.005
- Alam, S. M. (1999). Nutrient uptake by plants under stress conditions. Dans M. Pessarakli (dir.), *Handbook of Plant and Crop Stress* (p. 285-314). New York : Marcel Dekker.
- Allaire, S., Angers, D., Badra, A., Bolinder, M. A., Boucher, Y., Cambouris, A. N., ... Ziadi, N. (2011). *Guide de référence en fertilisation, 2^e édition actualisée* (2^e éd.). Québec : Centre De Référence En Agriculture Et Agroalimentaire Du Québec - Craaq.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684. doi : 10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Asbjornsen, H., Ashton, M. S., Vogt, D. J. et Palacios, S. (2004). Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca , Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 103, 481-495. doi : 10.1016/j.agee.2003.11.008
- Asner, G. P., Townsend, A. R., Riley, W. J., Matson, P. A., Neff, J. C. et Cleveland, C. C. (2001). Physical and biogeochemical controls over terrestrial ecosystem responses to nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 54(1), 1-39. doi :

10.1023/A:1010653913530

- Augusto, L., Bakker, R. et Meredieu, C. (2008). Woods ash applications to temperate forest ecosystems - Potential benefits and drawbacks. *Plant and Soil*, 306, 181-198.
- Bailey, J. S., Beattie, J. A. M. et Kilpatrick, D. J. (1997). The diagnosis and recommendation integrated system (DRIS) for diagnosing the nutrient status of grassland swards : I. Model establishment. *Plant and Soil*, 197, 127-135.
- Bartoń, K. (2016). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bauce, E. et Allen, D. C. (1991). Etiology of a sugar maple decline. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 686-693.
- Beier, C. et Gundersen, P. (1989). Atmospheric deposition to the edge of a spruce forest in Denmark. *Environmental Pollution*, 60, 257-271.
- Bélanger, L. et Grenier, M. (2002). Agriculture intensification and forest fragmentation in the St . Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecology*, 17, 495-507.
- Berg, B. et Matzner, E. (1997). Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews*, 5(1), 1-25. doi : 10.1139/er-5-1-1
- Berger, T. W. et Glatzel, G. (2001). Response of *Quercus petraea* seedlings to nitrogen fertilization. *Forest Ecology and Management*, 149(1-3), 1-14. doi : 10.1016/S0378-1127(00)00541-7
- Bernier, B. et Brazeau, M. (1988a). Foliar nutrient status in relation to sugar maple dieback and decline in the Quebec Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 754-761.
- Bernier, B. et Brazeau, M. (1988b). Magnesium deficiency symptoms associated with sugar maple dieback in a lower laurentians site in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 1265-1269.
- Bernier, B. et Brazeau, M. (1988c). Nutrient deficiency symptoms associated with sugar maple dieback and decline in the Quebec Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 762-767.
- Bernier, B., Paré, D. et Brazeau, M. (1989). Natural stresses, nutrient imbalances and

- forest decline in southeeastern Quebec. *Water, Air, and Soil Pollution*, 48, 239-250.
- Bettez, N. D. et Groffman, P. M. (2013). Nitrogen deposition in and near an urban ecosystem. *Environmental Science and Technology*, 47(11), 6047-6051. doi : 10.1021/es400664b
- Beverly, R. B. (1987). Comparison of DRIS and alternative nutrient diagnostic methods for soybean. *Journal of Plant Nutrition*, 10(8), 901-920. doi : 10.1080/01904168709363619
- Block, C. E., Knoepp, J. D. et Fraterrigo, J. M. (2013). Interactive effects of disturbance and nitrogen availability on phosphorus dynamics of southern Appalachian forests. *Biogeochemistry*, 112(1-3), 329-342. doi : 10.1007/s10533-012-9727-y
- Bloem, J., de Ruiter, P. C., Koopman, G. J., Lebbink, G. et Brussaard, L. (1992). Microbial numbers and activity in dried and rewetted arable soil under integrated and conventional management. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(7), 655-665. doi : 10.1016/0038-0717(92)90044-X
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., ... De Vries, W. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity. *Ecological Applications*, 20(1), 30-59. doi : 10.1890/08-1140.1
- Bonneau, M., Belkacem, S., Nys, C., Ranger, J., Gelhay, D., Lefevre, Y. et Humbert, D. (2000). Évolution d'un sol forestier acide des Vosges sur une période de 10 ans. *Étude et Gestion des Sols*, 7(2), 99-118.
- Borken, W. et Matzner, E. (2009). Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Global Change Biology*, 15(4), 808-824. doi : 10.1111/j.1365-2486.2008.01681.x
- Bradford, K. J. et Hsiao, T. C. (1982). Physiological responses to moderate water stress. Dans *Physiological plant ecology II* (p. 263-324). Berlin, Heidelberg : Springer.
- Brais, S., Bélanger, N. et Guillemette, T. (2015). Wood ash and N fertilization in the Canadian boreal forest: soil properties and response of jack pine and black spruce. *Forest Ecology and Management*, 348, 1-14.
- Brandrud, T. E. et Timmermann, V. (1998). Ectomycorrhizal fungi in the NITRES site at Gardsjoen, Sweden; below and above ground responses to experimentally

- changed nitrogen inputs 1990-1995. *Forest Ecology and Management*, 101, 207-214.
- Braun, S., Thomas, V. F. D., Quiring, R. et Flückiger, W. (2010). Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution*, 158(6), 2043-2052. doi : 10.1016/j.envpol.2009.11.030
- Bréda, N., Granier, A., Barataud, F. et Moyne, C. (1995). Soil water dynamics in an oak stand. *Plant and Soil*, 172(1), 17-27. doi : 10.1007/BF00020856
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A. et Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625-644. doi : 10.1051/forest:2006042
- Bristow, K. L., Campbell, G. S. et Calissendorff, C. (1984). The effects of texture on the resistance to water movement within the rhizosphere. *Soil Science Society of America Journal*, 48(2), 266-270. doi : 10.2136/sssaj1984.03615995004800020007x
- Brown, K. R. et Courtin, P. J. (2003). Effects of phosphorus fertilization and liming on growth, mineral nutrition, and gas exchange of *Alnus rubra* seedlings grown in soils from mature alluvial *Alnus* stands. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 33(11), 2089-2096. doi : 10.1139/x03-125
- Burke, M. K. et Raynal, D. J. (1998). Liming influences growth and nutrient balances in sugar maple (*Acer saccharum*) seedlings on an acidic forest soil. *Environmental and Experimental Botany*, 39, 105-116.
- Burton, A. J., Pregitzer, K. S., Crawford, J. N., Zogg, G. P. et Zak, D. R. (2004). Simulated chronic NO₃ deposition reduces soil respiration in northern hardwood forests. *Global Change Biology*, 10(7), 1080-1091. doi : 10.1111/j.1365-2486.2004.00737.x
- Canada Soil Survey Committee. (1998). *The Canadian system of soil classification* (3^e éd.). Ottawa, Ontario : NRC Research press.
- Carou, S., Dennis, I., Aherne, J., Ouimet, R., Arp, P. A., Watmough, S. A., ... Moran, M. (2008). *A national picture of acid deposition critical loads for forest soils in Canada*.
- Carreiro, M. M., Sinsabaugh, R. L., Repert, D. A. et Parkhurst, D. F. (2000). Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen

- deposition. *Ecology*, 81(9), 2359-2365. doi : 10.1890/0012-9658(2000)081[2359:meseld]2.0.co;2
- Centre de référence en agriculture et agroalimentaire du Québec. (2003). Guide de référence en fertilisation. 1^{ière} édition. Sainte-Foy, QC. 294 p.
- Chen, J., Franklin, J. F. et Spies, T. A. (1995). Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 5(1), 74-86.
- Côté, B. et Camiré, C. (1995). Application of leaf, soil, and tree-ring chemistry to determine the nutritional-status of sugar maple on sites of different levels of decline. *Water Air and Soil Pollution*, 83(3-4), 363-373.
- Côté, B., Hendershot, W. H., Fyles, J. W., Roy, A. G., Bradley, R., Biron, P. M. et Courchesne, F. (1998). The phenology of fine root growth in a maple-dominated ecosystem: relationships with some soil properties. *Plant & Soil*, 201, 59-69.
- Cudlin, P., Kieliszewska-Rokicka, B., Rudawska, M., Grebenc, T., Alberton, O., Lehto, T., ... Kuyper, T. W. (2007). Fine roots and ectomycorrhizas as indicators of environmental change. *Plant Biosystems*, 141(3), 406-425. doi : 10.1080/11263500701626028
- Curtin, D., Beare, M. H. et Hernandez-Ramirez, G. (2012). Temperature and moisture effects on microbial biomass and soil organic matter mineralization. *Soil Science Society of America Journal*, 76(6), 2055-2067. doi : 10.2136/sssaj2012.0011
- Curtin, D. et Campbell, C. A. (2008). Mineralizable Nitrogen. Dans M. R. Carter et E. G. Gregorich (dir.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2^e éd., p. 599-606). Lewis Publishers.
- Davies-Colley, R. J., Payne, G. W. et Elswijk, M. Van. (2000). Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, 24(2), 111-121.
- de Ridder, K., Neiryneck, J. et Mensink, C. (2004). Parameterising forest edge deposition using effective roughness length. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123, 1-11. doi : 10.1016/j.agrformet.2003.11.007
- de Schrijver, A., Devlaeminck, R., Mertens, J., Wuyts, K., Hermy, M. et Verheyen, K. (2007). On the importance of incorporating forest edge deposition for evaluating exceedance of critical pollutant loads. *Applied Vegetation Science*, 10, 293-298.
- de Schrijver, A., Nachtergale, L., Roskams, P., de Keersmaecker, L., Mussche, S. et

- Lust, N. (1998). Soil acidification along an ammonium deposition gradient in a Corsican Pine stand in northern Belgium. *Environmental Pollution*, 102(S1), 427-431.
- de Vries, W., Solberg, S., Dobbertin, M., Sterba, H., Laubhann, D., van Oijen, M., ... Sutton, M. A. (2009). The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. *Forest Ecology and Management*, 258(8), 1814-1823. doi : 10.1016/j.foreco.2009.02.034
- Deforest, J. L., Zak, D. R., Pregitzer, K. S. et Burton, A. J. (2004). Atmospheric nitrate deposition , microbial community composition , and enzyme activity in northern hardwood forests. *Soil Science Society of America Journal*, 68, 132-138.
- Dentener, F., Drevet, J., Lamarque, J. F., Bey, I., Eickhout, B., Fiore, A. M., ... Wild, O. (2006). Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(4), 1-21. doi : 10.1029/2005GB002672
- Donahue, R. L., Miller, R. W. et Shickluna, J. C. (1983). *Soils. An introduction to soils and plant growth*. (s. l.) : Prentice Hall.
- Draaijers, G. P. J., Ivens, W. P. M. F. et Bleuten, W. (1988). Atmospheric deposition in forest edges measured by monitoring canopy throughfall. *Water, Air, and Soil Pollution*, 42, 129-136.
- Draaijers, G. P. J., van Ek, R. et Bleuten, W. (1994). Atmospheric deposition in complex forest landscapes. *Boundary-Layer Meteorology*, 69, 343-366.
- Duarte, N., Pardo, L. H. et Robin-Abbott, M. J. (2013). Susceptibility of forests in the northeastern USA to nitrogen and sulfur deposition: critical load exceedance and forest health. *Water, Air, and Soil Pollution*, 224(2), 1355. doi : 10.1007/s11270-012-1355-6
- Duchesne, L., Ouimet, R. et Houle, D. (2002). Basal area growth of sugar maple in relation to acid deposition, stand health, and soil nutrients. *Journal of Environmental Quality*, 31(5), 1676-1683. doi : 10.2134/jeq2002.1676
- Dziedek, C., von Oheimb, G., Calvo, L., Fichtner, A., Kriebitzsch, W.-U., Marcos, E., ... Härdtle, W. (2016). Does excess nitrogen supply increase the drought sensitivity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings? *Plant Ecology*, 217(4), 393-405. doi : 10.1007/s11258-016-0581-1
- Egozcue, J. J. et Pawlowsky-Glahn, V. (2005). Groups of parts and their balances in

- compositional data analysis. *Mathematical Geology*, 37(7), 795-828. doi : 10.1007/s11004-005-7381-9
- Egozcue, J. J. et Pawlowsky-Glahn, V. (2006). Compositional data and their analysis: an introduction. *Geological Society, London, Special Publications*, 264(1), 145-159.
- Ellsworth, D. S. (1999). Nitrogen addition affects leaf nutrition and photosynthesis in sugar maple in a nutrient-poor northern Vermont forest. Dans *Sugar maple ecology and health: Proc. of an international symposium. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep.* (p. 98-105).
- Elvir, J. A., Wiersma, G. B., White, A. S. et Fernandez, I. J. (2003). Effects of chronic ammonium sulfate treatment on area increment in red spruce and sugar maple at the Bear Brook Watershed in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 862-869. doi : 10.1007/s10661-010-1523-3
- Emmett, B. A., Brittain, S. A., Hughes, S. et Kennedy, V. (1995). Nitrogen additions (NaNO_3 and NH_4NO_3) at Aber forest, Wales: II. Response of trees and soil nitrogen transformations. *Forest Ecology and Management*, 71(1-2), 61-73. doi : 10.1016/0378-1127(94)06084-V
- Environnement et Changement climatique Canada. (2018a). *L'inventaire des émissions de polluants atmosphériques*. Gatineau.
- Environnement et Changement climatique Canada (2018b). Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1981 à 2010. Récupéré de http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_f.html?stnID=5429&autofwd=1
- Fenn, M. E., Baron, J. S., Allen, E. B., Rueth, H. M., Nydick, K. R., Geiser, L., ... Neitlich, P. (2003). Ecological effects of nitrogen deposition in the western United States. *BioScience*, 53(4), 404-420. doi : 10.1641/0006-3568(2003)053[0404:EEONDI]2.0.CO;2
- Fenn, M. E. et Poth, M. A. (2001). A case study of nitrogen saturation in western U.S. forests. *The Scientific World Journal*, 1(S2), 433-439. doi : 10.1100/tsw.2001.280
- Fenn, M. E., Poth, M. A., Aber, J. D., Baron, J. S., Bormann, B. T., Johnson, D. W., ... Stottlemyer, R. (1998). Nitrogen excess in north american ecosystems : predisposing factors , ecosystem responses , and management strategies. *Ecological Applications*, 8(3), 706-733.

- France, E. A., Binkley, D. et Valentine, D. (1989). Soil chemistry changes after 27 years under four trees species in southern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 1648-1650.
- Franklin, J. E. et Forman, R. T. T. (1987). Creating landscape patterns by forest cutting : ecological consequences and principles. *Landscape Ecology*, 1(1), 5-18.
- Frey, S. D., Knorr, M., Parrent, J. L. et Simpson, R. T. (2004). Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 196(1), 159-171. doi : 10.1016/j.foreco.2004.03.018
- Friedrich, U., von Oheimb, G., Kriebitzsch, W.-U., Schließmann, K., Weber, M.-S. et Härdtle, W. (2012). Nitrogen deposition increases susceptibility to drought - experimental evidence with the perennial grass *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Plant and Soil*, 353(1-2), 59-71. doi : 10.1007/s11104-011-1008-3
- Gagnon, G. et Roy, G. (1994). Le dépérissement de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) au Québec. *Revue Forestière Française*, 5, 512-521.
- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erisman, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., ... Sutton, M. A. (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320(5878), 889-892. doi : 10.1126/science.1136674
- Gan, H., Zak, D. R. et Hunter, M. D. (2013). Chronic nitrogen deposition alters the structure and function of detrital food webs in a northern hardwood ecosystem. *Ecological Applications*, 23(6), 1311-1321. doi : 10.1890/12-1895.1
- Gao, W., Yang, H., Kou, L. et Li, S. (2015). Effects of nitrogen deposition and fertilization on N transformations in forest soils: a review. *Journal of Soils and Sediments*, 15(4), 863-879. doi : 10.1007/s11368-015-1064-z
- Gaul, D., Hertel, D., Borken, W., Matzner, E. et Leuschner, C. (2008). Effects of experimental drought on the fine root system of mature Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 256(5), 1151-1159. doi : 10.1016/j.foreco.2008.06.016
- Gessler, A., Jung, K., Gasche, R., Papen, H., Heidenfelder, A., Börner, E., ... Rennenberg, H. (2005). Climate and forest management influence nitrogen balance of European beech forests: Microbial N transformations and inorganic N net uptake capacity of mycorrhizal roots. *European Journal of Forest Research*, 124(2), 95-111. doi : 10.1007/s10342-005-0055-9

- Gilliam, F. S. (2006). Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6), 1176-1191. doi : 10.1111/j.1365-2745.2006.01155.x
- Gouvernement du Québec (2018). Aires protégées au Québec – Les provinces naturelles. Récupéré de http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/biodiversite/aires_protegees/provinces/partie4b.htm
- Gradowski, T. et Thomas, S. C. (2006). Phosphorus limitation of sugar maple growth in central Ontario. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 104-109. doi : 10.1016/j.foreco.2005.12.062
- Groupe Banque Mondiale (2018). Terres agricoles (% du territoire). Récupéré de <https://donnees.banquemondiale.org/indicateur/AG.LND.AGRI.ZS>
- Gutiñías, M. E., Leirós, M. C., Trasar-Cepeda, C. et Gil-Sotres, F. (2012). Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization : a laboratory study. *European Journal of Soil Biology*, 48, 73-80. doi : 10.1016/j.ejsobi.2011.07.015
- Güsewell, S. (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164(2), 243-266. doi : 10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brosfokske, K. D., Saunders, S. C., ... Esseen, P.-A. (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19(3), 768-782.
- Hasselrot, B. et Grennfelt, P. (1987). Deposition of air pollutants in a wind-exposed forest edge. *Water, Air, and Soil Pollution*, 34, 135-143.
- Hember, R. A., Kurz, W. A. et Coops, N. C. (2017). Relationships between individual-tree mortality and water-balance variables indicate positive trends in water stress-induced tree mortality across North America. *Global Change Biology*, 23(4), 1691-1710. doi : 10.1111/gcb.13428
- Hendershot, W. H. et Jones, A. R. C. (1989). Maple decline in Quebec : a discussion of possible causes and the use of fertilizers to limit damage. *The Forestry Chronicle*, 65(4), 280-287.
- Hendershot, W. H., Lalande, H. et Duquette, M. (2008). Soil reaction and exchangeable acidity. Dans M. R. Carter et E. G. Gregorich (dir.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2^e éd., p. 173-178). Lewis Publishers.

- Högborg, P., Johannisson, C. et Hällgren, J.-E. (1993). Studies of ^{13}C in the foliage reveal interactions between nutrients and water in forest fertilization experiments. *Plant and Soil*, 152(2), 207-214. doi : 10.1007/BF00029090
- Horsley, S. B., Long, R. P., Bailey, S. W., Hallett, R. A. et Wargo, P. M. (2002). Health of eastern north american sugar maple forests and factors affecting decline. *Northern Journal of Applied Forestry*, 19(1), 34-44.
- Houle, D. et Moore, J.-D. (2008). Soil solution, foliar concentrations and tree growth response to 3-year of ammonium-nitrate addition in two boreal forests of Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2049-2060. doi : 10.1016/j.foreco.2007.10.056
- Houle, D., Tremblay, S. et Ouimet, R. (2007). Foliar and wood chemistry of sugar maple along a gradient of soil acidity and stand health. *Plant and Soil*, 300(1-2), 173-183. doi : 10.1007/s11104-007-9401-7
- Hsiao, T. C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual review of plant physiology*, 24(1), 519-570.
- Hu, Y. et Schmidhalter, U. (2005). Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 168(4), 541-549. doi : 10.1002/jpln.200420516
- Hutchinson, T. C., Watmough, S. A., Sager, E. P. S. et Karagatzides, J. D. (1998). Effects of excess nitrogen deposition and soil acidification on sugar maple (*Acer saccharum*) in Ontario, Canada: an experimental study. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 299-310. doi : 10.1139/cjfr-28-2-299
- Hutchinson, T. C., Watmough, S. A., Sager, E. P. S. et Karagatzides, J. D. (1999). The impact of simulated acid rain and fertilizer application on a mature sugar maple (*Acer Saccharum* Marsh.) forest in central Ontario Canada. *Water Air and Soil Pollution*, 109(1-4), 17-39. Récupéré de <http://www.springerlink.com/index/wr0n685k4461200r.pdf>
- Ibáñez, I., Zak, D. R., Burton, A. J. et Pregitzer, K. S. (2018). Anthropogenic nitrogen deposition ameliorates the decline in tree growth caused by a drier climate. *Ecology*, 0(0), 1-10. doi : 10.1002/ecy.2095
- Janssens, I. A., Dieleman, W., Luyssaert, S., Subke, J.-A., Reichstein, M., Ceulemans, R., ... Law, B. E. (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3(5), 315-322. doi : 10.1038/NGEO844

- Jari Oksanen, F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. et Wagner, H. (2017). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Johnson, D. W. (1992). Nitrogen retention in forest soils. *Journal of Environmental Quality*, 21, 1-12.
- Kanakidou, M., Myriokefalitakis, S., Daskalakis, N., Fanourgakis, G., Nenes, A., Baker, A. R., ... Mihalopoulos, N. (2016). Past, present, and future atmospheric nitrogen deposition. *Journal of atmospheric sciences*, 73, 2039-2047. doi : 10.1175/JAS-D-15-0278.1
- Knorr, M., Frey, S. D. et Curtis, P. S. (2005). Nitrogen additions and litter decomposition: a meta analysis. *Ecology*, 86(12), 3252-3257. doi : 10.1890/05-0150
- Koerselman, W. et Meuleman, A. F. M. (1996). The vegetation N : P ratio : a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33(6), 1441-1450.
- Kolb, T. E. et McCormick, L. H. (1993). Etiology of sugar maple decline in four Pennsylvania stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(11), 2395-2402.
- Konôpka, B., Noguchi, K., Sakata, T., Takahashi, M. et Konôpková, Z. (2007). Effects of simulated drought stress on the fine roots of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in a plantation forest on the Kanto Plain, eastern Japan. *Journal of Forest Research*, 12(2), 143-151. doi : 10.1007/s10310-006-0257-0
- Kreuzwieser, J. et Gessler, A. (2010). Global climate change and tree nutrition: Influence of water availability. *Tree Physiology*, 30(9), 1221-1234. doi : 10.1093/treephys/tpq055
- Krupa, S. V. (2003). Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution*, 124(2), 179-221. doi : 10.1016/S0269-7491(02)00434-7
- Laurance, W. F. (2000). Do edge effects occur over large spatial scales ? *TREE*, 15(4), 134-135.
- Laurance, W. F. et Yensen, E. (1991). Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, 55, 77-92.
- Le Gall, A. C. (2004). *Effets des dépôts atmosphériques de soufre et d'azote sur les*

sols et les eaux douces en France.

- Likens, G. E., Driscoll, C. T., Buso, D. C., Siccama, T. G., Johnson, C. E., Lovett, G. M., ... Bailey, S. W. (1998). The biogeochemistry of calcium at Hubbard Brook. *Biogeochemistry*, 41, 89-173. doi : 10.1023/A:1005984620681
- Liu, L. et Greaver, T. L. (2009). A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: The CO₂ sink may be largely offset by stimulated N₂O and CH₄ emission. *Ecology Letters*, 12(10), 1103-1117. doi : 10.1111/j.1461-0248.2009.01351.x
- Liu, X., Duan, L., Mo, J., Du, E., Shen, J., Lu, X., ... Zhang, F. (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. *Environmental Pollution*, 159(10), 2251-2264. doi : 10.1016/j.envpol.2010.08.002
- Long, R. P., Horsley, S. B. et Lilja, P. R. (1997). Impact of forest liming on growth and crown vigor of sugar maple and associated hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(10), 1560-1573. doi : 10.1139/x97-074
- Long, R. P., Horsley, S. B., Hallett, R. A. et Bailey, S. W. (2009). Sugar maple growth in relation to nutrition and stress in the northeastern United States. *Ecological Applications*, 19(6), 1454-1466.
- Lortie, C. J., Aarssen, L. W., Budden, A. E., Koricheva, J. K., Leimu, R. et Tregenza, T. (2007). Publication bias and merit in ecology. *Oikos*, 116, 1247-1253. doi : 10.1111/j.2007.0030-1299.15686.x
- Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O., Rylands, A. B., Malcolm, J. R., Quintela, C. E., Harper, L. H., ... Hays, M. B. (1986). Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Dans *The science of scarcity and diversity*.
- Lovett, G. M., Arthur, M. A., Weathers, K. C., Fitzhugh, R. D. et Templer, P. H. (2013). Nitrogen addition increases carbon storage in soils, but not in trees, in an eastern U.S. deciduous forest. *Ecosystems*, 16(6), 980-1001. doi : 10.1007/s10021-013-9662-3
- Lozano, F. C. et Huynh, K. D. (1989). Foliar diagnosis of sugar maple decline by DRIS. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 20(17-18), 1895-1914. doi : 10.1080/00103628909368191
- Luo, Y. et Chen, H. Y. H. (2013). Observations from old forests underestimate climate change effects on tree mortality. *Nature Communications*, 4. doi : 10.1038/ncomms2681

- Magill, A. H., Aber, J. D., Berntson, G. M., McDowell, W. H., Nadelhoffer, K. J., Melillo, J. M. et Steudler, P. (2000). Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, 3, 238-253. doi : 10.1007/s100210000023
- Magill, A. H., Aber, J. D., Hendricks, J. J., Bowden, R. D., Melillo, J. M. et Steudler, P. A. (1997). Biogeochemical response of forest ecosystems to stimulated chronic nitrogen deposition. *Ecological Applications*, 7(2), 402-415. doi : 10.1890/1051-0761(1997)007[0402:BROFET]2.0.CO;2
- Magill, A. H., Downs, M. R., Nadelhoffer, K. J., Hallett, R. A. et Aber, J. D. (1996). Forest ecosystem response to four years of chronic nitrate and sulfate additions to Bear Brooks Watershed, Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 84, 29-37.
- Mainiero, R. et Kazda, M. (2006). Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 135-142. doi : 10.1016/j.foreco.2006.09.034
- Malmivaara-Lämsä, M., Hamberg, L., Haapamäki, E., Liski, J., Kotze, D. J., Lehtvähä, S. et Fritze, H. (2008). Edge effects and trampling in boreal urban forest fragments – impacts on the soil microbial community. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 1612-1621. doi : 10.1016/j.soilbio.2008.01.013
- MAPAQ. (2011). *Monographie de l'industrie acéricole du Québec 2* (2e éd.). Québec : (n. é.).
- Martin-Benito, D. et Pederson, N. (2015). Convergence in drought stress, but a divergence of climatic drivers across a latitudinal gradient in a temperate broadleaf forest. *Journal of Biogeography*, 42(5), 925-937. doi : 10.1111/jbi.12462
- Matlack, G. R. (1993). Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, 66, 185-194.
- Matson, P., Lohse, K. A. et Hall, S. J. (2002). The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio : A Journal of the Human Environment*, 31(2), 113-119. doi : 10.1639/0044-7447(2002)031[0113:TGONDC]2.0.CO;2
- Maynard, D. G. et Kalra, Y. P. (2008). Nitrate and exchangeable ammonium nitrogen. Dans M. R. Carter et E. G. Gregorich (dir.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2^e éd., p. 71-80). Lewis Publishers.

- Mazerolle, M. J. (2017) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.1-1. <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
- McLaughlin, S. B. (1985). A critical review. *Journal of the Air Pollution Control Association*, 35(5), 512-534. doi : 10.1080/00022470.1985.10465928
- Meunier, C. L., Gundale, M. J., Sánchez, I. S. et Liess, A. (2016). Impact of nitrogen deposition on forest and lake food webs in nitrogen-limited environments. *Global Change Biology*, 22(1), 164-179. doi : 10.1111/gcb.12967
- Meyer-Grünefeldt, M., Friedrich, U., Klotz, M., Von Oheimb, G. et Härdtle, W. (2013). Nitrogen deposition and drought events have non-additive effects on plant growth – Evidence from greenhouse experiments. *Plant Biosystems*, 3504(April 2015), 1-9. doi : 10.1080/11263504.2013.853699
- Miller, D. R. (1980). The two-dimensional energy budget of a forest edge with field measurements at forest-parking lot interface. *Agricultural Meteorology*, 22, 53-78.
- Miller, D. R., Lin, J. D. et Lu, Z. N. (1991). Some effects of surrounding forest canopy architecture on the wind field in small clearings. *Forest Ecology and Management*, 45(1-4), 79-91.
- Miquel, J.-C. (2016). *Épandage de biosolides papetiers et de boues de chaux dans une plantation de peuplier hybride : effets sur la nutrition foliaire et la croissance*. . Université de Montréal.
- Mohren, G. M. J., van Den Burg, J. et Burger, F. W. (1986). Phosphorus deficiency induced by nitrogen input in Douglas fir in the Netherlands. *Plant and Soil*, 95(2), 191-200. doi : 10.1007/BF02375071
- Moore, J.-D. et Houle, D. (2009a). Simulation d'une augmentation des apports atmosphériques en azote dans trois écosystèmes forestiers du Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 133(2), 55-59.
- Moore, J.-D. et Houle, D. (2009b). Soil solution and sugar maple response to NH_4NO_3 additions in a base-poor northern hardwood forest of Québec, Canada. *Environmental Monitoring and Assessment*, 155, 177-190. doi : 10.1007/s10661-008-0427-y
- Moore, J.-D. et Houle, D. (2013). Soil and sugar maple response to 8 years of NH_4NO_3 additions in a base-poor northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 310(3), 167-172. doi : 10.1016/j.foreco.2013.08.020

- Moore, J.-D., Ouimet, R., Long, R. P. et Bukaveckas, P. A. (2015). Ecological benefits and risks arising from liming sugar maple dominated forests in northeastern North America. *Environmental Reviews*, 23(1), 66-77. doi : 10.1139/er-2014-0048
- Mourão Filho, F. D. A. A. (2004). DRIS : concepts and applications on nutritional diagnosis in fruit crops. *Scientia Agricola*, 61(5), 550-560.
- MRC du Haut-Saint-Laurent (2018). MRC du Haut-Saint-Laurent. Récupéré de <http://mrchsl.com>.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests : implications for conservation. *TREE*, 10(2), 58-62.
- Nadelhoffer, K. J. (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147(1), 131-139. doi : 10.1046/j.1469-8137.2000.00677.x
- North, G. B. et Nobel, P. S. (1997). Root-soil contact for the desert succulent *Agave deserti* in wet and drying soil. *New Phytologist*, 135(1), 21-29. doi : 10.1046/j.1469-8137.1997.00620.x
- O'Toole, J. C. et Baldia, E. P. (1982). Water deficits and mineral uptake in rice. *Crop Science*, 22(6), 1144-1150. doi : 10.2135/cropsci1982.0011183X002200060014x
- Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec. (2009). *Manuel de foresterie* (2e éd.). Québec : (n. é.).
- Ouimet, R. et Camiré, C. (1995). Foliar deficiencies of sugar maple stands associated with soil cation imbalances in the Quebec Appalachians. *Canadian Journal of Soil Science*, 75(2), 169-175.
- Ouimet, R. et Duchesne, L. (2009). Dépôts atmosphériques dans les forêts au Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 133(1), 56-64.
- Ouimet, R., Duchesne, L., Houle, D. et Arp, P. A. (2001). Critical loads and exceedances of acid deposition and associated forest growth in the northern hardwood and boreal coniferous forests in Quebec, Canada. *Water, Air and Soil Pollution: Focus*, 1, 119-134. doi : 10.1023/A:1011544325004
- Ouimet, R., Moore, J.-D. et Duchesne, L. (2008). Effects of experimental acidification and alkalization on soil and growth and health of *Acer saccharum* Marsh. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(6), 858-871. doi :

10.1002/jpln.200700197

- Ouimet, R., Moore, J.-D. et Duchesne, L. (2013). Soil thresholds update for diagnosing foliar calcium, potassium, or phosphorus deficiency of sugar maple. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 44, 2408-2427. doi : 10.1080/00103624.2013.803563
- Ouranos. (2015). *Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec* (2015^e éd.). Montréal, Québec : Ouranos.
- Paré, D. et Bernier, B. (1989). Origin of the phosphorus deficiency observed in declining sugar maple stands in the Quebec Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 24-34.
- Paré, D., Meyer, W. L. et Camiré, C. (1993). Nutrient availability and foliar nutrient status of sugar maple saplings following fertilization. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 1107-1114.
- Parent, L.-E. (2011). Diagnosis of the nutrient compositional space of fruit crops. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33(1), 321-334.
- Parent, S.-E., Parent, L.-E., Egozcue, J. J., Rozane, D.-E., Hernandez, A., Lapointe, L., ... Natale, W. (2013). The plant ionome revisited by the nutrient balance concept. *Frontiers in Plant Science*, 4(39), 1-10. doi : 10.3389/fpls.2013.00039
- Parkinson, J. A. et Allen, S. E. (1975). A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 6(1), 1-11.
- Party, J.-P., Probst, A., Thomas, A.-L. et Dambrine, E. (2001). Charges critiques d'acidité en polluants atmosphériques en France : conséquences vis-à-vis des sols et des peuplements forestiers. *Pollution Atmosphérique*, 172, 519-527.
- Patterson, S. L., Zak, D. R., Burton, A. J., Talhelm, A. F. et Pregitzer, K. S. (2012). Simulated N deposition negatively impacts sugar maple regeneration in a northern hardwood ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 49(1), 155-163. doi : 10.1111/j.1365-2664.2011.02090.x
- Peuke, A. D. et Rennenberg, H. (2004). Carbon, nitrogen, phosphorus, and sulphur concentration and partitioning in beech ecotypes (*Fagus sylvatica* L.): phosphorus most affected by drought. *Trees*, 18(6), 639-648. doi : 10.1007/s00468-004-0335-x
- Phoenix, G. K., Emmett, B. A., Britton, A. J., Caporn, S. J. M., Dise, N. B., Helliwell,

- R., ... Power, S. A. (2012). Impacts of atmospheric nitrogen deposition: responses of multiple plant and soil parameters across contrasting ecosystems in long-term field experiments. *Global Change Biology*, 18(4), 1197-1215. doi : 10.1111/j.1365-2486.2011.02590.x
- Pinkerton, A. et Simpson, J. R. (1986). Interactions of surface drying and subsurface nutrients affecting plant growth on acidic soil profiles from an old pasture. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 26(6), 681-689. doi : 10.1071/EA9860681
- Porensky, L. M. et Young, T. P. (2013). Edge-effect interactions in fragmented and patchy landscapes. *Conservation Biology*, 27(3), 509-519. doi : 10.1111/cobi.12042
- Pregitzer, K. S., Burton, A. J., Zak, D. R. et Talhelm, A. F. (2008). Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in northern temperate forests. *Global Change Biology*, 14(1), 142-153. doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01465.x
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Remy, E., Wuyts, K., Boeckx, P., Ginzburg, S., Gundersen, P., Demey, A., ... Verheyen, K. (2016). Strong gradients in nitrogen and carbon stocks at temperate forest edges. *Forest Ecology and Management*, 376, 45-58. doi : 10.1016/j.foreco.2016.05.040
- Rennenberg, H., Dannenmann, M., Gessler, A., Kreuzwieser, J., Simon, J. et Papen, H. (2009). Nitrogen balance in forest soils: Nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology*, 11(s1), 4-23. doi : 10.1111/j.1438-8677.2009.00241.x
- Roy, M.-E., Doyon, F., Rochon, P. et Gagné, C. (2015). *Identification des sites à l'exposition des arbres à la sécheresse à l'aide du LiDAR et validation terrain des sites d'exposition des arbres à la sécheresse par analyse de la santé des arbres (architecture, dendrochronologie et plantes indicatrices). Rapp.*
- Saiya-Cork, K. R., Sinsabaugh, R. L. et Zak, D. R. (2002). The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(9), 1309-1315. doi : 10.1016/S0038-0717(02)00074-3
- Sardans, J. et Peñuelas, J. (2004). Increasing drought decreases phosphorus

- availability in an evergreen Mediterranean forest. *Plant and Soil*, 267(1-2), 367-377. doi : 10.1007/s11104-005-0172-8
- Sardans, J. et Peñuelas, J. (2005). Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(3), 455-461. doi : 10.1016/j.soilbio.2004.08.004
- Sardans, J. et Peñuelas, J. (2007). Drought changes phosphorus and potassium accumulation patterns in an evergreen Mediterranean forest. *Functional Ecology*, 21(2), 191-201. doi : 10.1111/j.1365-2435.2007.01247.x
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. et Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review. *Conservation Biology*, 5(1), 18-32.
- Schimel, J., Balser, T. C. et Wallenstein, M. (2007). Microbial stress-response physiology and its implications. *Ecology*, 88(6), 1386-1394. doi : 10.1890/06-0219
- Seiffert, S., Kaselowsky, J., Jungk, A. et Claassen, N. (1995). Observed and calculated potassium uptake by maize as affected by soil water content and bulk density. *Agronomy Journal*, 87(6), 1070-1077. doi : 10.2134/agronj1995.00021962008700060007x
- Serra, A. P., Marchetti, M. E., Bungenstab, D. J., da Silva, M. A. G., Serra, R. P., Guimarães, F. C. N., ... de Moraes, H. S. (2013). Diagnosis and recommendation integrated system (DRIS) to assess the nutritional state of plants. Dans *Biomass Now-Sustainable Growth and Use* (InTech éd.).
- Tanguilig, V. C., Yambao, E. B., O'Toole, J. C. et de Datta, S. K. (1987). Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean. *Plant and Soil*, 103, 155-168. doi : 10.1007/BF02370385
- Templer, P. H., Pinder, R. W. et Goodale, C. L. (2012). Effects of nitrogen deposition on greenhouse-gas fluxes for forests and grasslands of North America. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(10), 547-553. doi : 10.1890/120055
- Thomas, R. Q., Canham, C. D., Weathers, K. C. et Goodale, C. L. (2010). Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 3(1), 13-17. doi : 10.1038/ngeo721
- Tran, S. T. et Simard, R. R. (2008). MehlichIII – Extractable elements. Dans M. R. Carter et E. G. Grgorich (dir.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2^e éd., p. 81-88). Lewis Publishers.

- Trudelle, M., Gélinas, N. et Beauregard, R. (2009). Estimation des retombées économiques directes engendrées par le réseau de création de valeur de la filière bois de feuillus durs au Québec. *The Forestry Chronicle*, 85(4), 538-547.
- Tulloss, E. M. et Cadenasso, M. L. (2015). Nitrogen deposition across scales: hotspots and gradients in a California savanna landscape. *Ecosphere*, 6(9), 1-12. doi : 10.1890/ES14-00440.1
- van Meeteren, M. J. M., Tietema, A., van Loon, E. E. et Verstraten, J. M. (2008). Microbial dynamics and litter decomposition under a changed climate in a Dutch heathland. *Applied Soil Ecology*, 38(2), 119-127. doi : 10.1016/j.apsoil.2007.09.006
- Viets, F. G. (1972). Water deficits and nutrient availability. Dans T. T. Kozlowski (dir.), *Water Deficits and Plant Growth. Vol. III: Plant Responses and Control of Water balance*. (p. 217-240). New York : Academic Press.
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., ... Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 7(3), 737-750. doi : 10.1890/1051-0761(1997)007[0737:HAOTGN]2.0.CO;2
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. et Melillo, J. M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499. doi : 10.1126/science.277.5325.494
- Wall, D. H. (2012). *Soil Ecology and Ecosystem Services* (1er éd.). Oxford : (n. é.).
- Wallace, Z. P., Lovett, G. M., Hart, J. E. et Machona, B. (2007). Effects of nitrogen saturation on tree growth and death in a mixed-oak forest. *Forest Ecology and Management*, 243(2-3), 210-218. doi : 10.1016/j.foreco.2007.02.015
- Walworth, J. L. et Sumner, M. E. (1987). The diagnosis and recommendation integrated system (DRIS). Dans *Advances in soil science* (p. 149-188). New York : Springer.
- Wang, Y. P., Law, R. M. et Pak, B. (2010). A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences*, 7, 2261-2282. doi : 10.5194/bg-7-2261-2010
- Weathers, K. C., Cadenasso, M. L. et Pickett, S. T. A. (2001). Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, 15(6), 1506-1514. doi : 10.1046/j.1523-1739.2001.01090.x

- Welander, N. T. et Ottosson, B. (2000). The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management*, 127(1-3), 139-151. doi : 10.1016/S0378-1127(99)00126-7
- Windfinder (2018, 9 mai). Windfinder. Récupéré le 7 février 2018 de <https://fr.windfinder.com>.
- Wilmot, T. R., Ellsworth, D. S. et Tyree, M. T. (1996). Base cation fertilization and liming effects on nutrition and growth of Vermont sugar maple stands. *Forest Ecology and Management*, 84(1-3), 123-134.
- Wright, T. E., Kasel, S., Tausz, M. et Bennett, L. T. (2010). Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150(7-8), 1138-1146. doi : 10.1016/j.agrformet.2010.04.016
- Wuyts, K., de Schrijver, A., Staelens, J., Gielis, M., Geudens, G. et Verheyen, K. (2008). Patterns of throughfall deposition along a transect in forest edges of silver birch and Corsican pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(3), 449-461. doi : 10.1139/X07-181
- Wuyts, K., Verheyen, K., de Schrijver, A., Cornelis, W. M. et Gabriels, D. (2008). The impact of forest edge structure on longitudinal patterns of deposition, wind speed, and turbulence. *Atmospheric Environment*, 42(37), 8651-8660. doi : 10.1016/j.atmosenv.2008.08.010
- Xu, N., Guo, W., Liu, J., Du, N. et Wang, R. (2015). Increased nitrogen deposition alleviated the adverse effects of drought stress on *Quercus variabilis* and *Quercus mongolica* seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(6), 1-11. doi : 10.1007/s11738-015-1853-4
- Young, A. et Mitchell, N. (1994). Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation*, 67(1), 63-72. doi : 10.1016/0006-3207(94)90010-8
- Zang, U., Goisser, M., Häberle, K. H., Matyssek, R., Matzner, E. et Borken, W. (2014). Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 177(2), 168-177. doi : 10.1002/jpln.201300196
- Zechmeister-Boltenstern, S., Michel, K. et Pfeffer, M. (2011). Soil microbial community structure in European forests in relation to forest type and atmospheric nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 343(1-2), 37-50. doi : 10.1007/s11104-010-0528-6

- Zheng, D. et Chen, J. (2000). Edge effects in fragmented landscapes : a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling*, 132, 175-190.
- Zidia, N. et Tran, T. S. (2008). Mehlich III – Extractable elements. Dans M. R. Carter et E. G. Gregorich (dir.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (2^e éd., p. 81-88). CRC Press Publishers.