



BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de la personne autrice de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'autrice ou l'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

COMPRENDRE LA RELATION ENTRE LE SOL ET LA CROISSANCE DES
ARBRES INDIVIDUELS À L'ÉCHELLE DU MICROSITE EN FORÊT TEMPÉRÉE
DU QUÉBEC

Mémoire
présenté
comme exigence partielle
de la maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers

Par
Jethro Katula Mumvudi

Avril 2026

© Jethro Katula Mumvudi, 2026

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à exprimer sincèrement ma gratitude à Osvaldo Valeria et Valentina Buttò, qui sont respectivement mon directeur et ma codirectrice, pour m'avoir accordé l'opportunité de réaliser une maîtrise en écologie et aménagement des écosystèmes forestiers. Je les remercie pour la confiance qu'ils m'ont témoignée ainsi que pour leur patience et leurs directives tout au long de ce projet de recherche.

Je remercie également tous les membres de l'Institut de Recherche sur les Forêts (IRF) qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué à éclairer ma lanterne sur le chemin de l'exécution de ce projet, notamment Maxence Martin et Mélisande Nagati. Une pensée à mes collègues du laboratoire SIG, avec qui j'ai partagé des moments inoubliables, gravés indélébilement dans ma mémoire : Joël Masimo Kabuanga, Aymen Lamloum, Mahedi Hasan Limon, Mahsa Mozaffari, Sudha Ghimire, Alejandro Vega Escobar, Carolina Isabel Villalobos Rojas, Naveen Verabhadraswamy et Gowri Nagendrappa.

Je tiens également à remercier mes professeurs de l'Université de Kinshasa, qui ont contribué à ma formation scientifique, notamment Honoré Belesi Katula, Jean-Paul Kibambe, Eric Lutete, Yves-Daddy Botula et Prince Baraka. Une grande reconnaissance à mes amis, qui ont toujours été présents dans ma vie, notamment Jonathan Kimbukusu, Rachel Kasoro, Christos Mukendi, Enoch Mupwala, Jeancy Makundu, Gurvitch Nsiala, Vincent Kilembe, Russel Dingadia Paner, Fabien Kasongo Percy, Chadrack Lombe, Glodi Mipasi et Berdi Tshangala, etc.

Ma gratitude va également aux organisations qui ont contribué à la réalisation de ce projet de recherche, notamment Ressources naturelles Canada et le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.

Enfin, j'exprime ma profonde reconnaissance à ma douce moitié, Allégresse Nyunga Kasumbi, ma raison de vivre, ainsi qu'à ma mère, Célestine Wakutuka, et ma sœur, Naomie Mumvudi, pour leur amour incommensurable. Je suis également reconnaissant envers mon oncle, Théophile Tshangala, toute la famille Tshangala, la

famille Kasumbi, la famille Lombe, à mes beaux-parents, Hubert Kasumbi et Christine Mbombo, ainsi qu'à Denis Mumvudi Katula, chef de la famille Mumvudi.

DÉDICACE

À ma grand-mère,

Bernadette Mumvudi Kibangu, partie très tôt.

Celle qui fut à la fois un père, une mère et une grand-mère pour moi.

AVANT-PROPOS

Ce projet a bénéficié du soutien d'une subvention intitulée « *Lidar and digital soil mapping to improve stand productivity predictions in a changing environment* » du programme « Développer des Solutions durables pour la Fibre » de Ressources naturelles Canada (RNCan). Les personnes suivantes de RNCan ont contribué au projet : David Paré et Julien Beguin ont conçu le dispositif d'échantillonnage ; Fanny Michaud et Sébastien Dagnault ont dirigé l'échantillonnage sur le terrain et la préparation des échantillons. Les analyses de sols ont été effectuées au laboratoire d'analyse des sols et des plantes du Centre de Foresterie de Laurentides par Serge Rousseau et Mathieu Létourneau. Finalement, Maryse Marchand a conçu la base de données et a effectué un rigoureux contrôle de qualité. Le projet bénéficie aussi d'une subvention du programme CRSNG-Alliance, intitulée : « Améliorer les prédictions de la croissance forestière grâce à une nouvelle génération de cartes numériques des sols issues de l'intelligence artificielle », octroyée à Osvaldo Valeria.

RÉSUMÉ

À l'échelle de l'arbre, mieux comprendre la relation sol-croissance permet de développer des indicateurs de croissance. Ces derniers sont utiles pour bâtir des modèles de croissance des arbres individuels plus robustes par rapport à la stabilité des variables du sol, avec possibilité de les adapter à grande échelle pour une meilleure planification de la gestion des forêts. Toutefois, la rareté des données de sol à haute résolution spatiale ($\leq 20 \times 20$ m), couplée à la complexité des interactions entre le sol, les caractéristiques structurales des arbres (âge, hauteur et surface de la couronne) et la compétition, qui influencent la croissance, complique la modélisation de cette relation. Afin de pallier ce défi, cette étude s'appuie sur des données de sol à haute résolution spatiale en intégrant des caractéristiques structurales et de la compétition à l'échelle de l'arbre. L'objectif était d'évaluer la relation entre les propriétés du sol et la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite en forêt tempérée mixte du Québec, plus précisément dans l'extrême sud-ouest de la sapinière à bouleau jaune de l'Est. Quatre espèces dominantes de la forêt tempérée du Québec ont été choisies : bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.]. Ces espèces présentent des stratégies de croissance et des exigences écologiques distinctes, ce qui permet d'examiner la variabilité des réponses de croissance aux conditions du sol. Nous avons utilisé une base de données de 150 placettes (résolution de 20×20 m) réparties aléatoirement dans la zone d'étude. Chaque placette contenait des informations topographiques (pente, élévation et indice d'humidité topographique). Chaque arbre avait des mesures des caractéristiques structurales, de la compétition subie (indice de Hegyi) ainsi que de la croissance individuelle (accroissement moyen de surface terrière entre 2009 et 2018). De plus, des données de sol aux horizons organique et minéral étaient disponibles pour chaque microsite (résolution de 5×5 m). Ces données de sol comprenaient principalement les propriétés physiques [épaisseur de la couche organique (OLT ; cm), argile (%) et limon (%)] et chimiques [potentiel hydrogène (pH CaCl_2), rapport entre les concentrations en carbone et en azote (C/N), stock d'azote (N ; kg m^{-1}), concentrations en calcium (Ca ; cmolc kg^{-1}) et en magnésium (Mg ; cmolc kg^{-1}), capacité d'échange cationique du sol (CEC ; cmolc kg^{-1}) et capacité de rétention d'eau disponible du sol (CRE ; cm)]. Une première régression linéaire a d'abord permis de retirer les effets des caractéristiques structurales et de la compétition sur la croissance (accroissement moyen de surface terrière) de chaque espèce. Ensuite, les résidus issus de cette régression ont servi de variable réponse. À travers des analyses multivariées, nous avons constaté que les microsites occupés par les quatre espèces sont similaires en termes de propriétés du sol. Par ailleurs, la deuxième régression linéaire a révélé que la croissance individuelle des arbres répond différemment aux propriétés du sol selon les espèces. Les quatre modèles de régression se sont révélés significatifs ($p < 0,05$), avec des coefficients de détermination (R^2) variant de 0,05 pour l'érable à sucre, 0,06 pour le bouleau jaune, 0,07 pour le sapin baumier et 0,38 pour l'épinette rouge. En effet, la croissance du bouleau jaune est positivement affectée par le stock de N dans l'horizon minéral, avec un coefficient (β) de $1,54 \pm 0,69$ ($p < 0,05$). La croissance, chez l'érable à sucre et le sapin baumier, est affectée

négativement par le pH dans l'horizon minéral, avec respectivement des coefficients de $-2,02 \pm 0,83$ ($p < 0,05$) et $-2,4 \pm 1,05$ ($p < 0,05$). Chez le sapin baumier, la croissance est également négativement affectée par la pente ($\beta = -2,04 \pm 0,88$; $p < 0,05$). Pour l'épinette rouge, la croissance est positivement associée à la CRE dans l'horizon minéral ($\beta = 5,01 \pm 1,14$; $p < 0,001$) et à l'élévation ($\beta = 3,04 \pm 0,94$; $p < 0,001$), tandis que la teneur en limon a un effet négatif ($\beta = -4,1 \pm 1,26$; $p < 0,05$). Dans l'ensemble, ces résultats mettent en évidence le rôle central des variables du sol dans la modulation de la croissance individuelle, tout en montrant que ces effets sont fortement dépendants de l'espèce à l'échelle du microsite. Par ailleurs, l'épinette rouge présente une forte sensibilité aux variables du sol ($R^2 = 0,38$), en comparaison avec les autres espèces ($R^2 \leq 0,07$). Cette étude permet d'élucider la relation sol-croissance, permettant une meilleure compréhension et une modélisation de cette relation à l'échelle de l'arbre.

Mots-clés : Microsite, propriétés du sol, azote, pH, texture, humidité, productivité forestière, forêt tempérée, surface terrière.

Keywords: Microsite, soil properties, nitrogen, pH, texture, moisture, forest productivity, temperate forest, basal area.

ABSTRACT

At the tree level, a better understanding of the soil-growth relationship enables the development of growth indicators. These indicators are useful for building more robust growth models for individual trees in terms of the stability of soil variables, with the potential to scale them up for improved forest management planning. However, the scarcity of high-spatial-resolution soil data ($\leq 20 \times 20$ m), combined with the complexity of interactions among soil properties, tree structural characteristics (age, height, crown area), and competition—all of which influence growth—complicates the modeling of this relationship. To address this challenge, this study relies on high-spatial-resolution soil data while integrating structural and competition characteristics at the tree scale. The objective was to assess the relationship between soil properties and individual tree growth at the microsite scale in the mixed temperate forest of Quebec, specifically in the extreme southwest of the Eastern Yellow Birch–Fir Forest. Four dominant species of Quebec's temperate forest were selected: yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton), sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), red spruce (*Picea rubens* Sarg.), and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). These species exhibit distinct growth strategies and ecological requirements, allowing us to examine variability in growth responses to soil conditions. We used a database of 150 plots (20 x 20 m resolution) randomly distributed across the study area. Each plot contained topographic information (slope, elevation, and topographic moisture index). For each tree, we had measurements of structural characteristics, competition experienced (Hegyí index), and individual growth (average basal area increment between 2009 and 2018). In addition, soil data for the organic and mineral horizons were available for each microsite (5 x 5 m resolution). These soil data primarily included physical properties [organic layer thickness (OLT; cm), clay (%) and silt (%)] and chemical properties [hydrogen ion concentration (pH CaCl₂), carbon-to-nitrogen ratio (C/N), nitrogen stock (N; kg m⁻¹), calcium (Ca; cmol/kg) and magnesium (Mg; cmol/kg) concentrations, soil cation exchange capacity (CEC; cmolc kg⁻¹) and soil available water holding capacity (AWHC; cm)]. An initial linear regression was used to remove the effects of structural characteristics and competition on growth (average basal area increment) for each species. The residuals from this regression were then used as the response variable. Multivariate analyses showed that the microsites occupied by the four species are similar in terms of soil properties. Furthermore, the second linear regression revealed that individual tree growth responds differently to soil properties depending on the species. All four regression models were significant ($p < 0.05$), with coefficients of determination (R^2) ranging from 0.05 for sugar maple, 0.06 for yellow birch, 0.07 for balsam fir, and 0.38 for red spruce. Yellow birch growth was positively affected by nitrogen stock in the mineral horizon ($\beta = 1.54 \pm 0.69$; $p < 0.05$). Growth in sugar maple and balsam fir was negatively affected by mineral-horizon pH, with coefficients of -2.02 ± 0.83 ($p < 0.05$) and -2.4 ± 1.05 ($p < 0.05$), respectively. For balsam fir, growth was also negatively affected by slope ($\beta = -2.04 \pm 0.88$; $p < 0.05$). For red spruce, growth was positively associated with CEC in the mineral horizon ($\beta = 5.01 \pm 1.14$; $p < 0.001$) and with elevation ($\beta = 3.04 \pm 0.94$; $p < 0.001$), while silt content had a negative effect ($\beta = -4.1 \pm 1.26$; $p < 0.05$). Overall, these results highlight the central role of soil variables in modulating individual tree growth, while showing that

these effects are highly species-dependent at the microsite scale. Furthermore, red spruce exhibits strong sensitivity to soil variables ($R^2 = 0.38$) compared with the other species ($R^2 \leq 0.07$). This study contributes to a better understanding and modeling of the soil–growth relationship at the tree scale.

Keywords: Microsite, soil properties, nitrogen, pH, texture, moisture, forest productivity, temperate forest, basal area.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
DÉDICACE	V
AVANT-PROPOS	VI
RÉSUMÉ	VII
ABSTRACT	IX
TABLE DES MATIÈRES	XI
LISTE DES FIGURES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XIV
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. COMPRENDRE LA RELATION SOL-CROISSANCE INDIVIDUELLE DES ARBRES À L'ÉCHELLE DU MICROSITE EN FORÊT TEMPÉRÉE MIXTE DU QUÉBEC	13
1.1. Introduction	15
1.2. Matériel et méthode	20
1.2.1. Zone d'étude	20
1.2.2. Échantillonnage et plan expérimental	21
1.2.3. Caractéristiques structurales de l'arbre et la compétition	23
1.2.4. Variables du sol	24
1.3. Analyses statistiques	28
1.3.1. Analyses des associations entre les propriétés du sol et occupation des microsites par les espèces	28
1.3.2. Régression linéaire sur la croissance individuelle	28
1.4. Résultats	30
1.4.1. Relation microsites occupés par les espèces et variables du sol	30
1.4.2. Différences multivariées entre paires d'espèces	32
1.4.3. Régression linéaire sur la croissance individuelle	34

1.5.	Discussion	37
1.5.1.	Relation entre les microsites et les propriétés du sol.....	37
1.5.2.	Variation de la croissance individuelle par espèce	40
1.6.	Conclusion	45
	CONCLUSION GÉNÉRALE	46
	ANNEXE A - FONCTION DE CALCUL DE LA CAPACITÉ DE RÉTENTION D'EAU DISPONIBLE DU SOL	49
	ANNEXE B - GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIC DE L'ANOVA	50
	ANNEXE C - GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIC DES SUPPOSITIONS DU MODÈLE DE LA PREMIÈRE RÉGRESSION LINÉAIRE	51
	ANNEXE D - GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIC DES SUPPOSITIONS DU MODÈLE DE LA DEUXIÈME RÉGRESSION LINÉAIRE	53
	ANNEXE E - POIDS D'AKAIKE DES MODÈLES.....	57
	LISTE DE RÉFÉRENCES	61

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Localisation de la zone d'étude (en rouge) dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est.....	21
Figure 2 Protocole d'échantillonnage utilisé dans chaque placette sélectionnée dans la zone d'étude. (a) Placette de 400 m ² circulaire et carrée, puis partitionnée en une grille régulière de 16 microsites de 5 x 5 m. (b) identification de microsite (vert sélectionné et en rouge non sélectionné). (c) Caractéristiques dendrométriques mesurées pour chaque arbre sélectionné et (d) Collecte de données de sol (carreau de 20 cm x 20 cm) dans chaque microsite. Abréviations : DHP (diamètre à hauteur de poitrine mesuré à 1,3 m du sol) et BAIm (accroissement moyen de surface terrière).	22
Figure 3 Analyse en composantes principales (ACP) représentant la dispersion spatiale des microsites occupés par les espèces le long de gradient des variables du sol. Les symboles représentent les microsites occupés par chaque espèce. La longueur des flèches représente la contribution de chaque variable dans les deux axes en termes de cosinus carré (cos ²) : OLT (épaisseur de la couche organique du sol, cm); CRE (capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon organique, cm); CRE_min (capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon minéral, cm); argile (%); limon (%); pH (pH dans l'horizon organique, CaCl ₂); pH_min (pH dans l'horizon minéral, CaCl ₂); N (stock d'azote dans l'horizon organique, kg m ⁻¹); N_min (stock d'azote dans l'horizon minéral, kg m ⁻¹); CN (rapport C/N dans l'horizon organique); CN_min (rapport C/N dans l'horizon minéral); CEC (capacité d'échange cationique dans l'horizon organique, cmolc kg ⁻¹); CEC_min (capacité d'échange cationique dans l'horizon minéral, cmolc kg ⁻¹); Ca (concentration en calcium dans l'horizon, ca ²⁺ cmolc kg ⁻¹); Ca_min (concentration en calcium dans l'horizon minéral, ca ²⁺ cmolc kg ⁻¹); Mg_min (concentration en magnésium dans l'horizon minéral, Mg ²⁺ cmolc kg ⁻¹); Mg (concentration en magnésium dans l'horizon organique, Mg ²⁺ cmolc kg ⁻¹).	31
Figure 4 Différences multivariées entre espèces en termes de microsites occupés, testées par l'Analyse de variance (ANOVA) et le test HSD de Tukey. Les Astérisx	

représentent le niveau de significativité des différences entre espèces : *** $p < 0,001$
(très significatif); ** $p < 0,01$ (hautement significatif); * $p < 0,05$ (significatif).33

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Variable réponse (croissance) et variables explicatives (structurales, compétition, sol et topographiques) pour chaque espèce étudiée. Les valeurs moyennes sont présentées avec leurs écarts-types (\pm). NA : valeurs non disponibles ou manquantes.....	26
Tableau 2 Analyse de la variance (ANOVA) des scores issus du premier axe de l'ACP (variable réponse) en fonction de l'espèce (variable explicative), avec le test HSD de Tukey. Abréviations : DL (Degrés de liberté); SC (Somme des carrés); CM (Carré moyen); F (Statistique de Fisher); Pr(>F) ou p-value associée à la valeur de F; Diff (Différence des moyennes); Lwr (Borne inférieure de l'intervalle de confiance); Upr (Borne supérieure de l'intervalle de confiance); p (p-value). Codes de significativité : *** $p < 0,001$ (très significatif); ** $p < 0,01$ (hautement significatif); * $p < 0,05$ (significatif).....	32
Tableau 3 Première régression linéaire de $BAIm(2009 - 2018)$ de chaque espèce étudiée en fonction des caractéristiques structurales (âge, hauteur et surface de la couronne) et de la compétition (indice de Hegyi). Codes de significativité : *** $p < 0,001$ (très significatif); ** $p < 0,01$ (hautement significatif); * $p < 0,05$ (significatif); ns ($p \geq 0,05$, non significatif). Les erreurs standard des coefficients et les erreurs standard résiduelles sont indiquées entre parenthèses.....	34
Tableau 4 Résultats du modèle linéaire et du bootstrap non paramétrique par espèce. E.std (erreur standard). p (p-value). IC95% (l'intervalle de confiance à 95 %). Les chiffres en gras indiquent les effets significatifs. Codes de significativité : *** $p < 0,001$ (très significatif); ** $p < 0,01$ (hautement significatif); * $p < 0,05$ (significatif); ns ($p \geq 0,05$, non significatif). Abréviations : CN (rapport C/N dans l'horizon organique); N_min (stock d'azote dans l'horizon minéral, kg m^{-1}); pH_min (pH dans l'horizon minéral, CaCl_2); élévation (m); limon (pourcentage en limon, %); CRE_min (capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon minéral, cm); Mg (concentration en Magnésium dans l'horizon organique, $\text{Mg}^{2+} \text{ cmolc kg}^{-1}$); CEC_min (capacité d'échange cationique dans l'horizon minéral, cmolc kg^{-1}); pente ($^\circ$); R^2 ajusté (coefficient de détermination ajusté).....	36

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte et problématique. La forêt tempérée mixte du Québec offre divers services écosystémiques bénéfiques à la société. Sur le plan écologique, en tant que puits de carbone (C), elle contribue de manière significative à la régulation du climat régional (Moreau *et al.*, 2022). De plus, elle abrite une diversité d'espèces qui soutiennent ces services, notamment le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et le sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.] (Louis *et al.*, 2025 ; Prévost et Charette, 2019). Ces espèces forment des assemblages des essences dominantes de la forêt tempérée mixte (Hermosilla *et al.*, 2022, 2024). Sur le plan socio-économique, le bouleau jaune et l'épinette sont des espèces à forte valeur économique qui soutiennent les industries forestières (MRNF, 2025). Ces services écosystémiques sont étroitement liés à la croissance des espèces, et leur maintien nécessite une bonne gestion de cette forêt (Moreau *et al.*, 2022).

Dans le contexte de l'aménagement et de la gestion des forêts du Québec, les cartes des propriétés des sols (pédologiques) fournissent des informations utiles pour la prise de décision éclairée en matière de planification des opérations forestières durables, telles que la récolte de biomasse forestière (Paré *et al.*, 2021 ; Thiffault *et al.*, 2014). Par ailleurs, avec les cartes pédologiques et écologiques traditionnelles (cartographie pédologique analogue), le territoire est classé en unités homogènes (chaque polygone est associé à une classe donnée de sol). Ceci implique deux inconvénients majeurs : (1) les propriétés des sols ne sont pas spatialement indépendantes, et (2) le plus souvent, la variabilité des propriétés des sols au sein d'une unité cartographiée est mal représentée (Bulmer *et al.*, 2019). Au cours des deux dernières décennies, des initiatives mondiales et nationales ont soutenu le développement des techniques de cartographie numérique des sols (CNS), permettant de cartographier les types de sols et leurs propriétés avec une résolution et une précision sans cesse accrues (Arrouays *et al.*, 2017 ; Minasny et McBratney, 2016). Par rapport à la cartographie pédologique traditionnelle, les méthodes de la CNS sont beaucoup plus explicites, notamment en termes de géométrie (p. ex. pixel), d'acquisition (p. ex. télédétection)

et de manipulation d'un grand ensemble de données sur les sols (Bulmer *et al.*, 2019). Cependant, malgré la production croissante de cartes pédologiques numériques et des informations qu'elles fournissent, leur utilisation pour évaluer et analyser les services écosystémiques reste limitée (Greiner *et al.*, 2017). Plusieurs synthèses ont souligné que les informations sur les sols ne sont pas pleinement intégrées, tant dans la recherche scientifique que dans la gestion des écosystèmes (Chen *et al.*, 2022; Greiner *et al.*, 2017 ; Grunwald *et al.*, 2011). L'utilisation de ces informations pour l'aménagement forestier nécessite de comprendre les relations entre les propriétés du sol et les services écosystémiques, en particulier la production de fibre (Paré *et al.*, 2024a).

La production de fibres dépend de la croissance des arbres (Skovsgaard et Vanclay, 2008). À l'échelle de l'arbre, le sol explique une grande part de la variabilité de la croissance en comparaison avec les variables topographiques et climatiques (Bončina *et al.*, 2023). En effet, le sol fournit le support physique, l'eau (humidité) et les nutriments nécessaires à la croissance de l'arbre (Binkley et Fisher, 2012). Parmi ces nutriments, les plus essentiels sont l'azote (N) et les cations échangeables (Lafleur *et al.*, 2005 ; Meyer *et al.*, 1994). Le N favorise l'accroissement de la biomasse ligneuse et le développement du feuillage (Barker *et al.*, 2002), ainsi que l'activité photosynthétique des arbres (Cleve *et al.*, 1990). En ce qui concerne les cations échangeables, notamment le calcium (Ca^{2+}), le magnésium (Mg^{2+}), le manganèse (Mn^{2+}), le potassium (K^+) et le sodium (Na^+), ils déterminent la capacité d'échange cationique du sol (CEC), un indicateur clé de la fertilité d'un sol (Meyer *et al.*, 1994 ; Tello Lacal, 2018).

La disponibilité en N et la CEC sont influencées par d'autres variables du sol, telles que le potentiel hydrogène (pH). Par exemple, les études montrent que le pH acide réduit la disponibilité des cations échangeables, notamment le Ca et le Mg (Duchesne et Ouimet, 2009 ; Ouimet et Camiré, 1995). De plus, il peut ralentir le taux de décomposition de la matière organique du sol, ce qui affecte la disponibilité en N. Cette dernière peut être représentée par le rapport entre le C et le N (rapport C/N). Généralement, un rapport C/N élevé est un indicateur d'un faible taux de

décomposition de la matière organique. À l'inverse, un rapport C/N faible indique un taux de décomposition élevé, ce qui s'accompagne d'une forte disponibilité des nutriments dans le sol (Rayment et Lyons, 2011). En somme, la disponibilité en N ou le rapport C/N, le pH et la CEC constituent des indicateurs majeurs de la qualité des sols et sont souvent utilisés dans de nombreuses études évaluant la relation entre le sol et la croissance individuelle des arbres (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021 ; Lévesque *et al.*, 2016 ; Soubeyrand *et al.*, 2024).

Une meilleure compréhension de la relation sol-croissance individuelle des arbres revêt une grande importance en écologie forestière, puisqu'elle permet d'établir des modèles de croissance individuelle (Lévesque *et al.*, 2016). Aujourd'hui, avec le développement d'approches statistiques de plus en plus performantes, telles que la métamodélisation et la désagrégation, il est possible d'adapter ces modèles à l'échelle du peuplement (Fortin et Lavoie, 2022 ; Qin et Cao, 2006). Ces derniers permettent l'estimation des caractéristiques dendrométriques des peuplements forestiers au cours du temps, notamment la densité des arbres marchands (tiges/ha), la surface terrière marchande (m²/ha), le volume marchand brut (m³/ha) par groupe d'espèces et le diamètre moyen quadratique (cm) (Pothier *et al.*, 2011 ; Power et Auger, 2018).

Soubeyrand *et al.* (2024) ont montré que, à l'échelle régionale du Québec, l'influence des variables du sol sur la croissance individuelle pouvait varier selon les espèces au sein des peuplements. Toutefois, en forêt tempérée mixte, la relation sol-croissance individuelle des espèces à l'échelle du microsite demeure peu documentée. Le microsite regroupe l'ensemble des variables écologiques à fine échelle spatiale qui ont un effet sur la croissance individuelle des arbres (Efimenko et Aleinikov, 2019 ; Smirnova *et al.*, 2011). Pourtant, les études révèlent qu'il peut y avoir une hétérogénéité spatiale fine des conditions du sol entre microsites, liée notamment à la microtopographie (pente, monticule, fosse) (Liu *et al.*, 2020 ; Simon *et al.*, 2011 ; Smirnova *et al.*, 2011 ; Tauc *et al.*, 2020). Cette hétérogénéité des microsites peut, à son tour, influencer la disponibilité des nutriments (Prescott *et al.*, 2000a). En outre, elle peut engendrer la variabilité de la composition, de la distribution et de la

croissance des espèces au sein d'un peuplement (Barker Plotkin *et al.*, 2017 ; Simon *et al.*, 2011 ; Smirnova *et al.*, 2011).

De ce fait, comprendre la relation sol-croissance individuelle des espèces à l'échelle du microsite constitue un défi majeur. Ce défi englobe en premier l'accès aux données des sols à haute résolution spatiale (p. ex. $\leq 20 \times 20$ m) (Arrouays *et al.*, 2017 ; Lemercier *et al.*, 2022 ; Mansuy *et al.*, 2014). À cela s'ajoute, l'influence des caractéristiques structurales sur la croissance individuelle, telles que l'âge, la hauteur et la surface de la couronne, sur la croissance individuelle (Boakye *et al.*, 2023 ; Lévesque *et al.*, 2016 ; Wykoff, 1990), ainsi que celle de la compétition exercée par les arbres voisins pour les nutriments et la lumière (Ghotsa Mekontchou *et al.*, 2020 ; Soubeyrand *et al.*, 2024). C'est dans ce cadre que s'inscrit la présente étude, dont le but est d'identifier les variables du sol liées à la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite en forêt tempérée mixte du Québec.

État des connaissances. Productivité des forêts et croissance des arbres. La productivité des forêts peut être définie comme la capacité d'un site à fournir de la biomasse végétale ou du bois. En sylviculture, la productivité est généralement évaluée à l'échelle du peuplement en termes d'accroissements périodiques des caractéristiques dendrométriques liées au peuplement (Skovsgaard et Vanclay, 2008). Contrairement à la productivité, la croissance correspond généralement à l'accroissement périodique des caractéristiques dendrométriques à l'échelle de l'arbre, principalement l'accroissement du diamètre à hauteur de poitrine (DHP à 1,3 m du sol ; cm) et l'accroissement de la surface terrière (BAI en anglais ; cm^2/an) (Vanclay, 1994). En écologie forestière, l'évaluation de la productivité des forêts ou de la croissance des arbres peut se faire en mettant en relation ces caractéristiques dendrométriques avec des facteurs écologiques, tels que le climat et le sol (Pretzsch, 2009 ; Vanclay, 1994). À l'échelle de l'arbre, le sol constitue un facteur écologique clé, car il exerce une influence marquée sur la variabilité de la croissance individuelle, par rapport à d'autres facteurs écologiques, notamment le climat et la topographie (Bončina *et al.*, 2023).

Propriétés physiques et chimiques du sol. Le sol est un matériau (minéral ou organique) non consolidé de la surface terrestre, d'une épaisseur d'au moins 10 cm, capable de soutenir la croissance des plantes, notamment des arbres (Comité d'experts sur la prospection pédologique, 1998). L'influence du sol sur la croissance des arbres s'exerce par ses propriétés physiques et chimiques (Binkley et Fisher, 2012). Par définition, les propriétés physiques du sol sont les caractéristiques qui décrivent la structure matérielle du sol, indépendamment de sa chimie (Sanchez, 2019). Ces propriétés comprennent principalement la texture (proportion d'argile, de sable et de limon), la structure (mode d'arrangement des particules), la porosité (proportion du volume des vides par rapport au volume total de sol), la densité apparente, la profondeur, la température, la capacité de rétention d'eau et la teneur en matière organique (Sanchez, 2019; Tello Lacal, 2018). La texture, la structure et la porosité sont les trois propriétés physiques étroitement liées à la nutrition des arbres (Brais *et al.*, 2009). Les études montrent que ces différentes propriétés physiques peuvent interagir. Par exemple, la structure et la texture du sol influencent la porosité du sol (de Lima *et al.*, 2022). Cette dernière conditionne la pénétration de l'eau et de l'oxygène dans le sol que les plantes prélèvent pour leur croissance (Chen *et al.*, 2022; Reynolds *et al.*, 2009).

Les propriétés chimiques du sol, quant à elles, sont souvent considérées comme des indicateurs de la qualité du sol, car elles déterminent la disponibilité des éléments nutritifs essentiels à la croissance des arbres (Brady et Weil, 2019). Elles comprennent principalement le pH et les éléments nutritifs (minéraux), telles que le N, le phosphore (P) et le potassium (K), ainsi que les cations basiques, tels que le calcium (Ca), le magnésium (Mg) et le sodium (Na) (Girard *et al.*, 2010; Veazie *et al.*, 2020). La disponibilité de ces éléments dans les sols dépend principalement de leurs interactions (synergies et antagonismes) (Girard *et al.*, 2011) et de la dynamique spatio-temporelle du pH (Guo *et al.*, 2024). En contexte forestier, cette dynamique du pH résulte des perturbations naturelles et de la succession forestière (Agbeshie *et al.*, 2022; Li *et al.*, 2013, 2013).

Relation sol-croissance des arbres au Québec. Au Québec, les études attestent que la relation sol-croissance des arbres est interactive (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018 ; Ste-Marie *et al.*, 2007). Par exemple, dans des peuplements mixtes du Bas-Saint-Laurent, il a été démontré que la présence du bouleau jaune (feuillu tolérant à l'ombre) peut avoir un effet bénéfique sur la qualité du sol. Cette amélioration de la qualité du sol se caractérise par la disponibilité des éléments nutritifs, tels que le N, le Ca et le Mg (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018), ce qui peut être bénéfique à la croissance d'autres espèces, notamment les conifères (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021). Cette capacité de certaines espèces à favoriser la disponibilité des éléments nutritifs a également été mise en évidence par Ste-Marie *et al.* (2014) dans leur étude sur les sols forestiers. Les résultats de cette étude montrent que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), un feuillu intolérant à l'ombre, améliore le pH et favorise la disponibilité des éléments nutritifs (Ca et Mg). Toutefois, cette capacité à faciliter la disponibilité des éléments nutritifs n'est pas intrinsèque à tous les feuillus. D'après la littérature disponible, notamment les travaux de Gauthray-Guyénet *et al.* (2021), Ste-Marie (2014) et Légaré *et al.* (2005), c'est particulièrement le bouleau jaune et le peuplier faux-tremble qui possèdent cette capacité. Cette capacité d'améliorer la qualité du sol par le bouleau jaune est liée à un pH moins acide et à une forte concentration de cations échangeables (Ca et Mg) que sa litière peut contenir. Le peuplier faux-tremble, quant à lui, doit sa capacité à la décomposition rapide de sa litière, qui s'accompagne de la minéralisation des éléments nutritifs (Légaré *et al.*, 2005). De plus, la disponibilité des éléments nutritifs peut dépendre de l'épaisseur de la couche organique. Les résultats de l'étude de Simard *et al.* (2007) ont démontré qu'il existe une relation inversement proportionnelle entre l'épaisseur de la couche organique et la disponibilité des éléments nutritifs dans les horizons supérieurs du sol. Une couche organique épaisse, généralement de plus de 62 cm (Laamrani *et al.*, 2014), réduit la disponibilité des éléments nutritifs, provoquant ainsi une baisse de la croissance des arbres et de la productivité des forêts (Simard *et al.*, 2007).

Par ailleurs, selon leur autoécologie, les espèces forestières peuvent réagir différemment aux variations de la disponibilité des éléments nutritifs (Gauthray-

Guyénet *et al.*, 2021). Ces réactions différentes des espèces pourraient aussi dépendre de caractéristiques structurales des arbres, telles que l'âge, susceptible d'influencer la relation sol-croissance et le potentiel de croissance (Cienciala *et al.*, 2016 ; Lévesque *et al.*, 2016). Nombreuses études démontrent que les arbres ont généralement un potentiel de croissance élevé durant leur période juvénile (Boakye *et al.*, 2021 ; Fantin et Morin, 2002 ; Mailly et Gaudreault, 2005). Par exemple, en forêt boréale, Fantin et Morin (2002) ont démontré que les semis d'épinette *noire* [*Picea mariana* (Mill.) BSP] peuvent présenter un potentiel d'accroissement annuel en hauteur deux fois supérieur à celui des arbres matures en seulement douze saisons de croissance durant leur période juvénile. Ce potentiel de croissance élevé en phase juvénile a également été observé en forêt tempérée mixte de l'Est du Québec, plus précisément chez le pin gris (*Pinus banksiana* Lambert) et le peuplier faux-tremble. En effet, ces deux espèces manifestaient un taux de croissance (en termes de BAI) suivant une trajectoire sigmoïdale, avec un taux élevé en stade juvénile, une croissance constante chez les arbres matures et un déclin de la croissance chez les arbres en fin de vie (Boakye *et al.*, 2021). La relation entre l'âge et les mesures de croissance des arbres a également été mise en évidence par Bolghari et Bertrand (1984) et Zarnovican (1981). En l'absence de forte compétition, les espèces intolérantes à l'ombre occupant les strates dominantes, âgées de 30 à 40 ans, ainsi que celles occupant les strates intermédiaires, âgées de 50 à 60 ans, peuvent présenter un potentiel de croissance élevé (Bolghari et Bertrand, 1984 ; Zarnovican, 1981). De plus, le potentiel de croissance d'une espèce sur un site est étroitement lié à son écologie ou à ses propres exigences écologiques (Bédard, 2002 ; Boulet et Huot, 2013 ; Jobidon, 1995). Les exigences écologiques spécifiques aux espèces peuvent entraîner des stratégies de croissance différentes et des réponses différentes aux conditions du site chez les espèces se trouvant sur un même site (Chen *et al.*, 2019).

Exigences écologiques de quelques espèces de la forêt tempérée mixte du Québec et présentes dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est. Le travail de Grondin *et al.* (1999) permet de comprendre les exigences écologiques des espèces

en fonction des conditions du site. Ce travail montre que la topographie, le drainage et le dépôt de surface, ainsi que la texture des sols déterminent la classification écologique à l'échelle locale en termes de type écologique. De plus, ce travail établit une bonne description des différents types écologiques du sous-domaine bioclimatique de la sapinière du bouleau jaune de l'Est, ainsi que de leurs espèces caractéristiques. Parmi les espèces les plus représentatives des forêts mixtes du Québec présentes dans la sapinière à bouleau jaune figurent le bouleau jaune, l'épinette rouge, l'érable à sucre et le sapin baumier (Boulet et Huot, 2013 ; Grondin *et al.*, 1999 ; Prévost, 2008). Ces quatre espèces coexistent en raison d'une différenciation des niches écologiques dans le temps et dans l'espace (Chesson, 2000 ; Duchesne et Prévost, 2013 ; Kneeshaw et Prévost, 2007 ; Raymond *et al.*, 2018).

Bouleau jaune

Le bouleau jaune est une espèce caractéristique de la sapinière à bouleau jaune, où il est généralement associé à des conditions mésiques, mais il peut également être présent dans des conditions plus sèches ou plus humides (Grondin *et al.*, 1999). En forêt tempérée mixte, le bouleau jaune occupe une niche écologique qui se définit tant sur le plan de la stratégie de régénération que sur le plan des conditions du sol. Cette espèce présente généralement une régénération plus abondante dans les grandes trouées (> 800 m²) (Kneeshaw et Prévost, 2007). Les débris ligneux en décomposition, ainsi que le sol minéral, constituent des microsites propices à la régénération et à la croissance juvénile du bouleau jaune (Lambert *et al.*, 2016). En ce qui concerne les conditions du sol minéral, cette espèce présente un potentiel de croissance élevé sur des sols fertiles, bien drainés et de texture loam. Des sols de texture loam sableux modérément bien drainés favorisent également sa croissance (Rehder, 1940, cité par Burns *et al.*, 1990). La CEC pourrait constituer un meilleur indicateur de la disponibilité des éléments nutritifs pour expliquer sa croissance. Les résultats de l'étude de Soubeyrand *et al.* (2024) ont mis en évidence une influence significativement positive de la CEC sur la croissance du bouleau jaune. Toutefois, le taux de croissance de cette espèce décline à partir d'environ 150 ans (Robitaille et

Roberge, 1981). L'intégration de l'âge dans la relation sol-croissance permettrait de mieux comprendre la réaction du Bouleau jaune face à la disponibilité des éléments nutritifs du sol au cours de ses stades de vie.

Érable à sucre

Dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est, l'érable à sucre est présent dans le type écologique de l'érablière à bouleau jaune mésique (Grondin *et al.*, 1999). En ce qui concerne sa niche écologique, l'érable à sucre (feuillu tolérant à l'ombre) est considéré comme une espèce compagne qui se régénère préférentiellement sous de petites (<100 m²) et moyennes (100 – 300 m²) ouvertures de la canopée (Gasser *et al.*, 2010). Il préfère les sols de texture moyenne (Cauboue, 2019). Cependant, le sol à texture fine (forte proportion d'argile) affecte négativement sa croissance (Soubeyrand *et al.*, 2024). Les études montrent que l'érable à sucre est une espèce exigeante en nutriments (cations basiques), et est très sensible au pH acide. Par exemple, Ouimet *et al.* (1996), qui ont étudié l'état nutritionnel des semis de cette espèce, ont mis en évidence une diminution de la croissance et de l'absorption des cations basiques, due au pH acide du sol. Hallett *et al.* (2006) ont également constaté que le pH acide du sol entraîne un déséquilibre nutritionnel en Ca et en Mg chez l'érable à sucre, ce qui affecte négativement sa croissance. Par ailleurs, elle réagit favorablement à un sol légèrement acide à neutre (pH compris entre 5,5 et 7,3) (Godman, 1965, cité par Burns *et al.*, 1990) et à la disponibilité des nutriments. La récente étude de Soubeyrand *et al.* (2024), réalisée à l'échelle régionale du Québec sur des arbres adultes, a mis en évidence une influence significativement positive de la CEC sur la croissance de cette espèce, tandis que le pH acide exerçait une influence négative.

Épinette rouge

L'épinette rouge est une espèce conifère qui, dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est, se trouve dans les types écologiques de la sapinière à épinette rouge ou noire mésique et de la sapinière à épinette rouge hydrique (Grondin *et al.*, 1999). Les résultats de l'étude menée par Bédard (2002) montrent que l'épinette rouge présente un taux de croissance élevé dans le type écologique de la sapinière à épinette rouge

mésique. En forêt tempérée mixte, l'épinette rouge est une espèce compagne tolérante à l'ombre qui s'établit préférentiellement sous des ouvertures irrégulières de taille intermédiaire de la canopée (100 – 300 m²) (Dumais et Prévost, 2014). Sur le plan des conditions du sol, elle est une espèce exigeante en nutriments et présente un bon développement sur les microsites frais, humides et bien drainés (Gordon, 1976; O'Brien *et al.*, 2008).

Sapin baumier

Dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est, le sapin baumier est présent dans divers types écologiques. La sapinière à bouleau jaune xérique et la sapinière à Thuya hydrique figurent parmi les types écologiques où le sapin baumier est présent (Grondin *et al.*, 1999). Cette espèce présente un faible taux de croissance dans le type écologique de sapinière à épinette rouge mésique. En revanche, elle présente un bon taux de croissance dans le type écologique de la bétulaie jaune à sapin (Fortin, 2005). En forêt boréale mixte (partie orientale), le sapin baumier, un conifère tolérant à l'ombre (Boulet et Huot, 2013), domine dans les petites trouées (< 200 m²) (Kneeshaw et Prévost, 2007). Robert *et al.* (2012) ont constaté que l'établissement des semis de sapin baumier dépend davantage du sol, contrairement à d'autres espèces, dont l'établissement repose davantage sur les débris ligneux décomposés. En ce qui concerne sa croissance, la littérature disponible indique que cette espèce préfère les microsites riches en éléments nutritifs (N et cations basiques). Par exemple, dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est, il a été constaté que la disponibilité en N du sol est la variable du sol la plus importante pour sa croissance (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021). À l'échelle régionale du Québec, Soubeyrand *et al.* (2024) ont mis en évidence une influence significativement positive de la CEC sur la croissance du sapin baumier. Toutefois, dans ces études (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021 ; Soubeyrand *et al.*, 2024), l'âge des arbres individuels n'a pas été pris en compte afin d'évaluer plus précisément l'impact des propriétés physico-chimiques des sols sur la croissance de cette espèce. En effet, à un âge avancé, il peut être difficile d'évaluer une relation directe entre la croissance du sapin baumier et la disponibilité des éléments nutritifs du sol. À titre d'exemple, Hunt *et al.* (1999) ont constaté un déclin

de la croissance des individus du sapin baumier âgés de plus de 73 ans, malgré l'enrichissement du sol en N et l'ajout d'eau, en raison de l'accumulation de masse respiratoire liée au déséquilibre entre la respiration et la photosynthèse.

Objectifs et hypothèses. Objectifs général et spécifiques. L'objectif général de cette étude était d'évaluer la relation entre les propriétés du sol et la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite en forêt tempérée mixte du Québec. L'accent était mis sur le bouleau jaune, l'érable à sucre, l'épinette rouge et le sapin baumier.

De manière spécifique, il s'agissait de :

(1) déterminer les caractéristiques des microsites occupés par les espèces en analysant les relations entre les propriétés du sol et l'occupation de ces microsites.

(2) identifier, pour chaque espèce, les variables du sol liées à la variation de la croissance individuelle.

Hypothèses. H1 : Les espèces se distinguent par les propriétés du sol des microsites qu'elles occupent, ce qui suggère l'existence de niches écologiques différenciées. Nous nous attendions à ce que, même si ces espèces cohabitent, les microsites occupés par le bouleau jaune soient positivement associés au stock de N dans le sol, conformément aux observations de Gauthray-Guyénet *et al.* (2018). En ce qui concerne l'érable à sucre, nous nous attendions à ce que ses microsites soient associés positivement au Ca et au Mg (Collin *et al.*, 2016), en revanche, ceux de l'épinette rouge soient positivement associés à l'humidité (Gordon, 1976). Par ailleurs, pour le sapin baumier, nous nous attendions à des associations potentiellement plus faibles entre les microsites qu'il occupe et les propriétés du sol, en raison de sa capacité à occuper des types de sols diversifiés (Grondin *et al.*, 1999).

H2 : Indépendamment des microsites occupés, la croissance individuelle des arbres répond différemment aux propriétés du sol selon les espèces. La CEC aurait un effet positif sur la croissance individuelle du bouleau jaune, de l'érable à sucre et du sapin

baumier, conformément aux résultats de Soubeyrand *et al.* (2024). Par ailleurs, l'eau disponible pour l'arbre dans le sol aurait un effet positif sur la croissance de l'épinette rouge, conformément à ses exigences élevées en matière d'humidité du sol (Gordon, 1976; O'Brien *et al.*, 2008). En plus de la CEC, nous nous attendions à un effet positif du stock de N dans le sol sur la croissance du bouleau jaune et du sapin baumier (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018, 2021). Enfin, nous nous attendions à ce que le pH acide ait un effet négatif sur la croissance de l'érable à sucre, conformément à sa sensibilité à l'acidité du sol (Hallett *et al.*, 2006 ; Ouimet *et al.*, 1996 ; Soubeyrand *et al.*, 2024).

**1. COMPRENDRE LA RELATION SOL-CROISSANCE INDIVIDUELLE DES
ARBRES À L'ÉCHELLE DU MICROSITE EN FORÊT TEMPÉRÉE MIXTE DU
QUÉBEC**

Jethro Katula Mumvudi^{1,2}, Valentina Buttò ^{1,2} et Osvaldo VALERIA^{1,2}

¹ Institut de recherche sur les forêts (IRF), Université du Québec en Abitibi-
Témiscamingue, 445, boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

² Chaire en aménagement forestier durable UQAT-UQAM, 445, boul. de l'Université,
Rouyn-Noranda, QC, J9X 5E4, Canada

Résumé

À l'échelle de l'arbre, mieux comprendre la relation sol-croissance favorise le développement des indicateurs de croissance. Toutefois, la rareté des données de sol à haute résolution spatiale ($\leq 20 \times 20$ m), couplée à la complexité des interactions entre le sol, les caractéristiques structurales des arbres (âge, hauteur et surface de la couronne) et la compétition, qui influencent la croissance, complique la modélisation de cette relation. Dans cette étude, quatre espèces dominantes de la forêt tempérée du Québec ont été choisies : bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et le sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.]. Nous avons utilisé une base de données comprenant 150 placettes (résolution de 20×20 m) réparties aléatoirement dans la zone d'étude. Pour chaque placette, les informations topographiques (pente, élévation et indice d'humidité topographique) étaient disponibles. Pour chaque arbre, nous disposons de mesures des caractéristiques structurales, de la compétition subie (indice de Hegyi) ainsi que de la croissance individuelle (accroissement moyen de surface terrière entre 2009 et 2018). Les données de sol ont été collectées à l'échelle du microsite (résolution de 5×5 m) occupé par chaque arbre, dans les horizons organique et minéral. Pour chaque espèce, une première régression linéaire a été réalisée afin de retirer les effets des caractéristiques structurales et de la compétition sur la croissance. Les résidus issus de ce modèle ont ensuite été utilisés comme variable réponse, définie comme « accroissement moyen de surface terrière résiduelle ». À travers des analyses multivariées, nous avons constaté que les quatre espèces occupent des microsites présentant des propriétés physico-chimiques du sol globalement similaires. En revanche, leurs réponses de croissance aux propriétés du sol diffèrent selon l'espèce. En effet, la croissance pour le bouleau jaune est affectée positivement par le stock d'azote (N) dans l'horizon minéral. La croissance, chez l'érable à sucre et le sapin baumier est affectée négativement par le potentiel hydrogène (pH) dans l'horizon minéral. Chez le sapin baumier, la croissance est aussi affectée négativement par la pente. Pour l'épinette rouge, la croissance est positivement associée à la capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon minéral et à l'élévation, tandis que la teneur en limon a un effet négatif. Ces résultats suggèrent que bien que les espèces étudiées occupent des microsites similaires du point de vue des propriétés du sol, leurs réponses de croissance aux variables du sol sont fortement spécifiques à l'échelle du microsite. Ceci sert donc de base au développement de modèles de croissance des arbres individuels plus performants.

Mots-clés : Microsite, propriétés du sol, azote, pH, texture, humidité, productivité forestière, forêt tempérée, surface terrière.

Keywords: Microsite, soil properties, nitrogen, pH, texture, moisture, forest productivity, temperate forest, basal area.

1.1. Introduction

À l'échelle de l'arbre, la croissance individuelle constitue un indicateur clé pour relier les conditions locales du milieu, notamment celles du sol, aux réponses des espèces et pour orienter les interventions sylvicoles de manière plus fine (Metsaranta *et al.*, 2024). En écologie forestière, la croissance individuelle des arbres se mesure par des incréments dendrométriques, tels que les incréments de hauteur (ΔH) (Uzoh et Oliver, 2006), de croissance radiale ou de diamètre à hauteur de poitrine (ΔDHP), de largeur des cernes et de surface terrière (Basal Area Index ou BAI, en anglais) (Vanclay, 1994 ; Vospernik *et al.*, 2010 ; Wykoff, 1990). De nombreuses études ont montré que les propriétés physico-chimiques du sol, notamment la texture (argile et limon), le potentiel hydrogène (pH) et la disponibilité des nutriments, permettent d'expliquer une part significative de la variabilité des incréments de croissance individuelle à l'échelle de l'arbre (Gadermaier *et al.*, 2024 ; Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018 ; Lévesque *et al.*, 2016). Mettre en relation ces incréments dendrométriques et les propriétés du sol contribue au développement de modèles de croissance basés sur des arbres individuels (Gadermaier *et al.*, 2024), avec la possibilité de les adapter à grande échelle pour une meilleure planification de la gestion des forêts (Fortin et Lavoie, 2022 ; Qin et Cao, 2006).

En forêt tempérée mixte du Québec, le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et le sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.] sont parmi les espèces représentatives des assemblages des essences dominantes (Hermosilla *et al.*, 2022, 2024). Ces espèces présentent une importance socio-économique notable, en particulier pour la filière du bois d'œuvre qui valorise le bouleau jaune et l'épinette rouge (MRNF, 2025). Dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est, la coexistence du sapin baumier et du bouleau jaune constitue un exemple bien documenté de stratégies écologiques contrastées et de partage des ressources (Duchesne et Prévost, 2013 ; Kneeshaw et Prévost, 2007 ; Raymond *et al.*, 2018). Cette coexistence repose sur une différenciation des niches écologiques, tant dans le temps que dans l'espace (Chesson, 2000 ; Kneeshaw et Prévost, 2007). La niche écologique réalisée par une espèce correspond à l'espace environnemental qu'elle occupe en présence de compétition exercée par au moins

une autre espèce voisine (Hutchinson, 1975, cité par Lamontagne et Shipley, 2022). Ce choix de l'espace dépend de la stratégie de régénération et de l'utilisation des ressources locales (p.ex. nutriments) pour la croissance d'une espèce (Lamontagne et Shipley, 2022). Sur le plan stratégie de régénération, le bouleau jaune est généralement plus abondant dans les grandes trouées ($> 800 \text{ m}^2$), tandis que le sapin baumier domine dans les petites trouées ($< 200 \text{ m}^2$) (Kneeshaw et Prévost, 2007). Cette complémentarité favorise également la régénération d'espèces compagnes, telles que l'épinette rouge et l'érable à sucre, qui s'établissent préférentiellement dans des ouvertures de la canopée faibles (Duchesne et Prévost, 2013 ; Dumais et Prévost, 2007 ; Gasser *et al.*, 2010; Kneeshaw et Prévost, 2007). Toutefois, si les mécanismes de coexistence et de régénération sont relativement bien documentés, le rôle des propriétés du sol dans la modulation de la croissance individuelle des arbres adultes demeure largement sous-étudié à l'échelle du microsite pour ces espèces. Or, chez les arbres adultes, la croissance résulte de compromis écophysologiques, notamment les traits morphologiques et les stratégies d'utilisation des ressources dans le sol (Archambault *et al.*, 2019 ; Lamontagne et Shipley, 2022 ; Vleminckx *et al.*, 2023). Ces derniers, étroitement liés à la disponibilité locale des ressources du sol, conditionnent la performance individuelle et, à terme, la dynamique et la résilience des peuplements (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021). Mieux comprendre l'influence des propriétés physico-chimiques du sol sur la croissance individuelle de ces espèces demeure un défi pour le développement de modèles de croissance des arbres.

Parmi les propriétés physico-chimiques influençant la croissance des arbres figurent les nutriments essentiels. Ces derniers sont principalement l'azote (N), le phosphore (P) et le potassium (K), qui constituent les macronutriments primaires, ainsi que le calcium (Ca) et le magnésium (Mg) qui appartiennent au groupe des macronutriments secondaires (Datnoff *et al.*, 2023 ; Tripathi *et al.*, 2022 ; Veazie *et al.*, 2020). Du point de vue chimique, le Ca, le Mg et le K sont considérés comme des cations échangeables, puisqu'ils permettent de déterminer la capacité d'échange cationique du sol (CEC), qui est un indicateur clé de la fertilité d'un sol (Meyer *et al.*, 1994 ; Tello

Lacal, 2018). En somme, ces deux catégories de nutriments jouent un rôle majeur pour un arbre (Lafleur *et al.*, 2005 ; Meyer *et al.*, 1994).

En forêt boréale, la disponibilité en N est souvent considérée comme un déterminant central de la croissance des arbres (Lafleur *et al.*, 2005). En effet, le N favorise l'accroissement de la biomasse ligneuse, le développement foliaire et soutient l'activité photosynthétique (Barker *et al.*, 2002; Cleve *et al.*, 1990). Cependant, contrairement aux forêts tropicales, où la croissance est souvent limitée par le P, le N constitue un facteur limitant de la croissance dans les forêts boréales et tempérées (LeBauer et Treseder, 2008 ; Vitousek et Howarth, 1991). Cette limitation est étroitement liée aux conditions climatiques propres aux écosystèmes boréaux et tempérés, marquées par un climat froid et des sols acides, qui ralentissent les processus de minéralisation de N (Du *et al.*, 2020 ; Thurner *et al.*, 2025). En réponse à cette limitation en N, les espèces de plantes ont développé des stratégies, reposant notamment sur les associations mycorhiziennes, pour l'acquisition de N (Näsholm *et al.*, 2009 ; Templer *et al.*, 2007).

De nombreuses études montrent que la disponibilité en N et la CEC sont étroitement liées au pH, à la texture du sol et à la matière organique (Booth *et al.*, 2005; Curtin et Rostad, 1997 ; Duchesne et Ouimet, 2009 ; Ouimet et Camiré, 1995 ; Spohn et Stendahl, 2024). En sols forestiers acides (pH < 5), la baisse du pH réduit la disponibilité des cations échangeables, notamment le Ca et le Mg (Duchesne et Ouimet, 2009 ; Ouimet et Camiré, 1995). Cela fait que la CEC est une variable dépendante du pH (Helling *et al.*, 1964). De plus, le pH influence la vitesse de décomposition de la matière organique dans le sol (Spohn et Stendahl, 2024), ce qui affecte la disponibilité en N. Cette disponibilité est souvent mesurée par le rapport C/N. Un rapport C/N élevé indique généralement une décomposition lente de la matière organique (donc moins de N minéral disponible). À l'inverse, un rapport C/N faible suggère une décomposition plus rapide de la matière organique et une forte disponibilité des nutriments (Booth *et al.*, 2005). La matière organique hautement décomposée présente des charges négatives qui retiennent les cations échangeables (Wen *et al.*, 2025). La rétention de ces cations échangeables s'observe également

dans les sols à texture caractérisée par une bonne proportion de particules argileuses, ce qui accroît la CEC (Meyer *et al.*, 1994 ; Solly *et al.*, 2020).

La majorité des études évaluent la relation sol-croissance à l'aide de variables du sol classiques (disponibilité en N, rapport C/N, pH, CEC, texture et rétention en eau) utilisées comme indicateurs des conditions du sol contrôlant la croissance des arbres (Cienciala *et al.*, 2016 ; Gadermaier *et al.*, 2024 ; Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021 ; Lévesque *et al.*, 2016 ; Soubeyrand *et al.*, 2024). Les résultats de ces études indiquent que l'effet de ces variables sur la croissance peut varier selon les espèces, ce qui reflète des exigences écologiques et des stratégies écophysiological contrastées. Par exemple, à l'échelle régionale du Québec, Soubeyrand *et al.* (2024) ont montré que la croissance diamétrale du bouleau jaune, du sapin baumier et de l'érable à sucre est positivement associée à la CEC du sol. En revanche, contrairement au bouleau jaune et au sapin baumier, la même étude a mis en évidence une réponse négative de l'érable à sucre à la proportion d'argile et au pH. En effet, la CEC reflète la capacité du sol à retenir et à fournir des cations nutritifs, notamment le Ca et le Mg, éléments clés pour la nutrition et la croissance des arbres (Hansson *et al.*, 2020). Ces deux nutriments sont nécessaires pour la croissance de l'érable à sucre (Collin *et al.*, 2016), et un pH acide peut induire un déséquilibre nutritionnel en Ca et en Mg chez cette espèce (Hallett *et al.*, 2006). En ce qui concerne le bouleau jaune, Gauthray-Guyénet *et al.* (2018) ont mis en évidence une corrélation positive entre sa surface terrière relative et la concentration en N inorganique dans le Bas-Saint-Laurent. Cependant, la relation entre le sol et la croissance individuelle des arbres matures de cette espèce dans le contexte forestier mixte du Québec demeure peu documentée. Les mêmes auteurs (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021) ont révélé une augmentation de la croissance relative du sapin baumier avec l'augmentation de la disponibilité en N du sol. Quant à l'épinette rouge, l'espèce pourrait mieux se développer sur des sites frais et humides (Gordon, 1976) ; des expériences ont montré qu'une bonne humidité du sol favorise la croissance des semis (O'Brien *et al.*, 2008). En somme, les études mentionnées ci-dessus indiquent que la réponse de croissance aux propriétés du sol varie selon les espèces. Par ailleurs, ces études antérieures ont généralement été menées soit à une

échelle spatiale plus large, notamment le long de gradients climatiques régionaux (p. ex. Soubeyrand *et al.*, 2024), soit sur des individus n'ayant pas encore atteint la maturité (p. ex. O'Brien *et al.*, 2008). Ou encore à partir de données de sol ne reflétant pas les conditions mesurées à l'échelle fine du microsite occupé par l'arbre (p. ex. Gauthray-Guyénet *et al.*, 2021). Ce dernier peut parfois compliquer la compréhension de la relation sol-croissance à l'échelle de l'arbre, puisque les études révèlent qu'au sein d'un même peuplement, les propriétés du sol peuvent présenter une hétérogénéité spatiale fine entre microsites, liée notamment à la microtopographie (pente, monticule, fosse) (Liu *et al.*, 2020 ; Tauc *et al.*, 2020). Ces contrastes des conditions du sol modulent l'humidité et la texture à différentes profondeurs (Tauc *et al.*, 2020), ainsi que la disponibilité en nutriments (Šamonil *et al.*, 2016), influençant ainsi la composition, la distribution et la croissance des espèces dans un peuplement (Barker Plotkin *et al.*, 2017 ; Simon *et al.*, 2011 ; Smirnova *et al.*, 2011). Toutefois, la disponibilité limitée de données de sol à haute résolution spatiale (p. ex. $\leq 20 \times 20$ m) constitue un défi particulièrement critique pour capturer cette hétérogénéité spatiale fine entre microsites (Arrouays *et al.*, 2017 ; Lemerrier *et al.*, 2022 ; Mansuy *et al.*, 2014 ; Paré *et al.*, 2024b). À ce défi s'ajoute l'influence des caractéristiques structurales de l'arbre, telles que l'âge, la hauteur et la surface de la couronne, ainsi que celle de la compétition subie par l'arbre, sur la croissance individuelle (Boakye *et al.*, 2023 ; Lévesque *et al.*, 2016 ; Wyckoff, 1990). En général, chez les arbres adultes, la croissance individuelle est négativement corrélée à l'âge et à la compétition (Boakye *et al.*, 2021 ; Chavardès *et al.*, 2023 ; Mailly *et al.*, 2003), mais positivement corrélée à la hauteur et à la surface de la couronne (Korol *et al.*, 1995 ; Wyckoff et Clark, 2005). Ces caractéristiques structurales et la compétition interagissent avec les variables du sol, ce qui complique la modélisation de la relation entre le sol et la croissance individuelle (Fritts, 1971).

Par conséquent, la présente étude visait à pallier ces défis et à contribuer à combler le manque de connaissances quant à la compréhension actuelle de la relation sol-croissance. L'objectif général de cette étude était d'analyser la relation entre les propriétés du sol et la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite en

forêt tempérée mixte du Québec. Plus spécifiquement, cette étude avait pour objectif de : (i) caractériser les microsites occupés par les espèces en analysant les associations entre les propriétés du sol et l'occupation des microsites ; et (ii) identifier, pour chaque espèce, les variables du sol expliquant la variabilité de la croissance individuelle. Nous avons formulé les hypothèses suivantes : H1 — les espèces se distinguent par les propriétés du sol des microsites qu'elles occupent, suggérant des niches écologiques réalisées contrastées. Nous nous attendions à ce que les microsites occupés par le bouleau jaune soient positivement associés au stock de N dans le sol, conformément aux observations de Gauthray-Guyénet *et al.* (2018). En ce qui concerne l'érable à sucre, nous nous attendions à ce que les microsites qu'il occupe soient positivement associés au Ca et au Mg (Collin *et al.*, 2016). Les microsites occupés par l'épinette rouge seraient positivement associés à l'humidité (Gordon, 1976). Par ailleurs, pour le sapin baumier, en raison de sa capacité à être présent dans divers types de sols (Grondin *et al.*, 1999), nous nous attendions à des associations moins spécifiques entre les microsites qu'il occupe et les propriétés du sol. H2 — indépendamment des microsites occupés, la croissance individuelle des arbres répond différemment aux propriétés du sol selon les espèces. Conformément aux résultats de Soubeyrand *et al.* (2024), nous nous attendions à ce que la CEC ait un effet positif sur la croissance individuelle du bouleau jaune, de l'érable à sucre et du sapin baumier. Par ailleurs, pour l'épinette rouge, conformément à ses exigences élevées en matière d'humidité du sol (Gordon, 1976; O'Brien *et al.*, 2008), nous nous attendions à ce que sa croissance soit influencée positivement par l'eau disponible pour l'arbre dans le sol. En plus de la CEC, nous nous attendions à un effet positif du stock de N dans le sol sur la croissance du bouleau jaune et du sapin baumier (Gauthray-Guyénet *et al.*, 2018, 2021). Enfin, conformément à la sensibilité de l'érable à sucre à l'acidité du sol (Hallett *et al.*, 2006 ; Ouimet *et al.*, 1996 ; Soubeyrand *et al.*, 2024), nous nous attendions à ce que le pH acide ait un effet négatif sur sa croissance.

1.2. Matériel et méthode

1.2.1. Zone d'étude

La zone d'étude couvre environ 54 km² (47° 0' N, 71° 35' W) de l'extrême sud-ouest du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est (Figure 1), et

correspond à la sous-région des Hautes collines de Saint-Tite-des-Caps (4d-M) (Gouvernement du Québec, 2019 ; Grondin *et al.*, 1999). L'altitude varie typiquement entre 200 et 600 m ; la température annuelle moyenne est d'environ 5 °C et les précipitations annuelles moyennes varient entre 1 200 et 1 600 millimètres (mm). Les dépôts de surface sont dominés par le Till (Cyr *et al.*, 2017). La saison de croissance dure environ 160 jours (de début mai à début octobre) (Grondin *et al.*, 1999). La végétation correspond à une forêt tempérée mixte à feuillus et conifères tolérants (Boulet et Huot, 2013).

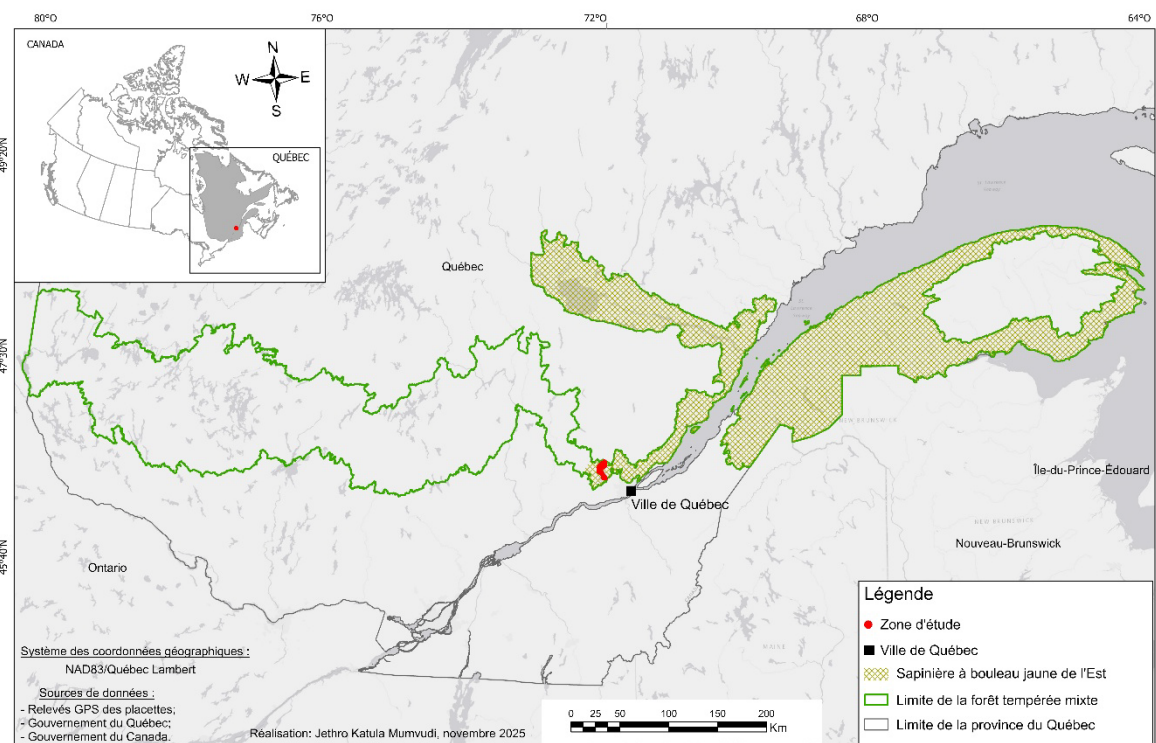


Figure 1
Localisation de la zone d'étude (en rouge) dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est.

1.2.2. Échantillonnage et plan expérimental

150 placettes circulaires de 400 m² (rayon de 11,28 m) distribuées aléatoirement au sein de la zone d'étude ont été utilisées à partir de la base de données du Service canadien des forêts. Pour chaque placette, nous avons extrait trois variables

topographiques caractéristiques : l'élévation, la pente et l'indice d'humidité topographique (topographic wetness index, ou TWI en anglais). Ces variables proviennent de données LiDAR (Light Detection and Ranging) aéroportées à une résolution de 1 m, disponibles sur Forêt Ouverte, le portail d'échange de données du gouvernement du Québec (Gouvernement du Québec, 2025). Chaque placette a été partitionnée en une grille régulière de 16 microsites de 5 x 5 m (Figure 2a) afin de faciliter la sélection des arbres d'étude et la collecte de données de sol à haute résolution spatiale (fine échelle spatiale).

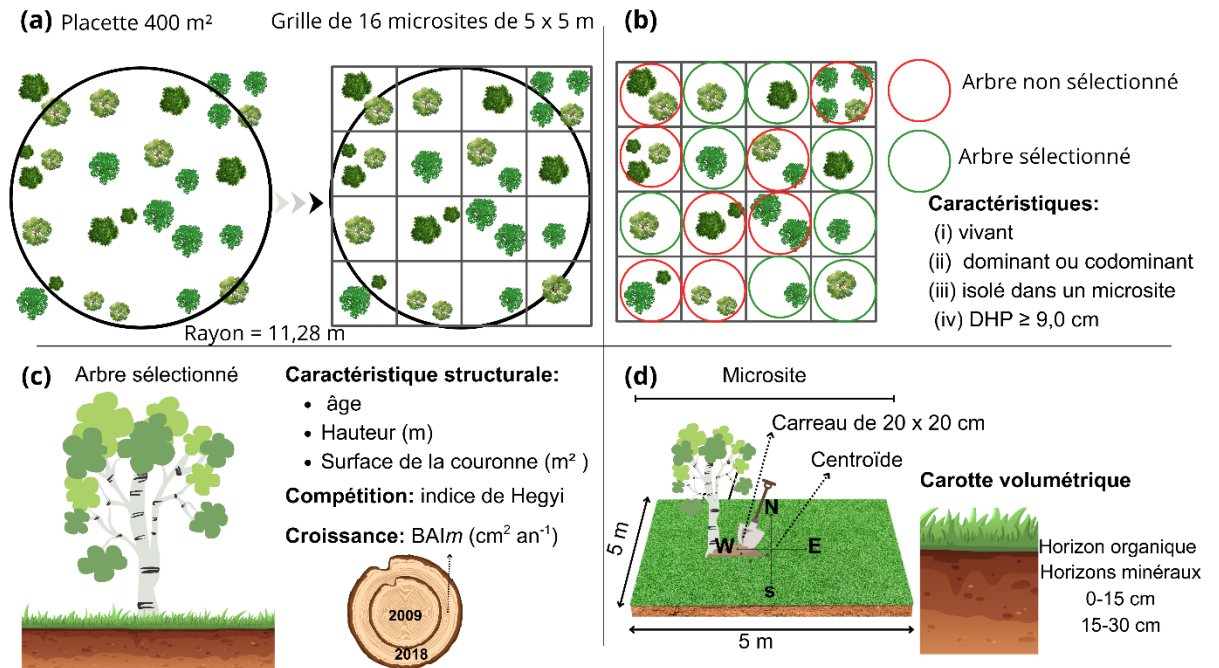


Figure 2
Protocole d'échantillonnage utilisé dans chaque placette sélectionnée dans la zone d'étude. (a) Placette de 400 m² circulaire et carrée, puis partitionnée en une grille régulière de 16 microsites de 5 x 5 m. (b) identification de microsite (vert sélectionné et en rouge non sélectionné). (c) Caractéristiques dendrométriques mesurées pour chaque arbre sélectionné et (d) Collecte de données de sol (carreau de 20 cm x 20 cm) dans chaque microsite. Abréviations : DHP (diamètre à hauteur de poitrine mesuré à 1,3 m du sol) et BAIm (accroissement moyen de surface terrière).

Nous avons fixé quatre critères pour sélectionner les arbres d'étude : (i) être vivant ; (ii) être dominant ou codominant ; (iii) être isolé dans un microsite ; et (iv) avoir un DHP (mesuré à 1,3 m du sol) $\geq 9,0$ cm (Figure 2 b). Au total, 349 arbres d'étude ont été sélectionnés : 162 bouleaux jaunes, 64 érables à sucre, 39 épinettes rouges et 84 sapins baumiers. Chaque arbre d'étude avait fait l'objet de deux inventaires dendrométriques (en 2009 et en 2018). La croissance pour chaque arbre a été calculée en termes d'accroissement moyen de surface terrière entre les deux années ($BAIm_{(2009-2018)}$), exprimée en $\text{cm}^2 \text{an}^{-1}$ (Équation 1).

$$BAIm_{(2009-2018)} = \left[\pi \left(\frac{DHP_{2018}}{2} \right)^2 - \pi \left(\frac{DHP_{2009}}{2} \right)^2 \right] \frac{1}{10} \quad (1)$$

Où $BAIm_{(2009-2018)}$ est accroissement moyen de surface terrière entre 2009 et 2018 ; π est une constante mathématique égale à 3,14 ; DHP_{2009} et DHP_{2018} sont respectivement le diamètre à hauteur de poitrine mesuré en 2009 et en 2018 ; et 10 correspond au nombre d'années séparant la première à la deuxième mesure du DHP .

1.2.3. Caractéristiques structurales de l'arbre et la compétition

Les caractéristiques structurales de chaque arbre et la compétition ont été déterminées lors de la première visite en 2009. Dans notre étude, les variables structurales considérées sont l'âge, la hauteur (m) et la surface de la couronne (m^2). La compétition exercée par les arbres voisins (arbres dont les couronnes touchaient la couronne de l'arbre d'étude) a été calculée à l'aide de l'indice de Hegyi (Hegyi, 1974). Le choix de cet indice se justifie par le fait qu'il permet d'estimer la compétition exercée par l'ensemble de ses voisins sur un arbre, en tenant compte de leur taille et de leur distance, quelle que soit leur orientation (Équation 2). Il est donc mieux adapté pour modéliser la croissance individuelle dans le contexte forestier mixte (Hartmann *et al.*, 2009 ; Hegyi, 1974 ; Mailly *et al.*, 2003).

$$\text{Indice de Hegyi} = \sum_{j=1}^n \frac{D_j}{D_i} \cdot \frac{1}{L_{ij}} \quad (2)$$

Où n est le nombre d'arbres voisins concurrents de l'arbre d'étude (cible); D_j est le diamètre de l'arbre cible; D_i est le diamètre de l'arbre voisin concurrent j de l'arbre i ; L_{ij} est la distance entre l'arbre cible i et l'arbre voisin concurrent j .

1.2.4. Variables du sol

Les variables du sol ont été également collectées et déterminées à la première visite de 2009. Dans chaque microsite (5 x 5 m), deux transects perpendiculaires centrés sur le centroïde (axes nord-sud et est-ouest) ont été tracés pour faciliter l'établissement du point d'échantillonnage le plus proche de l'arbre d'étude. Ce point a respectivement été établi à 1 m du centroïde. Ensuite, au moyen d'un carreau de 20 x 20 cm, les carottes volumétriques ont été prélevées dans (i) l'horizon organique et (ii) l'horizon minéral 0-15, en vue d'analyses physico-chimiques.

Les variables physiques considérées dans cette étude sont la texture (proportions d'argile et de limon) et l'épaisseur de la couche organique (OLT). Le pourcentage en matière organique (MO) a été calculé à partir de la concentration en C exprimée en % multipliée par 1,72, qui est le facteur de conversion du C organique du sol en MO du sol (Pribyl, 2010; Sprengel, 1827). Les analyses ont été réalisées sur la fraction plus petite que 2 mm, après séchage à l'air ou au four, pour les contenus en C et en N. Les méthodes utilisées sont celles décrites par Gauthray-Guyénet *et al.* (2018).

Quant aux variables chimiques, elles comprennent le pH mesuré dans une solution de CaCl_2 , le rapport C/N (concentrations en C et en N), le stock de N, les concentrations en Ca et en Mg, ainsi que la CEC et la capacité de rétention d'eau disponible du sol (CRE). Cette dernière correspond à la capacité du sol à retenir l'eau disponible pour la plante sous une tension (Gadermaier *et al.*, 2024; Rai *et al.*, 2017). La Fonction R ci-annexée (Annexe A) présente les différentes étapes conduisant à l'obtention de la valeur de CRE en cm. La CRE a été obtenue à l'aide des équations de Saxton et Rawls (2006), qui utilisent le contenu en matière organique, la texture du sol et la masse volumique des particules de taille inférieure à 2 mm. L'équation 3 ci-dessous démontre comment le stock de N a été obtenu pour chaque horizon (organique et minéral 0-15 cm).

$$\text{Stock de } N = \left(\frac{[N]}{100} \right) \cdot \frac{M_{\text{sol}}}{\pi \left(\frac{D_{\text{cyl}}}{2} \right)^2} \cdot \left(\frac{10\,000}{1\,000} \right) \quad (3)$$

Où N est l'azote ; $[N]$ est la concentration en azote en % ; M_{sol} est la masse de sols en grammes (g) ; et D_{cyl} est le diamètre du carottier.

Les cations échangeables (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+) et acides, notamment le manganèse (Mn^{2+}), le fer (Fe^{2+}) et l'aluminium (Al^{3+}), ont été extraits au Mehlich-3 puis dosés par ICP-OES (Optical Emission Spectrometer, Perkin Elmer, Optima) (Ziadi et Tran, 2007), en suivant le protocole décrit par Gauthray-Guyénet *et al.* (2018). Ensuite, nous avons considéré la CEC en cmolc kg^{-1} comme la somme des cations échangeables et acides (Hendershot *et al.*, 2007 ; Hendershot et Duquette, 1986 ; Merzouki *et al.*, 2025). L'inclusion de ces cations acides vise à mieux refléter la CEC effective des sols acides (Nel *et al.*, 2023 ; Zgorelec *et al.*, 2019). Toutes les autres propriétés chimiques ont été déterminées selon les mêmes méthodes décrites par Gauthray-Guyénet *et al.* (2018).

En ce qui concerne les valeurs manquantes observées dans l'horizon minéral 0-15 cm (NA ; Tableau 1), nous avons utilisé la méthode d'appariement prédictif de la moyenne (*Predictive mean matching*, pmm) du package *mice* (*Multivariate Imputation by Chained Equations*) pour les imputer pour chaque variable du sol en fonction de l'espèce (Buuren et Groothuis-Oudshoorn, 2011). Toutes les variables explicatives ont été standardisées par la méthode z-score (soustraction de la moyenne et division par l'écart-type) afin de les mettre sur une même échelle de mesure avant les analyses statistiques (Andrade, 2021 ; Borcard *et al.*, 2018).

Tableau 1
Variable réponse (croissance) et variables explicatives (structurales, compétition, sol et topographiques) pour
chaque espèce étudiée. Les valeurs moyennes sont présentées avec leurs écarts-types (\pm). NA : valeurs non
disponibles ou manquantes.

Variables		Espèces			
		Bouleau jaune	Épinette rouge	Érable à sucre	Sapin baumier
Croissance					
<i>BAIm</i> _(2009–2018) (cm ² an ⁻¹)		21±13	16±8	11±10	16±9
Structurales					
Âge (année)		68±27	67±26	72±24	47±22
Hauteur (m)		20±2	18±3	20±3	18±3
Surface de la couronne (m ²)		63±39	17±10	49±32	16±11
Compétition					
Indice de Hegyi		2±4	2±1	3±9	2±2
Sol					
pH (CaCl ₂)	Horizon				
	Organique	3,45±0,34	3,06±0,30	3,48±0,31	3,23±0,34
Argile (%)	Minéral	3,82±0,32	3,72±0,30	3,86±0,27	3,79±0,31
		NA= 2	NA = 2	NA= 1	NA = 1
	Minéral	11,69±4,52	10,51±5,54	12,15±3,94	12,12±6,82
		NA = 3	NA = 2	NA= 2	NA = 2
Limons (%)	Minéral	31,84±10,27	29,68±10,68	34,44±10,38	34,44±10,38
		NA= 3	NA = 2	NA=2	NA = 2
CRE (cm)	Organique	2,52±1,75	3,57±1,55	2,06±1,10	3,04±2,30
	Minéral	2,50±0,95	2,09±0,98	2,75±0,86	2,31±0,91
		NA= 8	NA = 2	NA = 2	NA = 5

Variables*		Espèces			
		Bouleau jaune	Épinette rouge	Érable à sucre	Sapin baumier
Sol	Horizon				
C/N	Organique	20,51±3,07	26,71±5,99	19,89±2,60	24,03±4,84
	Minéral	22,65±16,53 NA = 2	25,43±11,96 NA = 3	18,67±2,88 NA = 2	28,15±45,59 NA = 1
Stock de N (kg m ⁻¹)	Organique	0,18±0,17	0,19±0,07	0,14±0,10	0,19±0,19
	Minéral	0,25±0,10 NA = 8	0,18±0,10 NA = 2	0,28±0,09 NA = 2	0,22±0,10 NA = 4
CEC (cmolc kg ⁻¹)	Organique	22,07±8,11	17,47±4,92	23,52±8,50	20,39±6,43
	Minéral	21,72±6,80 NA = 2	18,32±8,84 NA = 2	22,62±4,33 NA = 1	21,65±7,50 NA = 1
Mg (cmolc kg ⁻¹)	Organique	1,72±0,79	1,82±0,82	1,69±0,74	1,69±0,74
	Minéral	0,13±0,08 NA = 2	0,09±0,05 NA = 2	0,16±0,08 NA = 1	0,16±0,08 NA = 1
Ca (cmolc kg ⁻¹)	Organique	7,98±3,97	5,88±3,62	9,27±5,24	9,27±5,24
	Minéral	0,33±0,39 NA = 2	0,14± 0,12 NA=2	0,37±0,34 NA= 1	0,37±0,34 NA = 1
OLT (cm)		9±6,24	12,74±5,53	7,35±3,94	10,86±8,21
Topographique					
Élévation (m)		350±97	367±91	334±93	319±100
Indice d'humidité topographique (TWI)		6,44±1,17	6,53±1,01	6,18±1,08	7,06±1,30
Pente (°)		10±5	7±4	12±5	6±4

* pH (potentiel hydrogène), CRE (capacité de rétention d'eau disponible du sol), C/N (rapport entre les concentrations en carbone et en azote), N (azote), CEC (capacité d'échange cationique), Ca (concentration en calcium, Ca²⁺), Mg (concentration en magnésium, Mg²⁺), OLT (épaisseur de la couche organique du sol).

1.3. Analyses statistiques

1.3.1. Analyses des associations entre les propriétés du sol et occupation des microsites par les espèces

L'hypothèse d'occupation des microsites et de niche écologique a été testée à l'aide d'analyses multivariées, en comparant les propriétés physico-chimiques des sols associées aux microsites occupés par chaque espèce. Pour ce faire, nous avons effectué une analyse en composantes principales (ACP) (Borcard *et al.*, 2011) couplée à une analyse de la variance (ANOVA). L'ACP a été réalisée via la fonction *PCA* du package *FactoMineR* (Husson *et al.*, 2016), afin d'explorer la structure multivariée des microsites en fonction des variables du sol et de visualiser la position des microsites associés à chaque espèce le long des axes principaux représentant des gradients du sol synthétiques. Les valeurs du cosinus carré (\cos^2) des variables ont permis d'identifier la contribution et la représentation de chaque variable sur les axes principaux. La présentation graphique des résultats de l'ACP a été réalisée à l'aide de la fonction *fviz_pca_var* du package *factoextra* (Kassambara et Mundt, 2017). Afin de vérifier la différence multivariée entre espèces en termes de microsites occupés ($p < 0,05$), nous avons utilisé les scores issus du premier axe de l'ACP comme variable réponse et l'espèce comme variable explicative via l'ANOVA. Cette dernière a été effectuée à l'aide de la fonction *aov* du logiciel R version 4.4.2, dans lequel toutes les analyses statistiques ont été réalisées (R Core Team, 2024). La normalité et l'homogénéité des résidus ont été vérifiées visuellement à l'aide de la fonction *plot* (Annexe B). Enfin, à l'aide de la fonction *TukeyHSD*, nous avons effectué le test post hoc de Tukey HSD pour comparer toutes les paires d'espèces en termes de microsites occupés.

1.3.2. Régression linéaire sur la croissance individuelle

La relation entre la croissance individuelle et les variables du sol a été réalisée via deux régressions linéaires. La première régression avait pour but de retirer les effets des caractéristiques structurales (âge, hauteur, surface de la couronne) et de la compétition sur la croissance individuelle ($BAIm_{(2009-2018)}$) pour chaque espèce. Les observations aberrantes à fort levier (distance de Cook > 1) ont été identifiées à l'aide des diagnostics standards, en utilisant la fonction *gg_diagnose* du package *lindia* (Lee

et Ventura, 2017). Au total, trois observations aberrantes ont été écartées pour le bouleau jaune et deux pour l'érable à sucre. Les résidus de ces modèles, considérés comme la variabilité de croissance individuelle non expliquée par les caractéristiques structurales et la compétition, ont été utilisés comme variable réponse, appelée « croissance résiduelle » ou « accroissement moyen de surface terrière résiduelle » ($BAIRm_{(2009-2018)}$), pour les analyses ultérieures (Roy Proulx *et al.*, 2024). Les graphiques de diagnostic des suppositions du premier modèle de régression linéaire pour chaque espèce sont fournis dans l'Annexe C.

Dans la deuxième régression linéaire, les variables topographiques, en plus de celles du sol, ont été intégrées comme prédicteurs de $BAIRm_{(2009-2018)}$. Afin d'éviter la multicolinéarité et de faciliter la sélection des variables, nous avons utilisé l'approche *stepwise* à l'aide de la fonction *vif_func* (GitHub Gist, 2024). Cette fonction a permis d'éliminer automatiquement les variables dont le facteur d'inflation de la variance était supérieur à 5 ($VIF > 5$) (James *et al.*, 2021). Pour toutes les espèces, les variables éliminées comprenaient l'épaisseur de la couche organique du sol et la CRE de l'horizon organique. À cela s'ajoutent : le Ca dans les deux horizons pour l'érable à sucre ; le Ca, la CEC et le pH dans l'horizon organique, ainsi que le stock de N dans l'horizon minéral pour l'épinette rouge ; le Ca dans l'horizon organique, le Mg et la CRE dans l'horizon minéral pour le sapin baumier. Pour chaque espèce, nous avons bâti un modèle complet intégrant toutes les variables retenues ($VIF < 5$) et vérifié les hypothèses et suppositions du modèle (Annexe D). Ensuite, à partir de ce modèle complet, nous avons bâti plusieurs modèles en éliminant, de manière itérative, les variables les moins significatives selon leur *p-value* ($\alpha = 0,05$). Pour sélectionner le modèle le plus parcimonieux, nous avons utilisé la fonction *aictab* du package *AICcmodavg* (Mazerolle, 2025), en nous basant sur le poids d'Akaike (AICcWt) le plus élevé et sur un delta AICc nul (Akaike, 1998). Enfin, nous avons appliqué 1 000 répliques Bootstrap non paramétriques au modèle le plus parcimonieux de chaque espèce, en utilisant la méthode de l'intervalle percentile, afin d'en vérifier la robustesse (Wilcox, 2011; Zhu *et al.*, 2024).

1.4. Résultats

1.4.1. Relation microsites occupés par les espèces et variables du sol

Globalement, toutes les variables du sol ont été bien représentées sur les deux axes principaux de l'ACP ($\cos^2 \geq 0,4$), à l'exception du rapport C/N dans l'horizon minéral ($\cos^2 \leq 0,2$; Figure 3). La projection de ces variables sur les deux axes explique environ 48 % de la variance et met en évidence trois principaux groupes distincts de corrélations positives : (i) entre le pH, la CEC, le N et la CRE de l'horizon minéral (pH_min, CEC_min, N_min, CRE_min), ainsi que l'argile et le limon ; (ii) entre la CEC de l'horizon organique (CEC) et les cations échangeables dans les deux horizons (Ca, Ca_min, Mg, Mg_min) ; et (iii) entre la CRE et le N de l'horizon organique (CRE et N), ainsi que l'épaisseur de la couche organique (OLT). Ces deux derniers groupes (ii et iii) sont corrélés négativement. Les rapports C/N dans les deux horizons (CN et CN_min) sont également corrélés positivement, mais présentent une corrélation négative avec les pH, pH_min, CEC_min, N_min, CRE_min, argile et limon (Figure 3).

La projection des microsites le long des axes principaux a révélé leur regroupement au centre de deux axes. Par ailleurs, une petite différence est observée : les microsites occupés par l'épinette rouge et quelques microsites occupés par le sapin baumier sont légèrement décalés à gauche du premier axe, dans la même direction que CN. En revanche, ceux de l'érable à sucre et de quelques microsites du bouleau jaune sont décalés en direction opposée. Contrairement à l'érable à sucre et à l'épinette rouge, un grand nombre de microsites occupés par le bouleau jaune et le sapin baumier sont dispersés aléatoirement autour du premier axe. Toutefois, pour toutes les espèces, il n'y a pas de patrons visibles spécifiques entre les microsites occupés et les variables du sol (Figure 3).

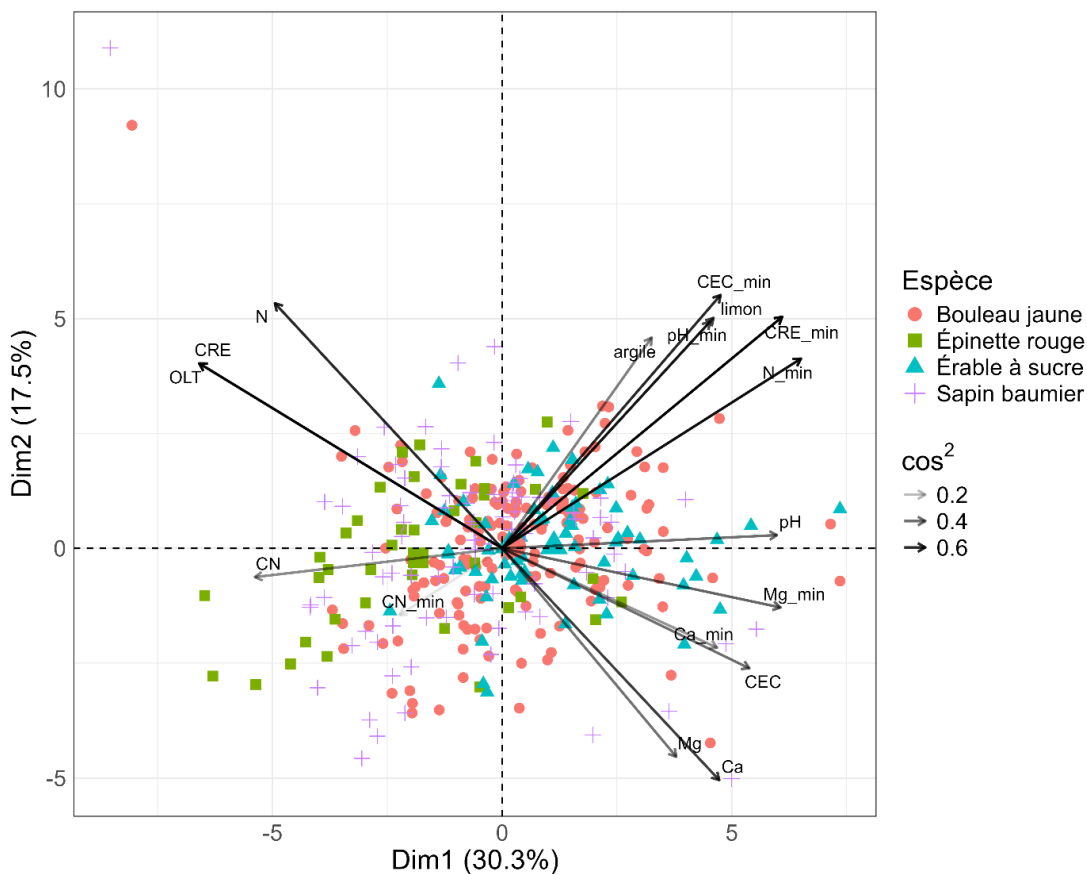


Figure 3

Analyse en composantes principales (ACP) représentant la dispersion spatiale des microsites occupés par les espèces le long de gradient des variables du sol. Les symboles représentent les microsites occupés par chaque espèce. La longueur des flèches représente la contribution de chaque variable dans les deux axes en termes de cosinus carré (\cos^2): OLT (épaisseur de la couche organique du sol, cm) ; CRE (capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon organique, cm) ; CRE_min (capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon minéral, cm) ; argile (%) ; limon (%) ; pH (pH dans l'horizon organique, CaCl_2) ; pH_min (pH dans l'horizon minéral, CaCl_2) ; N (stock d'azote dans l'horizon organique, kg m^{-1}) ; N_min (stock d'azote dans l'horizon minéral, kg m^{-1}) ; CN (rapport C/N dans l'horizon organique) ; CN_min (rapport C/N dans l'horizon minéral) ; CEC (capacité d'échange cationique dans l'horizon organique, cmolc kg^{-1}) ; CEC_min (capacité d'échange cationique dans l'horizon minéral, cmolc kg^{-1}) ; Ca (concentration en calcium dans l'horizon, Ca^{2+} cmolc kg^{-1}) ; Ca_min (concentration en calcium dans l'horizon minéral, Ca^{2+} cmolc kg^{-1}) ; Mg_min (concentration en magnésium dans l'horizon minéral, Mg^{2+} cmolc kg^{-1}) ; Mg (concentration en magnésium dans l'horizon organique, Mg^{2+} cmolc kg^{-1}).

1.4.2. Différences multivariées entre paires d'espèces

L'ANOVA et le test HSD de Tukey ont révélé des différences significatives entre toutes les paires d'espèces ($p < 0,05$; Tableau 2). Ces différences sont très significatives ($p < 0,001$) entre l'épinette rouge et le bouleau jaune, ainsi qu'entre l'érable à sucre et l'épinette rouge. En revanche, elles sont significatives ($p < 0,05$) entre les quatre autres paires d'espèces (Tableau 2).

Tableau 2

Analyse de la variance (ANOVA) des scores issus du premier axe de l'ACP (variable réponse) en fonction de l'espèce (variable explicative), avec le test HSD de Tukey. Abréviations : DL (Degrés de liberté) ; SC (Somme des carrés) ; CM (Carré moyen) ; F (Statistique de Fisher) ; Pr(>F) ou p-value associée à la valeur de F ; Diff (Différence des moyennes) ; Lwr (Borne inférieure de l'intervalle de confiance) ; Upr (Borne supérieure de l'intervalle de confiance) ; p (p-value). Codes de significativité : * $p < 0,001$ (très significatif) ; ** $p < 0,01$ (hautement significatif) ; * $p < 0,05$ (significatif).**

ANOVA					
	DL	SC	CM	F	Pr(>F)
Espèce	3	253,7	84,58	18,96	< 0,001***
Résidus	345	1 539	4,46		

Test HSD de Tukey					
Paire d'espèces	Diff	Lwr	Upr	p	
Épinette rouge-Bouleau jaune	2,12	1,14	3,09	< 0,001***	
Érable à sucre-Bouleau jaune	-0,83	-1,63	-0,02	0,03*	
Sapin baumier-Bouleau jaune	0,87	0,14	1,61	0,01*	
Érable à sucre-Épinette rouge	-2,95	-4,05	-1,84	< 0,001***	
Sapin baumier-Épinette rouge	-1,24	-2,29	-0,18	0,013*	
Sapin baumier-Érable à sucre	1,71	0,80	2,61	< 0,001***	

L'examen simultané du Tableau 2 et de la Figure 4 montre que ces différences sont davantage liées au nombre d'observations par espèce (taille de l'échantillon). Plus de la moitié des microsites occupés par le bouleau jaune et l'érable à sucre sont situés dans la partie supérieure du premier axe (Dim1), tandis que ceux occupés par l'épinette rouge et le sapin baumier se situent dans la partie inférieure (Figure 4).

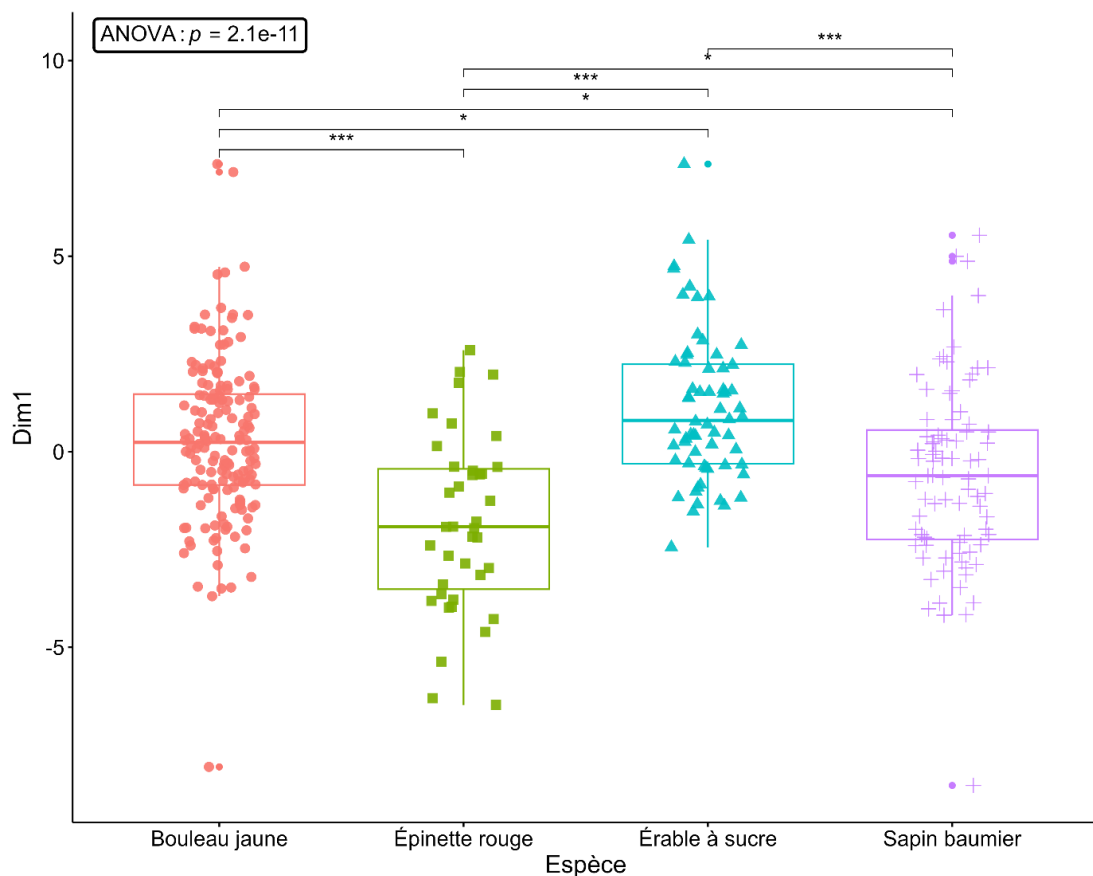


Figure 4
Différences multivariées entre espèces en termes de microsites occupés, testées par l'Analyse de variance (ANOVA) et le test HSD de Tukey. Les Astérix représentent le niveau de significativité des différences entre espèces : * $p < 0,001$ (très significatif) ; ** $p < 0,01$ (hautement significatif) ; * $p < 0,05$ (significatif).**

1.4.3. Régression linéaire sur la croissance individuelle

1.4.3.1. Effets des caractéristiques structurales sur l'accroissement moyen de la surface terrière

Tableau 3

Première régression linéaire de $BAlm_{(2009-2018)}$ de chaque espèce étudiée en fonction des caractéristiques structurales (âge, hauteur et surface de la couronne) et de la compétition (indice de Hegyi). Codes de significativité : * $p < 0,001$ (très significatif) ; ** $p < 0,01$ (hautement significatif) ; * $p < 0,05$ (significatif) ; ns ($p \geq 0,05$, non significatif). Les erreurs standard des coefficients et les erreurs standard résiduelles sont indiquées entre parenthèses.**

Formule	$BAlm_{(2009-2018)} = \text{Intercept} + \hat{\text{Âge}} + \text{Hauteur} + \text{Couronne} + \text{Compétition} + \text{résidus}$			
	Coefficients (erreur standard)			
	<i>Bouleau jaune</i>	<i>Érable à sucre</i>	<i>Épinette</i>	<i>Sapin baumier</i>
Intercept	18,03 (0,75) ***	11,10 (0,83) ***	26,01 (4,11)	28,01 (2,56)
Âge	-2,32 (0,73) **	-4,11 (1) ***	-3,42 (1,52) *	-3,1 (0,84) *
Hauteur	2,02 (0,89) ns	3,01 (0,87) **	0,3 (1,31) ns	0,41 (0,89) ns
Couronne	4,04 (0,78) ***	1,42 (0,93) ns	14,23 (5,12)	19,1 (3,45) ***
Compétition	-1,20 (0,86) ns	-1,11 (1,75) ns	-13 (6,65) ns	-11,1 (2,64) ***
	R² ajusté (erreur standard résiduelle)			
	0,20 (8,63) ***	0,23 (6,13) ***	0,22 (7,26) *	0,36 (7,08) ***

Les modèles de la première régression linéaire ont respectivement expliqué 20 % (bouleau jaune), 23 % (érable à sucre), 22 % (épinette rouge) et 36 % (sapin baumier) de la variance (R^2 ajusté ; Tableau 3). Ces modèles ont révélé l'effet négatif significatif de l'âge sur l'accroissement moyen de la surface terrière ($BAlm_{(2009-2018)}$) de toutes les espèces ($p < 0,05$). Pour le sapin baumier, la compétition a également exercé un effet négatif significatif, en plus de celui de l'âge. Par ailleurs, à l'exception de l'érable

à sucre, pour lequel la hauteur a exercé un effet positif, la surface de la couronne a eu un effet positif significatif sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$ de toutes les espèces.

1.4.3.2. Effets des variables du sol sur l'accroissement moyen de surface terrière résiduelle

Les modèles les plus parcimonieux (AICcWt élevé ; Annexe E), dérivés des variables du sol et topographiques sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$, montrent que l'ensemble des prédicteurs retenus varie d'une espèce à une autre (Tableau 4). Pour le bouleau jaune, les deux prédicteurs du modèle sont le rapport C/N de l'horizon organique et le stock de N de l'horizon minéral. Le rapport C/N présente un effet négatif significatif sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$ (coefficient $\beta = -2,21 \pm 0,96$; $p < 0,05$), tandis que le stock de N dans l'horizon minéral montre un effet positif ($\beta = 1,54 \pm 0,69$; $p < 0,05$). Ce modèle est significatif ($p < 0,05$), explique environ 6 % de la variance de $BAIRm_{(2009-2018)}$ et présente une erreur standard résiduelle de 8,23 cm².

Pour l'érable à sucre, le modèle retenu est faiblement significatif ($p = 0,04$), explique 5 % de la variance de $BAIRm_{(2009-2018)}$, et présente une erreur standard résiduelle d'environ 6 cm². Le pH dans l'horizon minéral est le seul prédicteur constitutif du modèle, et présente un effet négatif significatif sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$ ($\beta = -2,02 \pm 0,83$; $p < 0,05$). Toutefois, le Bootstrap non paramétrique révèle que cet effet n'est ni stable ni robuste, car l'intervalle de confiance à 95 % (IC95) contient zéro (Tableau 4).

Le modèle le plus parcimonieux de l'épinette rouge est également significatif ($p < 0,05$), explique environ 38 % de la variance de $BAIRm_{(2009-2018)}$ et présente une erreur standard résiduelle de 5,4 cm². Les prédicteurs sont l'élévation, le limon, la CRE dans l'horizon minéral, et le Mg dans l'horizon organique (Tableau 4). Ce modèle met en évidence l'effet significatif positif de l'élévation ($\beta = 3,04 \pm 0,94$; $p < 0,05$) et de la CRE dans l'horizon minéral sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$ ($\beta = 5,01 \pm 1,14$; $p < 0,05$). En revanche, le limon présente un effet significatif négatif sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$ ($\beta = -4,1 \pm 1,26$; $p < 0,05$).

Tableau 4

Résultats du modèle linéaire et du bootstrap non paramétrique par espèce. E.std (erreur standard). p (p-value). IC95% (l'intervalle de confiance à 95 %). Les chiffres en gras indiquent les effets significatifs. Codes de significativité : *** $p < 0,001$ (très significatif) ; ** $p < 0,01$ (hautement significatif) ; * $p < 0,05$ (significatif) ; ns ($p \geq 0,05$, non significatif). Abréviation : CN (rapport C/N dans l'horizon organique) ; N_min (stock d'azote dans l'horizon minéral, kg m^{-1}) ; pH_min (pH dans l'horizon minéral, CaCl_2) ; élévation (m) ; limon (pourcentage en limon, %) ; CRE_min (capacité de rétention d'eau disponible du sol dans l'horizon minéral, cm) ; Mg (concentration en Magnésium dans l'horizon organique, Mg^{2+} cmolc kg^{-1}) ; CEC_min (capacité d'échange cationique dans l'horizon minéral, cmolc kg^{-1}) ; pente ($^\circ$) ; R^2 ajusté (coefficient de détermination ajusté).

Espèce	Modèle linéaire				Bootstrap	
	Prédicteur	Coefficient	E.std	p	E.std	IC95%
<i>Bouleau jaune</i> (R^2 ajusté = 0,06)						
	Intercept	-1,1	0,72	0,29 ns	0,64	[-2,07 ; 0,37]
	CN	-2,21	0,96	0,02*	0,83	[-3,92 ; -0,51]
	N_min	1,54	0,69	0,02*	0,53	[0,35 ; 2,72]
<i>Érable à sucre</i> (R^2 ajusté = 0,05)						
	Intercept	0,38	0,75	0,61 ns	0,79	[-1,22 ; 1,92]
	pH_min	-2,02	0,83	0,043*	1,04	[-3,33 ; 0,77]
<i>Épinette rouge</i> (R^2 ajusté = 0,38)						
	Intercept	0,22	0,97	0,81 ns	0,97	[-1,77 ; 2,17]
	Élévation	3,04	0,94	0,006**	1,01	[0,76 ; 4,76]
	Limon	4,1	1,26	0,005**	1,38	[-6,38 ; -0,87]
	CRE_min	5,01	1,14	< 0,001***	1,32	[2,14 ; 7,21]
	Mg	1,44	0,87	0,10 ns	1,32	[-1,4 ; 3,9]
<i>Sapin baumier</i> (R^2 ajusté = 0,07)						
	Intercept	-1,25	0,87	0,15 ns	0,88	[-2,94 ; 0,53]
	Pente	-2,04	0,88	0,03*	0,95	[-3,8 ; -0,17]
	CEC_min	2,1	0,96	0,10 ns	1,14	[-0,55 ; 3,9]
	pH_min	-2,4	1,05	0,02*	1,25	[-4,98 ; -0,05]

Quant au sapin baumier, le modèle le plus parcimonieux a pour prédicteurs la pente, la CEC de l'horizon minéral et le pH de l'horizon minéral (Tableau 4). Ce modèle met en évidence l'effet négatif significatif de la pente ($\beta = -2,04 \pm 0,88$; $p < 0,05$) et du pH dans l'horizon minéral ($\beta = -2,4 \pm 1,05$; $p < 0,05$) sur le $BAIRm_{(2009-2018)}$. Le modèle est significatif ($p < 0,05$), avec une variance expliquée de 7 % et une erreur résiduelle standard d'environ 6,67 cm².

1.5. Discussion

1.5.1. Relation entre les microsites et les propriétés du sol

Les analyses multivariées révèlent des différences significatives entre toutes les paires d'espèces (ANOVA et test de Tukey HSD ; Tableau 2 et Figure 4). Toutefois, ces différences ne sont pas liées aux propriétés physico-chimiques du sol des microsites qu'elles occupent, car l'ACP a mis en évidence un regroupement d'un grand nombre de microsites, sans qu'il y ait de patrons spécifiques le long du gradient des variables du sol (Figure 3). Nous attribuerons donc ces différences au nombre d'observations spécifiques pour chaque espèce (162 pour le bouleau jaune, 39 pour l'épinette rouge, 64 pour l'érable à sucre et 84 pour le sapin baumier). Ce résultat suggère que les variables du sol considérées dans cette étude ne permettent pas de distinguer les microsites occupés par les espèces, et que ces microsites présentent les mêmes caractéristiques en termes de propriétés du sol étudiées. Ceci contredit notre première hypothèse (selon laquelle les espèces se distinguent par les propriétés du sol des microsites qu'elles occupent, ce qui reflète des niches écologiques différenciées). Ceci montre qu'il est difficile de discriminer les microsites occupés par les différentes espèces à partir des variables du sol uniquement, et que l'hétérogénéité spatiale des microsites occupés par les espèces est influencée par d'autres variables liées aux conditions du sol, non incluses dans notre étude. Par exemple, Lechowicz et Bell (1991) ont montré que les microsites, même de 1 m², peuvent présenter une hétérogénéité microspatiale difficile à discriminer à partir des variables du sol, en raison de la complexité élevée de l'environnement du sol. Les variables liées aux conditions du sol, qui peuvent être à la base de l'hétérogénéité spatiale des microsites dans notre zone d'étude, sont la microtopographie à fine échelle, notamment les

penthes, monticules et fosses, qui peuvent être dues aux chablis (Bell et Lechowicz, 1991 ; Liu *et al.*, 2020 ; Tauc *et al.*, 2020). Par ailleurs, les caractéristiques similaires entre microsites en termes de propriétés du sol pourraient s'expliquer par la présence du bouleau jaune et de l'érable dans la zone d'étude, en raison de leur litière qui module le sol (Trofymow *et al.*, 1995). En effet, en forêt tempérée mixte, Duchesne et Ouimet (2009) ont démontré que les sites où il y a la présence de ces deux espèces ne présentent pas de différence dans les propriétés chimiques du sol.

Par ailleurs, nous avons observé quelques tendances directionnelles : léger décalage des microsites occupés par l'épinette rouge et quelques microsites occupés par le sapin baumier dans la direction du rapport C/N ; et léger décalage en direction opposée des microsites occupés par l'érable à sucre et de quelques microsites du bouleau jaune et de l'érable à sucre (Figure 3). Toutefois, ces tendances directionnelles ne pourraient pas être liées aux préférences écologiques spécifiques aux espèces, car l'augmentation du rapport C/N est un indicateur d'une décomposition lente de la matière organique et d'une faible disponibilité des nutriments dans le sol, le N en particulier (Booth *et al.*, 2005). Or, l'épinette rouge, par exemple, préfère les microsites frais et humides pour son établissement et sa régénération (Gordon, 1976). En revanche, le sapin baumier se démarque par sa capacité à être présent dans divers types de conditions du sol dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est (Grondin *et al.*, 1999), ce qui est également démontré par l'ACP (la dispersion aléatoire d'un grand nombre de microsites occupés par le sapin baumier autour du premier axe ; Figure 3). De ce fait, nous attribuons ces tendances directionnelles à la nature de la litière de chaque espèce au sein du microsite occupé. La litière des feuillus, notamment celle du bouleau jaune et de l'érable à sucre, se décompose rapidement, ce qui favorise la disponibilité des nutriments dans le sol (Trofymow *et al.*, 1995). Cependant, la litière des conifères se caractérise par une forte concentration en tanins, ce qui inhibe la décomposition de la matière organique (Lorenz *et al.*, 2000 ; Prescott *et al.*, 2000b). Ces observations sont appuyées par l'étude de Gauthray-Guyénet *et al.* (2018) sur la relation sol-plante au Québec, qui met en évidence une corrélation positive entre le sapin baumier et le rapport C/N dans l'horizon organique du Bas-Saint-Laurent.

Relations entre variables du sol

La projection des variables du sol sur les deux axes de l'ACP (Figure 3) met en évidence trois principaux groupes distincts de corrélations positives et deux principaux groupes de corrélations négatives. Les groupes de corrélations positives comprennent : (i) le pH, la CEC, le N et la CRE de l'horizon minéral (pH_min, CEC_min, N_min, CRE_min), ainsi que l'argile et le limon ; (ii) la CEC de l'horizon organique (CEC) et les cations échangeables dans les deux horizons (Ca, Ca_min, Mg, Mg_min) ; et (iii) la CRE et le N de l'horizon organique (CRE et N), ainsi que l'épaisseur de la couche organique (OLT). Ces regroupements des variables et de la corrélation (i et ii) reflètent un fonctionnement du sol bien documenté : les sols riches en particules fines (argile et limon) ont souvent une bonne capacité de rétention d'eau (Saurette *et al.*, 2022 ; Yang *et al.*, 2023) et présentent une CEC élevée en raison de leur forte capacité à retenir les cations échangeables (Meyer *et al.*, 1994 ; Solly *et al.*, 2020). Par exemple, en forêt tempérée mixte du Québec, Camirand *et al.* (1983) ont démontré une relation positive entre la CEC et la teneur en cations échangeables (Ca et Mg), ainsi qu'entre ces cations et les particules fines du sol (argile et limon). De même, un pH plus élevé favorise la disponibilité des nutriments et s'accompagne généralement d'une augmentation de la CEC et d'une plus grande disponibilité de cations échangeables (Duchesne et Ouimet, 2009 ; Ouimet et Camiré, 1995). Par ailleurs, la corrélation positive entre la CRE, N et OLT s'explique par le fait que les horizons organiques des sols de la forêt tempérée mixte contiennent souvent un grand stock de N (Moore et Houle, 2023), notamment liés aux effets cumulatifs des dépôts atmosphériques de N (Moore et Houle, 2009) ; et l'épaisseur de la couche organique présente une forte capacité de rétention en eau (humidité élevée) (Gewehr *et al.*, 2014), car elle est riche en litière des feuillus qui agissent comme éponges (De Noronha *et al.*, 2022).

Les groupes de corrélations négatives englobent principalement les groupes ii et iii, ainsi que la corrélation négative entre les rapports C/N dans les deux horizons (CN et CN_min) et les pH, pH_min, CEC_min, N_min, CRE_min, argile et limon (Figure 3). Ces corrélations négatives reflètent le fonctionnement biogéochimique du sol : un

rapport C/N élevé est un indicateur d'une décomposition lente de la matière organique, caractérisée par une faible minéralisation en N (Booth *et al.*, 2005); il est souvent corrélé négativement au pH et aux particules fines (argile et limon) (Spohn et Stendahl, 2024), ainsi qu'aux cations échangeables (p. ex. Ca et Mg) et à la CEC (Hansson *et al.*, 2020). La corrélation négative entre les groupes ii et iii s'explique par le fait que, dans l'horizon organique des sols forestiers du Québec, l'augmentation de l'épaisseur de la couche organique (OLT) est souvent associée à une réduction volumétrique de la concentration en cations échangeables, le Ca et Mg en particulier (Simard *et al.*, 2007); et les résultats de l'étude de Moore et Houle (2023), qui ont travaillé dans le même contexte forestier que le nôtre (forêt tempérée mixte), démontrent que l'augmentation de N dans les horizons organiques induit une diminution des concentrations en cations échangeables et en CEC.

1.5.2. Variation de la croissance individuelle par espèce

La première régression a mis en évidence l'effet négatif de l'âge sur la croissance individuelle ($BAlm_{(2009-2018)}$) de toutes les espèces, ainsi que celui de la compétition sur celle du sapin baumier (Tableau 2). L'effet négatif de l'âge reflète le fonctionnement physiologique naturel observé chez plusieurs arbres âgés dans les forêts du Québec (Foster *et al.*, 2016); il serait probablement dû à la baisse de la biomasse ligneuse, liée à l'accumulation hydraulique dans le bois (cernes de croissance). Cette dernière étant liée au déséquilibre entre respiration et photosynthèse caractérisé par la baisse de l'activité photosynthétique avec l'âge (Hunt *et al.*, 1999). L'effet négatif de la compétition sur la croissance du sapin baumier suggère que ce dernier est très sensible à la compétition (Soubeyrand *et al.*, 2024), puisque les critères de sélection des arbres (isolement dans le microsite et être dominant ou codominant) étaient fixés pour limiter la compétition au strict minimum. Par ailleurs, l'effet positif de la surface de la couronne sur la croissance, notamment du bouleau jaune, de l'érable à sucre et de l'épinette rouge, s'explique par la forte interception de la lumière (catalyseur de la photosynthèse) par les arbres à travers leurs couronnes (Wyckoff et Clark, 2005). En revanche, nous avons constaté que, chez le sapin baumier, la surface de la couronne n'a pas eu d'effet significatif. Ceci

peut s'expliquer par la forme conique et la surface légèrement moindre de la couronne du sapin baumier, comparativement à celle des feuillus (bouleau jaune et érable à sucre), qui est plus large (Parent et Messier, 1995). Ce trait structural, couplé à sa capacité à occuper une large gamme de conditions des sols dans la zone d'étude (Figure 3), pourrait l'exposer davantage à la compétition lumineuse exercée par les arbres voisins. Par ailleurs, l'effet positif de la hauteur pourrait refléter un accès facilité à la lumière dans la strate supérieure (Parent et Messier, 1995), favorisant ainsi le développement de la biomasse ligneuse.

Après avoir retiré l'effet des caractéristiques structurales (âge, hauteur et surface de la couronne) et de la compétition sur la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite, nos résultats ont montré que les effets des variables du sol sur la croissance résiduelle sont très spécifiques à chaque espèce, à l'exception de l'érable à sucre et du sapin baumier, pour lesquels le pH a eu un effet négatif (Tableau 3). Ces résultats confirment notre deuxième hypothèse selon laquelle « indépendamment des microsites occupés, la croissance individuelle des arbres répond différemment aux propriétés du sol selon les espèces ».

Bouleau jaune

Le stock de N dans le sol a eu un effet positif significatif sur la croissance individuelle du bouleau jaune. En revanche, le rapport C/N dans l'horizon organique a eu un effet négatif significatif. Ces résultats sont en accord avec ceux de Gauthray-Guyénet *et al.* (2018), qui ont mis en évidence une relation positive entre la surface terrière du bouleau jaune et le N dans le Bas-Saint-Laurent. Toutefois, nos observations ne sont probablement valables que dans un contexte où l'effet des caractéristiques structurales, notamment l'âge, est retiré. En effet, Robitaille et Roberge (1981) ont montré qu'au-delà de 150 ans, la croissance du bouleau jaune décline malgré la fertilité du sol. Ainsi, le N pourrait constituer le facteur limitant de la croissance du bouleau jaune tant que les arbres ne sont pas encore trop âgés (Marx et Walters, 2006).

Érable à sucre

L'effet négatif du pH (dans l'horizon minéral) sur la croissance individuelle de l'érable à sucre est probablement dû à un déséquilibre nutritionnel, principalement en Ca et Mg, causé par l'acidité du sol (Hallett *et al.*, 2006). La moyenne du pH dans l'horizon minéral du sol des microsites occupés par l'érable à sucre était de 3,86 (Tableau 1), ce qui indique une acidité élevée du sol (pH < 5) selon les résultats de l'étude d'Enesi *et al.* (2024). Ces deux cations échangeables (Ca et Mg) sont nécessaires à la croissance de cette espèce (Collin *et al.*, 2016). Plusieurs études menées au Québec ont mis en évidence l'impact négatif du pH acide sur la disponibilité en Ca et Mg (Duchesne et Ouimet, 2009 ; Ouimet et Camiré, 1995).

Épinette rouge

Pour l'épinette rouge, la CRE dans l'horizon minéral a eu un effet positif significatif sur sa croissance. Ce résultat suggère que cette espèce présente un potentiel de croissance élevé sur les sites frais et humides (Gordon, 1976). L'effet négatif du limon sur sa croissance pourrait s'expliquer par la sensibilité des sols limoneux à la compaction (Yu *et al.*, 2024), notamment sous l'effet du passage des engins (Nawaz *et al.*, 2013).

Par ailleurs, nous avons constaté l'effet positif de l'élévation sur la croissance de l'épinette rouge, une variable topographique identifiée à l'échelle de la placette (résolution de 20 x 20 m) dans laquelle les microsites ont été sélectionnés. Cet effet positif de l'élévation pourrait s'expliquer par des conditions du sol plus humides et plus favorables aux altitudes intermédiaires (Monserud *et al.*, 2011). L'altitude moyenne dans la zone d'étude est de 343 m (Tableau 1). Selon Monserud *et al.* (2011), les sols situés entre 300 et 500 m d'élévation présentent une meilleure rétention en eau et en nutriments que ceux situés à plus de 700 m d'élévation. Par ailleurs, nous n'avons aucune certitude quant à l'intervalle d'altitude le plus propice à la croissance optimale de l'épinette rouge, car Gavin *et al.* (2008) ont constaté que sa croissance était

meilleure à plus de 725 m d'élévation, mais déclinait au-delà de 900 m en raison des températures très basses et des cycles de gel-dégel en haute altitude.

Sapin baumier

En ce qui concerne le sapin baumier, l'effet négatif du pH de l'horizon minéral sur sa croissance individuelle pourrait s'expliquer par les mêmes raisons mentionnées ci-haut pour l'érable à sucre, notamment par la corrélation négative entre le pH acide et les cations échangeables (Duchesne et Ouimet, 2009 ; Ouimet et Camiré, 1995). En effet, Soubeyrand *et al.* (2024) ont mis en évidence l'effet positif de la CEC sur la croissance du sapin baumier. Or la CEC est une variable qui résulte de la somme des cations échangeables, notamment Mg, Ca, K et Na (Bélanger *et al.*, 2004 ; Hendershot *et al.*, 2007 ; Hendershot et Duquette, 1986). Les études montrent que la disponibilité de ces cations est négativement affectée par un pH acide (Enesi *et al.*, 2024 ; Pernes-Debuyser et Tessier, 2002). Dans le contexte de notre étude, la valeur moyenne du pH (horizon minéral) dans les microsites occupés par le sapin baumier était de 3,79 (Tableau 1), ce qui indique un pH très acide (Enesi *et al.*, 2024). De ce fait, le pH acide a eu un effet négatif sur sa croissance, en raison d'une carence en nutriments essentiels (Duchesne et Ouimet, 2009).

Par ailleurs, nous attribuons l'effet négatif de la pente à une diminution de la CEC dans les microsites situés en position inclinée. Cette hypothèse s'appuie sur les résultats de l'étude menée par Brubaker *et al.* (1993), qui ont montré que la pente est associée à une réduction de la CEC, liée à un fort lessivage des nutriments nécessaires à la croissance des arbres. Par ailleurs, cette hypothèse reste à confirmer dans le cadre de notre étude, puisque les microsites n'ont pas été sélectionnés en fonction de leur distribution le long d'un gradient de pente.

En somme, contrairement aux résultats antérieurs de Soubeyrand *et al.* (2024), la CEC n'a eu aucun effet significatif sur la croissance individuelle du bouleau jaune, de l'érable à sucre ni du sapin baumier. Ce désaccord pourrait s'expliquer par une divergence d'échelle spatiale entre les deux études. En effet, Soubeyrand *et al.* (2024)

ont travaillé à l'échelle régionale avec un large jeu de données, tandis que notre étude s'est concentrée sur l'échelle locale, plus précisément sur environ 54 km² de la partie extrême sud-ouest du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'Est. Les dynamiques fines des sols et de la végétation peuvent être considérablement différentes entre les deux échelles (Mateo *et al.*, 2019). De plus, contrairement aux résultats de l'étude de Gauthray-Guyénet *et al.* (2021) menée dans le Bas-Saint-Laurent, notre étude n'a pas mis en évidence de relation entre la disponibilité en N du sol et la croissance du sapin baumier. Ce désaccord pourrait s'expliquer par des différences de concentrations et de teneurs en propriétés chimiques du sol entre les deux sites d'étude. Par exemple, les moyennes du pH, du C/N et de la N disponible sur le site d'étude de Gauthray-Guyénet *et al.* (2021), où se trouvait l'échantillon d'arbres de sapin baumier, ont été respectivement de 4,58 (pH), 20,97 (C/N) et 616,83 (N disponible). En revanche, dans notre étude, elles étaient de 3,79 (pH), 28,15 (C/N) et 0,22 (stock de N) dans l'horizon minéral.

Limites de l'étude

La présente étude comporte trois principales limites à prendre en compte. Premièrement, l'échantillonnage a été réalisé dans un seul contexte forestier, où tous les arbres sont soumis aux mêmes conditions écologiques (climat et sol) dans la partie sud-ouest de la sapinière à bouleau jaune de l'est, ce qui pourrait limiter la généralisation des résultats à d'autres contextes écologiques. Deuxièmement, les variables du sol des microsites occupés par les espèces considérées dans cette étude sont similaires et ne permettent pas de distinguer les niches écologiques entre les quatre espèces ; certaines variables liées aux conditions du sol, telles que la microtopographie (monticules et fosses), n'ont pas été prises en compte. Troisièmement, l'explication de l'effet négatif du limon sur la croissance de l'épinette rouge demeure incomplète, car la compaction du sol n'était pas considérée dans la présente étude. C'est également le cas de l'effet positif de l'élévation sur la croissance de l'épinette rouge et de l'effet négatif de la pente sur la croissance du sapin baumier. Toutefois, nous ne pouvons pas expliquer avec certitude les effets significatifs de ces

variables topographiques, puisque les microsites n'ont pas été sélectionnés en fonction de leur distribution le long des gradients topographiques.

1.6. Conclusion

Nos résultats indiquent que les quatre espèces étudiées occupent des microsites présentant des caractéristiques similaires en termes de propriétés physico-chimiques du sol, contrairement à notre première hypothèse. En revanche, la croissance individuelle des arbres répond différemment aux propriétés du sol selon les espèces, conformément à notre deuxième hypothèse. L'effet positif de N sur la croissance du bouleau jaune reflète les exigences élevées en nutriments de ce dernier. À l'inverse, la réponse négative de l'érable à sucre et du sapin baumier au pH suggère une limitation de la croissance dans des conditions plus acides. Chez le sapin baumier, l'effet additionnel de la pente pourrait traduire une contrainte liée à la disponibilité en nutriments ou à la stabilité du microsite. Enfin, chez l'épinette rouge, l'importance des variables hydriques et topographiques souligne une forte dépendance aux conditions humides, ce qui est cohérent avec son écologie et explique la plus forte proportion de variance observée pour cette espèce. Par ailleurs, les effets significatifs de variables topographiques collectées à l'échelle de la placette sur la croissance des conifères (effet positif de l'élévation sur la croissance de l'épinette rouge et effet négatif de la pente sur celle du sapin baumier) suggèrent que même les variables écologiques à l'échelle du peuplement peuvent exercer une influence significative sur la croissance à l'échelle de l'arbre.

En conclusion, malgré les conditions du sol semblables dans les microsites, nous avons pu déceler les particularités entre espèces en termes de réponse de croissance. Ces résultats apportent donc une contribution supplémentaire à la compréhension de la relation sol-croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite en forêt tempérée mixte. Ils pourraient donc guider les gestionnaires dans le développement d'indicateurs de croissance à fine échelle spatiale, dans le contexte de l'aménagement et de la gestion durables des forêts.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Une meilleure compréhension de la relation le sol et la croissance individuelle des arbres à fine échelle spatiale (microsite) est nécessaire pour une gestion rationnelle et le maintien des services écosystémiques des forêts. La présente étude avait pour objectif principal d'évaluer la relation entre les propriétés du sol et la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite en forêt tempérée mixte du Québec. Les variables du sol à haute résolution spatiale (5 m) et variables topographiques propres aux placettes (20 x 20 m), abritant les microsites sélectionnés, ont été considérées dans les analyses.

Contrairement à notre première hypothèse (selon laquelle les espèces se distinguent par les propriétés du sol des microsites qu'elles occupent, reflétant des niches écologiques différenciées), les analyses multivariées (ACP en particulier) ont montré que les espèces occupent des niches écologiques présentant les mêmes caractéristiques en termes de propriétés du sol. Par ailleurs, après avoir retiré l'effet des caractéristiques structurales (âge, hauteur et surface de la couronne) et de la compétition sur la croissance individuelle des arbres à l'échelle du microsite, les résultats de la régression linéaire ont montré que les effets de variables du sol sur la croissance résiduelle sont très spécifiques à chaque espèce, à l'exception de l'érable à sucre et du sapin baumier, pour lesquels le pH a eu un effet négatif. Ces résultats ont confirmé notre deuxième hypothèse selon laquelle « indépendamment des microsites occupés, la croissance individuelle des arbres répond différemment aux propriétés du sol selon les espèces ». En effet, le stock de N dans l'horizon minéral a eu un effet positif significatif sur la croissance individuelle du bouleau jaune. Chez l'érable à sucre et le sapin baumier, le pH acide de l'horizon minéral a eu un effet négatif sur la croissance. Chez le sapin baumier, cet effet a été complété par une influence négative de la pente. Pour l'épinette rouge, la croissance était positivement associée à la capacité de rétention en eau disponible du sol et à l'élévation, tandis que la teneur en limon a eu un effet négatif. En somme, nos résultats suggèrent que bien que les espèces étudiées occupent des microsites similaires en termes de propriétés du sol, leurs réponses de croissance aux variables du sol sont fortement

spécifiques. L'effet positif de N sur la croissance du bouleau jaune reflète ses exigences élevées en N. À l'inverse, la réponse négative de l'érable à sucre et du sapin baumier au pH suggère une limitation de la croissance dans des conditions plus acides. Chez le sapin baumier, l'effet additionnel de la pente pourrait refléter une contrainte liée à la disponibilité en nutriments. Enfin, chez l'épinette rouge, l'importance des variables hydrique et topographique souligne une forte dépendance à ces facteurs, ce qui est cohérent avec son écologie et explique la proportion de variance plus élevée observée pour cette espèce.

Dans l'ensemble, ces résultats ont mis en évidence le rôle central des variables du sol dans la modulation de la croissance des espèces, tout en montrant que ces effets dépendent fortement de l'espèce à l'échelle du microsite. Toutefois, la présente étude comporte certaines limites qui pourraient être approfondies par de futures recherches : (1) les variables du sol des microsites occupés par les espèces, considérées dans cette étude, présentent des valeurs similaires et ne permettent pas de distinguer les niches écologiques des quatre espèces ; (2) les données de l'horizon minéral 15-30 cm étaient largement manquantes et d'autres variables liées aux conditions du sol, telles que la microtopographie (monticules et fosses), n'ont pas été prises en compte; et (3) seuls les arbres matures ont été considérés, ce qui ne permet pas de bien distinguer les microsites, notamment en raison de la dynamique spatio-temporelle des propriétés du sol.

Futures études. Les études ultérieures devraient peut-être intégrer les autres variables liées aux conditions du sol, notamment celles de la microtopographie des microsites (Bell et Lechowicz, 1991 ; Liu *et al.*, 2020 ; Tauc *et al.*, 2020), afin de mieux caractériser les niches écologiques des espèces à l'échelle du microsite dans la zone d'étude. De plus, il serait préférable d'échantillonner les microsites en fonction des gradients topographiques des placettes (pente et élévation), afin de mieux comprendre l'interaction entre les propriétés du sol des microsites, la topographie et la croissance des espèces. L'intégration de la compaction du sol serait également pertinente pour comprendre la sensibilité des sols de la forêt tempérée mixte à la compaction (Yu *et al.*, 2024), ce qui permettrait de mieux expliquer le lien entre le

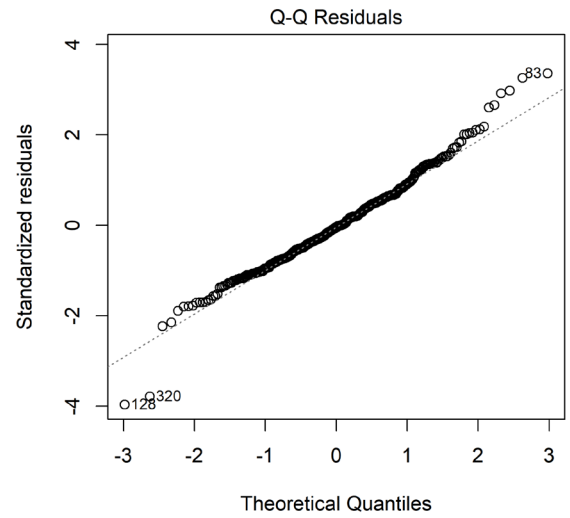
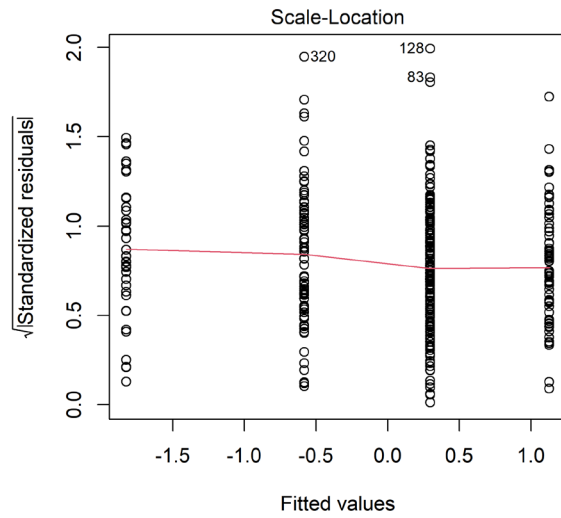
limon, la disponibilité en eau du sol et la croissance de l'épinette rouge (Gomez *et al.*, 2002). Enfin, la modélisation de la relation entre le sol et la productivité de ces espèces pourrait permettre d'évaluer la stabilité des effets de ces variables du sol tant à l'échelle de l'arbre qu'à l'échelle du peuplement dans la sapinière à bouleau jaune de l'Est (Bončina *et al.*, 2023).

Implications sylvicoles. Le fait que les espèces étudiées occupent des microsites similaires en termes de propriétés physico-chimiques du sol, les interventions sylvicoles pourraient être axées davantage sur les autres variables du sol, telles que la microtopographie et la dynamique des chablis (Bell et Lechowicz, 1991 ; Liu *et al.*, 2020 ; Tauc *et al.*, 2020). L'identification du pH acide comme un facteur limitant de la croissance pour l'érable à sucre et le sapin baumier suggère que les interventions sylvicoles pourraient être mieux ciblées en tenant compte de la qualité des microsites et des exigences édaphiques des espèces (Bognounou *et al.*, 2024). Par exemple, l'application des cendres de bois sur les microsites pourrait améliorer l'équilibre acido-basique du sol et favoriser la disponibilité des nutriments (Arseneau *et al.*, 2021). Ainsi, dans le contexte des changements climatiques, cette amélioration des conditions du sol pourrait contribuer à atténuer l'effet négatif des températures élevées sur la croissance des arbres (Soubeyrand *et al.*, 2024).

ANNEXE A - FONCTION DE CALCUL DE LA CAPACITÉ DE RÉTENTION D'EAU DISPONIBLE DU SOL

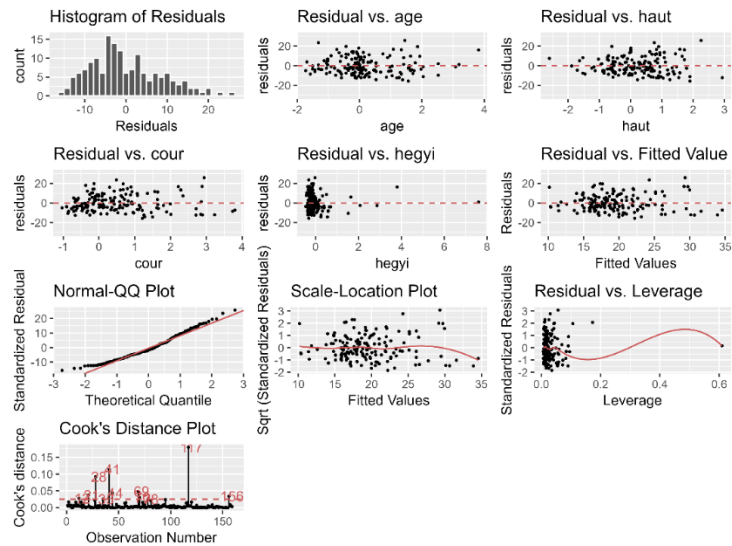
```
##### Function to calculate plant available moisture #####
# Programmed by Maryse Marchand 06/2024
# Equations from https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0117
## Function arguments
# Sand_pct: percentage of sand (0-100%)
# Clay_pct: percentage of clay (0-100%)
# OM_pct: percentage of organic matter (0-100%)
# Density_factor: set to 1 = normal
# Gravel: set to 0 as rocks are taken into account after
# Value
# Returns plant available soil moisture (0-100%)
# Note that nothing in the equations prevents this value from going below 0 or above
100
# Calculate plant available moisture
plant_avail_fct <- function(Sand_pct, Clay_pct, OM_pct, Density_factor = 1, Gravel =
0) {
  F <- Sand_pct/100
  G <- Clay_pct/100
  H <- OM_pct
  I <- Density_factor
  J <- Gravel
  Y <- -0.251*F + 0.195*G + 0.011*H + 0.006*F*H - 0.027*G*H + 0.452*F*G + 0.299
  Z <- Y + (1.283*Y*Y - 0.374*Y - 0.015)
  AA <- 0.278*F + 0.034*G + 0.022*H - 0.018*F*H - 0.027*G*H - 0.584*F*G + 0.078
  AB <- AA + (0.636*AA - 0.107)
  AC <- AB + Z
  AD <- -0.097*F + 0.043
  AE <- AC + AD
  AF <- (1 - AE) * 2.65
  AG <- AF * I
  R <- AG
  T <- ((R/2.65)*J)/(1 - J*(1 - R/2.65))
  AI <- (1 - AG/2.65) - (1 - AF/2.65)
  AJ <- Z + 0.2*AI
  W <- -0.024*F + 0.487*G + 0.006*H + 0.005*F*H - 0.013*G*H + 0.068*F*G + 0.031
  X <- W + 0.14*W - 0.02
  M <- X * 100
  N <- AJ * 100
  Plant_avail <- (N - M)*(1 - T)
  return(Plant_avail)
}
# Example
plant_avail_fct(20, 20, 2.5, Density_factor = 1, Gravel = 0)
```

ANNEXE B - GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIC DE L'ANOVA

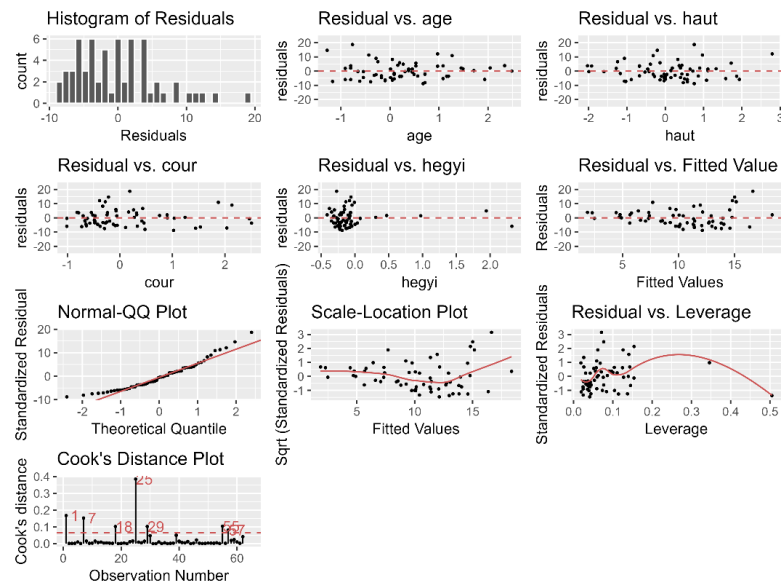


ANNEXE C - GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIC DES SUPPOSITIONS DU MODÈLE DE LA PREMIÈRE RÉGRESSION LINÉAIRE

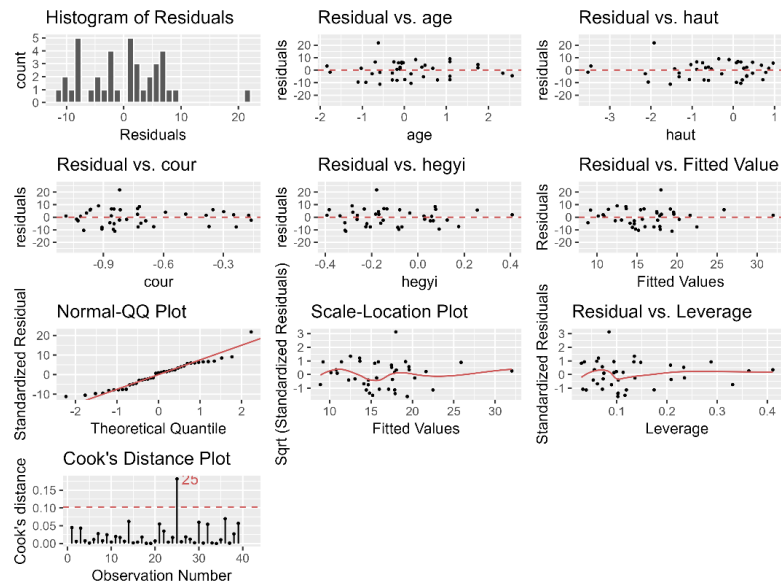
Bouleau jaune



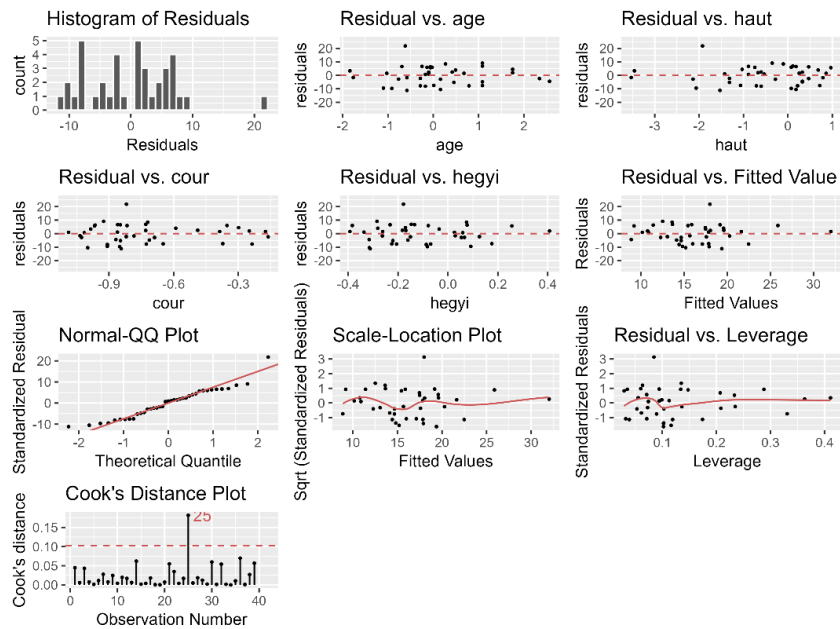
Érable à sucre



Épinette rouge

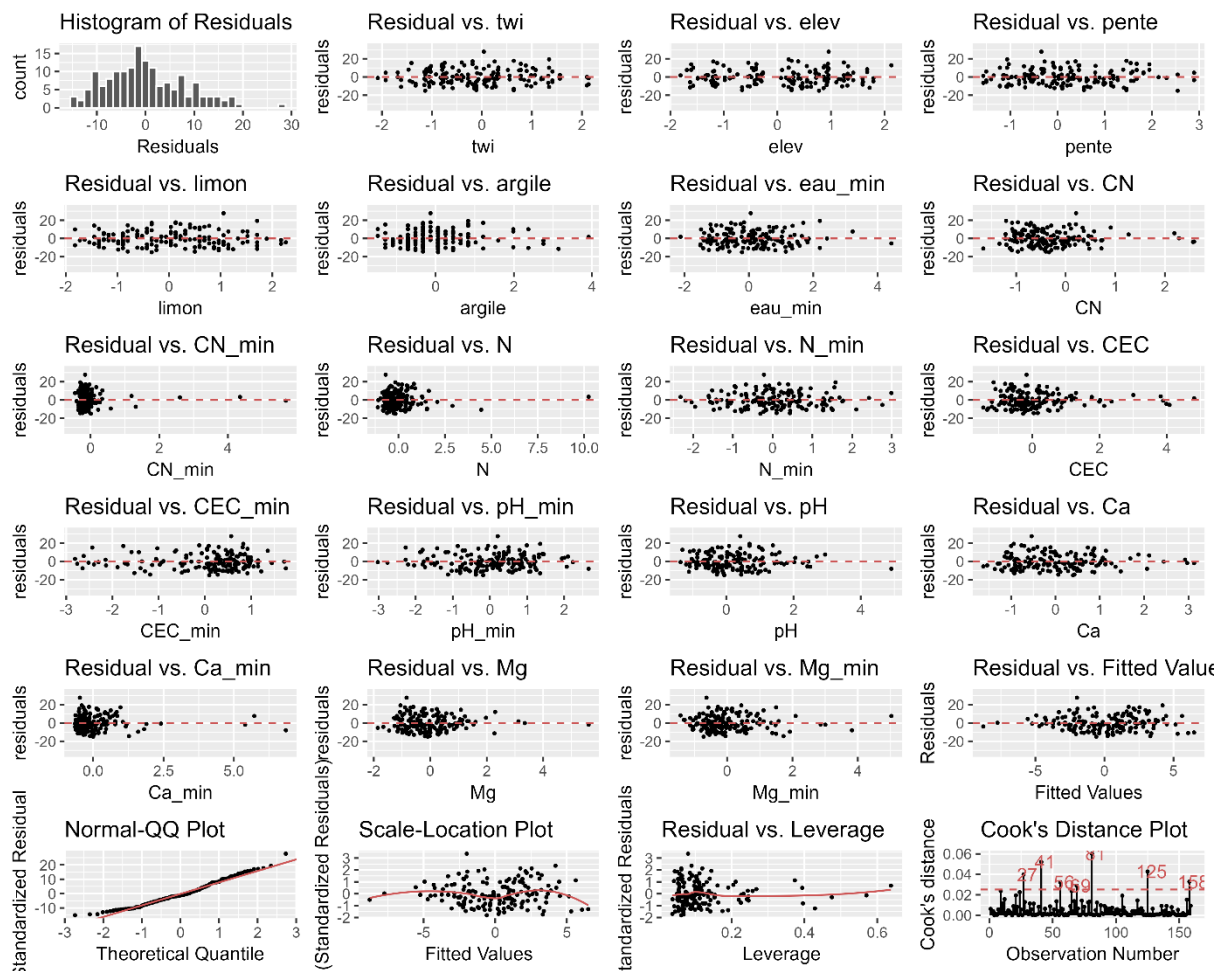


Sapin baumier

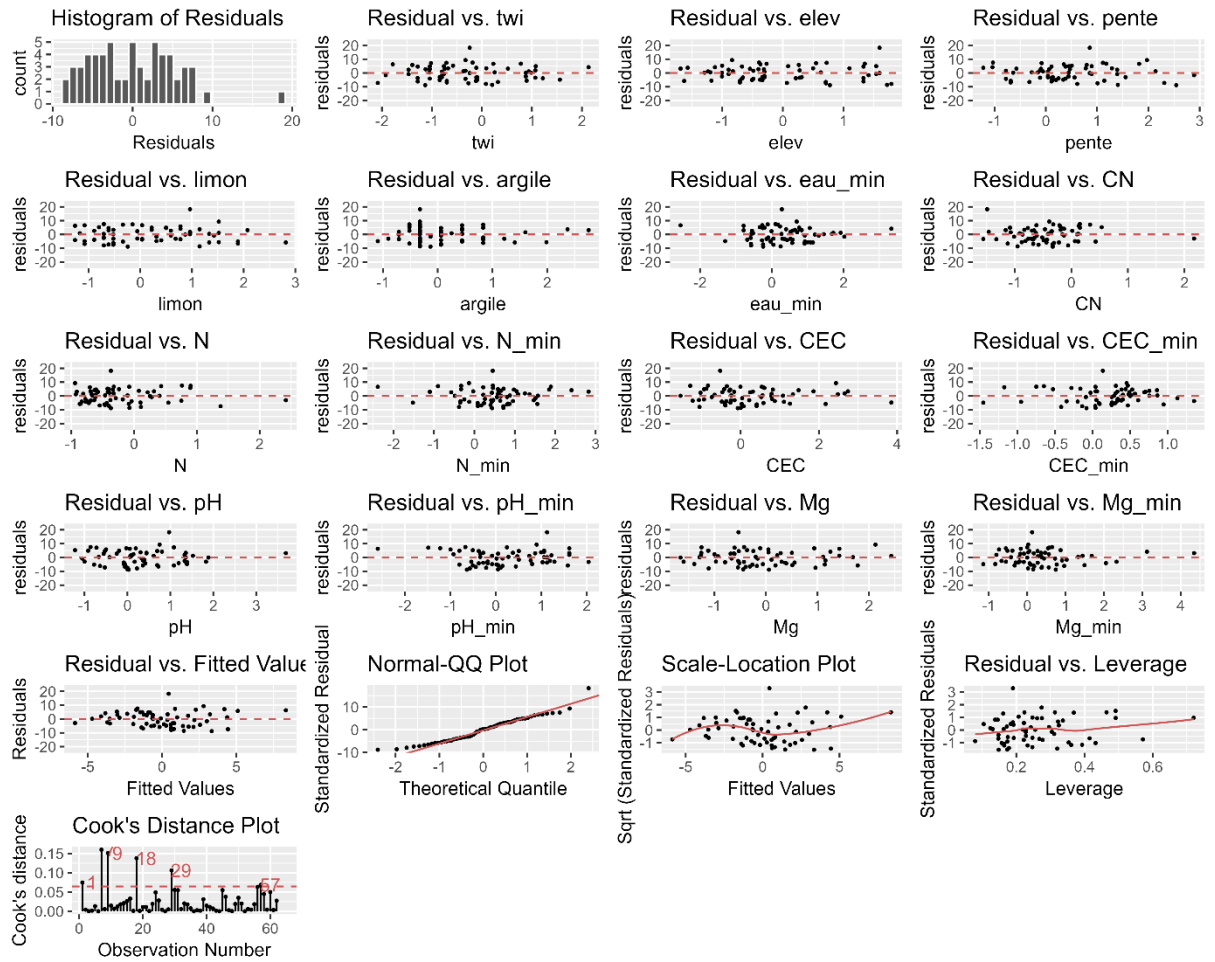


ANNEXE D - GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIC DES SUPPOSITIONS DU MODÈLE DE LA DEUXIÈME RÉGRESSION LINÉAIRE

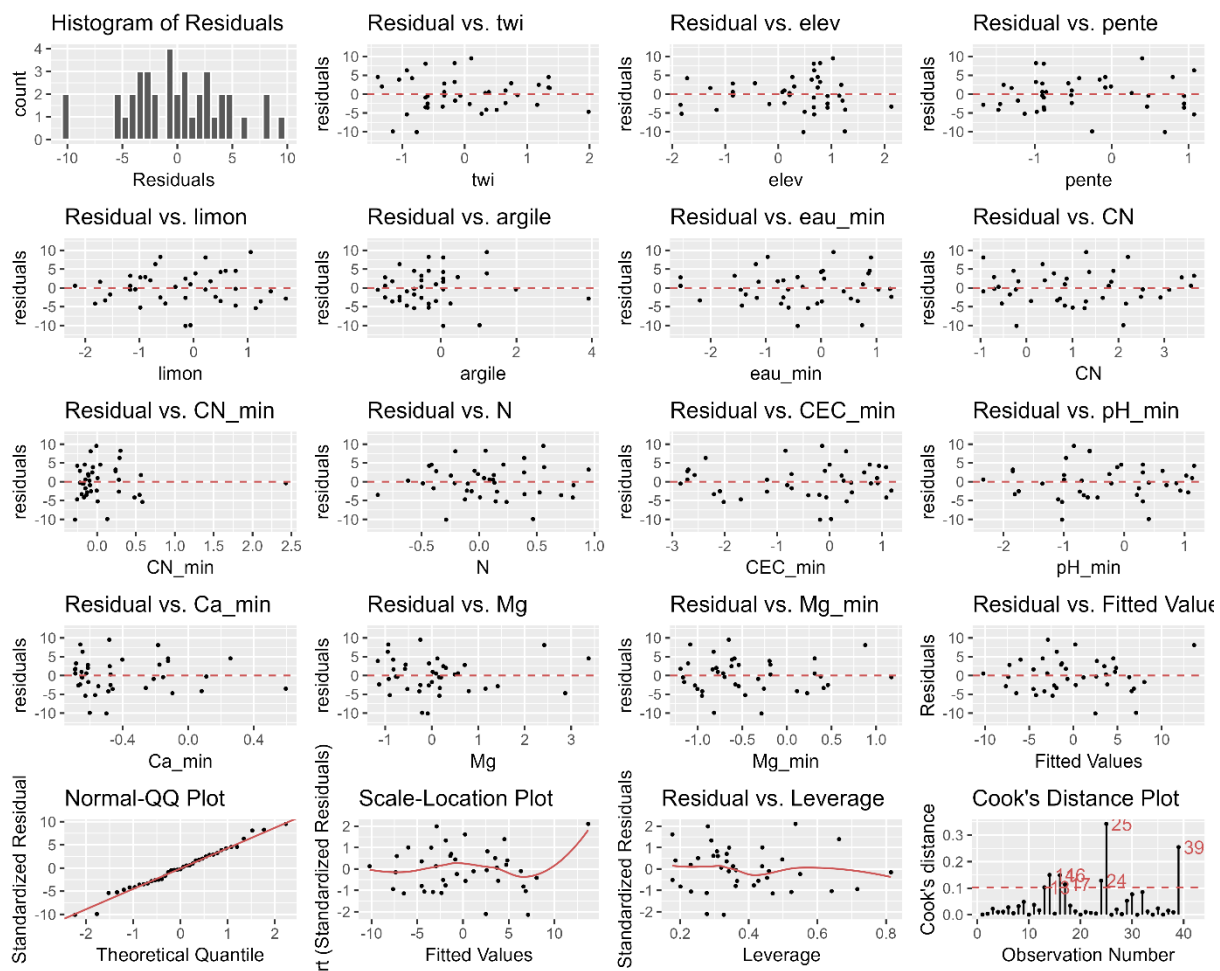
Bouleau jaune



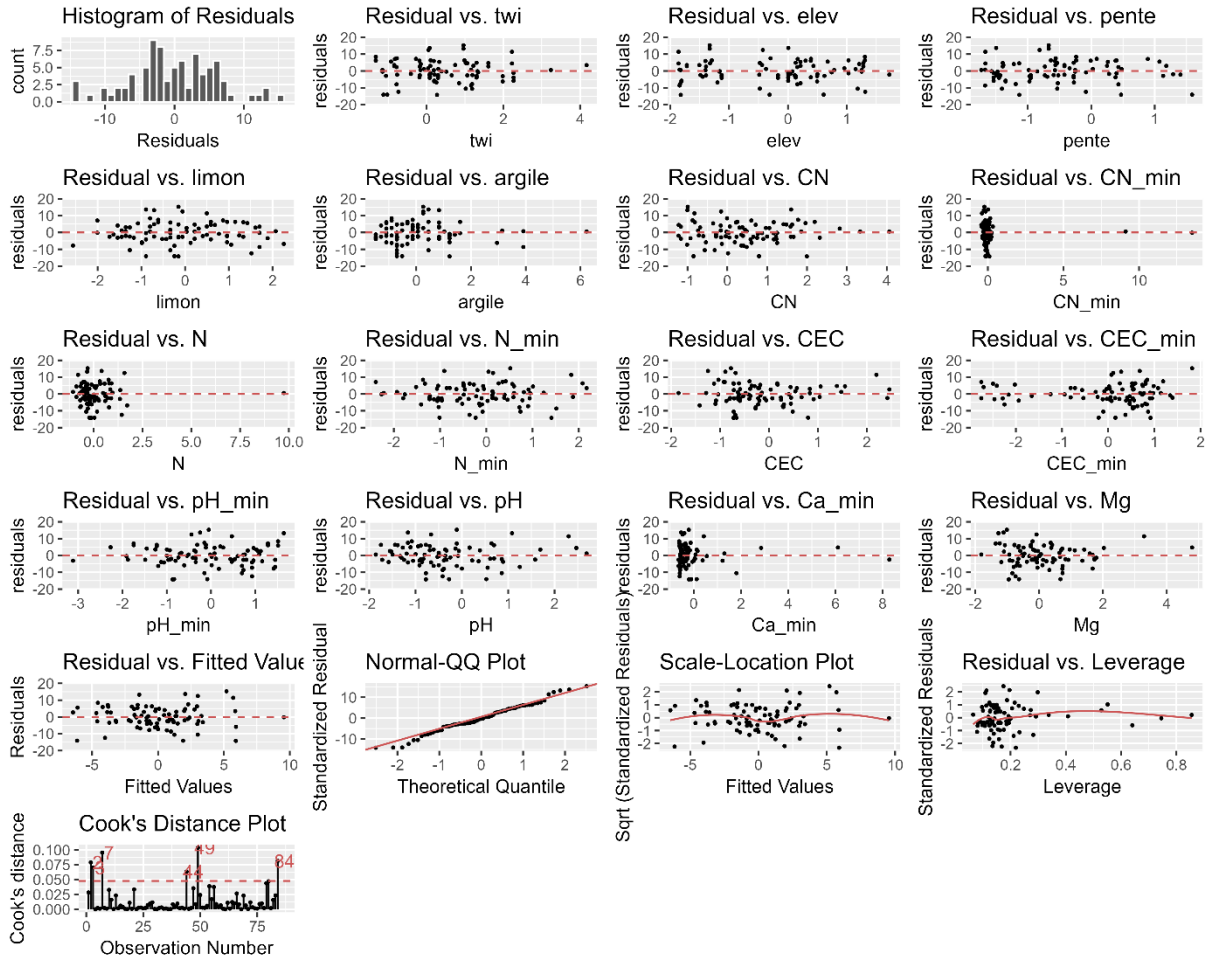
Érable à sucre



Épinette rouge



Sapin baumier



ANNEXE E - POIDS D'AKAIKE DES MODÈLES

Bouleau jaune

ID	Prédicteur	$\Delta AICc$	AICc weight
16	CN+N_min	0.0	0.44
15	CN+N_min+Mg_min	1.57	0.2
14	CN+N_min+Ca_min+Mg_min	2.21	0.15
17	N_min	3.12	0.09
13	CN+N+N_min+Ca_min+Mg_min	3.72	0.07
12	CN+N+N_min+Ca_min+Mg+Mg_min	5.48	0.03
11	CN+N+N_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	7.35	0.01
10	elev+CN+N+N_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	9.34	0.0
09	elev+limon+CN+N+N_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	11.46	0.0
08	elev+limon+eau_min+CN+N+N_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	13.57	0.0
07	elev+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	15.78	0.0
06	elev+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	18.13	0.0
05	elev+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	20.51	0.0
04	elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	22.94	0.0
03	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	25.38	0.0
02	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	27.92	0.0
01	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg+Mg_min	30.49	0.0
0	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+CN_min+N+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg+Mg_min	33.11	0.0

Érable à sucre

ID	Prédicteur	$\Delta AICc$	AICc weight
14	pH_min	0.0	0.33
13	CN+pH_min	0.29	0.29
12	CN+pH_min+Mg	0.88	0.21
11	CN+N+pH_min+Mg	2.32	0.1
10	twi+CN+N+pH_min+Mg	4.12	0.04
09	twi+CN+N+CEC_min+pH_min+Mg	5.88	0.02
08	twi+eau_min+CN+N+CEC_min+pH_min+Mg	7.89	0.01
07	twi+pente+eau_min+CN+N+CEC_min+pH_min+Mg	10.06	0.0
06	twi+pente+eau_min+CN+N+CEC_min+pH+pH_min +Mg	12.65	0.0
05	twi+pente+eau_min+CN+N+N_min+CEC_min+pH+pH_min+Mg	15.37	0.0
04	twi+pente+limon+eau_min+CN+N+N_min+CEC_min+pH+pH_min+Mg	18.36	0.0
03	twi+elev+pente+limon+eau_min+CN+N+N_min+CEC_min+pH+pH_min+Mg	21.58	0.0
02	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC_min+pH+pH_min+Mg	25.0	0.0
01	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC_min+pH+pH_min+Mg+Mg_min	28.64	0.0
00	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+N+N_min+CEC_min+pH+pH_min+Mg+Mg_min,	32.46	0.0

Épinette rouge

ID	Prédicteur	ΔAIC c	AICcWt
10	elev+limon+eau_min+Mg	0.00	0.39
11	elev+limon+eau_min	0.17	0.36
09	elev+limon+eau_min+CEC_min+Mg	1.72	0.16
08	elev+limon+eau_min+CN+CEC_min+Mg	3.50	0.07
07	elev+limon+eau_min+CN+N+CEC_min+Mg	6.01	0.02
06	elev+limon+eau_min+CN+N+CEC_min+Ca_min+Mg	8.41	0.01
05	elev+pente+limon+eau_min+CN+N+CEC_min+Ca_min+Mg	11.14	0.00
04	twi+elev+pente+limon+eau_min+CN+N+CEC_min+Ca_min+Mg	13.69	0.00
03	twi+elev+pente+limon+eau_min+CN+CN_min+N+CEC_min+Ca_min+Mg	17.12	0.00
02	twi+elev+pente+limon+eau_min+CN+CN_min+N+CEC_min+Ca_min+Mg+Mg_min	21.67	0.00
01	twi+elev+pente+limon+eau_min+CN+CN_min+N+CEC_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	26.34	0.00
00	twi+elev+pente+limon+argile+eau_min+CN+CN_min+N+CEC_min+pH_min+Ca_min+Mg+Mg_min	31.89	0.00

Sapin baumier

x	Prédicteur	$\Delta AICc$	AICcWt
12	pen+CEC_min+pH_min	0.00	0.24
13	pen+pH_min	0.49	0.19
11	pen+CEC_min+pH_min+pH	0.63	0.18
14	pen	0.67	0.17
10	pen+CN_min+CEC_min+pH_min+pH	1.50	0.12
09	pen+CN_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH	3.21	0.05
08	pen+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH	4.39	0.03
07	pen+limon+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH	6.13	0.01
06	pen+limon+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Mg	8.16	0.00
05	pen+limon+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg	10.20	0.00
04	pen+limon+CN+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg	12.70	0.00
03	pen+limon+argile+CN+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg	15.41	0.00
02	twi+pen+limon+argile+CN+CN_min+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg	18.26	0.00
01	twi+pen+limon+argile+CN+CN_min+N+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg	21.28	0.00
00	twi+elev+pen+limon+argile+CN+CN_min+N+N_min+CEC+CEC_min+pH_min+pH+Ca_min+Mg	24.43	0.00

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Agbeshie, A. A., Abugre, S., Atta-Darkwa, T. et Awuah, R. (2022). A review of the effects of forest fire on soil properties. *Journal of Forestry Research*, 33(5), 1419-1441. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01475-4>
- Akaike, H. (1998). Factor Analysis and AIC. Dans E. Parzen, K. Tanabe et G. Kitagawa (dir.), *Selected Papers of Hirotugu Akaike* (p. 371-386). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_29
- Andrade, C. (2021). Z Scores, Standard Scores, and Composite Test Scores Explained. *Indian Journal of Psychological Medicine*, 43(6), 555-557. <https://doi.org/10.1177/02537176211046525>
- Archambault, C., Paquette, A., Messier, C., Khlifia, R., Munson, A. D. et Handa, I. T. (2019). Evergreenness influences fine root growth more than tree diversity in a common garden experiment. *Oecologia*, 189(4), 1027-1039.
- Arrouays, D., Leenaars, J. G. B., Richer-de-Forges, A. C., Adhikari, K., Ballabio, C., Greve, M., Grundy, M., Guerrero, E., Hempel, J., Hengl, T., Heuvelink, G., Batjes, N., Carvalho, E., Hartemink, A., Hewitt, A., Hong, S.-Y., Krasilnikov, P., Lagacherie, P., Lelyk, G., ... Rodriguez, D. (2017). Soil legacy data rescue via GlobalSoilMap and other international and national initiatives. *GeoResJ*, 14, 1-19. <https://doi.org/10.1016/j.grj.2017.06.001>
- Arseneau, J., Bélanger, N., Ouimet, R., Royer-Tardif, S., Bilodeau-Gauthier, S., Gendreau-Berthiaume, B. et Rivest, D. (2021). Wood ash application in sugar maple stands rapidly improves nutritional status and growth at various developmental stages. *Forest Ecology and Management*, 489, 119062. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119062>
- Barker, M., Miegroet, H. V., Nicholas, N. S. et Creed, I. F. (2002). Variation in overstorey nitrogen uptake in a small, high-elevation southern Appalachian spruce-fir watershed. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(10), 1741-1752. <https://doi.org/10.1139/x02-098>
- Barker Plotkin, A., Schoonmaker, P., Leon, B. et Foster, D. (2017). Microtopography and ecology of pit-mound structures in second-growth versus old-growth forests. *Forest Ecology and Management*, 404, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.012>
- Bédard, S. (2002). L'estimation du potentiel de croissance des stations forestières: exemple du sous-domaine de la sapinière à Bouleau jaune de l'est du Québec. Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière. [1 ressource en ligne]. <https://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/2108639>

- Bélangier, N., Côté, B., Fyles, J. W., Courchesne, F. et Hendershot, W. H. (2004). Forest regrowth as the controlling factor of soil nutrient availability 75 years after fire in a deciduous forest of Southern Quebec. *Plant and Soil*, 262(1), 363-272. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037054.21561.85>
- Bell, G. et Lechowicz, M. J. (1991). The ecology and genetics of fitness in forest plants. I, Environmental heterogeneity measured by explant trials. *Journal of ecology*, 23. <https://doi.org/10.2307/2260660>
- Binkley, D. et Fisher, R. F. (2012). History of Forest Soil Science and Management. Dans *Ecology and Management of Forest Soils* (p. 1-7). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118422342.ch1>
- Boakye, E. A., Bergeron, Y., Drobyshev, I., Beekharri, A., Voyer, D., Achim, A., Huang, J.-G., Grondin, P., Bédard, S., Havreljuk, F., Gennaretti, F. et Girardin, M. P. (2023). Le déclin récent de la croissance de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) s'étend aux parties septentrionales de son aire de répartition dans l'est du Canada. *Forest Ecology and Management*, 545, 121304. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121304>
- Boakye, E. A., Bergeron, Y., Girardin, M. P. et Drobyshev, I. (2021). Contrasting Growth Response of Jack Pine and Trembling Aspen to Climate Warming in Quebec Mixedwoods Forests of Eastern Canada Since the Early Twentieth Century. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 126(5), e2020JG005873. <https://doi.org/10.1029/2020JG005873>
- Bognounou, F., Paré, D. et Laganière, J. (2024). Changes in understory plant communities following soil scarification and amendments in a Northern Hardwood Forest. *Forest Ecology and Management*, 568, 122089. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122089>
- Bolghari, H. A. et Bertrand, V. (1984). *Tables préliminaires de production des principales essences résineuses plantées dans la partie centrale du sud du Québec*. <https://mrnf.gouv.qc.ca/documents/forets/connaissances/recherche/Memoire79.pdf>
- Bončina, A., Klopčič, M., Trifković, V., Ficko, A. et Simončič, P. (2023). Tree and stand growth differ among soil classes in semi-natural forests in central Europe. *CATENA*, 222, 106854. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106854>
- Booth, M. S., Stark, J. M. et Rastetter, E. (2005). Controls on Nitrogen Cycling in Terrestrial Ecosystems: A Synthetic Analysis of Literature Data. *Ecological Monographs*, 75(2), 139-157. <https://doi.org/10.1890/04-0988>
- Borcard, D., Gillet, F. et Legendre, P. (2018). Unconstrained Ordination. Dans D. Borcard, F. Gillet et P. Legendre (dir.), *Numerical Ecology with R* (p.

- 151-201). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2_5
- Borcard, D., Legendre, P. et Gillet, F. (2011). *Numerical Ecology with R* (1^{re} éd.). Springer. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Boulet, B. et Huot, M. (2013). Le guide sylvicole du Québec. Fondements biologiques de la sylviculture (vol. 1). Publications du Québec.
- Brady, N. C. et Weil, R. R. (2019). Elements of the nature and properties of soils (4^e éd.). Pearson Education Limited. https://www.pearson.com/en-us/subject-catalog/p/Brady-Elements-of-the-Nature-and-Properties-of-Soils-4th-Edition/P200000000824?view=educator&srsId=AfmBOopV2cFBifKpR5POuyRxCo2MPmu3zsQYJbiWUrQ_rW06pFOUNWJM
- Brais, S., Bélanger, N., Camiré, C., Drouin, P., Paré, D., Robitaille, Brazeau, M. et Brown, J. L. (2009). Géologie, dépôts de surface et sols forestiers. Dans Ordre des ingénieurs du Québec (dir.), *Manuel de foresterie* (2^e éd., p. 47-124). Éditions MultiMondes.
- Brubaker, S. C., Jones, A. J., Lewis, D. T. et Frank, K. (1993). Soil Properties Associated with Landscape Position. *Soil Science Society of America Journal*, 57(1), 235-239. <https://doi.org/10.2136/sssaj1993.03615995005700010041x>
- Bulmer, C., Paré, D. et Domke, G. M. (2019). Chapter 14 - A new era of digital soil mapping across forested landscapes. Dans M. Busse, C. P. Giardina, D. M. Morris et D. S. Page-Dumroese (dir.), *Developments in Soil Science* (vol. 36, p. 345-371). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63998-1.00014-8>
- Burns, R. M., Honkala, B. H. et États-Unis Forest Service. (1990). *Silvics of North America* (vol. 2). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service : For sale by the Supt. of Docs., U.S. G.P.O. https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654_vol2.pdf
- Buuren, S. van et Groothuis-Oudshoorn, K. (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, 45, 1-67. <https://doi.org/10.18637/jss.v045.i03>
- Camirand, R., Camire, C. et Bernier, B. (1983). Comportement de *Picea abies* Karst. en plantation au Québec, Canada. *Plant and Soil*, 73(1), 3-16. <https://doi.org/10.1007/BF02197752>
- Cauboue, M. (2019). *Description écologique des forêts du Québec* (CTRE COLL. DEVEL. MATERIEL D.). Centre collégial de développement de matériel didactique.

- Chavardès, R. D., Balducci, L., Bergeron, Y., Grondin, P., Poirier, V., Morin, H. et Gennaretti, F. (2023). Greater tree species diversity and lower intraspecific competition attenuate impacts from temperature increases and insect epidemics in boreal forests of western Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 53(1), 48-59. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0114>
- Chen, K., Wei, Y. et Wu, J. (2022a). Impact of pore characteristics on displacement processes of air and water flow: Modelling and experimental investigation. *Journal of Hydrology*, 609, 127691. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2022.127691>
- Chen, L., Rossi, S., Deslauriers, A. et Liu, J. (2019). Contrasting strategies of xylem formation between black spruce and balsam fir in Quebec, Canada. *Tree Physiology*, 39(5), 747-754. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy151>
- Chen, S., Arrouays, D., Leatitia Mulder, V., Poggio, L., Minasny, B., Roudier, P., Libohova, Z., Lagacherie, P., Shi, Z., Hannam, J., Meersmans, J., Richer-de-Forges, A. C. et Walter, C. (2022b). Digital mapping of *GlobalSoilMap* soil properties at a broad scale: A review. *Geoderma*, 409, 115567. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115567>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31(Volume 31, 2000), 343-366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Cienciala, E., Russ, R., Šantrůčková, H., Altman, J., Kopáček, J., Hůnová, I., Štěpánek, P., Oulehle, F., Tumajer, J. et Stáhl, G. (2016). Discerning environmental factors affecting current tree growth in Central Europe. *Science of The Total Environment*, 573, 541-554. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.115>
- Cleve, K. V., Oechel, W. C. et Hom, J. L. (1990). Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(9), 1530-1535. <https://doi.org/10.1139/x90-203>
- Collin, A., Messier, C., Côté, B., Fontana, M. et Bélanger, N. (2016). Contrasting Nutritional Acclimation of Sugar Maple (*Acer saccharum* Marsh.) and Red Maple (*Acer rubrum* L.) to Increasing Conifers and Soil Acidity as Demonstrated by Foliar Nutrient Balances. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00085>
- Comité d'experts sur la prospection pédologique. (1998). Le Système canadien de classification des sols (troisième édition). *Agriculture Canada*. NRC Research Press. <https://canadacommons-ca.proxy.cegepat.qc.ca/artifacts/2306422/le-systeme-canadien-de-classification-des-sols/3066950/view/?page=1>

- Curtin, D. et Rostad, H. P. W. (1997). Cation exchange and buffer potential of Saskatchewan soils estimated from texture, organic matter and pH. *Canadian Journal of Soil Science*, 77(4), 621-626. <https://doi.org/10.4141/S97-015>
- Cyr, G., Gosselin, J. et Québec (Province). Direction des inventaires forestiers. (2017). *Guide des stations forestières. Région écologique 4d: hautes collines de Charlevoix et du Saguenay, région écologique 4e : plaine du lac Saint-Jean et du Saguenay* (Deuxième édition). Ministère des forêts, de la faune et des parcs, Direction des inventaires forestiers. [1 ressource en ligne (iii, 52 pages) : illustrations en couleur.]. <http://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/2772403>
- Datnoff, L. E., Elmer, W. H., Rodrigues, F. de Á. et American Phytopathological Society. (2023). Mineral nutrition and plant disease (Second Edition). The American Phytopathological Society. <https://doi.org/10.1094/9780890546796>
- De Noronha, M., Ouimet, R., Barrette, M., Leduc, A. et Bergeron, Y. (2022). Influence of Leaf Litter and Humus Composition on the Development of Black Spruce Seedlings: A Greenhouse Experimentation. *Forests*, 13(11), 1832. <https://doi.org/10.3390/f13111832>
- de Lima, R. P., Rolim, M. M., Toledo, M. P. S., Tormena, C. A., da Silva, A. R., e Silva, I. A. C. et Pedrosa, E. M. R. (2022). Texture and degree of compactness effect on the pore size distribution in weathered tropical soils. *Soil and Tillage Research*, 215, 105215. <https://doi.org/10.1016/j.still.2021.105215>
- Du, E., Terrer, C., Pellegrini, A. F. A., Ahlström, A., van Lissa, C. J., Zhao, X., Xia, N., Wu, X. et Jackson, R. B. (2020). Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 13(3), 221-226. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0530-4>
- Duchesne, L., Guillemette, F., Bédard, S. et Ouimet, R. (2025). Contemporary Issues in Québec's Temperate Forest — Part 1: Profile of the Forests. *The Forestry Chronicle*, 101(2), 187-206. <https://doi.org/10.5558/tfc2025-018>
- Duchesne, L. et Ouimet, R. (2009). Present-day expansion of American beech in northeastern hardwood forests: Does soil base status matter? *Canadian Journal of Forest Research*, 39(12), 2273-2282. <https://doi.org/10.1139/X09-172>
- Duchesne, L. et Prévost, M. (2013). Canopy disturbance and intertree competition: implications for tree growth and recruitment in two yellow birch–conifer stands in Quebec, Canada. *Journal of Forest Research*, 18(2), 168-178. <https://doi.org/10.1007/s10310-012-0338-1>

- Dumais, D. et Prévost, M. (2007). Management for red spruce conservation in Québec: The importance of some physiological and ecological characteristics – A review. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 378-391. <https://doi.org/10.5558/tfc83378-3>
- Dumais, D. et Prévost, M. (2014). Physiology and growth of advance *Picea rubens* and *Abies balsamea* regeneration following different canopy openings. *Tree Physiology*, 34(2), 194-204. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt114>
- Efimenko, A. S. et Aleinikov, A. A. (2019). The Role of Microsites in the Natural Regeneration of Trees in Boreal Tall-Herb Dark Coniferous Forests of the Northern Urals. *Biology Bulletin*, 46(2), 200-209. <https://doi.org/10.1134/S1062359019020055>
- Enesi, R. O., Dyck, M. F., Thilakarathna, M. S., Strelkov, S. E. et Gorim, L. Y. (2024). Calibrated SoilOptix® estimates of soil pH and exchangeable cations in three agricultural fields in western Canada – implications for managing spatially variable soil acidity. *Heliyon*, 10(17), e37106. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e37106>
- Fantin, N. et Morin, H. (2002). Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(8), 1478-1490. <https://doi.org/10.1139/x02-053>
- Fortin, M. (2005). Étude rétrospective de l'accroissement en diamètre du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et de l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) en peuplements mixtes après une coupe à diamètre limite. *The Forestry Chronicle*, 81(6), 791-800. <https://doi.org/10.5558/tfc81791-6>
- Fortin, M. et Lavoie, J.-F. (2022). Reconciling individual-based forest growth models with landscape-level studies through a meta-modelling approach. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(8), 1140-1153. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0002>
- Foster, J. R., Finley, A. O., D'Amato, A. W., Bradford, J. B. et Banerjee, S. (2016). Predicting tree biomass growth in the temperate–boreal ecotone: Is tree size, age, competition, or climate response most important? *Global Change Biology*, 22(6), 2138-2151. <https://doi.org/10.1111/gcb.13208>
- Fritts, H. C. (1971). Dendroclimatology and Dendroecology. *Quaternary Research*, 1(4), 419-449. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(71\)90057-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(71)90057-3)
- Gadermaier, J., Vospernik, S., Grabner, M., Wächter, E., Keßler, D., Kessler, M., Lehner, F., Klebinder, K. et Katzensteiner, K. (2024). Soil water storage capacity and soil nutrients drive tree ring growth of six European tree species

- across a steep environmental gradient. *Forest Ecology and Management*, 554, 121599. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121599>
- Gasser, D., Messier, C., Beaudet, M. et Lechowicz, M. J. (2010). Sugar maple and yellow birch regeneration in response to canopy opening, liming and vegetation control in a temperate deciduous forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 259(10), 2006-2014. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.011>
- Gauthray-Guyénet, V., Schneider, R., Achim, A., Fortin, M., Paré, D. et Arseneault, D. (2021). Legacy of forest composition and changes over the long-term on tree radial growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(10), 1501-1511. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0395>
- Gauthray-Guyénet, V., Schneider, R., Paré, D., Achim, A., Loi, C. et Sirois, L. (2018). Influence of shifts over an 80-year period in forest composition on soil properties. *Plant and Soil*, 433(1), 111-125. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3819-y>
- Gavin, D. G., Beckage, B. et Osborne, B. (2008). Forest dynamics and the growth decline of red spruce and sugar maple on Bolton Mountain, Vermont: a comparison of modeling methods. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(10), 2635-2649. <https://doi.org/10.1139/X08-106>
- Gewehr, S., Drobyshev, I., Berninger, F. et Bergeron, Y. (2014). Soil characteristics mediate the distribution and response of boreal trees to climatic variability. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 487-498, 95661604. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0481>
- Ghotsa Mekontchou, C., Houle, D., Bergeron, Y. et Drobyshev, I. (2020). Contrasting Root System Structure and Belowground Interactions between Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) and Trembling Aspen (*Populus tremuloides* Michx) in Boreal Mixedwoods of Eastern Canada. *Forests*, 11(2), 127. <https://doi.org/10.3390/f11020127>
- Girard, M.-C., Walter, C., Rémy, J.-C., Berthelin, J. et Morel, J.-L. (2011). *Soils et environnement* (2^e éd.). Dunod. https://books.google.ca/books?id=2Ni2C6Kr0NcC&printsec=frontcover&hl=fr&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- GitHub Gist. (2024). *vif_fun.r*. Gist. <https://gist.github.com/fawda123/4717702>
- Gomez, A., Powers, R. F., Singer, M. J. et Horwath, W. R. (2002). Soil Compaction Effects on Growth of Young Ponderosa Pine Following Litter Removal in California's Sierra Nevada. *Soil Science Society of America Journal*, 66(4), 1334-1343. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1334>

- Gordon, A. G. (1976). The taxonomy and genetics of *Picea rubens* and its relationship to *Picea mariana*. *Canadian Journal of Botany*, 54(9), 781-813. <https://doi.org/10.1139/b76-084>
- Gouvernement du Québec. (2019). *Forêt ouverte*. <https://www.foretouverte.gouv.qc.ca/>
- Gouvernement du Québec. (2025). *Forêt ouverte Forêt et intégration des données. Ministère des Ressources naturelles et des Forêts*. https://www.foretouverte.gouv.qc.ca/?context=_lidar&zoom=13¢er=-71.88397,46.90662&invisiblelayers=* &visiblelayers=ad4e43d84410e7c0316cc9f70c1f2a4f,1da64ddfeaf23710b8a9ad95133fb5d8
- Greiner, L., Keller, A., Grêt-Regamey, A. et Papritz, A. (2017). Soil function assessment: review of methods for quantifying the contributions of soils to ecosystem services. *Land Use Policy*, 69, 224-237. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.06.025>
- Grondin, P., Blouin, J., Racine, P., Forêt Québec. Direction des inventaires forestiers. Service de l'évaluation de l'offre. et Québec (Province). Direction de la recherche forestière. Service de la recherche appliquée. (1999). *Programme de connaissance des écosystèmes forestiers du Québec méridional: rapport de classification écologique : sapinière à bouleau jaune de l'est* (Rév., mars 1999). Service de l'évaluation de l'offre, Direction des inventaires forestiers. <http://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/2748314>
- Grunwald, S., Thompson, J. A. et Boettinger, J. L. (2011). Digital Soil Mapping and Modeling at Continental Scales: Finding Solutions for Global Issues. *Soil Science Society of America Journal*, 75(4), 1201-1213. <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0025>
- Guo, B.-X., Zhou, J., Zhan, L.-Q., Wang, Z.-Y., Wu, W. et Liu, H.-B. (2024). Spatial and Temporal Variability of Soil pH, Organic Matter and Available Nutrients (N, P and K) in Southwestern China. *Agronomy*, 14(8), 1796. <https://doi.org/10.3390/agronomy14081796>
- Hallett, R. A., Bailey, S. W., Horsley, S. B. et Long, R. P. (2006). Influence of nutrition and stress on sugar maple at a regional scale. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2235-2246. <https://doi.org/10.1139/x06-120>
- Hansson, K., Laclau, J.-P., Saint-André, L., Mareschal, L., Heijden, G. van der, Nys, C., Nicolas, M., Ranger, J. et Legout, A. (2020). Chemical fertility of forest ecosystems. Part 1: Common soil chemical analyses were poor predictors of stand productivity across a wide range of acidic forest soils. *Forest Ecology and Management*, 461, 117843. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117843>

- Hartmann, H., Beaudet, M., Mazerolle, M. J. et Messier, C. (2009). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) growth is influenced by close conspecifics and skid trail proximity following selection harvest. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 823-831. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.028>
- Hegy, F. (1974). A simulation model for managing jack-pine standssimulation. *RoyalColl. For, Res. Notes*, 30, 74-90.
- Helling, C. S., Chesters, G. et Corey, R. B. (1964). Contribution of Organic Matter and Clay to Soil Cation-Exchange Capacity as Affected by the pH of the Saturating Solution. *Soil Science Society of America Journal*, 28(4), 517-520. <https://doi.org/10.2136/sssaj1964.03615995002800040020x>
- Hendershot, W. H. et Duquette, M. (1986). A Simple Barium Chloride Method for Determining Cation Exchange Capacity and Exchangeable Cations. *Soil Science Society of America Journal*, 50(3), 605-608. <https://doi.org/10.2136/sssaj1986.03615995005000030013x>
- Hendershot, W. H., Lalande, H. et Duquette, M. (2007). *Ion exchange and exchangeable cations. In Soil sampling and methods of analysis. 2nd ed.* CRC Press.
- Hermosilla, T., Bastyr, A., Coops, N. C., White, J. C. et Wulder, M. A. (2022). Mapping the presence and distribution of tree species in Canada's forested ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 282, 113276. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2022.113276>
- Hermosilla, T., Wulder, M. A., White, J. C., Coops, N. C., Bater, C. W. et Hobart, G. W. (2024). Characterizing long-term tree species dynamics in Canada's forested ecosystems using annual time series remote sensing data. *Forest Ecology and Management*, 572, 122313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122313>
- Hunt, E. R., Lavigne, M. B. et Franklin, S. E. (1999). Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. *Ecological Modelling*, 122(3), 151-164. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00135-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00135-0)
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J. et Husson, M. F. (2016). Package 'factominer'. *An R package*, 96(96), 698.
- James, G., Witten, D., Hastie, T. et Tibshirani, R. (2021). *An introduction to statistical learning: with applications in R* (Second edition). Springer. [1 online resource : illustrations (chiefly color)]. <https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&scope=site&db=nlebk&db=nlabk&AN=2985424>

- Jobidon, R. (1995). *Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec: Revue de littérature*. Direction de la recherche forestière.
<https://mrfn.gouv.qc.ca/documents/forets/connaissances/recherche/Memoire117.pdf>
- Kassambara, A. et Mundt, F. (2017). Package 'factoextra'. *Extract and visualize the results of multivariate data analyses*, 76(2), 10-18637.
- Kneeshaw, D. D. et Prévost, M. (2007). Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1534-1544, 27547328.
<https://doi.org/10.1139/X07-112>
- Korol, R. L., Running, S. W. et Milner, K. S. (1995). Incorporating intertree competition into an ecosystem model. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(3), 413-424. <https://doi.org/10.1139/x95-046>
- Laamrani, A., Valeria, O., Fenton, N. et Bergeron, Y. (2014). Landscape-Scale Influence of Topography on Organic Layer Accumulation in Paludified Boreal Forests. *Forest Science*, 60(3), 579-590. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-025>
- Lafleur, B., Hooper-Bùi, L. M., Paul Mumma, E. et Geaghan, J. P. (2005). Soil fertility and plant growth in soils from pine forests and plantations: Effect of invasive red imported fire ants *Solenopsis invicta* (Buren). *Pedobiologia*, 49(5), 415-423. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.002>
- Lambert, J.-B., Ameztegui, A., Delagrange, S. et Messier, C. (2016). Birch and conifer deadwood favour early establishment and shade tolerance in yellow birch juveniles growing in sugar maple dominated stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(1), 114-121. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0315>
- Lamontagne, X. et Shipley, B. (2022). A measure of generalized soil fertility that is largely independent of species identity. *Annals of Botany*, 129(1), 29-36.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcab121>
- LeBauer, D. S. et Treseder, K. K. (2008). Nitrogen Limitation of Net Primary Productivity in Terrestrial Ecosystems Is Globally Distributed. *Ecology*, 89(2), 371-379. <https://doi.org/10.1890/06-2057.1>
- Lee, Y. Y. et Ventura, S. (2017, 10 mai). *lindia: Automated Linear Regression Diagnostic*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.lindia>
- Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005). Influence of Aspen on Forest Floor Properties in Black Spruce-dominated Stands. *Plant and Soil*, 275(1), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>

- Lemercier, B., Lagacherie, P., Amelin, J., Sauter, J., Pichelin, P., Richer-de-Forges, A. C. et Arrouays, D. (2022). Multiscale evaluations of global, national and regional digital soil mapping products in France. *Geoderma*, 425, 116052. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116052>
- Lévesque, M., Walthert, L. et Weber, P. (2016). Soil nutrients influence growth response of temperate tree species to drought. *Journal of Ecology*, 104(2), 377-387. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12519>
- Li, Y., Yang, F., Ou, Y., Zhang, D., Liu, J., Chu, G., Zhang, Y., Otieno, D. et Zhou, G. (2013). Changes in Forest Soil Properties in Different Successional Stages in Lower Tropical China. *PLOS ONE*, 8(11), e81359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081359>
- Liu, Y., Du, J., Xu, X., Kardol, P. et Hu, D. (2020). Microtopography-induced ecohydrological effects alter plant community structure. *Geoderma*, 362, 114119. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.114119>
- Lorenz, K., Preston, C. M., Raspe, S., Morrison, I. K. et Feger, K. H. (2000). Litter decomposition and humus characteristics in Canadian and German spruce ecosystems: information from tannin analysis and ¹³C CPMAS NMR. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(6), 779-792. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00201-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00201-1)
- Mailly, D. et Gaudreault, M. (2005). Growth intercept models for black spruce, jack pine and balsam fir in Quebec. *The Forestry Chronicle*, 81(1), 104-113. <https://doi.org/10.5558/tfc81104-1>
- Mailly, D., Turbis, S. et Pothier, D. (2003). Predicting basal area increment in a spatially explicit, individual tree model: a test of competition measures with black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(3), 435-443. <https://doi.org/10.1139/x02-122>
- Mansuy, N., Thiffault, E., Paré, D., Bernier, P., Guindon, L., Villemaire, P., Poirier, V. et Beaudoin, A. (2014). Digital mapping of soil properties in Canadian managed forests at 250m of resolution using the k-nearest neighbor method. *Geoderma*, 235-236, 59-73. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.06.032>
- Marx, L. M. et Walters, M. B. (2006). Effects of nitrogen supply and wood species on *Tsuga canadensis* and *Betula alleghaniensis* seedling growth on decaying wood. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(11), 2873-2884. <https://doi.org/10.1139/x06-171>
- Mateo, R. G., Gastón, A., Aroca-Fernández, M. J., Broennimann, O., Guisan, A., Saura, S. et García-Viñas, J. I. (2019). Hierarchical species distribution models in support of vegetation conservation at the landscape scale. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 386-396. <https://doi.org/10.1111/jvs.12726>

- Mazerolle, M. J. (2025). *AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c)* (version 2.3-4). <https://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/index.html>
- Merzouki, H., Poirier, V., Munson, A., Paré, D. et DesRochers, A. (2025). Impact of single and combined soil amendments on the growth and foliar nutrients of white spruce (*Picea glauca*) on a poorly regenerated logged site. *Canadian Journal of Forest Research*, *55*, 1-15. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2024-0195>
- Metsaranta, J. M., Fortin, M., White, J. C., Sattler, D., Kurz, W. A., Penner, M., Edwards, J., Hays-Byl, W., Comeau, R. et Roy, V. (2024). Climate sensitive growth and yield models in Canadian forestry: Challenges and opportunities. *The Forestry Chronicle*, *100*(1), 88-106. <https://doi.org/10.5558/tfc2024-005>
- Meyer, W. L., Arp, P. A. et Marsh, M. (1994). Cation exchange capacities of upland soils in eastern Canada. *Canadian Journal of Soil Science*, *74*(4), 393-408. <https://doi.org/10.4141/cjss94-053>
- Minasny, B. et McBratney, Alex. B. (2016). Digital soil mapping: A brief history and some lessons. *Geoderma*, *264*, 301-311. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.07.017>
- Monserud, R. A., Moody, U. et Breuer, D. W. (2011). A soil-site study for inland Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, Ottawa, Canada. <https://doi.org/10.1139/x90-092>
- Moore, J.-D. et Houle, D. (2009). Soil solution and sugar maple response to NH₄NO₃ additions in a base-poor northern hardwood forest of Québec, Canada. *Environmental Monitoring and Assessment*, *155*(1), 177-190. <https://doi.org/10.1007/s10661-008-0427-y>
- Moore, J.-D. et Houle, D. (2023). Chemistry of soil and foliage in declining sugar maple stands over 13 years of nitrogen addition. *Forest Ecology and Management*, *535*, 120897. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120897>
- Moreau, L., Thiffault, E., Cyr, D., Boulanger, Y. et Beaugard, R. (2022). How can the forest sector mitigate climate change in a changing climate? Case studies of boreal and northern temperate forests in eastern Canada. *Forest Ecosystems*, *9*, 100026. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100026>
- MRNF. (2025). *Ressources et industries forestières du Québec, portrait statistique 2024* (30^e éd.). Ministère des Ressources naturelles et des Forêts. https://cdn-contenu.quebec.ca/cdn-contenu/forets/documents/entreprises/statistiques/RA_portrait-statistiques-industries-forestieres_2024.pdf

- Näsholm, T., Kielland, K. et Ganeteg, U. (2009). Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182(1), 31-48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02751.x>
- Nawaz, M. F., Bourrié, G. et Trolard, F. (2013). Soil compaction impact and modelling. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(2), 291-309. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0071-8>
- Nel, T., Bruneel, Y. et Smolders, E. (2023). Comparison of five methods to determine the cation exchange capacity of soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 186(3), 311-320. <https://doi.org/10.1002/jpln.202200378>
- O'Brien, C. L., Schatz, J. D., Diggins, C. A., Day, M. E., Jacobson, G. L., White, A. S., Wagner, R. G. et Greenwood, M. S. (2008). Is early life cycle success a determinant of the abundance of red spruce and balsam fir? *Canadian Journal of Forest Research*, 38(8), 2295-2305.
- 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. <https://doi.org/10.4141/cjss95-024>
- Ouimet, R., Camiré, C. et Furlan, V. (1996). Effect of soil base saturation and endomycorrhization on growth and nutrient status of sugar maple seedlings. *Canadian Journal of Soil Science*, 76(2), 109-115. <https://doi.org/10.4141/cjss96-017>
- Paré, D., Bognounou, F., Emilson, E. J. S., Laganière, J., Leach, J., Mansuy, N., Martineau, C., Norris, C., Venier, L. et Webster, K. (2024a). Connecting forest soil properties with ecosystem services: Toward a better use of digital soil maps—A review. *Soil Science Society of America Journal*, 88(4), 981-999. <https://doi.org/10.1002/saj2.20705>
- Paré, D., Bognounou, F., Emilson, E. J. S., Laganière, J., Leach, J., Mansuy, N., Martineau, C., Norris, C., Venier, L. et Webster, K. (2024b). Connecting forest soil properties with ecosystem services: Toward a better use of digital soil maps—A review. *Soil Science Society of America Journal*, 88(4), 981-999. <https://doi.org/10.1002/saj2.20705>
- Paré, D., Manka, F., Barrette, J., Augustin, F. et Beguin, J. (2021). Indicators of site sensitivity to the removal of forest harvest residues at the sub-continental scale: Mapping, comparisons, and challenges. *Ecological Indicators*, 125, 107516. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107516>
- Parent, S. et Messier, C. (1995). Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré

- naturellement. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(6), 878-885.
<https://doi.org/10.1139/x95-096>
- Pernes-Debuyser, A. et Tessier, D. (2002). Influence du pH sur les propriétés des sols: l'essai de longue durée des 42 parcelles à Versailles. *Revue des sciences de l'eau*, 15, 27-39. <https://doi.org/10.7202/705484ar>
- Pothier, D., Auger, I. et Québec (Province). Direction de la recherche forestière. (2011). *NATURA-2009 un modèle de prévision de la croissance à l'échelle du peuplement pour les forêts du Québec*. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction de la recherche forestière. [1 online resource.].
<http://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/2069289>
- Power, P. H. et Auger, I. (2018). Comparaison des prévisions à court et à long terme d'un modèle de croissance à l'échelle du peuplement avec celles d'un modèle à l'échelle de l'arbre. *The Forestry Chronicle*, 94(01), 47-60.
<https://doi.org/10.5558/tfc2018-007>
- Prescott, C. E., Maynard, D. G. et Laiho, R. (2000a). Humus in northern forests: friend or foe? *Forest Ecology and Management*, 133(1), 23-36.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00295-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00295-9)
- Prescott, C. E., Zabek, L. M., Staley, C. L. et Kabzems, R. (2000b). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(11), 1742-1750. <https://doi.org/10.1139/x00-097>
- Pretzsch, H. (2009). Forest Growth Models. Dans H. Pretzsch (dir.), *Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model* (p. 423-491). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4_11
- Prévost, M. (2008). Effect of cutting intensity on microenvironmental conditions and regeneration dynamics in yellow birch – conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(2), 317-330. <https://doi.org/10.1139/X07-168>
- Prévost, M. et Charette, L. (2019). Rehabilitation silviculture in a high-graded temperate mixedwood stand in Quebec, Canada. *New Forests*, 50(4), 677-698. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-9690-0>
- Pribyl, D. W. (2010). A critical review of the conventional SOC to SOM conversion factor. *Geoderma*, 156(3), 75-83.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.02.003>
- Qin, J. et Cao, Q. V. (2006). Using disaggregation to link individual-tree and whole-stand growth models. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(4), 953-960.
<https://doi.org/10.1139/x05-284>

- R Core Team. (2024). *R: The R Project for Statistical Computing*. The R Project for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rai, R. K., Singh, V. P. et Upadhyay, A. (2017). Chapter 17 - Soil Analysis. Dans R. K. Rai, V. P. Singh et A. Upadhyay (dir.), *Planning and Evaluation of Irrigation Projects* (p. 505-523). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811748-4.00017-0>
- Rayment, G. E. et Lyons, D. J. (2011). *Soil chemical methods: Australasia*. CSIRO Pub. [1 online resource (xx, 495 pages) : illustrations.]. <http://site.ebrary.com/id/10619967>
- Raymond, P., Royo, A. A., Prévost, M. et Dumais, D. (2018). Assessing the single-tree and small group selection cutting system as intermediate disturbance to promote regeneration and diversity in temperate mixedwood stands. *Forest Ecology and Management*, 430, 21-32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.054>
- Reynolds, W. D., Drury, C. F., Tan, C. S., Fox, C. A. et Yang, X. M. (2009). Use of indicators and pore volume-function characteristics to quantify soil physical quality. *Geoderma*, 152(3), 252-263. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.06.009>
- Robert, E., Brais, S., Harvey, B. D. et Greene, D. (2012). Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1446-1455, 78237968. <https://doi.org/10.1139/x2012-085>
- Robitaille, L. et Roberge, M. (1981). La sylviculture du Bouleau jaune au Québec. *Revue forestière française*, 33(S), 105-112. <https://doi.org/10.4267/2042/21540>
- Roy Proulx, S., Leduc, A., Thiffault, N. et Chavardès, R. D. (2024). Mixed stands of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) offer high secondary growth in eastern boreal forests of Canada. *Forest Ecology and Management*, 571, 122255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122255>
- Šamonil, P., Valtera, M., Schaetzl, R. J., Adam, D., Vašíčková, I., Daněk, P., Janík, D. et Tejnecký, V. (2016). Impacts of old, comparatively stable, treethrow microtopography on soils and forest dynamics in the northern hardwoods of Michigan, USA. *CATENA*, 140, 55-65. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.01.006>
- Sanchez, P. A. (dir.). (2019). Soil Physical Properties. Dans *Properties and Management of Soils in the Tropics* (2^e éd., p. 134-175). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316809785.008>

- Saurette, D. D., Warren, C. J. (Jim) et Heck, R. J. (2022). A proposed framework for assigning soil drainage classes to non-redoximorphic soils in the Canadian System of Soil Classification. *Canadian Journal of Soil Science*, 102(4), 867-878. <https://doi.org/10.1139/cjss-2022-0024>
- Saxton, K. E. et Rawls, W. J. (2006). Soil Water Characteristic Estimates by Texture and Organic Matter for Hydrologic Solutions. *Soil Science Society of America Journal*, 70(5), 1569-1578. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0117>
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y. et Paré, D. (2007). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications*, 17(6), 1619-1637. <https://doi.org/10.1890/06-1795.1>
- Simon, A., Gratzer, G. et Sieghardt, M. (2011). The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 262(7), 1289-1297. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.028>
- Skovsgaard, J. P. et Vanclay, J. K. (2008). Forest site productivity : a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry*, 81(1), 13-31. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm041>
- Smirnova, O. V., Aleinikov, A. A., Semikolennykh, A. A., Bovkunov, A. D., Zaprudina, M. V. et Smirnov, N. S. (2011). *Spatial heterogeneity of the soil-plant cover in dark coniferous forests of the Pechoro-Ilychskii Reserve.*, (No.6), 67-78.
- Solly, E. F., Weber, V., Zimmermann, S., Walthert, L., Hagedorn, F. et Schmidt, M. W. I. (2020). A Critical Evaluation of the Relationship Between the Effective Cation Exchange Capacity and Soil Organic Carbon Content in Swiss Forest Soils. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00098>
- Soubeyrand, M., Marchand, P., Duchesne, L., Bergeron, Y. et Gennaretti, F. (2024). Interactions between climate, soil and competition drive tree growth in Quebec forests. *Forest Ecology and Management*, 555, 121731. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121731>
- Spohn, M. et Stendahl, J. (2024). Soil carbon and nitrogen contents in forest soils are related to soil texture in interaction with pH and metal cations. *Geoderma*, 441, 116746. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116746>
- Sprengel, C. (1827). Ueber Pflanzenhumus, Humussäure und humussaure Salze. *Archiv der Pharmazie*, 21(3), 261-263. <https://doi.org/10.1002/ardp.18270210315>
- Ste-Marie, C. (2014). Adapter l'aménagement forestier durable aux changements climatiques : examen de la migration assistée des espèces d'arbres et de son

rôle potentiel dans l'adaptation de l'aménagement forestier durable aux changements climatiques. <http://scf.rncan.gc.ca/publications?id=35869>

- Ste-Marie, C., Paré, D. et Gagnon, D. (2007). The Contrasting Effects of Aspen and Jack Pine on Soil Nutritional Properties Depend on Parent Material. *Ecosystems*, 10(8), 1299-1310. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9098-8>
- Tauc, F., Houle, D., Dupuch, A., Doyon, F. et Maheu, A. (2020). Microtopographic refugia against drought in temperate forests: Lower water availability but more extensive fine root system in mounds than in pits. *Forest Ecology and Management*, 476, 118439. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118439>
- Tello Lacal, C. (2018). *Ecology and Management of Forest Soils*. Delve Publishing. <https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=nlebk&AN=2014031&lang=fr&site=ehost-live>
- Templer, P. H., Arthur, M. A., Lovett, G. M. et Weathers, K. C. (2007). Plant and soil natural abundance $\delta^{15}\text{N}$: indicators of relative rates of nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Oecologia*, 153(2), 399-406. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0746-7>
- Thiffault, E., Barrette, J., Paré, D., Titus, B. D., Keys, K., Morris, D. M. et Hope, G. (2014). Developing and validating indicators of site suitability for forest harvesting residue removal. *Ecological Indicators*, 43, 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.005>
- Thurner, M., Yu, K., Manzoni, S., Prokushkin, A., Thurner, M. A., Wang, Z. et Hickler, T. (2025). Nitrogen concentrations in boreal and temperate tree tissues vary with tree age/size, growth rate, and climate. *Biogeosciences*, 22(5), 1475-1493. <https://doi.org/10.5194/bg-22-1475-2025>
- Tripathi, R., Tewari, R., Singh, K. P., Keswani, C., Minkina, T., Srivastava, A. K., De Corato, U. et Sansinenea, E. (2022). Plant mineral nutrition and disease resistance: A significant linkage for sustainable crop protection. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.883970>
- Trofymow, J. A., Preston, C. M. et Prescott, C. E. (1995). Litter quality and its potential effect on decay rates of materials from Canadian forests. *Water, Air, and Soil Pollution*, 82(1), 215-226. <https://doi.org/10.1007/BF01182835>
- Uzoh, F. C. C. et Oliver, W. W. (2006). Individual tree height increment model for managed even-aged stands of ponderosa pine throughout the western United States using linear mixed effects models. *Forest Ecology and Management*, 221(1), 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.09.012>
- Vanclay, J. K. (1994). *Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests*. CAB International. <https://s3.ap-southeast->

1.amazonaws.com/ap-
st01.ext.exlibrisgroup.com/61SCU_INST/storage/alma/C4/59/94/AD/06/9C/67
/6A/DA/7B/30/97/DC/0B/AE/29/fulltext.pdf?response-content-
type=application%2Fpdf&X-Amz-Algorithm=AWS4-HMAC-SHA256&X-Amz-
Date=20260227T045626Z&X-Amz-SignedHeaders=host&X-Amz-
Credential=AKIAJUYPBSIJGGDX6A%2F20260227%2Fap-southeast-
1%2Fs3%2Faws4_request&X-Amz-Expires=119&X-Amz-
Signature=b7154a21877d8a6ba456dd536431d4a794cfca7f5a51e482815974
c7127ea2ce

- Veazie, P., Cockson, P., Henry, J., Perkins-Veazie, P. et Whipker, B. (2020). Characterization of Nutrient Disorders and Impacts on Chlorophyll and Anthocyanin Concentration of Brassica rapa var. Chinensis. *Agriculture*, 10(10), 461. <https://doi.org/10.3390/agriculture10100461>
- Vitousek, P. M. et Howarth, R. W. (1991). Nitrogen Limitation on Land and in the Sea: How Can It Occur? *Biogeochemistry*, 13(2), 87-115.
- Vleminckx, J., Barrantes, O. V., Fortunel, C., Paine, C. E. T., Bauman, D., Engel, J., Petronelli, P., Dávila, N., Rios, M., Valderrama Sandoval, E. H., Mesones, I., Allié, E., Goret, J.-Y., Draper, F. C., Guevara Andino, J. E., Bérroujon, S., Fine, P. V. A. et Baraloto, C. (2023). Niche breadth of Amazonian trees increases with niche optimum across broad edaphic gradients. *Ecology*, 104(7), e4053. <https://doi.org/10.1002/ecy.4053>
- Vospernik, S., Monserud, R. A. et Sterba, H. (2010). Do individual-tree growth models correctly represent height:diameter ratios of Norway spruce and Scots pine? *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1735-1753. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.055>
- Wen, H., Yang, F., Sun, Z., Miao, Z., Hu, J. et Zhang, G. (2025). Asymmetric responses of soil organic carbon stability to shifting dominance of pH-mediated metal-bound organic carbon. *Communications Earth & Environment*, 6(1), 574. <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02565-x>
- Wilcox, R. R. (2011). *Introduction to Robust Estimation and Hypothesis Testing* (3^e éd.). Elsevier. https://books.google.fr/books?id=8f8nBb4__EYC&printsec=frontcover&hl=fr&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- Wyckoff, P. H. et Clark, J. S. (2005). Tree growth prediction using size and exposed crown area. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 13-20, 16158361. <https://doi.org/10.1139/X04-142>
- Wyckoff, W. R. (1990). A Basal Area Increment Model for Individual Conifers in the Northern Rocky Mountains. *Forest Science*, 36(4), 1077-1104. <https://doi.org/10.1093/forestscience/36.4.1077>

- Yang, C., Wu, J., Li, P., Wang, Y. et Yang, N. (2023). Evaluation of Soil-Water Characteristic Curves for Different Textural Soils Using Fractal Analysis. *Water*, 15(4), 772. <https://doi.org/10.3390/w15040772>
- Yu, C., Mawodza, T., Atkinson, B. S., Atkinson, J. A., Sturrock, C. J., Whalley, R., Hawkesford, M. J., Cooper, H., Zhang, X., Zhou, H. et Mooney, S. J. (2024). The effects of soil compaction on wheat seedling root growth are specific to soil texture and soil moisture status. *Rhizosphere*, 29, 100838. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2023.100838>
- Zarnovican, R. (1981). À propos de l'âge du sapin baumier et de sa détermination. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(4), 805-811. <https://doi.org/10.1139/x81-115>
- Zgorelec, Z., Grahovac, B., Percin, A., Jurkovic, V., Gandjaeva, L. et Maurovic, N. (2019). Comparison of Two Different CEC Determination Methods Regarding the Soil Properties. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 84(2), 151-158.
- Zhu, G., Luan, L., Zhou, S., Dini-Andreote, F., Bahram, M., Yang, Y., Geisen, S., Zheng, J., Wang, S. et Jiang, Y. (2024). Body size mediates the functional potential of soil organisms by diversity and community assembly across soil aggregates. *Microbiological Research*, 282, 127669. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2024.127669>
- Ziadi, N. et Tran, T. S. (2007). Mehlich 3-extractable elements. Dans *Soil sampling and methods of analysis* (vol. 12, p. 81-88). CRC Press Boca Raton, FL, USA. https://books.google.ca/books?hl=fr&lr=&id=ZTJsbXsikagC&oi=fnd&pg=PA81&dq=Mehlich+3-extractable+elements.+Soil+sampling+and+methods+of+analysis,+12,+81%E2%80%91188.&ots=VhGxvN4ZS2&sig=p0LNDRLMgYRb3sPOSniptwasISs&edir_esc=y#v=onepage&q&f=false