

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**EFFET DE L'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE ET DE
TROUÉES SUR LE CYCLE DE L'AZOTE DANS LE SOL
D'UNE JEUNE FORÊT RÉSINEUSE À L'INTERFACE
BORÉAL-TEMPÉRÉ**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **DAVID COULOMBE**

Mars 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Dominique Gravel, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Luc Sirois, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

David Paré, examinateur externe, Service Canadien des Forêts

Dépôt initial le 6 décembre 2013

Dépôt final le 28 mars 2014

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont à Luc Sirois, mon directeur de recherche, pour la confiance qu'il m'a accordée depuis le tout début de ce projet. Luc, merci beaucoup pour ta compréhension, ta disponibilité et tes conseils. Merci aussi à Laurent Gagné, qui m'a transféré une partie de son savoir et de sa passion pour la forêt. Merci à David Paré du Service Canadien des Forêts pour ses conseils judicieux à quelques reprises lors de colloques ou à son bureau.

Ces années passées dans le sous-sol de l'aile A resteront à tout jamais gravées dans ma mémoire. Merci à Ariane Tremblay-Daoust, Véronique Parent-Lacharité, Olivier Deshaies, Myriam Lambany, Valérie Delisle-Gagnon, Éric Harvey, Patrick Morin, Raphaël Terrail, Sébastien Dupuis, Gabriel Fortin, Marie Leroyer et André de Römer pour ces belles années passées en votre compagnie. Vous aurez contribué, chacun à votre façon, à la qualité scientifique ou parfois ludique de ma démarche scientifique. Plusieurs autres ont contribué indirectement à la réussite de ce projet. Merci aux gars de l'équipe de soccer du Nordet de l'UQAR qui m'auront permis de décanter les idées, quelques fois par semaine.

Un gros merci à mes assistants de recherche qui auront su tenir bon pendant les *rushs* d'extraction de sol, j'ai nommé Joé Leclerc-Dufour, Nicolas Cordon, Charles Tremblay et Samuel Gagné. Un merci tout spécial à Mariig Hamon pour son implication hors du commun et son professionnalisme au labo.

Ce projet de recherche n'aurait pu être possible sans la contribution financière de la Chaire de Recherche sur la Forêt Habitée, du Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies, de la Fondation de l'UQAR, du groupe de recherche sur les environnements nordiques Boréas et du Centre d'étude de la forêt.

Je suis également reconnaissant envers Sébastien Nadeau et Marc-André Lechasseur (Agence régionale de mise en valeur des forêts privées du Bas-Saint-Laurent) pour leur compréhension et leur souplesse qui m'ont permis d'achever ce mémoire alors que j'étais à l'emploi. Concilier travail/famille/étude n'est pas une mince tâche!

Pour toutes ces nuits passées en camping quand j'étais petit. Pour l'amour de la nature que vous m'avez transmis. Pour tout le soutien que vous m'avez offert depuis que je suis jeune, quand ça allait bien, ou moins bien, dans tous mes projets, et il y en a eu... Merci à mes parents, André et Cécile. Ce que je suis aujourd'hui, je vous le dois en partie. Je le dois aussi à mes frères, Dominic et Julien, mes premiers amis, mes premiers complices.

Finalement, tout ceci n'aurait de valeur si je n'avais pas reçu l'appui inconditionnel de ma douce moitié, ma compagne, mon amour, Anaïs. Pour tous les sacrifices que tu as faits. Tu m'as donné de ton temps, de ta patience, de ta compréhension. Je ne te remercierai jamais assez pour tout ça. Maude, Zoé et Édith, c'est grâce à vous si je suis encore équilibré aujourd'hui. Merci de m'avoir rappelé, à tous les jours, que tout le savoir du monde n'a d'égal que l'amour de ses enfants. Vous m'avez soutenu tour à tour, sans trop avoir le choix, tout au long de mes études universitaires. Sachez que ce soutien, vous l'aurez de votre père tout au long de votre vie.

RÉSUMÉ

L'éclaircie commerciale est un traitement sylvicole destiné à la futaie régulière. Afin de répondre à des enjeux socio-économiques et écosystémiques, cette intervention, combinée à des trouées forestières, permettrait d'amorcer une conversion vers une structure irrégulière, plus près de la forêt préindustrielle. L'objectif principal de cette étude est de décrire les effets à court terme de l'éclaircie commerciale et de trouées sur le cycle de l'azote (N) du sol et à déceler le lien unissant ces effets à certains paramètres physicochimiques ou climatiques. Dans une sapinière (*Abies balsamea*) d'environ 30 ans, nous avons déployé un dispositif expérimental comprenant des blocs de 0,75 ha où ont été appliqués des traitements d'éclaircie commerciale et des témoins combinés ou non avec des trouées de 500 m². Deux séries d'incubations de sol *in situ* avec la technique des sacs enfouis ont été réalisées en juin et en août 2009, soit dès la première saison de croissance suivant les interventions sylvicoles qui ont eu lieu en novembre 2008. Les horizons organique (fibrique et humique) et minéral (premiers 18 cm) ont été incubés séparément. Les concentrations en N organique dissous (NOD), NH₄⁺ et NO₃⁻ ont été mesurées avant et après ces incubations dans le but d'estimer les flux de N dans le sol. Les principales formes de N disponibles dans le sol à l'étude sont, dans l'ordre, NOD et NH₄⁺ suivis par NO₃⁻. Suite aux traitements sylvicoles, les changements les plus perceptibles ont été observés dans les trouées, et dans une moindre mesure, dans les éclaircies (tendances non significatives). Cela se traduit par une augmentation de la disponibilité de N et par une augmentation de la proportion de N minéral (NH₄⁺ et NO₃⁻) par rapport à NOD. Ces changements seraient causés par l'augmentation de l'activité microbienne causée par l'augmentation de la température et du contenu en eau du sol. Nos résultats contribueront à optimiser nos stratégies sylvicoles concernant les peuplements forestiers aptes à subir des coupes partielles ou des coupes totales de faibles superficies, entre autres, en comprenant mieux les processus impliqués dans l'établissement de la régénération forestière et la vigueur des espèces compétitrices.

Mots clés : Éclaircie commerciale, trouées, cycle de l'azote, Azote organique dissous, ammonium, nitrate

ABSTRACT

Commercial thinning is a silvicultural treatment that aims regular forest. To respond to socio-economic and ecosystem issues, this intervention, combined with small openings, would initiate a conversion to an irregular structure, closer to the pre-industrial forest. The main goal of this study is to investigate the forest soil nitrogen cycling in response to commercial thinning and canopy gaps. In a 30 years old balsam fir (*Abies balsamea*) stand, we used replicated 0.75 ha plots within uncut forest and within commercially thinned forest, both combined with openings of 0.05 ha or no openings. Two incubation experiments were set out in June and August 2009, following the commercial thinning that took place in November 2008. In each of the treatments, we measured concentrations of dissolved organic nitrogen (DON), ammonium (NH_4^+) and nitrate (NO_3^-) before and after 8-weeks *in situ* buried bag incubations of forest floor and mineral soil samples. The main forms of available N in the soil are, in order, DON and NH_4^+ followed far behind by NO_3^- . The most noticeable changes following treatments were observed in the openings and to a lesser extent in the commercial thinning (not significant tendencies). It results in an increase in N mineralization and an increase in mineral N proportion (NO_3^- and NH_4^+) relatively to DON. Our results suggest that these changes are caused by the increase in soil temperature and water content. These findings would contribute to optimize our management strategies regarding partial cuts or small scale clearcuts. Also, they will help to better understand the processes involved in the establishment of forest regeneration and vigor of competitive species.

Keywords : Commercial thinning, canopy gap, nitrogen cycling, dissolved organic nitrogen, ammonium, nitrate

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
MISE EN CONTEXTE.....	1
PROBLÉMATIQUE.....	2
OBJECTIFS DE L'ÉTUDE.....	13
CHAPITRE 1 EFFET DE L'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE ET DE TROUÉES SUR LE CYCLE DE L'AZOTE DANS LE SOL D'UNE JEUNE FORÊT RÉSINEUSE À L'INTERFACE BORÉAL-TEMPÉRÉ.....	15
1.1 INTRODUCTION.....	15
1.2 MÉTHODOLOGIE.....	17
1.3 RÉSULTATS.....	24
1.4 DISCUSSION.....	35
1.5 CONCLUSION.....	42
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	43
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	47

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Définition des différents processus du cycle de N en lien avec la figure 1	7
Tableau 2. Description des variables	22
Tableau 3. Réservoirs et flux de N (en kg/ha) dans les horizons organique (O) et minéral (M) en fonction des saisons, des trouées et des éclaircies	25
Tableau 4. Résultats d'ANOVA des 6 paramètres du cycle de N dans les horizons organique et minéral	27
Tableau 5. Moyenne (écart type) des paramètres physicochimiques du sol en fonction des traitements	28
Tableau 6. Coefficients de corrélation de Pearson entre les paramètres du cycle de N, les variables physicochimiques du sol et les traitements	32

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Le cycle interne de N (inspiré de Isobe <i>et al.</i> (2011) et de Schimel et Bennett (2004)).....	6
Figure 2. Carte du site expérimental du canton Blais.....	18
Figure 3. Concentrations et flux de N (en mg/kg) dans les horizons organiques (A) et minéral (B) en fonction des saisons, des trouées et des éclaircies	26
Figure 4. Analyse canonique de redondance pour l'horizon organique (A : axes 1 et 2, B : axes 1 et 3) et l'horizon minéral (C : axes 1 et 2) et partition de la variance (D) entre les variables physicochimiques et les traitements sylvicoles pour les horizons organique et minéral en utilisant le R ² ajusté (Peres-Neto <i>et al.</i> 2006)	31
Figure 5. Température du sol en fonction du nombre de jours d'incubation en été et en automne pour les différents traitements sylvicoles (trait plein : témoins, trait pointillé large : éclaircie commerciale, trait pointillé fin : trouées)	34

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AMO	Ammonification nette
ARC	Analyse des redondances canoniques
BLOC	Bloc
CRRNT	Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire
C	Carbone
CN	Ratio carbone/azote
Cpct	Carbone total (%)
DENS	Densité de l'échantillon
DEPO	Dépolymérisation nette
EC	Éclaircie commerciale
H2O	Contenu en eau
N	Azote
NH4	Ammonium
NID	Azote inorganique dissous
NIT	Nitrification nette
NO3	Nitrate
NOD	Azote organique dissous
Npct	Azote total (%)
NTD	Azote total dissous
P	Phosphore
PH	pH dans l'eau
PRDIRT	Plan régional de développement intégré des ressources et du territoire
S	Souffre
SN	Saison
TR	Trouée
TRAIT	Traitement sylvicole
Z_ORG	Profondeur de l'horizon organique

INTRODUCTION GÉNÉRALE

MISE EN CONTEXTE

L'industrie forestière est active depuis plus d'un siècle au Bas-Saint-Laurent. Cela a eu pour conséquence de changer le paysage forestier, de sorte que les vieilles forêts primitives composées majoritairement d'essences résineuses et longévives à structures multi cohortes et irrégulière ont fait place à des forêts de seconde venue plutôt composées de peuplements mélangés ou feuillus équiens à structure régulière (Boucher 2008; Dupuis *et al.* 2011). Plus récemment, la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette, combinée à une récupération massive des peuplements affectés, a laissé une structure forestière où les jeunes forêts de moins de 40 ans occupent plus du tiers de la superficie du territoire publique (CRRNT 2010).

Actuellement, un des enjeux majeurs du plan régional d'aménagement intégré des ressources et du territoire (PRDIRT) du Bas-Saint-Laurent et au cœur de la stratégie d'aménagement durable de la forêt québécoise (SADF) concerne la réduction des écarts entre la forêt aménagée et la forêt dite naturelle (CRRNT 2010; Grenon *et al.* 2010). Des travaux de recherche réalisés jusqu'à maintenant dans toutes les régions du Québec permettent de mettre en lumière les principaux enjeux liés à la biodiversité, dont la raréfaction des forêts mûres et des vieilles forêts et la simplification de la structure interne des peuplements (Grenon *et al.* 2010). Divers moyens ou stratégies peuvent être mis de l'avant afin de répondre à ces enjeux, dont l'établissement de zones de conservation, l'allongement des rotations ou la réalisation de coupes à rétention variable. Cependant, étant donné le portrait actuel des forêts bas-laurentiennes, ces moyens ne sont applicables que sur une portion restreinte des superficies aménagées et ne permettront pas d'atteindre les objectifs de restauration des attributs de forêt naturelle dans un délai raisonnable.

Dans un objectif d'intensification de la production ligneuse, un imposant chantier d'éclaircie commerciale se dessine et son élaboration et sa mise en œuvre sont des défis

auxquels nous faisons face pour encore des années à venir. Pour les cinq prochaines années, plus de 7 000 ha de forêts, publiques et privées, présenteront les caractéristiques pour être admissibles à l'éclaircie commerciale. Au cours des années subséquentes, cette superficie excédera les 10 000 ha/an. Les volumes de bois résineux générés pourraient dépasser 300 000 m³/an pour les premières années, pour atteindre ensuite 450 000 m³/an (CRRNT 2011) au cours d'une période estimée à environ 20 à 30 ans (CRRNT 2010). Une partie des superficies où l'on envisage de pratiquer une première éclaircie commerciale pourrait se qualifier comme sites où un traitement sylvicole de conversion structurale serait justifié au vu des principes de base de la SADF. Cette première étape viserait notamment à établir une nouvelle cohorte forestière et à irrégulariser le peuplement (Franklin *et al.* 2007; Schutz 2001). Ce projet de recherche s'insère dans des efforts visant à optimiser nos choix sylvicoles pour le chantier d'éclaircie commerciale, ainsi que pour le cas plus particulier des coupes mixtes de conversion structurale.

PROBLÉMATIQUE

L'éclaircie commerciale est une intervention sylvicole destinée à la futaie régulière qui consiste à réduire le nombre de tiges/ha d'un peuplement pour 1) aller chercher un volume de bois marchand et 2) augmenter le taux de croissance des tiges résiduelles (Gagné *et al.* 2012), produisant ainsi des tiges de plus fort diamètre. Le volume brut produit serait équivalent aux peuplements non éclaircis au terme de la révolution (Pelletier et Pitt 2008). L'éclaircie commerciale a souvent un effet significatif sur la croissance des arbres (Gagné *et al.* 2012) et cet effet serait attribuable à une diminution de la compétition pour l'accès à la lumière et aux nutriments. Tant dans un contexte d'éclaircie commerciale pour l'intensification de la production ligneuse que dans le cas plus particulier des coupes mixtes de conversion structurale, des changements dans la disponibilité des nutriments, notamment l'azote, peuvent influencer la dynamique des écosystèmes forestiers. La disponibilité des nutriments peut entraîner des changements sur la régénération (Catovsky et Bazzaz 2002; Catovsky *et al.* 2002) ou la croissance (Strömgren et Linder 2002), quoique les effets sur la

croissance soient très variables et même souvent nuls (Houle et Moore 2008; Lupi *et al.* 2012). Une meilleure compréhension de l'impact des activités de prélèvement sylvicole sur N pourrait contribuer à optimiser nos stratégies d'aménagement.

Biogéochimie des sols forestiers

Parmi les nutriments essentiels à la croissance végétale, c'est généralement N qui est le plus limitant dans le sol (Bélanger *et al.* 2007; Fisher et Binkley 2000; Hart *et al.* 1994; Killham 1994), ce qui fait de celui-ci un très bon indicateur du potentiel de fertilité d'un site. En effet, un des paramètres clés de la fertilité des sols forestiers serait la vitesse de minéralisation de N (Bélanger *et al.* 2007; Binkley et Hart 1989; Hart *et al.* 1994). Cependant, en plus de N minéral, l'azote organique dissous (NOD) contribue significativement à l'absorption de N par les végétaux des écosystèmes forestiers sous nos latitudes (Kranabetter *et al.* 2007; McFarland *et al.* 2010; Nasholm *et al.* 1998; Schimel et Bennett 2004).

Le cycle des éléments nutritifs du sol est étroitement lié au cycle du carbone, principal constituant des tissus vivants. Toutes les formes de matière organique (ex. : biomasse, humus, etc.) constituent la principale composante du C dans le sol (Killham 1994; Pansu et Gauteyrou 2003; Skjemstad et Baldock 2007). Certaines molécules organiques comme la cellulose, l'hémicellulose et la lignine ne sont associées qu'à l'hydrogène ou l'oxygène. Par contre, la majorité des composés organiques contiennent des nutriments importants tels que N (ex : protéines, peptides et acides aminés, acides nucléiques, etc.), le phosphore (P) (ex : acides nucléiques, phospholipides, etc.) ou le soufre (S) (ex : cystéine, méthionine, etc.) (Killham 1994). Ces nutriments sont en quelque sorte « emprisonnés » dans les molécules organiques jusqu'à ce que la décomposition fasse son œuvre.

Le cycle du carbone est donc étroitement lié au cycle des autres nutriments, lesquels dépendent directement de la décomposition des composés organiques pour être recyclés

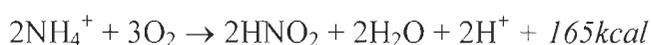
dans l'écosystème (Frank et Groffman 2009). La décomposition microbienne de composés tels que la cellulose, l'hémicellulose ou la lignine, qui ne possèdent que des liaisons avec H et O, ne peut s'opérer que s'il y a un approvisionnement suffisant en N, P, S, etc. à partir d'autres sources dans le sol. Dans le cas contraire, on dit que la décomposition est limitée par le nutriment en question (Killham 1994). Compte tenu de l'ubiquité de N et C dans les tissus vivants, notamment les végétaux, c'est généralement l'azote qui limite la décomposition dans le sol, d'où l'importance du ratio C/N qui est un indicateur prépondérant de ce processus (Frank et Groffman 2009; Killham 1994; Lambers *et al.* 2008).

Les concentrations de N sous ses différentes formes dans le sol sont influencées par deux principes : le cycle interne et le cycle externe de N (Hart *et al.* 1994). Le cycle externe comprend les processus qui ajoutent ou retirent N de l'écosystème (ex : fixation de l'azote gazeux (N_2), lessivage, dénitrification, etc.). Le cycle interne quant à lui comprend les processus qui transforment N d'une forme à une autre ou qui le font passer d'un niveau trophique à un autre dans le sol (Hart *et al.* 1994). N passe ainsi d'une forme brute contenue dans la matière organique non décomposée vers différentes formes plus simples d'azote organique (ex. : acides aminés) puis vers des formes inorganiques (ex. : NH_4^+ , NO_3^-).

La phase préalable à toutes les autres étapes du cycle de N est la dégradation des macromolécules organiques (ex. : protéines, acides nucléiques, chitine, etc.) en fractions plus fines. C'est la protéolyse (Chapin III *et al.* 2002; Schimel et Bennett 2004) ou encore la dépolymérisation. Les polymères ainsi dégradés peuvent ensuite être absorbés par les microbes du sol et transformés en N inorganique, par exemple l'oxydation de la glycine pour former du CO_2 , du NH_4^+ et de l'eau (Fisher et Binkley 2000) :



Ce processus, l'ammonification de N, fait son œuvre par l'action d'une variété considérable de micro-organismes, dont des bactéries, mais aussi des actinomycètes et des champignons supérieurs (Duchaufour 2001). L'étape suivante, la nitrification, oxyde NH_4^+ en deux étapes. Premièrement, les *Nitrosomonas* oxydent NH_4^+ en NO_2^- en utilisant la réaction comme source d'énergie (Smith et Smith 2001):



NO_2^- n'est généralement pas présent en grande quantité dans le sol et presque immédiatement transformé en NO_3^- par des *Nitrobacters*, des bactéries autotrophes nécessitant un milieu aéré et peu acide (Smith et Smith 2001).



Cette description classique de la nitrification autotrophe n'est toutefois pas la seule voie de production de nitrates. La nitrification peut aussi être effectuée par des organismes hétérotrophes qui utilisent généralement des sources organiques de N comme substrat (Fisher et Binkley 2000; Isobe *et al.* 2011).

De plus en plus d'évidences indiquent que les végétaux pourraient absorber certaines formes d'azote organique (Bélangier *et al.* 2007; Jones et Kielland 2002; Kuzyakov et Xu 2013; Schimel et Bennett 2004) directement (Chen et Xu 2008; Nasholm *et al.* 2009), ou par le biais d'ectomycorhizes (Chen et Xu 2008; Nasholm *et al.* 1998) ou d'endomycorhizes arbusculaires (Gallet-Budynek *et al.* 2009). On considère que c'est la dépolymérisation des molécules complexes contenant N (ex. : protéines, acides nucléiques, chitine, etc.) qui serait l'étape limitante du cycle de N (Chapin III *et al.* 2002; Schimel et Bennett 2004) (figure 1 et tableau 1).

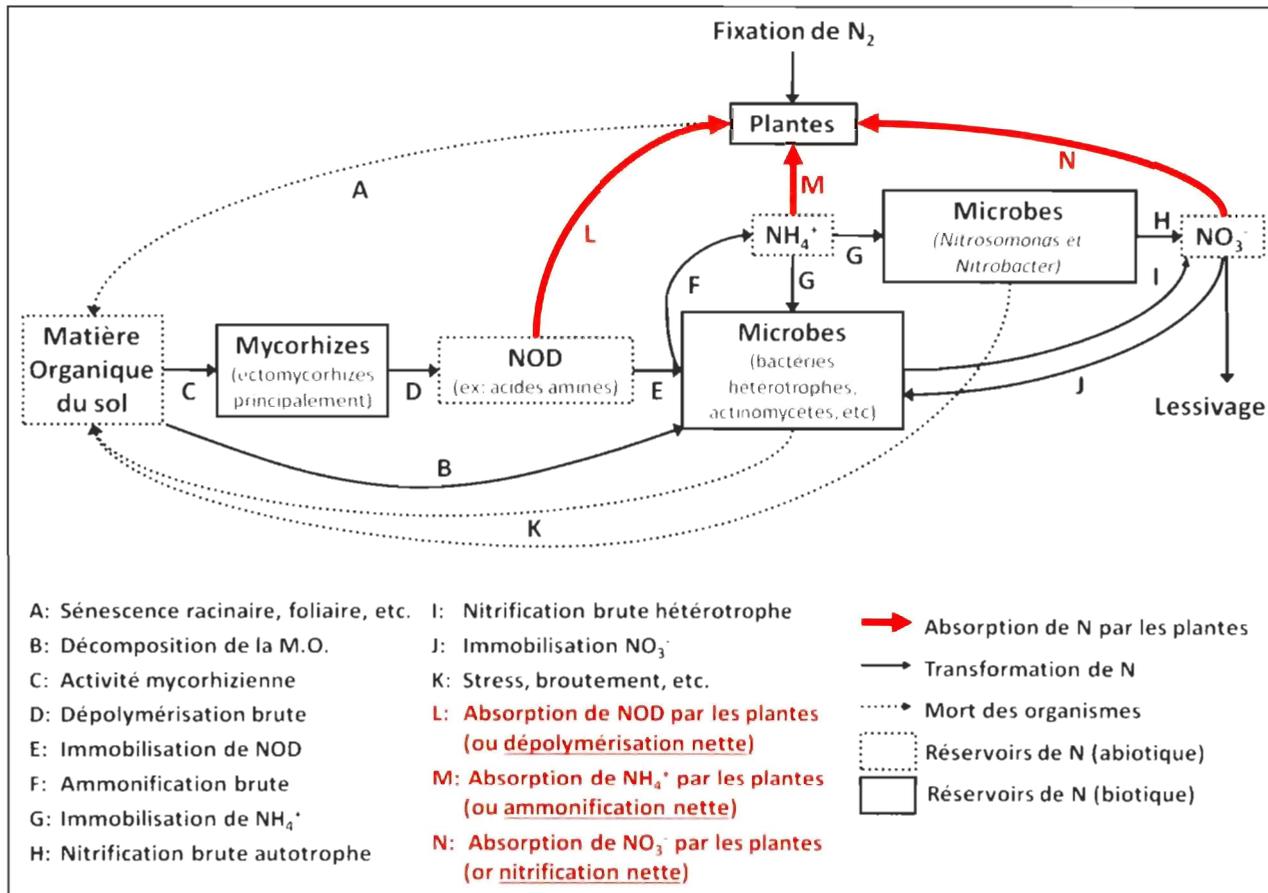


Figure 1. Le cycle interne de N (inspiré de Isobe *et al.* (2011) et de Schimel et Bennett (2004))

Tableau 1. Définition des différents processus du cycle de N en lien avec la figure 1

Processus	Définition	Position dans la figure 1
Décomposition	Transformation de la matière organique (M.O.) brute issue des débris végétaux et animaux en CO ₂ , en composés organiques simples et en formes vivantes (principalement des microbes).	B
Dépolymérisation	Quantité brute de NOD produite par unité de temps sous l'action d'exo-enzymes protéolytiques.	D
Production nette de NOD	Bilan net du NOD en l'absence d'absorption par les végétaux ou la quantité nette de NOD produite par unité de temps.	L ou D-E
Ammonification brute	Quantité brute de NH ₄ ⁺ produite par unité de temps.	F
Ammonification nette	Bilan net du NH ₄ ⁺ en l'absence d'absorption par les végétaux ou la quantité nette de NH ₄ ⁺ produite par unité de temps.	M ou F-G
Nitrification brute	Quantité brute de NO ₃ ⁻ produite par unité de temps.	H(I)
Nitrification nette	Bilan net du NO ₃ ⁻ en l'absence d'absorption par les végétaux ou la quantité nette de NO ₃ ⁻ produite par unité de temps et de surface.	N ou H(I)-J
Minéralisation nette	Bilan net de N inorganique en l'absence d'absorption par les végétaux ou quantité nette de N inorganique produite par unité de temps.	M+N ou (F-G) + (H(I)-J)
N disponible	Bilan net de l'azote assimilable en l'absence d'absorption par les végétaux ou la quantité nette totale de N assimilable produite par unité de temps.	L+M+N

L'azote se retrouve donc sous plusieurs formes dans le sol et les végétaux peuvent absorber directement NO₃⁻, NH₄⁺ et NOD. Cependant, le recyclage de l'azote varierait beaucoup d'un écosystème à l'autre. En fait, la dominance des formes d'azotes absorbées par les végétaux évoluerait même selon un gradient de productivité (Schimel et Bennett 2004). Dans des écosystèmes pauvres, l'absorption de NOD dominerait, tandis que dans des sites un peu plus riches, l'absorption de NH₄⁺ prendrait de plus en plus d'importance et dans des sites très riches, ce serait l'absorption de NO₃⁻ qui dominerait. Le moteur de cette différenciation serait la disponibilité variable des différentes formes de N en lien avec la compétition pour la ressource entre les microbes et les végétaux supérieurs (Kuzyakov et Xu 2013).

Différentes stratégies sont suggérées pour tenter d'expliquer de quelle façon les plantes sont efficaces à compétitionner avec les microbes du sol, tel qu'une espérance de vie plus grande des plantes (Chen et Xu 2008), la partition temporelle de N entre les plantes et les microbes (Jaeger *et al.* 1999; Kuzyakov et Xu 2013), l'association avec des mycorhizes (Chen et Xu 2008; Schimel et Bennett 2004) et des processus liés aux microsites (Schimel et Bennett 2004). Au niveau de la partition temporelle de N entre les plantes et les microbes, il a été démontré qu'il existe des différences dans le bilan net de N selon la saison (Jaeger *et al.* 1999). Au début de l'été, l'absorption de N par les plantes dominerait, tandis que vers l'automne, ce serait plutôt l'immobilisation microbienne (Kuzyakov et Xu 2013). En effet Jaeger *et al.* (1999) ont démontré que pendant l'hiver, il y aurait une diminution importante des communautés microbiennes, ce qui contribuerait à augmenter significativement le réservoir de N disponible. Au printemps, les communautés végétales profiteraient de cet apport en N. À ce point, les communautés microbiennes, dont l'effectif est réduit à cause de la mortalité hivernale, ne compétitionneraient pas efficacement avec les végétaux, et ce tout au long de la saison de croissance, soit jusqu'aux environs du mois d'août. Par la suite, l'apport de matière organique par la sénescence des plantes et du feuillage combiné à la diminution de la demande en N des végétaux contribuerait à l'augmentation de l'immobilisation microbienne.

Les symbioses mycorhiziennes contribuent de deux manières à l'augmentation de la disponibilité de N pour les plantes (Frank et Groffman 2009). Premièrement, elles augmentent considérablement la surface d'absorption de la plante et donc leur habileté à compétitionner avec les microbes pour l'N disponible. Il pourrait y avoir jusqu'à 1000-8000 m d'hyphes ectomycorhiziens par mètre de racines. De plus, les hyphes d'ectomycorhizes ont un diamètre nettement plus petit (environ 3 μm) que les plus fines racines des plantes (environ 0,2 mm), ce qui permettrait aux plantes de mieux compétitionner avec les microbes dans les plus petits pores du sol où N est parfois disponible (Simard *et al.* 2002). Deuxièmement, les symbioses mycorhiziennes ont la capacité de produire et de libérer des exo-enzymes protéolytiques ou lignitiques qui brisent les macromolécules organiques en unités plus petites (ex. : acides aminés). Celles-ci

peuvent ensuite être absorbées par les champignons mycorrhiziens ou les végétaux (Frank et Groffman 2009; Leake et Donnelly 2002). Ce processus serait d'autant plus important dans les écosystèmes boréaux où la disponibilité de N inorganique est parfois très faible (Kranabetter *et al.* 2007).

Les coupes forestières et le recyclage de l'azote

Bien que les coupes forestières puissent altérer le sol de différentes façons (ex. : température, humidité, matière organique, diminution de l'absorption par les plantes, taux de décomposition de la matière organique, etc.), leurs effets sur le réservoir total de N et sur le recyclage des différentes formes de N sont très variables. Dans une méta-analyse, Kreuzweiser *et al.* (2008) ont observé que dans 73% des cas, les coupes n'avaient pas d'effet significatif sur le réservoir total de N dans le sol. Cependant, la proportion d'études ayant démontré un changement, positif ou négatif, dans le réservoir total d'azote serait plus élevée pour dans l'horizon organique (32%) par rapport à l'horizon minéral (20%). Pour ce qui est de la vitesse de recyclage des différentes formes de N, les auteurs n'ont observé aucun effet significatif dans 74% des études consultées. Tout comme pour le réservoir total de N, les taux de minéralisation et de nitrification étaient plus susceptibles de changer dans l'horizon organique que dans l'horizon minéral.

Les causes de la variabilité de la teneur en N du sol sont multiples. La variabilité spatiale est fonction du type de roche-mère, du climat, du peuplement forestier, de la composition de la végétation de sous-bois, des perturbations anthropiques ou naturelles (ex. : coupes, préparation de site, feux, chablis, etc.) et des perturbations à fine échelle (sénescence, débris ligneux, macrofaune, etc.) (Bélanger et Van Rees 2007). Développer un dispositif expérimental représentatif de toute cette variabilité en obtenant une valeur précise et non biaisée requiert donc un grand nombre d'échantillons, particulièrement pour les concentrations de NO_3^- , NH_4^+ et DON (Bélanger et Van Rees 2007; Pennock *et al.* 2007). La limitation inhérente aux techniques de mesure (notamment en ce qui a trait aux incubations) et aux plans d'expérience pourrait donc être à l'origine de la difficulté à

mesurer des changements significatifs dans les processus liés au cycle de N. Ceci aurait pour effet de sous-estimer l'impact des coupes forestières sur les processus de recyclage de N.

La difficulté à mesurer l'impact des coupes sur les processus de recyclage de N dans le sol n'est pas seulement attribuable aux techniques de mesure. L'effet des coupes serait multifactoriel et des effets antagonistes de certains facteurs environnementaux affectant l'activité microbienne pourraient réduire l'écart existant entre des coupes de différentes intensités. Par exemple, de meilleures conditions d'humidité dans des coupes partielles pourraient compenser l'augmentation de la température dans des coupes totales, diminuant ainsi les différences entre les traitements (Frey *et al.* 2003). Dans une étude sur la disponibilité de N dans des coupes totales issues de différents écosystèmes, Grenon *et al.* (2004a) ont tenté d'élucider le rôle des facteurs influençant la réponse de ces écosystèmes aux coupes. Leurs résultats révèlent que parfois la disponibilité de N pouvait augmenter dans les coupes et que parfois elle pouvait diminuer. Ils arrivent à la conclusion que chaque écosystème réagit différemment selon les facteurs biotiques et abiotiques qui les caractérisent. Parmi les facteurs évoqués, les plus susceptibles de jouer un rôle sont : la température et l'humidité du sol ; l'inhibition de la minéralisation par des tanins ou par des composés phénoliques issus de la végétation colonisatrice des parterres de coupe (ex. : éricacées); un changement dans la litière dû aux espèces pionnières; un changement dans les communautés microbiennes nitrifiantes (ex : hétérotrophes vs autotrophes).

Un des effets des coupes souvent évoqués est l'augmentation de la minéralisation nette. Ceci pourrait être principalement dû à des changements de température (Dalias *et al.* 2002; Grenon *et al.* 2004b) ou l'humidité (Barg et Edmonds 1999) ou à un apport plus grand en matière organique à cause des résidus de coupe (Hazlett *et al.* 2007). Dans une étude dont l'objectif principal était de déterminer si N s'accumulait dans les sols forestiers après des coupes totales et des coupes partielles, il a été observé que le réservoir de NH_4^+ augmentait après une coupe totale, mais restait relativement stable dans les coupes partielles (Bradley et Parsons 2007). Les auteurs en déduisirent que la végétation jouait un

rôle de rétention de l'azote dans la forêt résiduelle alors que dans les coupes totales, l'azote s'accumulerait dans le sol, momentanément du moins, étant donné sa grande mobilité.

Certaines évidences suggèrent que la dynamique de N varie dans les trouées par rapport à la forêt adjacente. Par exemple, dans des trouées de 0,1 ha et 0,4 ha dans des forêts de sapins douglas (*Pseudotsuga menziesii*) en Colombie-Britannique, certains paramètres de N du sol minéral (c.-à-d. minéralisation nette, nitrification nette, réservoir de NH_4^+ et réservoir de NO_3^-) étaient significativement plus élevés dans les trouées par rapport à la forêt de bordure et à la forêt d'intérieur (Thiel et Perakis 2009). Pour ce qui est de l'horizon organique, ces différences ne furent pas observées, sauf pour le réservoir de NO_3^- . Ce résultat inattendu va à l'encontre de ce qui est généralement rapporté dans la littérature où la réponse aux perturbations est habituellement plus forte dans l'horizon organique (Currie 1999; Hope *et al.* 2003; Kreutzweiser *et al.* 2008; Prescott *et al.* 2003). Selon les auteurs (Thiel et Perakis 2009), cette absence de changement dans la disponibilité de N pourrait être due au ratio C/N très élevé (48) mesuré dans l'horizon organique, la minéralisation nette n'étant généralement observée seulement lorsque le ratio C/N est inférieur à 30 environ (Chapin III *et al.* 2002); au-dessus de ce seuil, l'immobilisation microbienne dominerait. Ces changements pourraient être expliqués par les interactions complexes qui lient les producteurs primaires et les décomposeurs du sol (Daufresne et Loreau 2001).

La rétention de N dans les sols forestiers constitue un enjeu important pour soutenir à long terme la fertilité des forêts (Smith *et al.* 2000). Dans de nombreuses études, les coupes forestières, principalement les coupes totales, mais aussi des trouées de l'ordre de 0,1 à 0,4 ha, semblent augmenter significativement la disponibilité de N (Barg et Edmonds 1999; Bradley et Parsons 2007; Hazlett *et al.* 2007; Prescott 1997). Très fréquemment, cette augmentation de la disponibilité de N est associée à une augmentation de la nitrification suivie de pertes liées à l'exportation vers les eaux réceptrices (Kreutzweiser *et al.* 2008). Parsons *et al.* (1994) suggèrent qu'une taille de trouée de plus de 15 à 30 arbres prélevés soit le seuil au-dessus duquel une perte significative de N pourrait survenir, du moins, dans

les forêts de pin tordu (*Pinus contorta*) des montagnes Rocheuses du Wyoming. Autant NH_4^+ que NO_3^- sont susceptibles d'être lessivés, mais parfois, certains sols perdent plus de DON par lessivage que NH_4^+ et NO_3^- mis ensemble (Fisher et Binkley 2000; Kreutzweiser *et al.* 2008). Seuls les sols avec des taux de nitrification très élevés perdent plus de N inorganique que de N organique (Fisher et Binkley 2000). Étant donné qu'il est très peu retenu sur les sites d'échange anionique, NO_3^- est plus susceptible d'être lessivé que NH_4^+ (qui se fixe sur les sites d'échanges cationiques) et son accumulation dans le sol est généralement faible, sauf lors de périodes de sécheresse prolongée (Brais *et al.* 2009). Donc, dans des cas où la flore microbienne et les végétaux ne suffiraient pas à immobiliser NO_3^- , le destin de cette forme d'azote est souvent le lessivage.

Mesure des flux d'azote dans le sol

Plusieurs méthodes sont décrites dans la littérature afin d'estimer le bilan de l'azote dans le sol (Binkley *et al.* 1992; Binkley et Hart 1989; Carter et Gregorich 2007; Hart *et al.* 1994). Parmi ces méthodes, certaines utilisent l'isotope ^{15}N afin de retracer son parcours dans les différentes transformations du cycle de N. Ces techniques sont intéressantes pour dresser un bilan brut des transformations du système (ex. : la nitrification autotrophe de NH_4^+ vers NO_3^-). Elles impliquent un intrant artificiel d'azote dans le système. D'un autre côté, il y a les méthodes d'extraction de la solution du sol impliquant l'usage de lysimètres ou encore des méthodes d'extraction de N dissous dans un échantillon de sol. Ces méthodes sont intéressantes lorsque l'objectif est de quantifier le réservoir de N dans le sol à un moment donné. Elles ne renseignent pas cependant sur les processus liés au cycle de N. Finalement, il y a les méthodes qui utilisent des incubations d'échantillons de sol et qui renseignent sur le bilan net de N (ex. : la quantité de NO_3^- résultant de la nitrification de NH_4^+ , l'immobilisation microbienne et la dénitrification). C'est l'une de ces méthodes qui a été utilisée dans le cadre de ce projet d'étude. Le principe général est de mesurer la quantité des différentes formes de N (NOD, NH_4^+ et NO_3^-) au début et à la fin de l'incubation. Les flux nets sont obtenus par la quantité de NOD, NH_4^+ ou NO_3^- dans les échantillons incubés

auxquels on soustrait la quantité initiale de ces mêmes composés dans les conditions initiales (Bélangier *et al.* 2007; Jones et Willett 2006; Kranabetter *et al.* 2007).

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

À notre connaissance, aucune étude n'a spécifiquement porté sur le cycle de l'azote en réponse à des coupes partielles et des trouées dans des jeunes forêts à l'interface boréal tempéré du nord-est de l'Amérique du Nord. Que ce soit dans un objectif de conversion vers des structures irrégulières à partir de jeunes peuplements ou dans le contexte du vaste chantier d'éclaircie commerciale qui se profile au BSL, l'importance de la disponibilité de l'azote dans la dynamique des écosystèmes justifie de documenter les conditions environnementales qui prévalent dans le sol lors d'essais sylvicoles. Ce projet vise donc à déceler les effets à court terme (dès la première saison de croissance après traitement) de l'éclaircie commerciale et de trouées de 0,05 ha sur le cycle de l'azote du sol d'une jeune forêt résineuse. De cet objectif principal découlent les objectifs spécifiques suivants :

Ob.1 : Déterminer l'effet de l'éclaircie commerciale et de trouées de 0,05ha sur :

- a) les flux nets d'azote dans le sol (dépolymérisation nette, ammonification et nitrification)
- b) les concentrations d'azote dans le sol (NH_4^+ , NO_3^- , NOD)

Ob.2 : Déceler le lien unissant les différents paramètres physicochimiques (profondeur de l'horizon organique, densité de l'échantillon, contenu en eau, pH, N total, C total, ratio C/N) et les différents paramètres de l'azote (NH_4^+ , NO_3^- , NOD, ammonification nette, nitrification nette et dépolymérisation nette).

CHAPITRE 1

EFFET DE L'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE ET DE TROUÉES SUR LE CYCLE DE L'AZOTE DANS LE SOL D'UNE JEUNE FORÊT RÉSINEUSE À L'INTERFACE BORÉAL-TEMPÉRÉ

1.1 INTRODUCTION

Parmi les nutriments essentiels à la croissance végétale, c'est généralement l'azote (N) qui est le plus limitant dans le sol des forêts boréales ou tempérées (Fisher et Binkley 2000; Killham 1994). Un des paramètres clé de la fertilité des sols forestiers serait la vitesse de minéralisation de N (Bélanger *et al.* 2007; Binkley et Hart 1989; Hart *et al.* 1994). En plus de N inorganique dissous (NID), l'azote organique dissous (NOD) contribue significativement à l'absorption de N par les végétaux des écosystèmes forestiers sous nos latitudes (Kranabetter *et al.* 2007; McFarland *et al.* 2010; Nasholm *et al.* 1998; Schimel et Bennett 2004). Dans ces écosystèmes, on considère que c'est généralement la dépolymérisation des molécules complexes contenant N qui serait l'étape limitante du cycle de N (Chapin III *et al.* 2002; Schimel et Bennett 2004). Le ratio NOD/NID peut-être jusqu'à 10 fois plus élevé dans des écosystèmes pauvres comparativement aux écosystèmes plus riches (Kranabetter *et al.* 2007). La contribution relative des différents réservoirs et flux de N évoluerait donc selon un gradient de productivité, ce qui influence la disponibilité de ces différentes formes pour les végétaux (Schimel et Bennett 2004).

La teneur en azote dans le sol forestier présente une forte variabilité de proche en proche et est sous l'influence directe des perturbations forestières (Bélanger et Van Rees 2007). Parmi celles-ci, les coupes peuvent altérer le sol de différentes façons (ex. : température, contenu en eau, contenu en matière organique, diminution de l'absorption par les plantes, taux de décomposition de la matière organique, etc.) et leurs effets sont très variables, notamment sur les réservoirs et les flux de N. Dans 73 % des cas analysés, Kreuzweiser *et al.* (2008) ont observé que les coupes n'avaient pas d'effet

significatif sur les réservoirs ou les flux de N dans le sol. L'effet des coupes sur la dynamique de N serait multifactoriel et des interactions sont possibles avec la température (Dalias *et al.* 2002; Grenon *et al.* 2004b), l'humidité (Barg et Edmonds 1999), l'apport en matière organique (Hazlett *et al.* 2007) et la sévérité des coupes (Bradley et Parsons 2007).

Parmi les études qui ont démontré des effets significatifs des coupes sur la dynamique de N dans le sol, très peu tendent à démontrer que ces processus seraient liés à un gradient de perturbation et parmi ces dernières, aucune ne fut réalisée dans l'est de l'Amérique du Nord. Dans l'Ouest canadien, Barg et Edmonds (1999) ont démontrées un tel gradient pour la température et l'humidité avec des traitements de coupes partielles ou totales dans des peuplements de sapin douglas (*Pseudotsuga menziesii*). De leur côté, Hope *et al.* (2003) ont démontré un effet croissant selon un gradient de perturbation (coupes partielles et trouées de 0,1, 0,4 et 1,7 ha) sur la minéralisation nette, de deux à sept ans après les interventions sylvicoles. En Alberta, dans des peuplements d'épinettes blanches (*Picea glauca*), Lindo et Visser (2003) ont aussi démontré un effet croissant sur les réservoirs de NH_4^+ et de NO_3^- en fonction d'un gradient de perturbation. Dans des peuplements similaires, les perturbations du sol (c.-à-d. scarifiage, brûlage) avaient plus d'importance que les coupes partielles sur la dynamique de N (Frey *et al.* 2003).

L'éclaircie commerciale est une intervention sylvicole destinée à la futaie régulière qui est appelée à être utilisée massivement au Québec, notamment au Bas-Saint-Laurent. Elle consiste à réduire le nombre de tiges/ha d'un peuplement pour 1) aller chercher un volume de bois marchand et 2) augmenter le taux de croissance des tiges résiduelles (Gagné *et al.* 2012; Pelletier et Pitt 2008). La littérature traite souvent de l'effet à moyen ou long terme des coupes sur le cycle de N (Kreutzweiser *et al.* 2008; Thiel et Perakis 2009; Thiffault *et al.* 2006) et, à notre connaissance, très peu d'études traitent spécifiquement de leur effet à très court terme, notamment pour les coupes partielles. Or, une meilleure compréhension de l'impact des activités de prélèvement sylvicole sur N selon un gradient de perturbation pourrait contribuer à optimiser nos stratégies d'aménagement. Ce projet s'insère dans un effort de recherche plus large visant à étudier une nouvelle approche

sylvicole de conversion structurale (Franklin *et al.* 2007; Gagné *et al.* en préparation; Schutz 2001). L'objectif principal de notre étude est de déceler les effets à court terme (dès la première saison de croissance post-traitement) de l'éclaircie commerciale et de trouées de 0,05 ha sur le cycle de N du sol d'une jeune forêt résineuse. L'objectif secondaire, est de déceler le lien unissant les paramètres physicochimiques mesurés (profondeur de l'horizon organique, densité de l'échantillon, contenu en eau, pH, N total, C total, ratio C/N) et les paramètres de l'azote.

1.2 MÉTHODOLOGIE

Aire d'étude

Le site d'étude (67°9'20" W / 48°33'0" N, figure 2) est situé sur le plateau appalachien de l'Est canadien à une altitude de 420 m. Il repose sur un socle géologique de la formation de Grenville recouvert de dépôts glaciaires de plus de 1 m de profondeur à partir duquel s'est développé un podzol humo-ferrique. La texture de l'horizon B variait d'un loam à un loam limoneux (Groupe de travail sur la classification des sols 2002) et le drainage variait de bon à modéré (Saucier *et al.* 1994). Les moyennes climatiques (1971 à 1997) de la station d'Amqui située à environ 22 km indiquent que la température annuelle moyenne est de 2,0°C avec les mois plus chauds (juillet) et plus froids (janvier) atteignant respectivement des moyennes de 17,0°C et -15,0°C. Les précipitations annuelles moyennes sont de 1 032 mm dont environ le tiers sont sous forme de neige. La saison de croissance s'étend sur 160 jours et cumule une moyenne de 1 324 DJ (>5°C). Le site se trouve dans la région écologique 5h, dans le sous-domaine de la sapinière à bouleau blanc de l'Est (Berger et Blouin 2006; MRN 2005). La végétation actuelle constitue une jeune forêt équienne régénérée à la suite d'une coupe totale survenue en 1979. La surface terrière est dominée à 80 % par le sapin baumier (*Abies balsamea*) accompagné par l'épinette blanche et le bouleau blanc (*Betula papyrifera*).

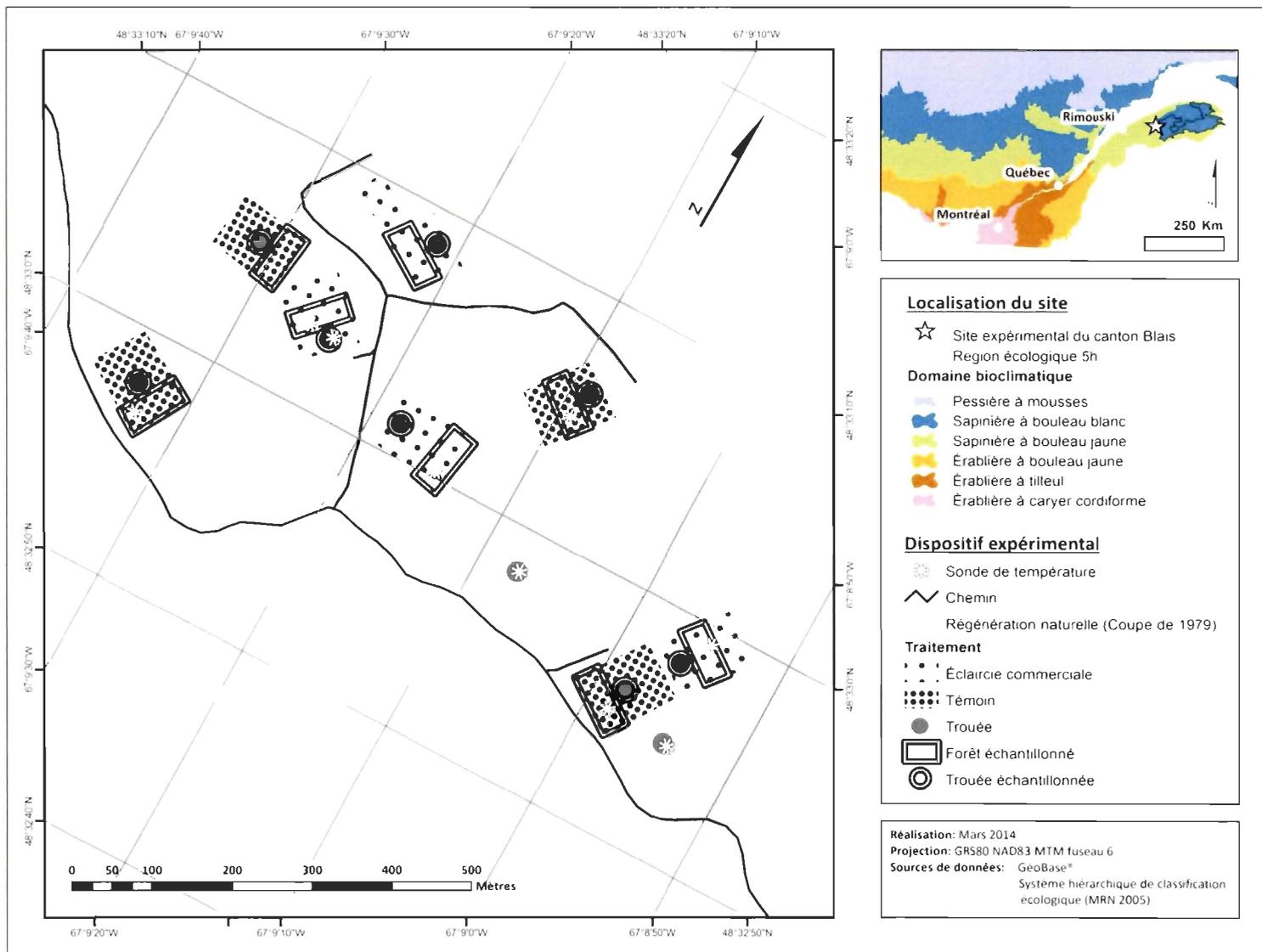


Figure 2. Carte du site expérimental du canton Blais

Dispositif expérimental et échantillonnage

L'expérience se déroule dans un dispositif partiellement niché (Quinn et Keough 2002) comprenant 8 blocs homogènes de 0,75 ha traversés par deux sentiers de débardage qui divisent les blocs en 3 sous-blocs de 0,25 ha (figure 2). Dans 4 blocs, une coupe partielle de 35% de la surface terrière incluant les sentiers de débardage fut réalisée alors qu'aucun traitement d'éclaircie ne fut réalisé dans les 4 autres (témoins). Pour les témoins et les traitements d'éclaircies, une trouée de 0,05 ha fut réalisée au centre d'un des sous-bloc (n=8). Toutes les opérations de récolte ont été réalisées par abattage manuel, à l'automne 2008.

Notre analyse du cycle de N s'appuie sur une méthode d'incubation *in situ* de la matière organique (Bélanger *et al.* 2007; Kranabetter *et al.* 2007); deux séries d'incubation furent réalisées, soit du 8 juin au 6 août 2009 et du 28 juillet au 9 octobre 2009, dans les blocs témoins, les blocs éclaircis et les trouées. Pour chacun des sous-blocs témoins et des sous-blocs éclaircis ne comportant pas de trouées, 2 transects de 6 points d'échantillonnage distancés de 10 m ont été réalisés. Pour les sous-blocs comportant une trouée, 3 points d'échantillonnage ont été réalisés à 3 m du centre de la trouée à trois azimuts équidistants, soit 360°, 120° et 240° pour la première série d'incubations et à 40°, 160° et 280° pour la 2^e série d'incubations.

À chacun des points d'échantillonnage, une paire d'échantillons a été prélevée à 0,75 m de part et d'autre de la ligne de transect dans les sous-blocs ou le long de la ligne de visée dans les trouées. L'horizon organique a été découpé avec une lame tranchante métallique de 17,5cm de largeur en prenant soin de retirer délicatement la litière (L) de l'échantillon afin de ne conserver que les horizons fibrique (F) et humique (H). La dimension (longueur x largeur) du carré fut notée. La galette fut ensuite soigneusement retirée du sol. L'épaisseur des horizons F et H a été mesurée au millimètre près aux quatre coins du carré et l'échantillon fut placé dans un sac de polyéthylène. Dans les cas où l'épaisseur de l'horizon organique dépassait 100 mm, seulement les premiers 100 mm y furent insérés, mais l'épaisseur totale des horizons organiques fut tout de même notée. Dans

le trou ainsi créé, une carotte de sol minéral de 18 cm a été prélevée avec une sonde pédologique. L'échantillon fut disposé soigneusement dans un sac de polyéthylène et replacé dans le trou. La galette de sol organique prélevée fut à son tour remplacée à l'endroit d'où elle provenait, au-dessus du sac de polyéthylène contenant l'horizon minéral. Finalement, le tout fut recouvert d'environ 2cm de litière pour protéger le sac de l'insolation directe ou de la faune qui pourrait y voir un intérêt. Ces échantillons ont été laissés en forêt pour incubation pendant 8 semaines. L'opération fut répétée de l'autre côté de la ligne de transect pour faire les mesures au début de la période d'incubation. Dans ce cas, les échantillons prélevés furent conservés sur la glace pour extraction au laboratoire. Les sacs de plastique utilisés pour les incubations et les prélèvements (whirl-pack® de Nasco) étaient stériles et avaient une épaisseur de 76,2µm. Ils mesuraient 12,7 cm x 30,5 cm pour le sol minéral et 30,5 cm x 30,5 cm pour le sol organique.

À l'aide de consigneurs de données (iButton© Temperature Logger) nous avons enregistré la température du sol, 5 cm dans l'horizon minéral, sous l'horizon H, dans trois sous-blocs témoins, trois sous-blocs éclaircis et trois trouées. Les sondes enregistrèrent une donnée toutes les 2 heures. Ces données ont servi à calculer la température moyenne journalière et la variation journalière de température.

Analyses de laboratoire

À partir du moment où ils ont été retirés du sol, les échantillons ont été conservés au frais à environ 4°C et traités dans les 24 h. Au laboratoire, chacun des échantillons furent pesés, puis tamisés à 6 mm (organique) et 4 mm (minéral). 5 g de poids sec fut placé dans un erlenmeyer 250 ml avec 50 ml de KCl à 2 M (ratio $m/v = 1/10$). Les échantillons furent mélangés pendant une heure avec un *wrist-action-shaker* de Burrell© et puis filtrés sous vide avec un filtre Whatman No 42. La solution filtrée fut conservée au congélateur jusqu'aux analyses de NH_4^+ , NO_3^- et NOD qui furent réalisées par colorimétrie avec un appareil FIA, modèle Quickchem 8500, de la compagnie Lachat en utilisant la méthode décrite dans Maynard *et al.* (2007). Pour mesurer la quantité de NOD, les échantillons ont

préalablement été placés en contact avec une solution oxydative contenant du persulfate ($K_2S_2O_8$) et de l'acide borique (H_3BO_4) à $121^\circ C$ et 135 kPa dans un autoclave. Cette réaction a pour effet d'oxyder toutes les formes d'azote jusqu'à la formation de NO_3^- (Cabrera et Beare 1993; Chantigny *et al.* 2007). Par la suite, la méthode par colorimétrie pour NO_3^- s'applique. Toutes les concentrations ont été ramenées en mg/kg de sol.

Un sous-échantillon issu du sol tamisé fut utilisé pour réaliser une mesure du pH_{eau} selon la méthode de Hendershot et Lalande (2007) avec un ratio $m/v = 1/2$ pour le sol minéral et $1/10$ pour l'horizon organique. Un autre sous-échantillon de 10 g de poids sec fut séché pendant 24 h à $65^\circ C$ pour l'horizon organique et à $105^\circ C$ pour le sol minéral. Après avoir laissé refroidir dans un dessiccateur, une autre pesée fut effectuée afin de déterminer le contenu en eau. Ces sous-échantillons ont servi aux mesures de C et N total.

Afin de calculer le ratio C/N, les quantités en C total et N total ont été mesurées par combustion avec un analyseur élémentaire COSTECH ECS 4010, avec l'hélium comme gaz porteur. Le contrôle du système, l'acquisition et le traitement des données ont été réalisés avec le logiciel EAS32 (COSTECH). La courbe standard fut préparée avec le standard acétanilide (COSTECH) avec au moins quatre points de calibrage dans un intervalle d'environ 0,2 mg à 1,2 mg. Avant l'analyse, les échantillons ont été tamisés à 2 mm, moulus finement (<100 mesh) et séchés toute la nuit à $50^\circ C$ puis refroidis dans un dessiccateur.

Analyses statistiques

Paramètres du cycle de N

L'effet des traitements sur les paramètres du cycle de N (tableau 2) a été modélisé avec des ANOVA mixtes à trois facteurs fixes à 2 niveaux : l'éclaircie [EC], la trouée [TR] et la saison [SN] et un facteur aléatoire à 8 niveaux : le bloc [BLOC(EC)]. L'homogénéité des variances et la normalité des données ont été vérifiées et les données ont été transformées en log lorsqu'elles ne correspondaient pas aux conditions d'analyse. Le

package *nlme* (Pinheiro *et al.* 2012) du logiciel R version 2.15.1 (R Core Team 2012) a été utilisé pour l'analyse. Le modèle utilisé correspond à la formule suivante :

$$Y_{ijklm} = \mu + EC_i + TR_j + SN_k + BLOC_{l(i)} + (EC*TR*SN)_{ijk} + \varepsilon_{ijklm}$$

Où i = présence ou absence d'éclaircie (éclaircie ou témoin);

j = présence ou absence de trouée (trouée ou forêt)

k = pour les concentrations ($Y = \text{NOD}, \text{NH}_4$ ou NO_3) : juin ou août

pour les flux ($Y = \text{DEPO}, \text{AMO}$ ou NIT) : juin à août ou août à octobre

l = numéro de bloc

Tableau 2. Description des variables

Variable	Description
<i>Paramètres du cycle de N</i>	
NOD	Azote organique dissous en (mg/kg)
DEPO	Dépolymérisation nette en (mg/kg)
NH4	Ammonium (mg/kg)
AMO	Ammonification nette (mg/kg)
NO3	Nitrate (mg/kg)
NIT	Nitrification (mg/kg)
<i>Traitements</i>	
SN	Saison (facteur aléatoire à 2 niveaux)
EC	Éclaircie (facteur aléatoire à 2 niveaux)
TR	Trouée (facteur aléatoire à 2 niveaux)
BLOC	Bloc (facteur fixe à 8 niveaux)
TRAIT	Traitement sylvicole (facteur aléatoire à 3 niveaux)
<i>Physicochimie du sol</i>	
Z_ORG	Profondeur de l'horizon organique (cm)
DENS	Densité de l'échantillon (g/cm ³)
	Contenu en eau (poids en eau / poids sec, exprimé en %)
H2O	
PH	pH dans l'eau
Npet	Azote total (%)
Cpet	Carbone total (%)
CN	Ratio carbone/azote
<i>Température</i>	
Tmoy	Température moyenne journalière
ΔT	Variation journalière de température

Physicochimie du sol

L'effet des paramètres de la physicochimie du sol (tableau 2) sur les variables du cycle de N a été analysé par redondance canonique (ARC), une approche qui permet l'ordination d'une matrice des paramètres de N contrainte par une matrice des traitements et une matrice de paramètres physicochimiques du sol. Deux ARC partielles ont été réalisées pour chacun des horizons, une pour la matrice traitement et une pour la matrice physicochimie du sol. Les facteurs de la matrice traitement ont été préalablement transformés en variables quantitatives en réalisant des contrastes d'Helmert (Legendre et Anderson 1999; Venables et Ripley 2002). Pour chacune de ces ARC partielles, une sélection de modèles par AIC a été réalisée (Godinez-Dominguez et Freire 2003) afin de construire un modèle à la fois explicatif et parcimonieux. L'ARC finale est la résultante de l'ensemble des variables sélectionnées par AIC pour chacune des ARC partielles.

Finalement, la partition de la variance a permis de représenter la proportion de la variance totale qui est expliquée par chacune des matrices de variables explicatives, au même titre que celle qui est commune aux deux matrices. Le package *vegan* (Oksanen *et al.* 2012) du logiciel R version 2.15.1 (R Core Team 2012) a été utilisé pour ces analyses.

Température

Un nombre limité de sondes thermiques positionnées dans le dispositif (figure 2) ont permis de vérifier s'il y avait des différences significatives de température (T_{moy} et ΔT) entre les témoins, les éclaircies et les trouées à l'aide d'un modèle mixte pour mesures répétées. Cette combinaison devient possible et ne biaise pas l'interprétation des résultats étant donné que l'interaction TR*EC n'est pas significative pour chacun des paramètres du cycle de N étudiés (tableau 4). L'analyse, réalisée avec le package *nlme* (Pinheiro *et al.* 2012) du logiciel R version 2.15.1 (R Core Team 2012), a été effectuée sur les contrastes du facteur TRAIT en fonction du nombre de jours d'incubation comme variable quantitative et le sous-bloc bloc comme facteur aléatoire à 9 niveaux.

1.3 RÉSULTATS

Paramètres du cycle de N

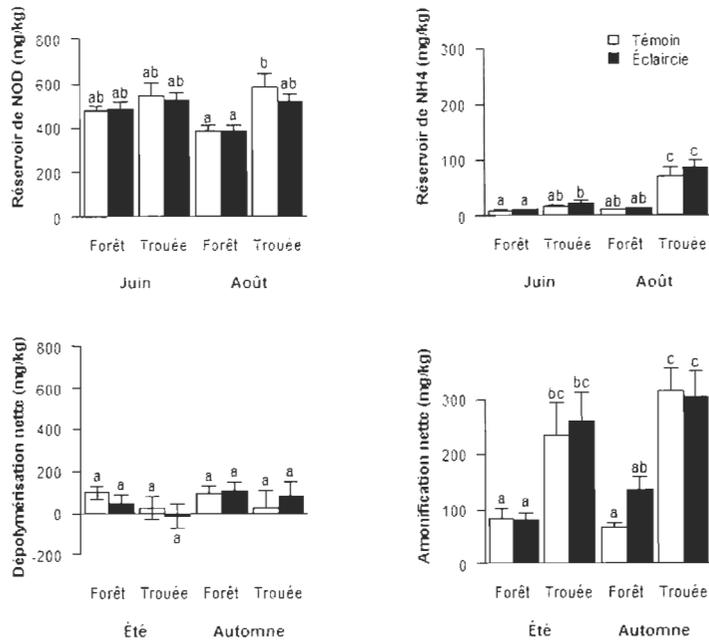
Dans les témoins, le réservoir d'azote (en kg/ha) est de l'ordre de 5 fois plus élevé dans l'horizon minéral par rapport à l'horizon organique, tandis que cet écart est beaucoup moins important, voire inversé quant aux flux (tableau 3). Le réservoir de N est majoritairement composé de NOD, tant dans l'horizon organique que dans l'horizon minéral. Ce réservoir compte pour environ 98 % de l'azote assimilable dans le sol, et ce, tant en été qu'en automne. Pour sa part, NH_4 compte pour environ 2 % du réservoir d'azote, tandis que NO_3 est à peu près inexistant. En été, la dépolymérisation nette compte pour environ 55 % du flux total de N, 45 % pour l'ammonification nette. En automne, ces mêmes proportions sont de 64 % et 36 % respectivement. La nitrification est sous le seuil de détection dans l'horizon organique. Dans l'horizon minéral, le flux net est négatif en été. La dépolymérisation, qui est négative, représente 62 % du flux et surpasse l'ammonification (29 %) et la nitrification (8 %) qui sont positives. Pour ce qui est de l'automne, la dépolymérisation nette compte pour environ 11 % du flux net alors que l'ammonification en représente 69 % et la nitrification nette 20 %.

Tableau 3. Réservoirs et flux de N (en kg/ha) dans les horizons organique (O) et minéral (M) en fonction des saisons, des trouées et des éclaircies

	Réservoir de NOD (kg/ha)			Réservoir de NH4 (kg/ha)			Réservoir de NO3 (kg/ha)			Réservoir total de N (kg/ha)		
	O	M	O+M	O	M	O+M	O	M	O+M	O	M	O+M
Été												
Forêt/témoin	18.2	108.2	126.3	0.4	2.3	2.7	0.0	0.1	0.0	18.5	110.5	129.1
Forêt/éclaircie	20.5	105.9	126.5	0.5	2.5	3.0	0.0	0.1	0.1	21.0	108.5	129.6
Trouée/témoin	18.5	136.8	155.3	0.6	4.4	5.0	0.0	0.1	0.1	19.1	141.3	160.3
Trouée/éclaircie	20.7	127.5	148.2	0.9	3.3	4.2	0.0	0.0	0.0	21.6	130.8	152.3
Automne												
Forêt/témoin	14.8	81.5	96.4	0.4	2.4	2.8	0.0	0.2	0.2	15.3	84.1	99.4
Forêt/éclaircie	17.6	83.0	100.6	0.6	3.3	4.0	0.0	0.1	0.1	18.3	86.4	104.7
Trouée/témoin	19.9	105.1	125.0	2.9	12.2	15.1	0.0	0.4	0.4	22.8	117.7	140.5
Trouée/éclaircie	16.8	107.3	124.2	3.0	15.6	18.6	0.0	0.5	0.6	19.9	123.5	143.4
	Dépolymérisation nette (kg/ha)			Ammonification nette (kg/ha)			Nitrification nette (kg/ha)			Flux total de N (kg/ha)		
	O	M	O+M	O	M	O+M	O	M	O+M	O	M	O+M
Été												
Forêt/témoin	3.6	-14.1	-10.5	3.0	6.6	9.6	0.0	1.8	1.9	6.6	-5.6	1.0
Forêt/éclaircie	6.8	-9.6	-2.8	4.5	6.9	11.4	0.1	2.2	2.3	11.4	-0.5	10.9
Trouée/témoin	2.0	-0.2	1.8	6.6	16.9	23.5	0.0	3.9	4.0	8.6	20.6	29.2
Trouée/éclaircie	3.5	-12.0	-8.6	10.2	12.9	23.1	0.0	5.4	5.4	13.6	6.2	19.9
Automne												
Forêt/témoin	5.1	-1.0	4.1	2.9	6.2	9.1	0.0	1.8	1.8	8.0	7.0	15.0
Forêt/éclaircie	2.4	0.5	2.9	4.8	9.1	13.9	0.0	2.4	2.4	7.2	12.0	19.2
Trouée/témoin	3.7	13.6	17.3	9.5	14.7	24.2	0.0	5.0	5.0	13.2	33.4	46.6
Trouée/éclaircie	2.8	15.6	18.4	9.4	25.0	34.5	0.0	5.3	5.4	12.3	46.0	58.3

Il y a un effet significatif des traitements sur certains paramètres du cycle de N dans l'horizon organique (tableau 4). Entre juin et août, il y a eu une diminution significative des concentrations de NOD dans les témoins et les éclaircies et celle-ci n'a pas été observée dans les trouées (figure 3a). L'ammonification nette augmente fortement dans les trouées et encore davantage en automne. De plus, en forêt, elle semble plus élevée en automne dans les éclaircies par rapport aux témoins, bien que cette différence ne soit pas significative ($p = 0,170$). Au niveau de la concentration de NH4, celui-ci est plus élevé dans les trouées et cette différence est nettement plus marquée en automne.

A) Organique



B) Minéral

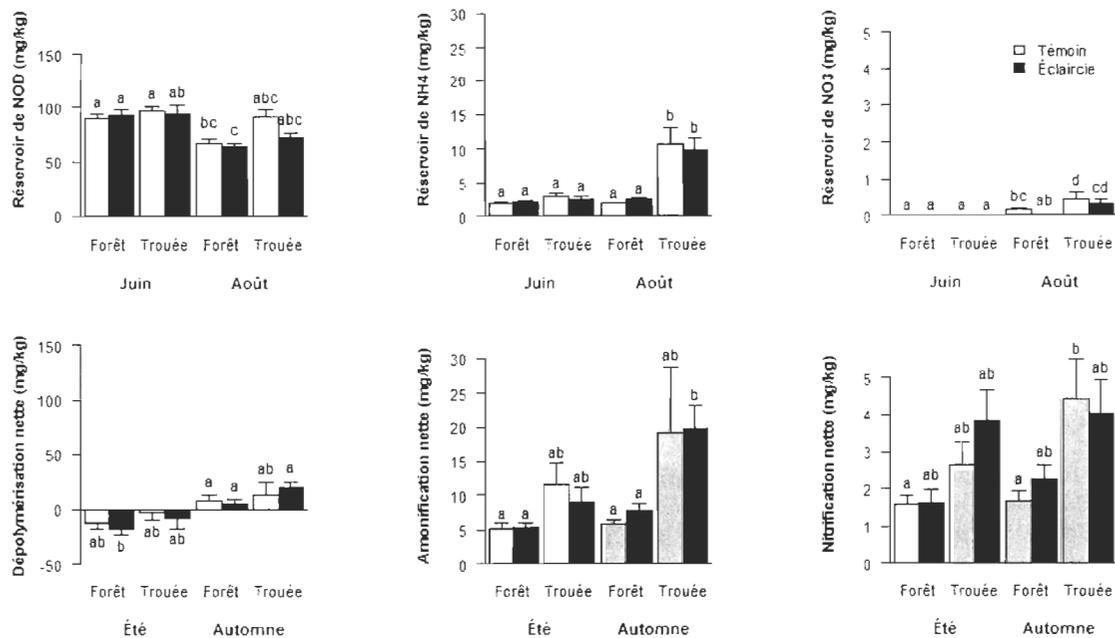


Figure 3. Concentrations et flux de N (en mg/kg) dans les horizons organiques (A) et minéral (B) en fonction des saisons, des trouées et des éclaircies
 Les lettres différentes indiquent une différence significative (ANOVA, $p < 0.05$)

Dans l'horizon minéral (tableau 4), la concentration en NOD est un peu plus élevée dans les trouées qu'en forêt et diminue significativement en août par rapport à juin dans les forêts alors qu'aucune différence significative n'a été observée dans les trouées (figure 3b). L'ammonification nette est significativement plus élevée dans les trouées qu'en forêt (augmentation de 10,3 mg/kg). Cela se traduit par une hausse significative de la concentration de NH4 en août dans les trouées (augmentation de 7,4 mg/kg). Finalement, la nitrification nette est significativement plus élevée dans les trouées qu'en forêt entraîne l'élévation de la concentration de NO3 en août par rapport à juin, notamment dans les trouées, mais d'une quantité bien inférieure à ce qui a été produit pendant l'été.

Tableau 4. Résultats d'ANOVA des 6 paramètres du cycle de N dans les horizons organique et minéral

Variable dépendante	Saison (SN)		Éclaircie (EC)		Trouée (TR)		SN * EC		SN * TR		EC * TR		SN * EC * TR	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Horizon organique														
DEPO	1.38	0.2416	0.07	0.8044	2.21	0.1383	1.39	0.2400	0.01	0.9062	0.15	0.6986	0.44	0.8332
NOD	10.15	0.0017	0.00	0.9614	15.29	0.0001	0.02	0.8770	4.04	0.0459	0.96	0.3276	0.18	0.6693
AMO	5.63	0.0187	3.39	0.1154	57.35	<.0001	1.58	0.2101	0.55	0.4600	1.13	0.2884	0.50	0.4811
NH4	31.36	<.0001	0.56	0.4824	108.86	<.0001	0.36	0.5484	26.27	<.0001	1.91	0.1688	0.36	0.5469
NIT							<i>Non disponible</i>							
NO3							<i>Non disponible</i>							
Horizon minéral														
DEPO	26.94	<.0001	0.21	0.6629	3.05	0.0821	0.41	0.5208	0.00	0.9508	0.23	0.6332	0.24	0.6219
NOD	47.01	<.0001	0.11	0.7480	5.23	0.0232	1.13	0.2882	2.02	0.1568	1.62	0.2043	0.38	0.5373
AMO	3.47	0.0638	0.75	0.4205	19.25	<.0001	3.30	0.0707	0.25	0.6186	0.70	0.4043	2.91	0.0892
NH4	23.47	<.0001	0.33	0.5854	95.79	<.0001	1.16	0.2834	34.09	<.0001	2.52	0.1141	0.01	0.9328
NIT	0.50	0.4812	0.18	0.6824	25.31	<.0001	0.15	0.6958	0.16	0.6931	0.00	0.9844	2.02	0.1566
NO3	73.61	<.0001	0.89	0.3819	7.40	0.0070	2.98	0.0859	19.30	<.0001	0.08	0.7800	0.46	0.4977

Physicochimie du sol

Les propriétés physicochimiques du sol (tableau 5), au même titre que les traitements sylvicoles, peuvent avoir un effet sur les paramètres du cycle de N et ont servi d'intrants pour les analyses subséquentes. Ainsi, l'ensemble des variables liées aux traitements ou à la physicochimie du sol (tableau 2) ont servi d'intrant aux ARC partielles, mais seulement quelques-unes ont satisfait au critère d'Akaike pour être retenues dans le modèle parcimonieux. Parmi les paramètres physicochimiques, il s'agit de Z_ORG, DENS et H2O dans l'horizon organique et H2O et PH dans l'horizon minéral. Pour les variables traitements, seuls SN, TR et leur interaction (SNxTR) ont été retenues pour l'horizon organique et seules les variables SN et TR ont été retenues pour l'horizon minéral. Sur la base de ces constats, les variables EC et ses interactions avec les autres variables (ECxSN, TRxEC ou SNxECxTR) n'auraient pas eu d'effet sur le cycle de N dans le contexte de cette étude, ce qui est souligné par l'absence de toute corrélation entre ces variables ou interactions et les paramètres du cycle de N (tableau 6).

Tableau 5. Moyenne (écart type) des paramètres physicochimiques du sol en fonction des traitements

Traitements	Z_ORG (cm)	DENS (g/cm ³)	H2O (g _{eau} /g _{sol})	PH	N _{pct}	C _{pct}	CN
Horizon organique							
<i>Été</i>							
forêt/témoin	52.4 (29.9)	122 (64)	1.69 (0.61)	3.6 (0.6)	0.009 (0.005)	0.264 (0.137)	34 (14)
forêt/éclaircie	68.6 (34.4)	135 (84)	1.96 (0.72)	3.8 (0.6)	0.012 (0.004)	0.332 (0.133)	35 (15)
trouée/témoin	53.3 (28.2)	117 (52)	2.27 (0.79)	4 (0.8)	0.01 (0.005)	0.299 (0.153)	33 (11)
trouée/éclaircie	53.5 (16.6)	117 (23)	2.34 (0.51)	3.7 (0.6)	0.012 (0.002)	0.36 (0.097)	34 (7)
<i>Automne</i>							
forêt/témoin	53.9 (37.9)	102 (56)	1.89 (0.65)	2.6 (0.3)	0.015 (0.007)	0.366 (0.109)	30 (8)
forêt/éclaircie	55.3 (30.2)	109 (47)	1.94 (0.69)	2.9 (0.6)	0.013 (0.005)	0.377 (0.123)	34 (7)
trouée/témoin	45.2 (20.8)	112 (37)	2.79 (0.68)	3 (0.3)	0.014 (0.004)	0.379 (0.093)	32 (9)
trouée/éclaircie	41.3 (14.6)	110 (37)	2.56 (0.55)	3.2 (0.3)	0.014 (0.006)	0.327 (0.091)	30 (7)
Horizon minéral							
<i>Été</i>							
forêt/témoin	54.1 (32.2)	1 032 (232)	0.49 (0.11)	3.7 (0.6)	0.004 (0.004)	0.076 (0.104)	22 (7)
forêt/éclaircie	72.4 (38)	1 003 (222)	0.53 (0.12)	3.8 (0.7)	0.003 (0.002)	0.048 (0.022)	21 (6)
trouée/témoin	53.3 (26.9)	1 121 (312)	0.52 (0.09)	3.7 (0.5)	0.002 (0.001)	0.039 (0.016)	19 (7)
trouée/éclaircie	53.7 (15.9)	1 127 (208)	0.47 (0.11)	3.6 (0.8)	0.003 (0.001)	0.037 (0.025)	17 (8)
<i>Automne</i>							
forêt/témoin	53.8 (36.4)	987 (205)	0.48 (0.18)	2.9 (0.5)	0.003 (0.004)	0.033 (0.013)	18 (9)
forêt/éclaircie	52.9 (28.2)	968 (233)	0.44 (0.09)	3 (0.6)	0.002 (0.001)	0.037 (0.017)	19 (4)
trouée/témoin	45.5 (19.9)	1 001 (238)	0.59 (0.17)	3 (0.5)	0.003 (0.001)	0.046 (0.023)	19 (4)
trouée/éclaircie	66.2 (87.4)	1 107 (170)	0.44 (0.05)	3 (0.5)	0.002 (0.001)	0.033 (0.012)	18 (7)

L'ARC réalisée pour l'horizon organique (figures 4a et 4b) comporte 3 axes significatifs (ACR1 : $p = 0,005$; ACR2 : $p = 0,005$ et ACR3 : $p = 0,025$) qui expliquent ensemble 58% de la variabilité (R^2). L'axe 1 exprime un gradient d'humidité des sites, des plus xériques, associés aux faibles épaisseurs de matière organique (Z_ORG) à la gauche, vers les sites plus humides à la droite. Cet axe exprime également l'effet des trouées, qui sont fortement reliées à H₂O. L'axe 2 exprime principalement l'effet de la saison (SN) tandis que l'axe 3 est associé à un gradient d'aération de l'horizon organique, tel qu'exprimé par les variables DENS et Z_ORG.

Certains liens entre les variables semblent particulièrement robustes dans l'espace d'ordination de ces trois axes. Ainsi, la position de la variable NOD se maintient à proximité de H₂O et dans une moindre mesure, de TR (figures 4a et 4b), ce qui est congruent avec la corrélation positive qui existe entre NOD, H₂O et TR (tableau 6). La dépolymérisation nette quant à elle ne semble pas influencée par l'une ou l'autre des variables, sauf TR qui présente une faible corrélation négative ($r = -0,31$; $p = 0,084$). Quant au réservoir de NH₄, il semble positivement influencé par plusieurs variables dont H₂O, SN, TR et SNxTR et négativement par Z_ORG. L'ammonification nette suit relativement la même tendance et est corrélée positivement à H₂O et TR et elle est corrélée négativement à Z_ORG.

L'ARC réalisée pour l'horizon minéral (figure 4c) comporte quant à lui 2 axes significatifs (ACR1 : $p = 0,005$ et ACR2 : $p = 0,005$) expliquant 34,3 % de la variation (R^2). La configuration des vecteurs à 45° par rapport aux axes d'ordination exprime d'une part une relation négative entre pH et SN et d'autre part, une relation positive entre H₂O et TR qui lui est orthogonal. Dans cet espace d'ordination, NOD est à proximité des variables H₂O, PH et SN, ce qui est congruent avec les corrélations significatives entre ces variables (tableau 6). L'espace d'ordination montre une relation positive entre DEPO et SN (figure 4c), confirmée par une corrélation positive (tableau 6). Il en est de même pour NH₄ qui est lié aux variables SN et TR et l'interaction de celles-ci (TRxSN). Bien que sa concentration

soit très faible (figure 3b), NO₃ est influencé par saison (figure 4c), ce qui est confirmé par une corrélation positive (tableau 6).

Globalement, l'ARC réalisée pour l'horizon organique explique 37 % de la variabilité des données (R^2 ajustés, figure 4d). De cette variabilité expliquée, 28 % concerne la physicochimie du sol et 19 % les traitements avec 10 % de chevauchement. Pour l'horizon minéral, c'est 46 % de la variabilité des données qui est expliquée. La physicochimie du sol en explique 34 %, les traitements 36 % et la proportion de chevauchement de 25 %.

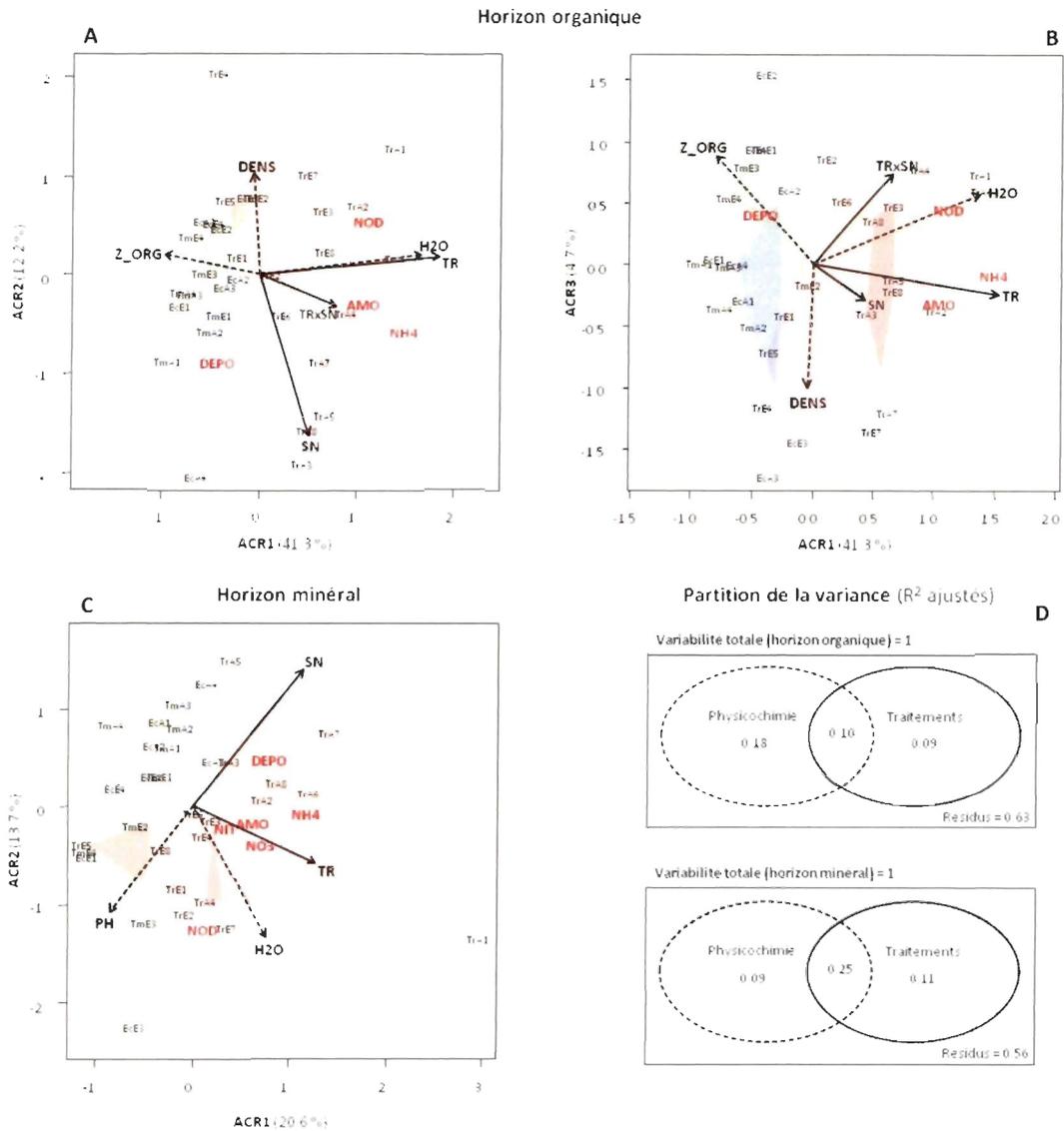


Figure 4. Analyse canonique de redondance pour l'horizon organique (A : axes 1 et 2, B : axes 1 et 3) et l'horizon minéral (C : axes 1 et 2) et partition de la variance (D) entre les variables physicochimiques et les traitements sylvicoles pour les horizons organique et minéral en utilisant le R^2 ajusté (Peres-Neto et al. 2006)

Les traits pointillés font référence aux variables de la physicochimie du sol et les traits pleins aux variables traitements. Dans les ARC, les polygones correspondent aux sites (vert : témoins, bleu : éclaircie, rouge : trouées).

Tableau 6. Coefficients de corrélation de Pearson entre les paramètres du cycle de N, les variables physicochimiques du sol et les traitements

	Physicochimie du sol							Traitements ¹							
	Z_ORG	DENS	H2O	pH	Npet	Cpet	CN	SN	EC	TR	TRxEC	TRxSN	ECxSN	TRxECxSN	
Horizon organique															
NOD	-0,11 ^{ns}	-0,02	0,62 ^{****}	0,20 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,13	-0,02 ^{ns}	-0,17 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	0,55 ^{**}	-0,14	0,31 ^{ns}	-0,03 ^{ns}	-0,14 ^{ns}	
DEPO	0,22 ^{ns}	-0,39 [*]	-0,18 ^{ns}	-0,23 ^{ns}	0,00	0,17	0,25 ^{ns}	0,25 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,31 ^{ns}	0,14 ^{ns}	0,08 ^{ns}	0,10 ^{ns}	0,06 ^{ns}	
NH4	-0,45 [*]	-0,15 ^{ns}	0,66 ^{****}	-0,14 ^{ns}	0,26 ^{ns}	0,14 ^{ns}	-0,20 ^{ns}	0,48 ^{**}	0,08 ^{ns}	0,72 ^{****}	0,05 ^{ns}	0,37 [*]	0,00 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	
AMO	-0,36 [*]	-0,01	0,40 [*]	0,05 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	0,25 ^{ns}	0,19 ^{ns}	0,57 ^{***}	0,04 ^{ns}	0,16 ^{ns}	0,05 ^{ns}	-0,16 ^{ns}	
NO3	<i>Non disponible</i>														
NH	<i>Non disponible</i>														
Horizon minéral															
NOD	0,12 ^{ns}	0,06	0,55 ^{**}	0,42 [*]	0,03 ^{ns}	0,31 ^{ns}	0,18 ^{ns}	-0,59 ^{***}	-0,18 ^{ns}	0,30 ^{ns}	-0,17 ^{ns}	0,20 ^{ns}	-0,16 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	
DEPO	-0,38 [*]	0,13	-0,03 ^{ns}	-0,57 ^{***}	-0,10 ^{ns}	-0,20	-0,08 ^{ns}	0,56 ^{***}	-0,03 ^{ns}	0,23 ^{ns}	0,09 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	0,14 ^{ns}	0,08 ^{ns}	
NH4	-0,08 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,25 ^{ns}	-0,14 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,26 ^{ns}	0,46 ^{**}	-0,04 ^{ns}	0,57 ^{***}	-0,10 ^{ns}	0,38 [*]	0,06 ^{ns}	-0,02 ^{ns}	
AMO	-0,32 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,18 ^{ns}	-0,26 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	-0,05	0,07 ^{ns}	0,13 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,33 ^{ns}	0,01 ^{ns}	-0,01 ^{ns}	0,25 ^{ns}	0,16 ^{ns}	
NO3	-0,18 ^{ns}	-0,31 ^{ns}	0,34 ^{ns}	-0,27 ^{ns}	0,19 ^{ns}	0,14 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	0,63 ^{****}	-0,15 ^{ns}	0,19 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	0,33 ^{ns}	-0,10 ^{ns}	0,02 ^{ns}	
NH	-0,07 ^{ns}	0,19	0,17 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,04 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	0,02 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,32 ^{ns}	-0,04 ^{ns}	-0,08 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	-0,13 ^{ns}	

^{ns}: p>0,1

^{ns}: 0,5>p>0,1

^{*}: 0,01>p>0,5

^{**}: 0,001>p>0,01

^{***}: 0,0001>p>0,001

^{****}: p>0,0001

¹ Les facteurs de la matrice traitement ont été préalablement transformés en variables quantitatives en réalisant des contrastes d'Helmert (Legendre et Anderson 1999; Venables et Ripley 2002)

Température

La compilation des variables climatiques en fonction du nombre de jours d'incubation (figure 5) indique clairement que la température moyenne journalière du sol est plus élevée dans les trouées que dans les témoins, et ce, autant en été ($T_5 = 7,098$; $p < 0,001$) qu'en automne ($T_5 = 12,885$; $p < 0,001$). Cependant, en automne, cette température plus élevée dans les trouées s'estompe vers la fin de la période d'incubation ($T_5 = -8,569$; $p < 0,001$). La température moyenne journalière du sol tend aussi à être plus élevée dans les éclaircies que dans les témoins, quoique cela soit moins significatif en été ($T_5 = 1,878$; $p = 0,061$) qu'en automne ($T_5 = 2,992$; $p = 0,003$). Cependant, cet écart de température dans les éclaircies par rapport aux témoins s'estompe vers la fin de la période d'incubation automnale ($T_5 = -2,238$; $p = 0,026$). Finalement, la température moyenne journalière augmente en fonction du temps d'incubation pendant l'été ($T_5 = 26,600$; $p < 0,001$) et diminue en fonction du temps d'incubation pendant l'automne ($T_5 = -47,185$; $p < 0,001$).

Pour ce qui est de la variation journalière de température (Figure 5), il semble que l'effet des traitements ne soit significatif que dans les trouées, et ce, tant en été ($T_5 = 4,714$; $p < 0,001$) qu'en automne ($T_5 = 6,450$; $p < 0,001$). Cependant, en automne, cette variation journalière de température plus élevée dans les trouées s'estompe vers la fin de l'incubation ($T_5 = -6,952$; $p < 0,001$).

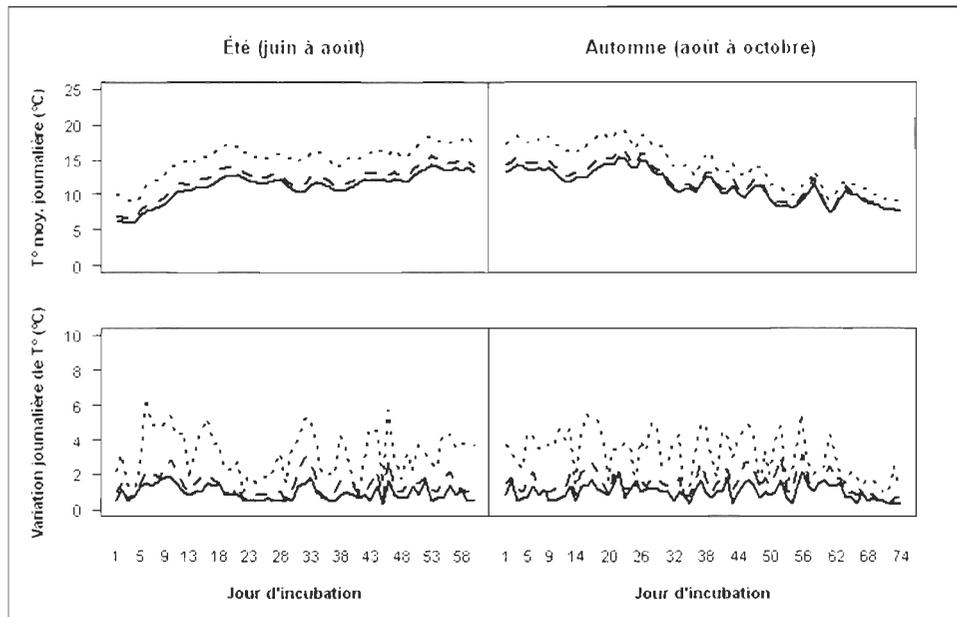


Figure 5. Température du sol en fonction du nombre de jours d'incubation en été et en automne pour les différents traitements sylvicoles (trait plein : témoins, trait pointillé large : éclaircie commerciale, trait pointillé fin : trouées)

1.4 DISCUSSION

Régime nutritionnel du site d'étude

La cartographie écologique du site d'étude (MRN 2013) et l'examen sommaire des plantes indicatrices du sous-bois (Grondin *et al.* 2000) suggèrent qu'il appartient au type écologique de la sapinière à bouleau jaune, reconnu comme relativement fertile (Berger et Blouin 2006). Toutefois, le ratio C/N autour de 32 dans l'horizon organique suggère quant à lui un sol d'une fertilité qui se situe moyenne des écosystèmes forestiers tempérés ou boréaux du nord-est de l'Amérique du Nord (Booth *et al.* 2005; Garten 2011; Watmough 2010) ou de l'Ouest canadien (Thiel et Perakis 2009).

La concentration de N est presque essentiellement composée de NOD et l'azote qui circule dans les flux et qui est réellement disponible aux végétaux est issu en proportion presque égale des processus de dépolymérisation et d'ammonification. La nitrification nette est pratiquement nulle. Bien que dans l'horizon minéral les réservoirs de NOD, NH_4^+ et NO_3^- soient environ cinq fois plus élevés que dans l'horizon organique, ils sont représentés à peu près dans les mêmes proportions. La variation saisonnière des flux de N semble cependant plus importante dans les horizons minéraux que dans les horizons organiques. Dans l'horizon minéral, le flux global de N augmente au cours de la saison, il est négatif en été et positif en automne. Étant donné que l'ammonification nette et la nitrification nette sont relativement constantes au fil des saisons, cette inversion est essentiellement due à la dépolymérisation nette qui est négative à l'été et qui devient positive à l'automne. Dans les forêts tempérées nordiques, ce sont principalement les ectomycorhizes qui effectuent la dépolymérisation nette (Chapin III *et al.* 2002; Schimel et Bennett 2004) et elles peuvent contribuer à l'immobilisation de N ou à son transfert vers leur hôte, selon sa disponibilité (Averill *et al.* 2014; Nasholm *et al.* 2013). Les bactéries sont généralement les premières à accaparer la ressource, suivent ensuite les communautés fongiques (He *et al.* 2011). De plus, l'efficacité des communautés fongiques peut être influencée par plusieurs processus, dont les exsudats racinaires (Kaiser *et al.* 2011; Rineau *et al.* 2013; Yin *et al.* 2013), la

température du sol (Brzostek et Finzi 2011; Yin *et al.* 2013) et la disponibilité du substrat (Brzostek et Finzi 2011). La première incubation a commencé dès le 8 juin, alors que le sol minéral n'était pas complètement réchauffé et atteignait à peine 6°C en moyenne (figure 5). De plus, toutes les ressources de la végétation étaient allouées à la croissance de leurs tissus (Lambers *et al.* 2008). Les effets combinés de la température et des faibles exsudats racinaires pourraient avoir défavorisé les ectomychorizes au bénéfice des communautés bactériennes en début de saison. Nos résultats suggèrent que celles-ci auraient immobilisé NOD au début de l'été et c'est par la suite que les communautés fongiques auraient commencé à remplir leur rôle protéolytique.

La nitrification représente 10% du flux de N dans l'horizon minéral. Dans les conditions de faible pH (3 à 4) des sols étudiés, la nitrification, qui est généralement effectuée par les bactéries chimioautotrophes du genre *Nitrosomonas*, peut être inhibée ou même effectuée par des bactéries du genre *Nitrosospira* ou *Nitrosopumilus* (Isobe *et al.* 2011; Killham 1994). De plus, en de telles conditions de pH, une nitrification hétérotrophe pourrait même être le processus dominant (Isobe *et al.* 2011), réalisé par une variété de bactéries et de *fungi* qui utilisent à la fois des sources organiques et inorganiques de N (Fisher et Binkley 2000).

La concentration de NOD diminue significativement après la saison de croissance dans les témoins. Entre juin et août, une baisse de près de 100 mg/kg (20 %) a été observée dans l'horizon organique tandis que celle-ci fut de plus de 20 mg/kg (25 %) dans l'horizon minéral. La dépolymérisation nette est un indice de la portion qui est rendue disponible aux végétaux (Brzostek et Finzi 2011; Farrell *et al.* 2013; Gallet-Budynek *et al.* 2009). Le fait que celle-ci soit relativement semblable entre les traitements et que la concentration de NOD ne diminue que dans les traitements où il subsiste un couvert arborescent (témoins et éclaircies) suggère une forte utilisation de cette forme de N par les végétaux. Cette absorption dépasse momentanément la dépolymérisation nette. Cette saisonnalité des flux de N permet aux végétaux de compétitionner efficacement avec les microbes pour une ressource limitée en N (Kuzyakov et Xu 2013). Ainsi, bien que les végétaux empruntent sur

le capital nutritif pendant l'été, les réservoirs se reconstruisent à partir de la fin de l'été pour permettre à nouveau aux végétaux de s'alimenter à partir de printemps.

À la lumière de nos résultats et en se basant sur le paradigme élaboré par Schimel et Bennett (2004), il semble que NOD et NH_4^+ soient les principales formes de N utilisées par les végétaux dans les secteurs non traités. Le régime nutritionnel du site d'étude correspondrait à la situation où la minéralisation nette domine les microsites plus riches et où les microbes du sol immobilisent N dans les microsites plus pauvres. Dans cette situation, l'ammonification est limitée aux microsites riches et le NH_4^+ diffuse vers des microsites plus pauvres (Jingguo et Bakken 1997). Le NH_4^+ est alors disponible pour la végétation en place et les microbes du sol qui compétitionnent activement pour la ressource. Dans certains microsites, des petites populations de bactéries nitrifiantes peuvent s'établir, quoique les conditions globales du sol ne soient pas favorables à la nitrification (Davidson *et al.* 1992). Étant donné la quantité limitée de N minéral disponible, les végétaux s'associant à des ectomycorhizes sont avantagés et ont accès à N sous une forme organique, court-circuitant ainsi le cycle de N (Nasholm *et al.* 1998).

Effets des traitements sylvicoles sur le cycle de N

Les résultats de cette étude indiquent que c'est principalement dans les trouées que certains paramètres du cycle de N ont été significativement modifiés, notamment au niveau des concentrations de NH_4^+ et de l'ammonification nette. Dans l'horizon organique, bien que la concentration de NH_4^+ ne soit pas significativement plus élevée dans les trouées que dans les témoins en juin, celle-ci est environ 7 fois plus élevée en août. Cette augmentation au mois d'août serait vraisemblablement due à l'augmentation observée de l'ammonification nette en été et à l'incapacité de la végétation résiduelle en place d'accaparer la ressource. Il n'est pas rare, en réponse à une coupe, d'observer une augmentation de NH_4^+ dans la solution du sol (Hazlett *et al.* 2007; Kreuzweiser *et al.* 2008). La concentration de NH_4^+ un peu plus élevée dans les trouées au début de l'été laisse croire que ce phénomène était déjà entamé avant le début de l'expérimentation. Dans une

moindre mesure, le même phénomène a été observé dans l'horizon minéral. Même si en été, l'ammonification nette n'est pas significativement plus élevée dans les trouées, le NH_4^+ produit s'accumule tout de même à la fin de l'incubation. Au final, l'effet des trouées se joue de deux façons sur la dynamique de NH_4^+ dans l'horizon organique : 1) augmentation de l'ammonification et 2) accumulation de NH_4^+ dans le sol. À très court terme après la coupe, il y a plus de N dans le sol que ce que la végétation résiduelle peut utiliser. Cela représente une opportunité pour l'établissement de la régénération naturelle ou artificielle dans les trouées.

Les changements observés au niveau des concentrations et flux de NO_3^- dans l'horizon minéral sont relativement marginaux. Bien qu'elle ne représente que 10 % du flux global, la nitrification a pratiquement doublé en été, presque triplé en automne et la concentration de NO_3^- n'a pas augmenté dans une proportion équivalente. Les nitrates étant très mobiles dans le sol (Isobe *et al.* 2011), une augmentation de leur production peut signifier un lessivage de N vers les eaux de surfaces (Fisher et Binkley 2000; Kreutzweiser *et al.* 2008; Tahovska *et al.* 2013) si ceux-ci ne sont pas immobilisés par la flore microbienne ou végétale. Or, ce ne sont pas toutes les plantes qui ont une affinité pour NO_3^- (Boudsocq *et al.* 2012), d'où l'importance de l'installation de la végétation pionnière, tel que les espèces des genres *Populus* (DesRochers *et al.* 2003; Rennenberg *et al.* 2010) et *Rubus* (Jobidon 1993), qui sont généralement très bien adaptés pour absorber cette forme d'azote. Les implications des changements observés au niveau de la dynamique de NO_3^- dans les trouées pourraient donc se traduire par l'invasion des parterres de coupe par des espèces compétitrices de la régénération forestière, du moins en ce qui concerne les *Rubus* et les *Prunus* (Beaudet *et al.* 2013). Dans le cas des *Prunus*, cette invasion ne serait liée qu'à l'effet bénéfique des nitrates sur leur germination puisqu'ils se nourrissent exclusivement d'ammonium (Truax *et al.* 1994).

La récolte des arbres limite considérablement l'absorption de NOD par la végétation dans les trouées, ce qui favorise son accumulation dans le sol et suscite d'autres processus. Parmi ceux-ci, notons entre autres l'immobilisation par la flore microbienne ou la

minéralisation (Schimel et Bennett 2004). Il se pourrait aussi que l'accumulation de NOD dans le sol ait favorisé la nitrification hétérotrophe puisque les microorganismes en cause ont généralement une préférence pour ce substrat (Trap *et al.* 2009). De plus, l'apport de carbone organique dans le sol provenant des résidus de coupe inhibe généralement le processus de nitrification autotrophe (Strauss et Lamberti 2002). Quoi qu'il en soit, nos données ne permettent pas de démontrer lequel de ces processus est majoritairement affecté par la récolte des arbres et l'addition de résidus de coupe. Nous avons cependant de bonnes raisons de croire que l'augmentation des intrants de NOD favoriserait l'immobilisation de N par la flore microbienne, ainsi que son ammonification et sa nitrification.

Nos résultats ne permettent pas de déceler un effet significatif de l'éclaircie commerciale sur le cycle de N. Cependant, les tendances qui se dessinent et la grande variabilité des données à l'intérieur même des blocs éclaircis suggèrent que des changements dans la vitesse de recyclage de N puissent survenir en certains endroits où des tiges ont été prélevées. En effet, les changements dans les processus du cycle de N peuvent avoir lieu à de très fines échelles (Robertson *et al.* 1988; Schimel et Bennett 2004; Turner *et al.* 2012), compatibles avec la distance entre les tiges résiduelles après le traitement d'éclaircie (Hope *et al.* 2003). Les petites ouvertures créées localement dans les blocs éclaircis pourraient donc, dans une certaine mesure, favoriser des conditions nutritionnelles analogues à celles rencontrées dans les trouées. Le seuil de réponse du cycle de N vis-à-vis la taille de l'intervention se situerait donc quelque part entre le retrait d'un très petit groupe d'arbres (2-3 tiges) et une trouée de 500 m².

Facteurs en cause dans les changements observés

Parmi les facteurs environnementaux qui varient entre les conditions de traitement, la température et le contenu en eau sont susceptibles d'avoir une forte influence sur la dynamique de N. Plusieurs études démontrent que la température a un effet significatif sur certains processus du cycle de N (Brzostek *et al.* 2012; Guntinas *et al.* 2012), bien qu'il y ait des exceptions (D'Orangeville *et al.* 2013). Par ailleurs, lorsque l'aération des sols

demeure suffisante (Castellano *et al.* 2012)., il y a une corrélation entre l'augmentation de l'humidité du sol et l'activité microbienne (Barg et Edmonds 1999). Dans notre étude, le contenu en eau est presque une fois et demie plus élevé dans les trouées que dans les témoins et représente 250 % du poids sec de l'horizon organique, ce qui pourrait en partie expliquer les changements observés entre les traitements sylvicoles. Les changements de l'ammonification nette, de la nitrification nette et des concentrations de NOD et de NH_4^+ dans les trouées sont fortement corrélés à une augmentation du contenu en eau du sol, laquelle paraît associée au gradient témoin < éclaircies < trouées. Le retrait du couvert forestier se traduit par trois effets qui concourent à modifier le contenu en eau du sol : 1) une augmentation du rayonnement et de l'évaporation qui s'en suit (Fisher et Binkley 2000; Kimmins 2002); 2) une diminution radicale de la quantité d'eau transpirée localement par les arbres (Boileau *et al.* 2013; Lambers *et al.* 2008) et 3) une diminution de l'interception des précipitations par les branches et les troncs (Boileau *et al.* 2013; Lambers *et al.* 2008).

Nos résultats montrent une augmentation significative de la température dans le sol des trouées et dans une moindre mesure, dans celui des blocs éclaircis par rapport aux blocs témoins. Bien que de portée statistique limitée, la variation de la température entre les traitements offre certaines pistes d'interprétation des tendances de N observées dans cette étude. En effet, il est largement reconnu que l'augmentation de la température du sol est susceptible de favoriser l'activité microbienne responsable du recyclage des nutriments (Dalias *et al.* 2002; Grenon *et al.* 2004b; Kimmins 2004), de l'ammonification nette notamment. La dépolymérisation nette est relativement constante entre les traitements; celle-ci est plus ou moins sensible à la température et elle varie plutôt en fonction de la qualité du substrat protéinique (Brzostek et Finzi 2011). Il y aurait cependant un effet synergique entre l'augmentation de la qualité du substrat protéinique et la température (Brzostek et Finzi 2012).

Les conditions physicochimiques du substrat qui ont pu faire l'objet d'une analyse à l'aide de l'ARC révèlent que l'épaisseur de la matière organique, la densité du sol et le pH seraient les variables qui, indépendamment des traitements sylvicoles, ont le plus

d'influence sur la dynamique de N, mais ces facteurs agissent dans des horizons différents. Pour l'horizon organique, il semble que la densité et l'épaisseur de l'horizon organique soient les variables physicochimiques expliquant le mieux la variabilité mesurée à l'intérieur des traitements sylvicoles. Lors de l'échantillonnage terrain, les horizons organiques plus épais correspondaient très souvent à d'anciens débris ligneux en état avancé de décomposition. La matière organique de ce type avait une densité plutôt faible, d'où la relation inverse entre ces deux variables. Les corrélations négatives entre Z_ORG et NH4 ou AMO pourraient donc être expliquées par la nature du substrat qui compose un humus issu de débris ligneux comparativement à un humus issu des feuilles ou des parties non ligneuses des végétaux. En effet, le bois contient très peu de composés azotés et est donc beaucoup moins riche d'un point de vue nutritionnel (Fisher et Binkley 2000; Killham 1994). Globalement, dans l'horizon organique, les variables physicochimiques ont apporté plusieurs précisions quant aux changements observés dans la dynamique du cycle de N. En fait, la majorité de la variabilité expliquée par les modèles d'ARC l'ont été par les variables H2O, Z_ORG et DENS (28 % sur 37 %) avec un recoupement de 10 % avec les variables liées aux traitements.

Les résultats pour l'horizon minéral contrastent avec ceux de l'horizon organique et la variabilité des données est expliquée à parts égales par les variables liées aux traitements (36 % sur 44 %) et les variables H2O et PH (34 % sur 44 %). Cependant, les deux groupes de variables sont très fortement autocorrélés. Étant donné la nature des variables sélectionnées dans le modèle le plus parcimonieux, il semble que les variations dans la dynamique du cycle de N soient expliquées par les traitements plutôt que par les variables physicochimiques, du moins quant au pH. Bien qu'il soit significativement corrélé au réservoir de NOD (positivement) et à la dépolymérisation nette (négativement), il serait hasardeux d'attribuer au pH les changements observés dans la dynamique du réservoir de NOD. La saison semble avoir un effet important sur ces paramètres du cycle de N et il est difficile de départager la proportion attribuable au pH ou à d'autres processus liés à la phénologie du sol. Chose certaine, le pH varie beaucoup en fonction de la saison et globalement, il est plus élevé au mois de juin qu'au mois d'août. Tel qu'expliqué plus tôt,

l'effet des trouées sur les paramètres du cycle de N serait toutefois en partie dû à l'augmentation du contenu en eau et de la température.

1.5 CONCLUSION

Dans le peuplement à l'étude, le réservoir de N est majoritairement composé de NOD. Par contre, l'azote réellement disponible aux végétaux (les flux) se répartit presque également entre la dépolymérisation nette et l'ammonification nette, alors que la nitrification nette est pratiquement nulle. La majorité des effets des traitements sur les paramètres du cycle de N se sont produits dans les trouées. Ces changements se sont surtout reflétés par une augmentation de N disponible, notamment NH_4^+ et NO_3^- qui pourraient être causés par une augmentation de la température, une augmentation du contenu en eau et une augmentation du substrat organique dans le sol. Bien que certaines tendances aient pu être observées dans les éclaircies, elles avaient plus de similitudes avec les témoins qu'avec les trouées. Cependant, nos résultats suggèrent que le seuil de réponse du cycle de N en fonction de la taille de l'intervention se situerait quelque part entre le retrait d'un très petit groupe d'arbre (2-3 tiges) et la récolte d'une trouée de 500 m². Les effets de l'éclaircie commerciale et de trouées documentés lors de cette étude contribueront à optimiser nos stratégies d'aménagement concernant les peuplements forestiers aptes à subir des coupes partielles ou des coupes totales de faibles superficies. Entre autres, nos résultats permettent de mieux comprendre les processus impliqués dans l'établissement de la régénération et la vigueur des espèces compétitrices.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Compte tenu du contexte régional où les jeunes forêts présentant les caractéristiques pour être admissibles à l'éclaircie commerciale constituent la majorité des peuplements qui feront l'objet de travaux sylvicoles pour des dizaines d'années à venir (CRRNT 2011), et compte tenu des importants défis qui pointent à l'horizon pour la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique (Grenon *et al.* 2010), des efforts croissants sont consentis en recherche sur les coupes partielles (ex: Gagné *et al.* en préparation; Prévost *et al.* 2010; Raymond *et al.* 2009). Ce projet de recherche permet de répondre à une problématique du milieu forestier régional, dans un contexte forestier national. Les résultats mis en lumière dans cette étude permettent de mieux comprendre les conditions nutritionnelles des sols forestiers suite à des interventions partielles, plus précisément les éclaircies commerciales et des trouées de petites superficies (0,05 ha).

Étant donné les effets possibles de la disponibilité des nutriments sur la régénération forestière (Catovsky et Bazzaz 2002; Catovsky *et al.* 2002), sur la préférence de certains végétaux pour leur nutrition azotée (Auchmoody 1979; DesRochers *et al.* 2003; Jobidon 1993; Nasholm *et al.* 1998; Rennenberg *et al.* 2010) ou sur la croissance des arbres (Strömgren et Linder 2002), les résultats documentés dans cette étude contribueront à optimiser nos stratégies d'aménagement des peuplements forestiers aptes à subir des coupes partielles ou des coupes totales de faibles superficies. Parmi les changements observés, l'augmentation de la contribution des formes inorganiques de N aux réservoirs et aux flux globaux est certainement celle qui est le plus susceptible d'avoir des impacts significatifs.

Ces effets, observés principalement dans les trouées, ont un potentiel d'induire des changements dans les communautés végétales s'installant après coupe. Le fait de pouvoir absorber directement des formes organiques de N donne un avantage considérable à certaines espèces végétales s'associant à des ectomycorhizes et pourrait expliquer leur abondance dans la forêt boréale où la quantité d'azote organique est typiquement supérieure à la quantité d'azote minéral (Nasholm *et al.* 1998). Selon Boudsocq *et al.* (2012), la

préférence des plantes pour certaines formes de N aurait d'importantes conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes et la structure des communautés végétales. L'augmentation de la nitrification observée dans les trouées pourrait augmenter l'abondance des plantes nitratophiles au détriment de la régénération coniférienne souhaitée (Ste-Marie et Paré 1999). L'augmentation de NO_3^- dans le sol stimule la croissance de certains végétaux ayant une affinité pour cette forme de N, tel que les espèces des genres *Populus* (DesRochers *et al.* 2003; Rennenberg *et al.* 2010), *Rubus* (Jobidon 1993) et *Prunus* (Auchmoody 1979). Cependant, dans le cas des *Prunus*, bien que les nitrates aient un effet sur leur germination, ils n'ont pas le potentiel de prélever les nitrates et se nourrissent exclusivement d'ammonium (Truax *et al.* 1994). Quoi qu'il en soit, ces espèces ont un potentiel d'invasion relativement élevé des parterres de coupe et sont généralement considérées comme des espèces compétitrices de la régénération forestière, du moins en ce qui concerne les *Rubus* et les *Prunus* (Beaudet *et al.* 2013).

L'interface des forêts boréale et tempérée est particulièrement sensible à des variations dans la disponibilité de N parce qu'elle abrite deux groupes d'espèces d'arbres très différentes quant à leur alimentation azotée : les conifères et les feuillus (Catovsky *et al.* 2002). Dans une étude visant à décrire la dynamique forestière en lien avec la régénération de la forêt mixte, ceux-ci ont démontré que les essences tolérantes différaient grandement dans leur réponse à une augmentation de N par rapport aux essences intolérantes. Sous des conditions de lumière accrue dans les trouées forestières, une augmentation de N disponible favorisait la croissance des espèces feuillues à croissance rapide comme le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) et l'érable rouge (*Acer rubrum*) par rapport aux conifères. Dans des conditions de faible lumière, sous le couvert forestier, une augmentation de l'azote disponible favorisait la survie des espèces conifériennes les plus tolérantes comme la pruche de l'est (*Tsuga canadensis*) et augmentait la mortalité d'un bon nombre d'espèces moins tolérantes, en particulier l'érable rouge et le pin blanc (*Pinus strobus*).

Bien que notre étude n'ait pas permis d'établir de lien causal entre les processus liés au sol et la végétation qui s'y trouve, dans une optique de conversion structurale à partir de jeunes forêts résineuses, certains microsites dans les trouées pourraient être favorables à la survie et à la croissance de plants d'espèces tolérantes telles que le thuya occidental (*Thuja occidentalis*). Par contre, les espèces telles que le bouleau jaune ou le pin blanc auraient certainement avantage à être reboisés dans les trouées. À très court terme après la coupe, il y a plus de N que ce que la végétation peut utiliser et les plants auraient avantage à être mis en terre le plus tôt possible pour utiliser rapidement l'azote rendu disponible, notamment pour l'épinette blanche, qui a une facilité à absorber autant NOD que NH_4^+ (McFarland *et al.* 2010).

Notre étude a permis de documenter les changements à très court terme sur le cycle de N du sol d'une jeune forêt soumise à des travaux de coupes partielles. Afin d'évaluer la persistance des changements observés et leurs effets sur la végétation en place un suivi dans le temps serait souhaitable. De plus, les futures recherches pourraient porter sur un aspect qui n'a pas été traité dans cette étude et qui est un maillon essentiel de la nutrition des végétaux sous nos latitudes: les ectomycorhizes. En effet, au même titre que la végétation forestière, les écosystèmes évoluent selon une succession ectomycorhizienne après une perturbation (Erland et Taylor 2002) et l'étude des processus liés aux mycorhizes et aux micro-organismes du sol permettrait certainement de mieux comprendre les interactions complexes qui régissent la dynamique des forêts aménagées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Auchmoody, L.R. 1979. *Nitrogen fertilization stimulates germination of dormant pin cherry seed*. Canadian Journal of Forest Research **9**(4): 514-516.
- Averill, C., Turner, B.L. et Finzi, A.C. 2014. *Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage*. Nature **505**(7484): 543-+.
- Barg, A.K. et Edmonds, R.L. 1999. *Influence of partial cutting on site microclimate, soil nitrogen dynamics, and microbial biomass in Douglas-fir stands in western Washington*. Canadian Journal of Forest Research **29**(6): 705-713.
- Beaudet, M., Cartier, P., Cauboue, M., Martineau, P., Thiffault, N. et Boulet, B. 2013. *L'autoécologie des espèces concurrentes*. Dans Le guide sylvicole du Québec, Tome 1, Les fondements biologiques de la sylviculture. Édité par Michel Huot, and Bruno Boulet. Les Publications du Québec, Ministère des Ressources naturelles, Québec. pp. 180-279.
- Bélanger, N., Paré, D. et Hendershot, W.H. 2007. *Determining Nutrient Availability in Forest Soils*. Dans Soil Sampling and Methods of Analysis. Édité par M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 317-329.
- Bélanger, N. et Van Rees, C.J. 2007. *Sampling Forest Soils*. Dans Soil Sampling and Methods of Analysis, 2nd edition. Édité par M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 15-24.
- Berger, J.-P. et Blouin, J. 2006. *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 5h - Massif gaspésien et 5i - Haut massif gaspésien*. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations, Québec.
- Binkley, D., Bell, R. et Sollins, P. 1992. *Comparison of methods for estimating soil-nitrogen transformations in adjacent conifer and alder-conifer forests*. Canadian Journal of Forest Research **22**(6): 858-863.
- Binkley, D. et Hart, S.C. 1989. *The Components of Nitrogen Availability Assessments in Forest Soils*. Advances in Soil Science **10**: 57-112.
- Boileau, É., Boulet, B., Campagna, M., Duchesne, L., Fortin, J.A., Grondin, J., Innes, L., Jutras, S., Moore, J.-D., Müssenberger, F., Ouimet, R., Paré, D., Seto, M. et Joannis, G. 2013. *La pollution atmosphérique, les désordres climatiques et les altérations du sol*. Dans Le guide sylvicole du Québec, Tome 1, Les fondements biologiques de la

- sylviculture. *Édité par* Bruno Boulet, and Michel Huot. Ministère des Ressources naturelles du Québec. pp. 702-809.
- 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.
- Boucher, Y. 2008. *Dynamique de la forêt du Bas-St-Laurent depuis le début de l'exploitation forestière (1820-2000)*. Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
- Boudsoq, S., Niboyet, A., Lata, J.C., Raynaud, X., Loeuille, N., Mathieu, J., Blouin, M., Abbadie, L. et Barot, S. 2012. *Plant Preference for Ammonium versus Nitrate: A Neglected Determinant of Ecosystem Functioning?* Am. Nat. **180**(1): 60-69.
- Bradley, R.L. et Parsons, W.F.J. 2007. *Net and gross mineral N production rates at three levels of forest canopy retention: evidence that NH₄⁺ and NO₃⁻ dynamics are uncoupled*. Biol. Fertil. Soils **43**(5): 599-602.
- Brais, S., Bélanger, N., Camire, C., Drouin, P., Paré, D., Robitaille, A., Brazeau, M. et Brown, J.-L. 2009. *Géologie, dépôts de surface et sols forestiers*. Dans Manuel de foresterie, 2e éd. Ouvrage collectif. *Édité par* Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Éditions MultiMondes, Québec. pp. 47-124.
- Brzostek, E.R., Blair, J.M., Dukes, J.S., Frey, S.D., Hobbie, S.E., Melillo, J.M., Mitchell, R.J., Pendall, E., Reich, P.B., Shaver, G.R., Stefanski, A., Tjoelker, M.G. et Finzi, A.C. 2012. *The effect of experimental warming and precipitation change on proteolytic enzyme activity: positive feedbacks to nitrogen availability are not universal*. Glob. Change Biol. **18**(8): 2617-2625.
- Brzostek, E.R. et Finzi, A.C. 2011. *Substrate supply, fine roots, and temperature control proteolytic enzyme activity in temperate forest soils*. Ecology **92**(4): 892-902.
- Brzostek, E.R. et Finzi, A.C. 2012. *Seasonal variation in the temperature sensitivity of proteolytic enzyme activity in temperate forest soils*. J. Geophys. Res.-Biogeosci. **117**: 10.
- Cabrera, M.L. et Beare, M.H. 1993. *Alkaline persulfate oxidation for determining total nitrogen in microbial biomass extracts*. Soil Science Society of America Journal **57**(4): 1007-1012.
- Carter, M.R. et Gregorich, E.G. (eds). 2007. *Soil Sampling and Methods of Analysis*. 2nd ed. Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
- Castellano, M.J., Lewis, D.B., Andrews, D.M. et McDaniel, M.D. 2012. *Coupling Biogeochemistry and Hydrogeology to Advance Carbon and Nitrogen Cycling*

- Science. Dans* Hydropedology: Synergistic Integration of Soil Science and Hydrology. Édité par H. Lin. Academic Press, Elsevier B.V. pp. 711-735.
- Catovsky, S. et Bazzaz, F.A. 2002. *Nitrogen availability influences regeneration of temperate tree species in the understory seedling bank*. Ecol. Appl. **12**(4): 1056-1070.
- Catovsky, S., Kobe, R.K. et Bazzaz, F.A. 2002. *Nitrogen-induced changes in seedling regeneration and dynamics of mixed conifer-broad-leaved forests*. Ecol. Appl. **12**(6): 1611-1625.
- Chantigny, M.H., Angers, D.A., Kaiser, K. et Kalbitz, K. 2007. *Extraction and Characterization of Dissolved Organic Matter. Dans* Soil Sampling and Methods of Analysis, 2nd edition. Édité par M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 617-635.
- Chapin III, F.S., Matson, P.A. et Mooney, H.A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New-York.
- Chen, C.R.R. et Xu, Z.H.H. 2008. *Analysis and behavior of soluble organic nitrogen in forest soils*. J. Soils Sediments **8**(6): 363-378.
- Comission régionale sur les ressources naturelles et le territoire (CRRNT). 2011. *Plan d'action 2011-2013 des ressources naturelles et du territoire (mise en oeuvre du PRDIRT)*. Conférence régionale des éluEs du Bas-Saint-Laurent (CRÉBSL), Rimouski, Qc.
- Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire (CRRNT). 2010. *Plan Régional de Développement Intégré des Ressources et du Territoire (PRDIRT) du Bas-Saint-Laurent*. Conférence régionale des élu(e)s du Bas-Saint-Laurent (CRÉBSL), Rimouski, Qc.
- Currie, W.S. 1999. *The responsive C and N biogeochemistry of the temperate forest floor*. Trends Ecol. Evol. **14**(8): 316-320.
- D'Orangeville, L., Houle, D., Cote, B., Duchesne, L. et Morin, H. 2013. *Increased soil temperature and atmospheric N deposition have no effect on the N status and growth of a mature balsam fir forest*. Biogeosciences **10**(7): 4627-4639.
- Dalias, P., Anderson, J.M., Bottner, P. et Couteaux, M.M. 2002. *Temperature responses of net nitrogen mineralization and nitrification in conifer forest soils incubated under standard laboratory conditions*. Soil Biology & Biochemistry **34**(5): 691-701.
- Daufresne, T. et Loreau, M. 2001. *Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence*. Ecology **82**(11): 3069-3082.

- Davidson, E.A., Hart, S.C. et Firestone, M.K. 1992. *Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest*. Ecology **73**(4): 1148-1156.
- DesRochers, A., van den Driessche, R. et Thomas, B.R. 2003. *Nitrogen fertilization of trembling aspen seedlings grown on soils of different pH*. Canadian Journal of Forest Research-*Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **33**(4): 552-560.
- Duchaufour, P. 2001. *Introduction à la science du sol*. 6e ed. Dunod, Paris.
- Dupuis, S., Arseneault, D. et Sirois, L. 2011. *Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Quebec, Canada*. J. Veg. Sci. **22**(3): 564-575.
- Erland, S. et Taylor, A.F.S. 2002. *Diversity of Ecto-mycorrhizal Fungal Communities in Relation to the Abiotic Environment*. Dans *Mycorrhizal Ecology*. Édité par Marcel G.A. van der Heijden, and Ian R. Sanders. Springer, New York. pp. 163-200.
- Farrell, M., Hill, P.W., Farrar, J., DeLuca, T.H., Roberts, P., Kielland, K., Dahlgren, R., Murphy, D.V., Hobbs, P.J., Bardgett, R.D. et Jones, D.L. 2013. *Oligopeptides Represent a Preferred Source of Organic N Uptake: A Global Phenomenon?* Ecosystems **16**(1): 133-145.
- Fisher, R.F. et Binkley, D. 2000. *Ecology and management of forest soils*. 3rd ed. John Wiley & sons, inc., New York.
- Frank, D.A. et Groffman, P.M. 2009. *Plant rhizospheric N processes: what we don't know and why we should care*. Ecology **90**(6): 1512-1519.
- Franklin, J.F., Mitchell, R.J. et Palik, B.J. 2007. *Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry*. United States Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, General Technical Report NRS-19, Newtown Square, PA.
- Frey, B.R., Lieffers, V.J., Munson, A.D. et Blenis, P.V. 2003. *The influence of partial harvesting and forest floor disturbance on nutrient availability and understory vegetation in boreal mixedwoods*. Canadian Journal of Forest Research **33**(7): 1180-1188.
- Gagné, L., Lavoie, L. et Binot, J.M. 2012. *Growth and mechanical properties of wood after commercial thinning in a plantation of white spruce (Picea glauca) aged 32*. Canadian Journal of Forest Research-*Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **42**(2): 291-302.

- Gagné, L., Sirois, L. et Lavoie, L. en préparation. *Conversion structurale de jeunes forêts équiennes d'origine naturelle et de plantations vers une structure inéquienne/irrégulière*. Université du Québec à Rimouski.
- Gallet-Budynek, A., Brzostek, E., Rodgers, V.L., Talbot, J.M., Hyzy, S. et Finzi, A.C. 2009. *Intact amino acid uptake by northern hardwood and conifer trees*. *Oecologia* **160**(1): 129-138.
- Garten, C.T. 2011. *Comparison of forest soil carbon dynamics at five sites along a latitudinal gradient*. *Geoderma* **167-68**: 30-40.
- Godinez-Dominguez, E. et Freire, J. 2003. *Information-theoretic approach for selection of spatial and temporal models of community organization*. *Mar Ecol-Prog Ser* **253**: 17-24.
- Grenon, F., Bradley, R.L., Joannis, G., Titus, B.D. et Prescott, C.E. 2004a. *Mineral N availability for conifer growth following clearcutting: responsive versus non-responsive ecosystems*. *Forest Ecology and Management* **188**(1-3): 305-316.
- Grenon, F., Bradley, R.L. et Titus, B.D. 2004b. *Temperature sensitivity of mineral N transformation rates, and heterotrophic nitrification: possible factors controlling the post-disturbance mineral N flush in forest floors*. *Soil Biology & Biochemistry* **36**(9): 1465-1474.
- Grenon, F., Jetté, J.-P. et Leblanc, M. 2010. *Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec – Module 1 - Fondements et démarche de la mise en oeuvre*. Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. et ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, Québec.
- Grondin, P., Blouin, J., Racine, P., D'Avignon, H. et Tremblay, S. 2000. *Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'est*. Ministère des Ressources Naturelles du Québec, Direction des inventaires forestiers.
- Groupe de travail sur la classification des sols. 2002. *Le système canadien de classification des sols, 3e édition*. Direction générale de la recherche, Ministère de l'Agriculture et de l'Agro-Alimentaire du Canada, Ottawa (ON).
- Guntinas, M.E., Leiros, M.C., Trasar-Cepeda, C. et Gil-Sotres, F. 2012. *Effects of moisture and temperature on net soil nitrogen mineralization: A laboratory study*. *Eur. J. Soil Biol.* **48**: 73-80.
- Hart, S.C., Stark, J.M., Davidson, E.A. et Firestone, M.K. 1994. *Nitrogen Mineralization, Immobilization, and Nitrification*. Dans *Methods of Soil Analysis, Part 2*.

- Microbiological and Biochemical Properties - SSSA Book Series, no.5. *Édité par* R.V. Weaver. pp. 985-1018.
- Hazlett, P.W., Gordon, A.M., Voroney, R.P. et Sibley, P.K. 2007. *Impact of harvesting and logging slash on nitrogen and carbon dynamics in soils from upland spruce forests in northeastern Ontario*. *Soil Biology & Biochemistry* **39**(1): 43-57.
- He, H.B., Zhang, W., Zhang, X.D., Xie, H.T. et Zhuang, J. 2011. *Temporal responses of soil microorganisms to substrate addition as indicated by amino sugar differentiation*. *Soil Biology & Biochemistry* **43**(6): 1155-1161.
- Hendershot, W.H. et Lalonde, H. 2007. *Soil Reaction and Exchangeable Acidity*. Dans *Soil Sampling and Methods of Analysis*, 2nd edition. *Édité par* M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 173-178.
- Hope, G.D., Prescott, C.E. et Blevins, L.L. 2003. *Responses of available soil nitrogen and litter decomposition to openings of different sizes in dry interior Douglas-fir forests in British Columbia*. *Forest Ecology and Management* **186**(1-3): 33-46.
- Houle, D. et Moore, J.D. 2008. *Soil solution, foliar concentrations and tree growth response to 3-year of ammonium-nitrate addition in two boreal forests of Quebec, Canada*. *Forest Ecology and Management* **255**(7): 2049-2060.
- Isobe, K., Koba, K., Otsuka, S. et Senoo, K. 2011. *Nitrification and nitrifying microbial communities in forest soils*. *J. For. Res.* **16**(5): 351-362.
- Jaeger, C.H., Monson, R.K., Fisk, M.C. et Schmidt, S.K. 1999. *Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem*. *Ecology* **80**(6): 1883-1891.
- Jingguo, W. et Bakken, L.R. 1997. *Competition for nitrogen during decomposition of plant residues in soil: Effect of spatial placement of N-rich and N-poor plant residues*. *Soil Biology and Biochemistry* **29**(2): 153-162.
- Jobidon, R. 1993. *Nitrate fertilization stimulates emergence of red raspberry (*Rubus idaeus* L) under forest canopy*. *Fertil. Res.* **36**(1): 91-94.
- Jones, D.L. et Kielland, K. 2002. *Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils*. *Soil Biology & Biochemistry* **34**(2): 209-219.
- Jones, D.L. et Willett, V.B. 2006. *Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil*. *Soil Biology & Biochemistry* **38**(5): 991-999.

- Kaiser, C., Fuchslueger, L., Koranda, M., Gorfer, M., Stange, C.F., Kitzler, B., Rasche, F., Strauss, J., Sessitsch, A., Zechmeister-Boltenstern, S. et Richter, A. 2011. *Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation*. *Ecology* **92**(5): 1036-1051.
- Killham, K. 1994. *Soil Ecology*. Cambridge University Press.
- Kimmins, J.P. 2002. *Future shock in forestry - Where have we come from: where are we going; is there a "right way" to manage forests? Lessons from Thoreau, Leopold, Toffler, Botkin and Nature*. *For. Chron.* **78**(2): 263-271.
- Kimmins, J.P. 2004. *Forest ecology: a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry, 3rd edition*. 3rd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Kranabetter, J.M., Dawson, C.R. et Dunn, D.E. 2007. *Indices of dissolved organic nitrogen, ammonium and nitrate across productivity gradients of boreal forests*. *Soil Biology & Biochemistry* **39**(12): 3147-3158.
- Kreutzweiser, D.P., Hazlett, P.W. et Gunn, J.M. 2008. *Logging impacts on the biogeochemistry of boreal forest soils and nutrient export to aquatic systems: A review*. *Environ. Rev.* **16**: 157-179.
- Kuzyakov, Y. et Xu, X.L. 2013. *Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance*. *New Phytol.* **198**(3): 656-669.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. et Pons, T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology, 2nd edition*. 2nd ed. Springer Science, New-York.
- Leake, D.P. et Donnelly, L.B. 2002. *Interactions Between Ecto-mycorrhizal and Saprotrophic Fungi. Dans Mycorrhizal Ecology. Édité par M. G. A. van der Heijden, and I.R. Sanders*. Springer, New York, NY. pp. 345-372.
- Legendre, P. et Anderson, M.J. 1999. *Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments*. *Ecological Monographs* **69**(1): 1-24.
- Lindo, Z. et Visser, S. 2003. *Microbial biomass, nitrogen and phosphorus mineralization, and mesofauna in boreal conifer and deciduous forest floors following partial and clear-cut harvesting*. *Canadian Journal of Forest Research* **33**(9): 1610-1620.
- Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S. et Houle, D. 2012. *Increasing nitrogen availability and soil temperature: effects on xylem phenology and anatomy of mature black spruce*. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **42**(7): 1277-1288.

- Maynard, D.G., Kalra, Y.P. et Crumbaugh, J.A. 2007. *Nitrate and Exchangeable Ammonium Nitrogen*. Dans *Soil Sampling and Methods of Analysis*, 2nd edition. Édité par M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publisher, Boca Raton, FL. pp. 71-80.
- McFarland, J.W., Ruess, R.W., Kielland, K., Pregitzer, K., Hendrick, R. et Allen, M. 2010. *Cross-Ecosystem Comparisons of In Situ Plant Uptake of Amino Acid-N and NH₄⁺*. *Ecosystems* **13**(2): 177-193.
- Ministère des Ressources naturelles (MRN). 2005. *Système hiérarchique de classification écologique*. Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Direction des inventaires forestiers, Québec.
- Ministère des Ressources naturelles (MRN). 2013. *Norme de stratification écoforestière - Quatrième inventaire écoforestier*, Québec.
- Nasholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Hogberg, M. et Hogberg, P. 1998. *Boreal forest plants take up organic nitrogen*. *Nature* **392**(6679): 914-916.
- Nasholm, T., Hogberg, P., Franklin, O., Metcalfe, D., Keel, S.G., Campbell, C., Hurry, V., Linder, S. et Hogberg, M.N. 2013. *Are ectomycorrhizal fungi alleviating or aggravating nitrogen limitation of tree growth in boreal forests?* *New Phytol.* **198**(1): 214-221.
- Nasholm, T., Kielland, K. et Ganeteg, U. 2009. *Uptake of organic nitrogen by plants*. *New Phytol.* **182**(1): 31-48.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. et Wagner, H. 2012. *vegan: Community Ecology Package (version 2.0-4)*. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pansu, M. et Gauteyrou, J. 2003. *L'analyse du sol minéralogique, organique et minérale*. Springer-Verlag ed, France.
- Parsons, W.F.J., Knight, D.H. et Miller, S.L. 1994. *Root gap dynamics in lodgepole pine forest - Nitrogen transformations in gaps of different size*. *Ecol. Appl.* **4**(2): 354-362.
- Pelletier, G. et Pitt, D.G. 2008. *Silvicultural responses of two spruce plantations to midrotation commercial thinning in New Brunswick*. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **38**(4): 851-867.
- Pennock, D., Yates, T. et Braidek, J. 2007. *Soil Sampling Designs*. Dans *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Édité par M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 1-14.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. et R Core Team. 2012. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-104, URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>.
- Prescott, C.E. 1997. *Effects of clearcutting and alternative silvicultural systems on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a coastal montane coniferous forest*. *Forest Ecology and Management* **95**(3): 253-260.
- Prescott, C.E., Hope, G.D. et Blevins, L.L. 2003. *Effect of gap size on litter decomposition and soil nitrate concentrations in a high-elevation spruce-fir forest*. *Canadian Journal of Forest Research* **33**(11): 2210-2220.
- Prévost, M., Raymond, P. et Lussier, J.M. 2010. *Regeneration dynamics after patch cutting and scarification in yellow birch-conifer stands*. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **40**(2): 357-369.
- Quinn, G.P. et Keough, M.J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York.
- R Core Team. 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Raymond, P., Bedard, S., Roy, V., Larouche, C. et Tremblay, S. 2009. *The Irregular Shelterwood System: Review, Classification, and Potential Application to Forests Affected by Partial Disturbances*. *J. For.* **107**(8): 405-413.
- Rennenberg, H., Wildhagen, H. et Ehling, B. 2010. *Nitrogen nutrition of poplar trees*. *Plant Biol.* **12**(2): 275-291.
- Rineau, F., Shah, F., Smits, M.M., Persson, P., Johansson, T., Carleer, R., Troein, C. et Tunlid, A. 2013. *Carbon availability triggers the decomposition of plant litter and assimilation of nitrogen by an ectomycorrhizal fungus*. *Isme J.* **7**(10): 2010-2022.
- Robertson, G.P., Hutson, M.A., Evans, F.C. et Tiedje, J.M. 1988. *Spatial Variability in a Successional Plant Community: Patterns of Nitrogen Availability*. *Ecology* **69**(5): 1517-1524.
- Saucier, J.-P., Berger, J.-P., D'Avignon, H. et Racine, P. 1994. *Le Point d'observation écologique : normes techniques*. Ministère des ressources naturelles, Direction de la gestion des stocks forestiers, Service des inventaires forestiers, Québec.
- Schimel, J.P. et Bennett, J. 2004. *Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm*. *Ecology* **85**(3): 591-602.

- Schutz, J.P. 2001. *Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests*. *Forest Ecology and Management* **151**: 87-94.
- Simard, S.W., Jones, M. et Durall, D.M. 2002. *Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants*. Dans *Mycorrhizal ecology*. Édité par M. G. A. van der Heijden, and I.R. Sanders. Springer, New York, NY. pp. 34–74.
- Skjemstad, O.J. et Baldock, J.A. 2007. *Total and Organic Carbon*. Dans *Soil Sampling and Methods of Analysis*, 2nd edition. Édité par M.R. Carter, and E. Gregorich. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. pp. 225-237.
- Smith, C.K., Coyea, M.R. et Munson, A.D. 2000. *Soil carbon, nitrogen, and phosphorus stocks and dynamics under disturbed black spruce forests*. *Ecol. Appl.* **10**(3): 775-788.
- Smith, R.L. et Smith, T.M. 2001. *Ecology and field biology, 6th edition*. Benjamin Cummins, San Francisco.
- Ste-Marie, C. et Paré, D. 1999. *Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands*. *Soil Biology & Biochemistry* **31**(11): 1579-1589.
- Strauss, E.A. et Lamberti, G.A. 2002. *Effect of dissolved organic carbon quality on microbial decomposition and nitrification rates in stream sediments*. *Freshwater Biology* **47**(1): 65-74.
- Strömngren, M. et Linder, S. 2002. *Effects of nutrition and soil warming on stemwood production in a boreal Norway spruce stand*. *Glob. Change Biol.* **8**(12): 1194-1204.
- Tahovska, K., Kana, J., Barta, J., Oulehle, F., Richter, A. et Santruckova, H. 2013. *Microbial N immobilization is of great importance in acidified mountain spruce forest soils*. *Soil Biology & Biochemistry* **59**: 58-71.
- Thiel, A.L. et Perakis, S.S. 2009. *Nitrogen dynamics across silvicultural canopy gaps in young forests of western Oregon*. *Forest Ecology and Management* **258**(3): 273-287.
- Thiffault, E., Paré, D., Bélanger, N., Munson, A. et Marquis, F. 2006. *Harvesting intensity at clear-felling in the boreal forest: Impact on soil and foliar nutrient status*. *Soil Science Society of America Journal* **70**(2): 691-701.
- Trap, J., Bureau, F., Vincelas-Akpa, M., Chevalier, R. et Aubert, M. 2009. *Changes in soil N mineralization and nitrification pathways along a mixed forest chronosequence*. *Forest Ecology and Management* **258**(7): 1284-1292.

- Truax, B., Gagnon, D., Lambert, F. et Chevrier, N. 1994. *Nitrate assimilation of raspberry and pin cherry in a recent clear-cut*. Can. J. Bot.-Rev. Can. Bot. **72**(9): 1343-1348.
- Turner, M.G., Romme, W.H., Smithwick, E.A.H., Tinker, D.B. et Zhu, J. 2012. *Variation in Aboveground Cover Influences Soil Nitrogen Availability at Fine Spatial Scales Following Severe Fire in Subalpine Conifer Forests*. Ecosystems **14**(7): 1081-1095.
- Venables, W.N. et Ripley, B.d. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4th ed. Springer-Verlag, New-York.
- Watmough, S.A. 2010. *An assessment of the relationship between potential chemical indices of nitrogen saturation and nitrogen deposition in hardwood forests in southern Ontario*. Environ. Monit. Assess. **164**(1-4): 9-20.
- Yin, H.J., Li, Y.F., Xiao, J., Xu, Z.F., Cheng, X.Y. et Liu, Q. 2013. *Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming*. Glob. Change Biol. **19**(7): 2158-2167.

