

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE DES RÉSERVOIRS DE CARBONE EN SAPINIÈRE BORÉALE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

FANNY SENEZ-GAGNON

JANVIER 2018



## REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord offrir toute ma reconnaissance à ma co-directrice de recherche, Évelyne, qui par son inépuisable enthousiasme, son inébranlable confiance en moi, son écoute, son affabilité et son incroyable dévouement, a fait de ces deux années de maîtrise une merveilleuse aventure. Toute ma gratitude, ensuite, à mon directeur de recherche Yves Bergeron pour son accueil et son support, à David Paré pour sa disponibilité et sa perspicacité, à Alexis Achim pour sa générosité et son expertise, à Marie-Claude Martin pour sa patience et son implication, à Stéphane Daigle pour son aide précieuse ainsi qu'à toutes les autres personnes ayant participé au succès de cette étude, en l'occurrence l'équipe du CEF à l'UQAM : Danielle Charron, Luc Lauzon, Daniel Lesieur, Alain Leduc et Mélanie Desrocher, l'équipe du CFL : Sébastien Dagnault et Julie Barrette, ainsi que Jonathan Beauséjour, Julie Bouliane et tous les brillants chercheurs dont j'ai fait la connaissance aux Pays-Bas pour leur réflexions inspirantes et enrichissantes. Je remercie naturellement mes organismes subventionnaires, le programme FONCER, le CRSNG et le FRQNT. Merci également à mes collègues Aline, Jeanne, Émelyne, Leeza et Annie-Claude pour leur empathie, leurs conseils, leurs réponses à mes questions et leur compagnie, de même qu'à ma collègue Laurence Paradis pour sa solidarité et son amitié. Un immense merci à ma famille et à mes amis pour leur indéfectible soutien, leurs encouragements nourris et leur intérêt sincère pour ma recherche. Ils ont, par leurs questions ingénues, contribué de manière insoupçonnée à l'avancement de mon étude. Un remerciement tout spécial à mon amoureux Louis, qui a cru en moi du début à la fin, a partagé mes émois, porté avec moi le fardeau du travail à accomplir et m'a maintes fois redonné courage et motivation.



## DÉDICACE

À mon tant estimé grand-papa «lapin» Michel Senez,  
qui a été chercheur avant moi et m'a un jour  
souhaité de trouver le bonheur de la science  
et la science du bonheur.



## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	IX
LISTE DES TABLEAUX.....	XI
RÉSUMÉ .....	XIII
ABSTRACT .....	XV
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
0.1 Problématique.....	1
0.2 État des connaissances.....	5
0.2.1 Cycle du carbone en forêt boréale.....	5
0.2.2 Influence des perturbations naturelles et anthropiques sur les bilans de carbone forestier.....	6
0.2.4 Dynamique des réservoirs de carbone du sol et de la biomasse morte ....	11
0.3 Hypothèses de recherche .....	15
0.3.1 Hypothèse 1.....	15
0.3.2 Hypothèse 2.....	16
0.3.3 Hypothèse 3.....	17
0.4 Objectifs.....	17
CHAPITRE I	
CARBON DYNAMICS OF A HUMID EASTERN CANADIAN BALSAM FIR BOREAL FOREST	
1.0 Abstract.....	19
1.1 Introduction.....	21
1.2 Material and methods.....	25
1.2.1 Study site.....	25
1.2.2 Experimental design.....	25
1.2.3 Data collection.....	26

1.2.4	Laboratory analysis and computations .....	29
1.2.4.1	Carbon quantification .....	29
1.2.4.2	Lignin quantification .....	31
1.2.5	Statistical analysis.....	31
1.3	Results .....	32
1.3.1	Evolution of C stocks .....	32
1.3.2	Variation of C proportions.....	37
1.4	Discussion .....	41
1.4.1	Carbon stocks.....	42
1.4.2	Carbon partitioning.....	44
1.4.3	Carbon fluxes.....	45
1.4.4	Management implications.....	48
1.4.5	Conclusion .....	49
	CONCLUSION GÉNÉRALE .....	51
	APPENDICE A	
	APPENDICE B	
	RÉFÉRENCES .....	65



## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 1.1 Ground sampling plot design .....	26
Figure 1.2 Predictive models of carbon pools as a function of stand age. ....	35
Figure 1.3 Superposition of detrital and live biomass carbon pools stocks according to stand age. ....	36
Figure 1.4 Predictive models of total ecosystem C as a function of stand age. ....	37
Figure 1.5 Relative size (%) of total forest ecosystem carbon pools according to stand age classes (years). ....	39
Figure 1.6 Relative size (%) of detrital biomass carbon pools according to stand age classes (years). ....	40
Figure 1.7 Predictive model of acid detergent lignin (ADL) in FH horizons as a function of stand age. ....	41
Figure A.1 Bulk density of FH horizons as a function of stand age. ....	59
Figure A.2 Carbon content of FH horizons as a function of stand age. ....	59



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
Table 1.1 Characteristics of DWD according to decay class. ....	28
Table 1.2 Carbon concentration (%) of various dead material.....	30
Table 1.3 Statistical models, predictive model formulas, p values, $r^2$ and mean fit values of carbon pools according to stand age.....	33
Table 1.4 Proportions of C (%) in total forest ecosystem pools according to stand age classes (years).....	38
Table 1.5 Proportions of C (%) in detrital biomass carbon pools according to stand age classes (years).....	40
Table B.1 Ecological and geomorphological characteristics of the chronosequence plots.....	61



## RÉSUMÉ

Les aménagements forestiers ont une influence importante sur les bilans de carbone (C) des forêts boréales et leur potentiel d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre. La compréhension du cycle du C forestier, notamment celle des transferts de C entre le bois mort et le sol, est nécessaire à l'adoption d'aménagements forestiers visant l'atténuation des changements climatiques. Les objectifs de cette étude étaient de déterminer l'évolution de la taille absolue et relative des réservoirs de C forestiers dans le temps depuis la coupe et d'estimer les échanges de C s'opérant entre eux. Une chronoséquence comprenant 36 placettes de coupe par tronc entier aux caractéristiques écologiques homogènes a été établie dans une sapinière boréale humide de l'est du Canada. Nous nous attendions à ce que le bois mort 1) contienne une part importante du C de l'écosystème, 2) que son accumulation dans le temps suive un patron en forme de «U» et 3) qu'il participe à enrichir les réserves de C sous forme de bois enfoui. Les résultats confirment ces hypothèses et révèlent que la répartition du C écosystémique total est de 57% dans le sol minéral, 23% dans la biomasse vivante et 20% dans la biomasse morte (c.à.d. bois mort et horizons LFH). Les stocks de C de bois mort sont d'environ 37 Mg C ha<sup>-1</sup> et s'accumulent dans le temps selon un patron en forme de «boomerang», tandis que le sol contient environ 156 Mg C ha<sup>-1</sup> et demeure stable dans le temps. La séquestration de C du peuplement augmente rapidement dans les premiers stades de succession puis se stabilise vers 50 ans à 250 Mg C ha<sup>-1</sup>, après quoi elle augmente faiblement. Les résultats suggèrent que le C du bois mort ne contribue pas significativement à la formation de la matière organique stable du sol et qu'il est principalement transféré dans le réservoir de bois enfoui. Une fois décomposé, le C du bois mort enfoui est probablement en grande partie respiré à l'atmosphère et, en plus faible partie, évacué sous forme de C organique dissous dans le réseau hydrique. Cependant, le destin ultime du carbone du bois mort dans l'écosystème demeure mal compris, c'est pourquoi de plus amples recherches sont nécessaires en ce domaine. Nous recommandons de fixer la durée de la rotation à 50 ans ou au-delà, de favoriser la rétention du bois mort sur le site, d'inclure le bois enfoui dans l'inventaire de bois mort et de protéger les horizons organiques et minéraux du sol lors de l'aménagement.

Mots clés : Séquestration et flux de carbone, Temps depuis coupe, Chronoséquence, Bois mort, Sol.



## ABSTRACT

Forest management strongly influences the carbon (C) budget of boreal forests and their potential for mitigation of green gas emissions. Understanding the forest carbon cycle, notably the C transfers between dead wood and soil, is necessary for the adoption of climate change-friendly forest managements. The objectives of this study were to assess the evolution of the absolute and relative size of forest C pools through time after logging and to estimate the C exchanges occurring between them. A chronosequence of 36 homogenous stem-only harvesting plots were installed in a humid eastern Canadian balsam fir boreal forest. We expected that dead wood 1) would contain an important part of ecosystem C, that 2) its accumulation through time would follow a «U» shaped pattern, and that 3) it would contribute to enrich buried wood C stocks. Results confirm these hypotheses and reveal that ecosystem C partitioning is 57% in the mineral soil, 23% in live biomass and 20% in detrital biomass (i.e dead wood and organic matter of the forest floor). Dead wood C stocks average 37 Mg C ha<sup>-1</sup> and accumulate according to a «boomerang» shape pattern, while soil C stocks average 156 Mg C ha<sup>-1</sup> and remain constant through time. Stand C sequestration increase rapidly in the early successional stages and slows down considerably at age 50 where it reach about 250 Mg C ha<sup>-1</sup>, after what it continues to increase but very slightly. Results suggests that dead wood C do not significantly participate to the formation of stable soil organic matter, and that it is mainly transferred into buried wood. Once decomposed, buried wood C is probably and in good part breathed to the atmosphere and, more marginally, leached in the form of dissolve organic carbon to the water system. However, the ultimate fate of dead wood C is still poorly understood and further reaserch is needed in this field. We recommand to fix the length of the rotation at 50 years or longer, to promote dead wood retention on site, to include buried wood in dead wood inventories and to protect organic and mineral horizons of soil under management.

Key words: Carbon sequestration and fluxes, Time since harvest, Chronosequence, Dead wood, Forest soil.





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 0.1 Problématique

L'existence des changements climatiques et les menaces qu'ils font peser sur la biodiversité et l'humanité ne sont plus à démontrer. Partout dans le monde, des mesures d'atténuation des gaz à effet de serre (GES) et d'adaptation aux modifications du climat sont mises en place. Si plusieurs activités humaines contribuent à alimenter le problème, d'autres peuvent, au contraire, contribuer à réduire ou limiter les émissions de GES. Par la grande influence qu'il exerce sur le cycle du carbone des forêts, l'aménagement forestier est une activité ayant le potentiel de participer à l'atténuation des émissions de GES (Magnani *et al.*, 2007). La capacité d'atténuation du secteur forestier dans le contexte des forêts aménagées se traduit principalement de trois manières, soit : le maintien ou l'augmentation de la séquestration de carbone par l'écosystème forestier, la création de produits forestiers ayant une longue durée de vie et la substitution de matériaux ou d'énergies fortement émetteurs de carbone par la production de bioénergie et de matériaux en bois, tous deux renouvelables et ayant une empreinte carbone peu élevée (Nabuurs *et al.*, 2007). Ainsi, la forêt peut atténuer les changements climatiques en maximisant la séquestration dans sa biomasse et en minimisant les émissions grâce aux produits du bois et à la bioénergie (Nabuurs *et al.*, 2007).

Le Gouvernement du Québec s'est donné une cible d'atténuation des émissions de GES claire, soit une réduction de 20% sous le niveau de 1990 d'ici 2020 et de 37.5% d'ici 2030, et souhaite réduire les émissions de GES de 80 à 95% par rapport à 1990 d'ici 2050 (Ministère du Développement durable, de l'Environnement et de la Lutte

contre les changements climatiques, 2015). Or, de par son envergure, son taux de déforestation pratiquement nul et son haut taux de certification, la forêt boréale québécoise a une énorme capacité de séquestration des GES (Kurz et al., 2013; Smyth et al., 2014). De plus, les produits forestiers générés par l'aménagement forestier de la forêt boréale québécoise peuvent également contribuer à l'atténuation des GES. À ce titre, le secteur canadien des produits forestiers s'est engagé à retirer 30 mégatonnes (Mt) de CO<sub>2</sub> par année d'ici 2030 et d'ainsi devenir des chefs de file dans l'aménagement forestier comme outil de lutte aux changements climatiques (Association des produits forestiers du Canada, 2016). Considérant le rôle majeur que la forêt boréale canadienne pourrait jouer dans la lutte aux changements climatiques, il est nécessaire d'optimiser sa contribution à ces aspirations en développant des stratégies d'atténuation des émissions de GES spécifiques au secteur forestier. La Forêt Montmorency, une forêt d'enseignement aménagée par l'Université Laval et soumise à des aménagements forestiers, possède toutes les qualités requises pour servir de banc d'essai en ce domaine. De fait, elle constitue un échantillon représentatif de la sapinière boréale aménagée. De plus, une étude préliminaire a révélé que la Forêt Montmorency posséderait un potentiel de séquestration sur le site forestier d'environ 13 900 tonnes de carbone par année. Cela suggère qu'elle pourrait jouer un rôle intéressant dans l'atténuation des émissions de GES et contribuer aux objectifs de carboneutralité des activités et opérations de l'Université Laval.

Toutefois, avant d'être en mesure d'identifier les stratégies d'aménagement forestier de la forêt boréale québécoise permettant de générer des gains en termes d'atténuation des émissions de carbone, il est nécessaire de connaître avec précision le fonctionnement du cycle du carbone se déroulant en forêt pour pouvoir prédire sa réaction aux différents traitements sylvicoles. Ainsi, cette étude consiste en une analyse détaillée de la dynamique des différents réservoirs de carbone forestiers de la Forêt Montmorency, un territoire typique de la forêt boréale humide du Québec, soit

les échanges et la circulation de carbone entre le sol minéral, la biomasse vivante (arbres, litière principalement constituée de mousses, racines, feuillage) et la biomasse morte (horizons FH, bois enfoui, débris ligneux, souches, chicots) avec le temps depuis la coupe. Dans cette étude, les stocks de carbone dans les débris et le sol font l'objet d'une attention particulière en raison du manque de connaissances actuelles les concernant et du rôle important qu'ils pourraient jouer dans le cycle du carbone.

Les débris ligneux ont une influence importante sur le cycle des éléments nutritifs et de l'eau, la formation des horizons FH, le stockage de carbone et la biodiversité (Hagemann *et al.*, 2009), notamment en forêt boréale. Par contre, le mécanisme par lequel le carbone que contiennent les débris ligneux est émis dans l'atmosphère ou incorporé dans le sol et le rythme avec lequel il s'y accumule en fonction du type d'aménagement forestier n'est que partiellement compris (Magnússon *et al.*, 2016; Laiho et Prescott, 2004). En plus de revêtir une grande importance pour la compréhension du cycle du carbone, les processus de formation et de décomposition des débris ligneux peuvent être influencés par les pratiques d'aménagement forestier, d'où l'intérêt d'en effectuer une analyse détaillée. De fait, les pratiques forestières en forêt boréale ont le potentiel d'influencer la quantité, la qualité et la dynamique des débris ligneux, ce qui devra être pris en compte dans le choix d'une future stratégie d'aménagement ayant pour but l'atténuation des émissions de GES. Le GIEC a d'ailleurs conclu que la stratégie d'aménagement des forêts la plus durable et la plus efficace pour réduire les émissions de CO<sub>2</sub> réside dans le fait d'accroître les stocks de carbone tout en permettant une récolte de bois annuelle soutenue (Nabuurs *et al.*, 2007). Dans le contexte actuel des changements climatiques, l'extraction de la biomasse forestière sous la forme de résidus de coupe, suscite un intérêt grandissant puisqu'elle constitue une source d'énergie domestique renouvelable et peut représenter une stratégie visant à rendre l'aménagement forestier carboneutre (Janowiak et Webster, 2010; Thiffault *et al.*, 2011a). Depuis un peu plus de trois

décennies, une source importante de biomasse forestière destinée à la production de bioénergie est issue de la coupe par arbre entier, qui consiste à prélever non seulement le tronc, comme il est fait traditionnellement dans la coupe par tronc entier, mais également les branches et les cimes des arbres, ces dernières étant utilisées pour produire de l'énergie (Thiffault *et al.*, 2010). L'acquisition de connaissances au sujet des échanges de carbone entre le sol et les débris ligneux est d'autant plus pertinente que les impacts de la coupe par arbre entier sur les bilans de carbone, la fertilité et la productivité des forêts sont mal connus (Berndes *et al.*, 2003) et que cette pratique est en augmentation dans tous les pays abritant la forêt boréale, dont le Canada (Thiffault *et al.*, 2010).

Par ailleurs, de nombreuses études visant à évaluer l'impact de différentes pratiques forestières se basent sur des modèles de simulation de la dynamique du carbone forestier. Deux des modèles largement utilisés sont les modèles CBM-CFS3 (Kurz *et al.*, 2009) et Yasso (Liski *et al.*, 2005). Or, les modèles existants présentent de nombreuses incertitudes et mériteraient donc d'être validés à l'aide de données expérimentales recueillies sur le terrain. Le modèle Yasso a notamment été utilisé par Repo *et al.* (2012) pour étudier le bilan de carbone de la récolte des résidus de coupe totale en Finlande; le modèle a prédit une diminution significative des stocks de carbone du sol suite à l'enlèvement des résidus. Or, les données expérimentales issues d'études terrain sur la récolte des résidus montrent peu ou pas d'effet de cette pratique sur les stocks de carbone du sol (Nave *et al.*, 2010). Pour sa part, le modèle CBM-CFS3 s'appliquant aux forêts canadiennes prédit que la majorité du carbone du bois mort (83%) est évacuée dans l'atmosphère après sa décomposition, le reste (17%) étant transféré dans les horizons organiques du sol (Kurz *et al.*, 2009). La compréhension fine de la circulation du carbone dans l'écosystème est donc importante pour permettre de valider et de développer des modèles robustes de prédiction des effets de la récolte de biomasse forestière et des autres pratiques d'aménagement.

## 0.2 État des connaissances

### 0.2.1 Cycle du carbone en forêt boréale

Le carbone de l'écosystème forestier est stocké dans 5 réservoirs principaux, soit la biomasse vivante située au-dessus du sol (troncs, souches, branches, écorce, graines et feuillage des arbres), la biomasse vivante située en-dessous du sol (racines), le bois mort, la litière et la matière organique du sol (carbone dans les portions organiques (FH) et minérales) (Penman *et al.*, 2003). La variation de la taille des réservoirs de carbone d'un peuplement forestier est affectée par plusieurs facteurs biotiques et abiotiques tels que la composition en espèces, la disponibilité en eau et en nutriments, l'historique des perturbations et le climat (Seedre *et al.*, 2011). Au cours du développement d'un peuplement, l'accumulation de carbone suit généralement un patron sigmoïdal, qui toutefois peut différer significativement entre les types de peuplement forestiers (Seedre *et al.*, 2011).

La séquestration annuelle de carbone (c.à.d. le gain en carbone) forestier correspond à la productivité primaire nette (Gough *et al.*, 2007). La productivité écosystémique nette, quant à elle, est égale à la différence entre la productivité primaire nette et les émissions de carbone par la respiration hétérotrophique et la combustion (Harmon *et al.*, 2011; Manies *et al.*, 2005). Les forêts de l'hémisphère nord constituent un puits de carbone net significatif (Goodale *et al.*, 2002; Pan *et al.*, 2011). Or, il y a véritablement un risque qu'avec les changements climatiques, les écosystèmes forestiers deviennent des sources nettes de carbone (Stinson *et al.*, 2011). Il est donc d'une importance critique de faire un suivi des puits et des sources de carbone forestiers et de comprendre les processus qui affectent le bilan de carbone net afin de déterminer le sens et l'amplitude des rétroactions des écosystèmes forestiers envers les changements climatiques (Stinson *et al.*, 2011).

Selon Lal (2005), les forêts du biome boréal séquestrent en moyenne  $0.7 \pm 0.2 \text{ Pg C an}^{-1}$  et leur densité en carbone végétal est de 40 à 60 Mg par hectare. De la valeur totale du puits de carbone qu'ont représenté les forêts des latitudes élevées dans le début des années 90, la plus grande part est attribuable au bois mort, suivi par le sol et sa matière organique en décomposition, par la biomasse vivante et par les produits forestiers, ce qui désigne le bois mort comme étant un puits de carbone important (Goodale *et al.*, 2002). Le bois mort peut donc représenter un puits de carbone considérable, mais une incertitude demeure concernant la taille totale des stocks de carbone qu'il contient et sa dynamique (Seedre *et al.*, 2011). Le sol est quant à lui le réservoir courant de carbone le plus important en forêt boréale : 60% du carbone y est stocké, contre 20% dans la biomasse aérienne (Pan *et al.*, 2011; Seedre *et al.*, 2011). D'après les travaux de Lal (2005), le sol de la forêt boréale renfermerait 85% du stock de carbone forestier total, le ratio de carbone sol:plantes allant de 3 à 7. Ainsi, en forêt boréale, les réserves de carbone au-dessus du sol contiendraient en moyenne  $43\text{-}50 \text{ Mg C ha}^{-1}$  alors que les réserves en-dessous du sol totaliseraient  $83\text{-}156 \text{ Mg C ha}^{-1}$  (Lal, 2005).

### 0.2.2 Influence des perturbations naturelles et anthropiques sur les bilans de carbone forestier

Le cycle du carbone forestier est fortement déterminé par le type de perturbations et le temps depuis l'avènement de celles-ci (Seedre *et al.*, 2011). En effet, à l'échelle du peuplement, la théorie classique prédit qu'après une perturbation majeure (par exemple une coupe totale, un feu sévère ou une épidémie d'insectes sévère), les pertes de carbone par respiration excèdent les gains de carbone via la production primaire nette, faisant ainsi des peuplements des sources de carbone (Harmon *et al.*, 2011). En outre, un paradigme émergent de la dynamique du carbone des écosystèmes aménagés suggère la possibilité de multiples périodes de puits et de source de carbone après perturbation à l'échelle du site (Harmon *et al.*, 2011). Entre

1990 et 2008, les forêts canadiennes aménagées ont agi comme puits de carbone à l'échelle du paysage, quoique très près de la carboneutralité, car la production nette de l'écosystème était presque parfaitement équilibrée par les pertes de carbone liées aux perturbations (Stinson et al., 2011). De fait, sur un horizon spatio-temporel étendu, les trois principaux flux de carbone écosystémique que sont les respirations hétérotrophique et autotrophique et la combustion équivalent à peu près à la fixation du carbone par photosynthèse, résultant en une quasi-carboneutralité (Harmon *et al.*, 2011). Néanmoins, les forêts canadiennes aménagées présentent un faible ratio de séquestration (production nette du biome / production primaire nette) en raison de leur moyenne d'âge peu élevée et de l'impact des perturbations naturelles (Stinson et al., 2011).

D'une part, l'intensité de la coupe en termes de proportion du couvert forestier récolté contrôle fortement la séquestration de carbone dans la biomasse vivante et l'émission de carbone par la décomposition de matière organique et, donc, le bilan carbonique des peuplements après coupe (Strukelj *et al.*, 2015). Après une coupe totale, le peuplement devient une source de carbone en raison des changements dans l'équilibre entre la production primaire nette et la décomposition (Forrester *et al.*, 2015; Harmon *et al.*, 2011), tandis qu'après une coupe partielle, les tiges résiduelles maintiennent une production primaire à un niveau suffisamment élevé pour compenser la décomposition des résidus de coupe, ce qui en fait rapidement un puits de carbone (Strukelj *et al.*, 2015). De fait, en permettant la rétention de carbone dans la biomasse vivante, en laissant des arbres morts debout, assurant ainsi un recrutement en chicots, et en maintenant un apport en feuilles et en bois mort à la litière, les coupes partielles peuvent favoriser la rétention de carbone à l'échelle du site et à moyen terme (Strukelj *et al.*, 2015). Par ailleurs, la récolte de biomasse forestière au moyen de la coupe par arbre entier (c.à.d. la récolte, en plus du tronc, des branches et les cimes des arbres normalement laissées sur le parterre de coupe) (Thiffault *et al.*, 2010) aurait potentiellement un effet négatif sur la productivité et la fertilité des peuplements

(Jang et al., 2015). Or, une méta-analyse récente a démontré que cette pratique n'avait pas d'effet significatif et équivoque sur ces éléments, notamment sur le contenu en carbone du sol (Thiffault et al., 2011a). Selon Janowiak et Webster (2010), il y a peu d'évidences empiriques supportant que la récolte de biomasse intensive a des effets importants sur la productivité des peuplements à long terme. Une autre méta-analyse a toutefois conclu que la coupe par arbre entier réduisait légèrement, soit de 6%, le contenu en C et en N du sol des forêts résineuses (Johnson et Curtis, 2001). Bien que la récolte de résidus de coupe n'entraîne en général pas de perte de productivité et de fertilité importante des peuplements mésiques, il semble que les sols pauvres ou les peuplements présentant une forte pente y soient plus sensibles (Jang et al., 2015).

D'autre part, les perturbations naturelles ont un impact important sur le bilan carbonique net de l'écosystème des forêts canadiennes aménagées (Stinson et al., 2011). La combinaison des impacts du feu et des épidémies d'insectes va vraisemblablement faire des forêts canadiennes aménagées des sources de carbone dans le futur (Stinson et al., 2011). Dans les sapinières boréales humides comme celles de la Forêt Montmorency, les perturbations naturelles dominantes sont les épidémies d'insectes, le principal insecte ravageur étant la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (Leblanc et Bélanger, 2000). Les épidémies de tordeuse affectent grandement la dynamique du carbone des forêts qui en sont atteintes en causant une mortalité importante et, d'emblée, une réduction de la production primaire nette et de la séquestration de carbone (Dymond et al., 2010). D'après une étude menée dans les forêts de l'est du Québec, la mortalité causée par la tordeuse peut réduire jusqu'à 10% et 90% des stocks de carbone écosystémique et du peuplement, respectivement (Dymond et al., 2010). Selon Weedon *et al.* (2009), la perte de carbone associée à une épidémie d'insectes dans la forêt boréale canadienne est de l'ordre de  $0,36 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Les épidémies de tordeuse auraient donc le pouvoir de transformer des peuplements agissant comme puits de carbone en sources de carbone, ce qui implique que le contrôle des épidémies d'insectes défoliateurs représente une



opportunité d'atténuation des émissions de GES et des changements climatiques (Dymond et al., 2010).

### 0.2.3 Processus de décomposition du bois mort

La décomposition est le processus par lequel la matière organique est oxydée à sa forme minérale : le carbone atmosphérique initialement capté durant la photosynthèse est alors dissout dans l'eau, retourné dans l'air via la respiration biologique ou immobilisé dans la biomasse des microorganismes décomposeurs (Li *et al.*, 2007). La décomposition est un processus complexe et continu qui comprend plusieurs processus biologiques et physiques tels que la respiration, le lessivage et la fragmentation, les deux premiers causant une perte de densité du bois alors que la fragmentation engendre une perte de volume du bois (Li *et al.*, 2007). La respiration biologique constitue un relâchement de CO<sub>2</sub> par l'activité des micro- et macroorganismes hétérotrophes (Olajuyigbe et al., 2012). Le lessivage est le principal processus de transport des matériaux ligneux transformés dans les réservoirs de carbone rapides ou lents du sol et dans la nappe phréatique (Cornwell et al., 2009). Les débris ligneux produisent d'importants flux de carbone organique dissous (COD) se dirigeant vers le sol, un phénomène qui semble augmenter avec le stade de décomposition du bois (Bantle et al., 2014), à l'instar des émissions de CO<sub>2</sub> des débris, qui sont plus importantes dans les stades de décomposition moyens (Olajuyigbe *et al.*, 2012).

La décomposition du bois mort est influencée par le climat, les conditions environnementales spécifiques au site, telles que l'humidité et la température, et les traits fonctionnels (chimiques, structuraux et physiques) des espèces (Cornwell et al., 2009; Pietsch et al., 2014; Weedon et al., 2009). La décomposition des débris augmente avec la température et l'humidité (Gough et al., 2007; Li et al., 2007), bien qu'une très grande ou très faible humidité peuvent limiter l'activité des champignons décomposeurs (Kahl *et al.*, 2015). Selon Olajuyigbe *et al.* (2012), la température a un

effet plus important que l'humidité sur la décomposition, bien que les deux soient des facteurs importants. De plus, la matière organique présentant des taux élevés de lignine, une forme de carbone structurellement complexe, se décompose plus lentement que la matière organique constituée de composés de carbone labiles (c.à.d. peu récalcitrants) tels que les feuilles et la mousse (Hu et al., 2017; Pietsch et al., 2014; Weedon et al., 2009). Également, le bois mort directement en contact avec le sol se décompose plus rapidement que le bois mort en position verticale ou suspendu au-dessus du sol en raison de la facilitation de la colonisation par les décomposeurs (Angers *et al.*, 2012; Palviainen et Finér, 2015).

Bien que l'inventaire de la biomasse des débris ligneux soit simple à réaliser, la mesure de leur taux de décomposition est complexe en raison de la lenteur du processus et de la fragmentation physique survenant au cours de la décomposition (Bond-Lamberty *et al.*, 2002b). Il n'en demeure pas moins que l'étude de ce processus est importante et il est néanmoins largement reconnu que les résineux se décomposent plus lentement que les feuillus (Bantle et al., 2014; Russell et al., 2014; Weedon et al., 2009) en raison de leur ratio C/N et de leur contenu en lignine élevés (Cornwell et al., 2009). De fait, dans la forêt boréale québécoise, les taux de minéralisation du bois exprimés par la constante  $k$  (taux de perte massique annuelle) des billes de bouleau blanc (*Betula papyrifera Marsh.*) et des chicots de sapin baumier (*Abies balsamea L.*) sont respectivement estimés à 0.053 années<sup>-1</sup> (Brais *et al.*, 2006) et 0.0123 années<sup>-1</sup> (Angers *et al.*, 2012). Dans les forêts résineuses nordiques, le temps de résidence (c.à.d le nombre d'années nécessaires pour qu'il reste de 10 à 1% de la biomasse initiale) des débris de sapin baumier varie entre 63 et 87 ans (Russell et al., 2014) et le taux de minéralisation des billes de sapin baumier est d'environ 0.03 années<sup>-1</sup> (Laiho et Prescott, 2004).

En forêt boréale, les principaux organismes responsables de la décomposition du bois mort sont les champignons (Cornwell et al., 2009; Li et al., 2007). La communauté

fongique peut dégrader tous les composés structuraux (cellulose, hémicellulose et lignine) et non-structuraux (sucres, lipides et peptides), des groupes spécifiques de champignons se spécialisant dans la dégradation de chacun de ces composés (Cornwell et al., 2009). Les champignons de type «carie brune» dégradent principalement la cellulose et l'hémicellulose, alors que les champignons de type «carie blanche» dégradent aussi la lignine (Forrester *et al.*, 2015). Les caries brunes, dont la capacité de dégradation de la lignine est faible, sont plus couramment associés au bois résineux que les caries blanches (Weedon et al., 2009).

Pendant et après l'avènement de la décomposition, le carbone contenu dans le bois mort peut prendre plusieurs chemins: le retour à l'atmosphère par la respiration des décomposeurs ou la combustion, la sortie du système par lessivage et l'incorporation à la matière organique du sol par immobilisation, cette matière organique pouvant à son tour être respirée à l'atmosphère ou sortir du système par lessivage (Cornwell et al., 2009). Cependant, l'importance relative de ces différents phénomènes demeure très mal comprise (Magnússon *et al.*, 2016).

#### 0.2.4 Dynamique des réservoirs de carbone du sol et de la biomasse morte

Le sol des forêts boréales constitue un puits de carbone terrestre net dans le cycle du carbone global (Clemmensen et al., 2013). Cependant, les facteurs qui contrôlent la proportion du carbone de la litière qui est éventuellement incorporée dans la matière organique stable (MOS) du sol sont peu connus (Cotrufo *et al.*, 2013). Une étude sur les forêts tempérées a conclu que les prélèvements de matière ligneuse en général réduisent significativement le carbone de la litière, mais pas celui du sol minéral (Vance et al., 2014). Selon une autre étude, la présence de débris ligneux en décomposition augmenterait de manière significative, soit de 85%, la concentration de carbone du sol (Wiebe *et al.*, 2014). Toutefois, il apparaît que l'enrichissement en carbone du sol par la décomposition des débris ligneux est très locale, se limitant à la proximité immédiate des débris ligneux : à 100 mètres de la souche ou de la bille,

l'influence de celles-ci sur le carbone du sol n'est pas évidente (Błońska et al., 2017). En outre, selon une méta-analyse de 53 études sur les forêts boréales et tempérées, le retrait des résidus de coupe n'a pas d'impact clair sur le carbone du sol, la moitié des résultats attestant d'une augmentation du carbone du sol et l'autre moitié d'une diminution de celui-ci (Vance et al., 2014).

La combinaison des résultats de ces différentes études suggère que les résidus de bois en décomposition n'ajoutent pas toujours des quantités significatives de carbone dans le sol (Vance et al., 2014). Cette conclusion est cohérente avec les observations de Cotrufo *et al.* (2013), qui ont démontré que les éléments récalcitrants de la litière (c.à.d. ayant une forte proportion de lignine et se décomposant lentement) engendrent moins de MOS et de produits de décomposition que les éléments labiles (c.à.d. ayant une faible proportion de lignine et se décomposant rapidement). Ainsi, pour les éléments récalcitrants tel que le bois mort, les flux de CO<sub>2</sub> et l'efficacité de l'utilisation du substrat (CUE : carbon use efficiency) par les microorganismes sont faibles (Cotrufo *et al.*, 2013). Proportionnellement, plus de matière organique dissoute, d'hydrates de carbone et de peptides sont formés à partir de litière labile que de litière ligneuse, cette dernière perdant la plupart de son carbone sous forme de CO<sub>2</sub> atmosphérique et ne s'accumulant pas préférentiellement dans la MOS du sol (Cotrufo *et al.*, 2013). Selon Harmon *et al.* (2011), le C du sol est principalement dérivé des feuilles et des racines et, dans une moindre mesure, des tiges.

Malgré ces évidences, certains modèles simulant la dynamique du carbone forestier échouent à reproduire la finesse de celle-ci, par exemple en considérant que le bois mort est entièrement intégré dans le sol plutôt que dans des réservoirs séparés ayant des taux de décomposition distincts (Cornwell et al., 2009). Il s'ensuit que les aménagements forestiers visant à maximiser la séquestration de carbone prescrivent la rétention de quantités importantes de bois mort au sol sur la base de sa contribution essentielle à ce processus (Gauthier et al., 2008), nonobstant la part plus ou moins

grande du carbone des débris ligneux pouvant être respirée à l'atmosphère plutôt qu'assimilée à la matière organique stable du sol. Or, il est important de considérer que les débris ligneux ne sont pas seulement des réservoirs de carbone, mais également des sources d'émissions de carbone, étant à la fois responsables d'une séquestration et d'une émission de carbone importantes (Bond-Lamberty *et al.*, 2002b). Dans une plantation boréale, les flux de CO<sub>2</sub> émanant des débris ligneux varient de 0,011 à 0,504 Mg ha<sup>-1</sup> année<sup>-1</sup> (Olajuyigbe *et al.*, 2012). Dans les forêts présentant de grandes quantités de bois mort au sol, la respiration des billes peut représenter 15% de l'échange écosystémique net, ce qui constitue une émission de C atmosphérique substantielle (Wu *et al.*, 2010). Il convient toutefois de préciser que les flux de CO<sub>2</sub> des débris ligneux sont difficiles à estimer et varient dans le temps, mais sont particulièrement importants immédiatement après les perturbations, pouvant alors contribuer pour beaucoup aux pertes de carbone via la respiration hétérotrophique (Forrester *et al.*, 2015). La contribution des flux de CO<sub>2</sub> des débris à la respiration écosystémique et le bilan de C des forêts est souvent négligée, ce qui peut résulter en une surestimation des puits de C après coupe (Palviainen et Finér, 2015). Dans certaines forêts, la mortalité des arbres et l'apport en débris ligneux correspondant détermine si l'écosystème est une source ou un puits de carbone : une production accrue de débris augmente la contribution relative de ceux-ci à la respiration écosystémique, ce qui peut réduire considérablement la séquestration annuelle de carbone (Gough *et al.*, 2007). Il s'avère en effet que la respiration, impliquant une émission de CO<sub>2</sub> (Olajuyigbe *et al.*, 2012), est le principal processus de décomposition du bois mort (Harmon *et al.*, 1986; Herrmann et Bauhus, 2013), la fragmentation et le lessivage étant des phénomènes secondaires contribuant pour peu à la perte de bois mort des écosystèmes (Kahl *et al.*, 2015). Selon Li *et al.* (2007), l'invasion du bois mort par des microorganismes et des invertébrés provoque une perte initiale de masse de carbone organique d'environ 50% qui conduit à un relâchement de carbone sous forme de CO<sub>2</sub>, la quantité de matière organique métabolisée (stabilisation, c.à.d. puits de carbone) étant équivalente aux pertes sous

forme gazeuses (minéralisation, c.à.d. source de carbone). À ce jour, peu d'études ont quantifié la respiration des débris (Herrmann et Bauhus, 2013; Wu *et al.*, 2010), et notre compréhension de la proportion de bois mort relâchée à l'atmosphère, lessivée, transférée dans un niveau trophique supérieur par les décomposeurs et les consommateurs ou incorporée dans les horizons organiques du sol doit être améliorée (Russell *et al.*, 2015).

Par ailleurs, les forêts conifériennes humides, telles que la Forêt Montmorency, présentent une quantité significative de bois mort enfoui (Moroni *et al.*, 2015). L'enfouissement du bois mort dans les horizons organiques profonds est dû à la croissance vigoureuse du tapis de mousses typiquement rencontré dans les forêts boréales humides (Hagemann *et al.*, 2010). Dans ce type de forêt, exclure le bois mort enterré de l'inventaire du bois mort peut résulter en une sous-estimation importante des stocks de carbone (Manies *et al.*, 2005; Moroni *et al.*, 2015). Plus encore, baser le calcul du taux de décomposition du bois mort sur des observations au-dessus du sol seulement reviendrait à surestimer ce taux, car le bois mort enfoui est enterré mais très lentement décomposé (Hagemann *et al.*, 2009). Le taux de décomposition beaucoup plus bas du bois mort enfoui comparativement à celui retrouvé en surface résulte de l'effet isolant de la couverture de mousse associé aux conditions d'humidité et de basse température (Hagemann *et al.*, 2010). En forêt boréale, le temps de résidence des résidus de coupe et du bois mort varie grandement, notamment si on compare le bois mort enfoui au bois mort en surface, ce dernier se décomposant beaucoup plus rapidement (Hagemann *et al.*, 2009; Laiho et Prescott, 2004; Vance *et al.*, 2014). Le taux de décomposition du bois mort des forêts de conifères nordiques dépend de la température, de l'humidité, du degré de contact avec le sol, de l'activité microbienne et de l'abondance d'insectes (Laiho & Prescott, 2004). Des simulations de forêts boréales en Suède suggèrent que la principale durée de résidence des résidus de coupe se trouve entre 60 et 120 ans, avec des temps de résidence des tiges individuelles allant de 30 à 300 ans (Vance *et al.*, 2014). Selon

Zeng (2008), le temps de résidence de billes de bois enfouies excède largement 100 ans.

D'autre part, selon Clemmensen *et al.* (2013), une grande proportion du carbone fixé par photosynthèse est dirigée sous la terre vers les racines et leurs microorganismes symbiotiques, ce qui désigne les mycorhizes comme d'importants régulateurs de la dynamique du carbone des écosystèmes boréaux. Ainsi, de 50 à 70% du carbone stocké dans une chronoséquence de forêt boréale proviendrait des racines et des microorganismes leur étant associées (Clemmensen *et al.*, 2013).

Globalement, les connaissances sur la dynamique souterraine du carbone forestier demeurent beaucoup plus fragmentaires et incertaines que celles concernant les mêmes phénomènes se déroulant au-dessus du sol, qui sont davantage étudiés (Magnússon *et al.*, 2016). La taille et le destin des flux de carbone provenant des débris ligneux ainsi que leur rôle dans la formation de la matière organique stable du sol sont particulièrement mal compris et peu quantifiés à ce jour (Magnússon *et al.*, 2016), malgré le besoin grandissant de connaissances à ce sujet dans le contexte d'aménagement forestier et de changements climatiques.

### 0.3 Hypothèses de recherche

#### 0.3.1 Hypothèse 1

La quantité de carbone dans la biomasse morte et la proportion du carbone écosystémique total qu'elle représente sont plus élevées au début et à la fin de la révolution forestière que dans la période intermédiaire.

Selon Hagemann *et al.* (2009), le bois mort est essentiel à plusieurs fonctions de l'écosystème forestier, notamment les cycles biogéochimiques. Le bois mort contribuerait en effet de manière substantielle au cycle du carbone forestier (Laiho et Prescott, 2004). D'après une autre source, il semblerait même que le bois mort soit un

puits de carbone plus important que la biomasse vivante et le sol (Goodale et al., 2002). Par ailleurs, en forêt boréale, l'accumulation de débris ligneux suit généralement un patron en forme de U (Hély *et al.*, 2000; Russell *et al.*, 2015; Seedre *et al.*, 2011). Cela suggère que le bois mort influence grandement la dynamique du carbone en forêt boréale en tant que puits et stock de carbone, et ce, particulièrement lorsque surviennent des pics d'abondance de débris ligneux. Ainsi, il est supposé que la biomasse morte (horizons FH, bois enfoui, débris ligneux, souches et chicots) constitue la majorité du carbone écosystémique total au début et à la fin de la rotation.

### 0.3.2 Hypothèse 2

Les débris ligneux produits au cours de la révolution forestière contribuent à enrichir les réserves de bois mort enfoui sous forme intacte dans le sol, mais n'augmentent pas significativement les stocks de carbone organique dans les horizons FH et le sol minéral.

Des études récentes, notamment à la Forêt Montmorency, démontrent que l'intensité de la récolte, impliquant un prélèvement plus ou moins important des débris ligneux, n'a pas d'effet significatif sur les stocks de carbone organique du sol (Thiffault et al., 2011a; Vance et al., 2014). Cette conclusion peut nous amener à penser que le bois mort offre un apport de carbone organique négligeable au sol et que le carbone qu'il contient est évacué dans un autre réservoir que le sol, possiblement l'atmosphère, comme le suggèrent Cotrufo *et al.* (2013). L'hypothèse selon laquelle une très faible proportion du carbone organique stable du sol proviendrait du bois mort est également supportée par le fait que les conditions humides et froides rencontrées à la Forêt Montmorency engendrent un taux de décomposition très bas du bois mort dans le sol, celui-ci pouvant rester intact un long moment une fois enfoui (Hagemann et al., 2009). On prédit donc que les résultats de l'étude de Thiffault et al. (2011a) seront confirmés dans la sapinière humide de la Forêt Montmorency.



### 0.3.3 Hypothèse 3

La composition chimique de la portion non ligneuse des horizons FH (c.à.d. la partie finement décomposée excluant le bois enfoui) des peuplements d'âge moyen n'est pas influencée par la présence et l'abondance de débris ligneux au sol.

Une litière lignique, c'est-à-dire provenant de la décomposition de bois mort d'essences résineuses, présente une concentration élevée de lignine, d'hydrates de carbone et de composés alkylés, sa composition chimique étant alors très semblable à celle de billots de bois fortement décomposés (Strukelj et al., 2015). Si le carbone du bois mort ne s'accumule pas dans les horizons FH et le sol minéral en raison du fait qu'il ne se décompose pas une fois enfoui (Hagemann et al., 2009) et/ou qu'il est évacué sous forme de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère (Cotrufo *et al.*, 2013), la composition chimique de la partie non ligneuse des horizons FH ne devrait pas être influencée par la quantité de débris ligneux au sol. La composition chimique de la matière organique du sol devrait donc être différente de celle du bois mort, à savoir faible en lignine, notamment.

## 0.4 Objectifs

Cette étude de nature fondamentale se déroule dans le contexte du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc tel que retrouvé à la Forêt Montmorency, où l'aménagement écosystémique est pratiqué et les principales perturbations naturelles sont les épidémies d'insectes ravageurs et les chablis, avec un taux de brûlage très bas. Le but est de comprendre de manière empirique le cycle du carbone retrouvé dans cet écosystème forestier boréal durant la révolution forestière. Les objectifs spécifiques sont :

- L'analyse de la taille et de l'évolution dans le temps des réservoirs de carbone forestier (sols, végétaux, débris ligneux) à la suite de l'aménagement

conventionnel couramment pratiqué en forêt boréale, soit la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) par tronc entier (débris de coupe laissés au sol). Cela implique de déterminer la quantité de carbone que renferme chaque réservoir ainsi que les fluctuations de ce contenu en carbone à travers le temps depuis la coupe.

- L'analyse des mécanismes des flux de carbone. Cet objectif vise à déduire les échanges de carbone s'opérant entre les réservoirs à partir de leur variation dans le temps.

Ce mémoire fournira donc des connaissances utiles à, d'une part, l'adoption de pratiques forestières permettant d'optimiser le potentiel d'atténuation des émissions de GES des forêts boréales humides telles que la Forêt Montmorency et, d'autre part, l'évaluation des modèles de la dynamique du carbone forestiers actuels en vue de leur validation et de leur amélioration. De façon générale, ce mémoire contribuera à l'avancement de la recherche sur la séquestration du carbone forestier, spécialement celle ayant lieu dans les sols forestiers, encore largement inconnue mais pourtant si cruciale à la lutte contre les changements climatiques par le secteur forestier.

## CHAPITRE I

### CARBON DYNAMICS OF A HUMID EASTERN CANADIAN BALSAM FIR BOREAL FOREST

Fanny Senez-Gagnon<sup>1</sup>, Alexis Achim<sup>2</sup>, David Paré<sup>3</sup>, Évelyne Thiffault<sup>2</sup>, Yves  
Bergeron<sup>1,4</sup>

1. Centre for Forest Research, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec, Canada
2. Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada
3. Laurentian Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, Sainte-Foy, Québec, Canada
4. NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada

#### 1.0 Abstract

Forest management strongly influences the carbon (C) budget of boreal forests and their potential for mitigation of green gas emissions. Understanding the forest carbon cycle, notably the C transfers between dead wood and soil, is necessary for the adoption of climate change-friendly forest managements. The objectives of this study were to assess the evolution of the absolute and relative size of forest C pools through time after cut and to estimate the C exchanges occurring between them. A chronosequence of 36 homogenous stem-only harvesting plots were installed in a humid eastern Canadian balsam fir boreal forest. We expected that dead wood 1) would contain an important part of ecosystem C, that 2) its accumulation through time would follow a «U» shaped pattern, and that 3) it would contribute to enrich buried wood C stocks. Results confirm these hypotheses and reveal that ecosystem C partitioning is 57% in the mineral soil, 23% in live biomass and 20% in detrital biomass (i.e dead wood and organic matter of the forest floor). Dead wood C stocks average 37 Mg C ha<sup>-1</sup> and accumulate according to a «boomerang» shape pattern, while soil C stocks average 156 Mg C ha<sup>-1</sup> and remain constant through time. Stand

C sequestration increase rapidly in the early successional stages and slows down considerably at age 50 where it reach about 250 Mg C ha<sup>-1</sup>, after what it continues to increase but very sligthly. Results suggests that dead wood C do not significantly participate to the formation of stable soil organic matter, and that it is mainly transferred into buried wood. Once decomposed, buried wood C is probably and in good part breathed to the atmosphere and, more marginally, leached in the form of dissolve organic carbon to the water system. However, the ultimate fate of dead wood C is still poorly understood and further reaserch is needed in this field. We recommand to fix the length of the rotation at 50 years or longer, to promote dead wood retention on site, to include buried wood in dead wood inventories and to protect organic and mineral horizons of soil under management.

Key words: Carbon sequestration and fluxes, Time since harvest, Chronosequence, Dead wood, Forest soil.

### Résumé

Les aménagements forestiers ont une influence importante sur les bilans de carbone (C) des forêts boréales et leur potentiel d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre. La compréhension du cycle du C forestier, notamment celle des transferts de C entre le bois mort et le sol, est nécessaire à l'adoption d'aménagements forestiers visant l'atténuation des changements climatiques. Les objectifs de cette étude étaient de déterminer l'évolution de la taille absolue et relative des réservoirs de C forestiers dans le temps depuis la coupe et d'estimer les échanges de C s'opérant entre eux. Une chronoséquence comprenant 36 placettes de coupe par tronc entier aux caractéristiques écologiques homogènes a été établie dans une sapinière boréale humide de l'est du Canada. Nous nous attentions à ce que le bois mort 1) contienne une part importante du C de l'écosystème, 2) que son accumulation dans le temps suive un patron en forme de «U» et 3) qu'il participe à enrichir les réserves de C sous forme de bois enfoui. Les résultats confirment ces hypothèses et révèlent que la répartition du C écosystémique total est de 57% dans le sol minéral, 23% dans la biomasse vivante et 20% dans la biomasse morte (c.à.d. bois mort et horizons LFH). Les stocks de C de bois mort sont d'environ 37 Mg C ha<sup>-1</sup> et s'accumulent dans le temps selon un patron en forme de «boomerang», tandis que le sol contient environ 156 Mg C ha<sup>-1</sup> et demeure stable dans le temps. La séquestration de C du peuplement augmente rapidement dans les premiers stades de succession puis se stabilise vers 50 ans à 250 Mg C ha<sup>-1</sup>, après quoi elle augmente faiblement. Les résultats suggèrent que le C du bois mort ne contribue pas significativement à la formation de la matière organique stable du sol et qu'il est principalement transféré dans le réservoir de bois enfoui. Une fois décomposé, le C du bois mort enfoui est probablement en grande partie respiré à l'atmosphère et, en plus faible partie, évacué sous forme de C

organique dissous dans le réseau hydrique. Cependant, le destin ultime du carbone du bois mort dans l'écosystème demeure mal compris, c'est pourquoi de plus amples recherches sont nécessaires en ce domaine. Nous recommandons de fixer la durée de la rotation à 50 ans ou au-delà, de favoriser la rétention du bois mort sur le site, d'inclure le bois enfoui dans l'inventaire de bois mort et de protéger les horizons organiques et minéraux du sol lors de l'aménagement.

Mots clés : Séquestration et flux de carbone, Temps depuis coupe, Chronoséquence, Bois mort, Sol.

## 1.1 Introduction

One promising avenue to address current and future climate change issues at the global scale is to adjust the decision-making process in the forest sector (Kurz et al., 2013; Smyth et al., 2014). Indeed, forests and the products they generate through forest management have a recognized capacity to mitigate the adverse effects of climate change (Luyssaert et al., 2008; Pan et al., 2011). Forests sequester great amounts of carbon (C) and provide a renewable source of energy and wood products as ecological alternatives for more carbon-intensive materials (Nabuurs et al., 2007). As a result, several initiatives are taken by both scientists and practitioners to implement climate change-friendly forest managements and wood production practices (Malmsheimer et al., 2011; Millar et al., 2007; Schulze et al., 2000). For example, to meet both current and future energy needs, interest for production of bioenergy from forest biomass is gaining in importance within the scientific and policy community (Jang et al., 2015). In Canadian boreal forests, notably, utilization of logging residues from whole-tree harvesting (WTH) is increasingly being considered (Thiffault et al., 2011a).

Maximising the potential for climate change mitigation by the forest sector relies in good part on an understanding of the forest C cycle. However, many aspects of this cycle are still poorly understood, especially the C transfers from downed woody debris (DWD, i.e. laying dead wood) to soil, the core issue being the fate of C during

and after decomposition (Magnússon et al., 2016). Global vegetation (e.g. LPJ, LM3V, TEM) or C dynamics (e.g. Yasso, CBM-CFS3, CENTURY) models generally assume that CWD (i.e. snags, stumps, downed logs and large branches and dead roots) C is transferred to the soil after decomposition (Cornwell et al., 2009). However, according to reviews of empirical studies (Nave et al., 2010; Thiffault et al., 2011a), the production and on-site retention of DWD using stem-only clearcut harvesting (in which the stem of logged trees are removed and branches and tree tops are retained on the cutblock) do not generally lead to significantly higher soil C content compared to WTH. Hence, it remains unclear to which extent dead wood (i.e. snags, stumps, DWD, dead roots and buried wood) contribute to stable organic matter formation and long-term soil C storage.

Since CWD constitute a large C pool (Laiho & Prescott, 2004; Russell et al., 2015), contribute to maintain soil fertility (Angers et al., 2012; Brais et al., 2006; Li et al., 2007) enhance ecosystem biodiversity (Harmon et al., 1986; Lassauce et al., 2011; Gauthier et al., 2008), and are likely going to be more abundant (Cornwell et al., 2009; Hu et al., 2017) and decompose at faster rates (Olajuyigbe et al., 2012; Pietsch et al., 2014) under global change, characterizing their C dynamics is of crucial importance to predict forest C balance response to climate change and provide adequate management guidance. Besides, current C dynamics simulation models are often oversimplified (Forrester et al., 2015; Weedon et al., 2009) and are thus in need of validation and improvements.

Worldwide, boreal forests (1135 Mha) are estimated to contain 32% of the total forest C stocks (Pan et al., 2011). They represent a net sink of  $0,5 \pm 0,1$  petagrams (Pg) of C year<sup>-1</sup>, which compensates for about one half of the annual anthropogenic C emissions (Pan et al., 2011). Based on the categories of the International Panel on Climate Change (IPCC), forest C pools comprise aboveground biomass (i.e. all living biomass above the soil), belowground biomass (i.e. live roots), litter (i.e. non-living biomass

that is not comprise in the deadwood pool), deadwood (above- and belowground) and soil organic matter (Penman et al., 2003). Over two decades (1990-2008), Canadian boreal forests (270 Mha) have represented a net C sink of 11 teragrams (Tg) of C year<sup>-1</sup>, but there is consistent uncertainty about the perennality of this sink due to rising temperatures and frequency of natural disturbances (Kurz et al., 2013). Nevertheless, Smyth et al. (2014) concluded that high cumulative mitigation can be achieved by the Canadian forest sector in future decades if a variety of strategies (e.g. long-lived wood products, bioenergy and targeted management) are applied across the country.

The net ecosystem productivity (NEP, i.e. C balance) of forests corresponds to the difference between net primary production (NPP, i.e. net C uptake by plants) and heterotrophic respiration ( $H_r$ , i.e. C losses) resulting from the decomposition of dead organic matter (Gough et al., 2007; Manies et al., 2005). The wood decay process is a major source of C emissions in biomes with great amounts of CWD (Wu et al., 2010), which is the case in boreal ecosystems, where CWD can account from 10% (Stinson et al., 2011) to as much as 54% (Laiho & Prescott, 2004) of the total biomass at the forest stand level. The abundance of CWD, and thus the importance of  $H_r$  derived C fluxes, is strongly influenced by stand age and generally follows a «U» shaped pattern after disturbance, which is associated with the degradation of the trees killed by the disturbance followed by the gradual “recruitment” of dead trees as the new stand ages (Harmon et al., 2011; Hély et al., 2000; Russell et al., 2015).

Fungi are the main drivers of wood decomposition in boreal forests (Angers et al., 2012), and are hence responsible for a great part of respirational C losses (Kahl et al., 2015). Brown-rot fungi, mostly found in softwood (Strukelj et al., 2013; Weedon et al., 2009), can only degrade specific structural compounds (i.e. cellulose and hemicellulose), whereas white-rot fungi are able to degrade all wood constituents including recalcitrant structural C compounds (i.e. lignins; Forrester et al., 2015).

Apart from respiration by microorganisms, wood decomposition may also occur from physical fragmentation and leaching (Li et al., 2007). Decomposition rates are highly variable, and in moist and cold stands presenting a thick moss layer, buried wood can be abundant and remain intact for decades or even centuries (Jacobs et al., 2015; Moroni et al., 2015). Post-decay C pathways are difficult to quantify and include one or more of the following: mineralization and emission of C towards the atmosphere, dissolution and leaching in the water system, incorporation in live organisms or stabilization in soil organic matter (Cornwell et al., 2009). The fate of C from the CWD will determine the amount of C transferred to the soil, which can be inferred by the concentration of lignin in FH horizons (Strukelj et al., 2013).

The general aim of this study was to understand and describe the underlying mechanisms of the carbon cycle along a forest rotation occurring in a humid eastern Canadian balsam fir boreal forest having a low burn rate, using a chronosequence approach. The specific objectives were to (1) assess the size and evolution of carbon pools through time after stem-only clearcut harvesting, and (2) analyse C exchange patterns among carbon pools, focussing mainly on the interaction between soil and dead wood. The carbon pools used in this study are: live biomass (i.e. live trees, foliage, live roots and L horizon, in our case primarily composed of live mosses), detrital biomass (i.e. snags, stumps, downed woody debris, buried wood and FH horizons) and mineral soil organic matter. Live trees, foliage and mosses (i.e. the living portion of the L horizon) would be attributed to the aboveground biomass as defined by the IPCC, live roots to the belowground biomass, and FH horizons and mineral soil organic matter to the soil organic matter (Penman et al., 2003).

We hypothesized that (1) dead wood is more abundant at the beginning and the end of the rotation, (2) dead wood presence and abundance does not significantly contribute to enrich the soil (FH and mineral horizons) C pool but would rather enrich the buried wood C pool, and (3) the composition of the organic matter of FH horizons does not



show any chemical enrichment from decay of debris, that is, its lignin concentration will not vary significantly through time or in accordance with the dead wood accumulation curve.

## 1.2 Material and methods

### 1.2.1 Study site

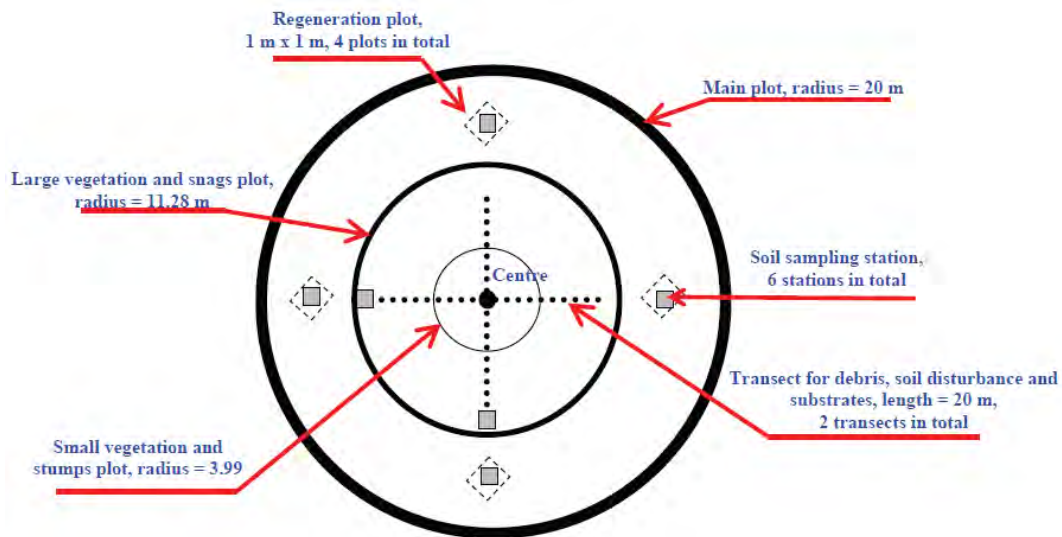
The Forêt Montmorency (47° 19'19.6''N 71° 08'49.6''W), the research forest of Laval University (Quebec, Canada), covers 412 km<sup>2</sup> (Université Laval, 2017) in the southeastern portion of the Canadian boreal forest. It is located within the balsam fir - white birch bioclimatic domain and is characterized by a cold and moist climate (Bouliane et al., 2014). Mean annual temperature and precipitation are 0,5° and 1583 mm (964 mm in rain and 620 mm in snow) (Environment and Natural Resources Canada, 2017). The natural disturbances shaping this forest landscape are recurrent spruce budworm outbreaks (with intervals of 30-40 years) and windthrows, the significant pluviometry limiting wildfires (Bouliane et al., 2014). The main soil type is ferro-humic podzol, with relatively frequent seepage (Bouliane et al., 2014). Historically, the Forêt Montmorency was covered by a fine heterogeneous mosaic of mostly mature and irregular stands of balsam fir companioned by white birch, white spruce and, less commonly, black spruce and trembling aspen (Leblanc & Bélanger, 2000). Although partial cuts are gaining importance in the Forêt Montmorency planning, the main harvest type currently employed is clearcut harvesting with protection of advance regeneration and soils (Bouliane et al., 2014).

### 1.2.2 Experimental design

Data were collected from a chronosequence of forest stands of various ages, all originating from clearcut stem-only harvesting (i.e. tree tops and branches left on site). The chronosequence comprised 36 plots ranging from 1 to 80 years after harvest. All plots showed nearly identical ecological and geomorphological properties

(parent material, soil granulometry, slope, aspect, altitude, drainage, ecosite) (Table B.1).

Each plot of the chronosequence was circular in shape with a 20-m radius (area of 1250 m<sup>2</sup>) (Fig. 1.1). At the center of the main plot, two smaller circular inventory plots of 11.28-m (400 m<sup>2</sup>) and 3.99-m radius (50 m<sup>2</sup>) were installed to measure large vegetation and snags, and small vegetation and stumps, respectively (Fig. 1.1). In addition, two 20 m-long perpendicular transects intersected at the center of the main plot were established for woody debris inventory. Soil was sampled in 6 stations positioned within the boundary of the main plot, 4 of them at 15 m from the center and 2 of them at 11 m of the center, all aligned with the perpendicular transects (Fig. 1.1).



(Thiffault et al., 2011b)

**Figure 1.1** Ground sampling plot design

### 1.2.3 Data collection

The protocol for data collection was inspired by the guidelines for ground plots of Canada's National Forest Inventory (NFI; Canadian Forest Inventory Committee, 2008) and Thiffault et al. (2011b).

#### 1.2.3.1 Downed woody debris

On two perpendicular 20-m long transects, every piece of laying dead wood of more than 1 cm in diameter crossing the transect (i.e. laying on the ground or suspended above it) was counted and its decay class was categorised (decay class of 1 to 5) according to Table 1.1. The width of each woody debris was measured using a calliper held perpendicular to the debris at the point where it intersected the transect. DWD were divided in two size categories: 1.1 to 3 cm and  $> 3$  cm in diameter, which correspond respectively to small and coarse DWD. Debris  $\leq 1$  cm or less in diameter were categorized as fine DWD accounted during soil sampling (see 1.3.3.4). The two perpendicular transects were 10 m long on both sides of the center of the main plot, and the inventory of the small DWD was made along the first and last 5 m of each transect line (4 5-m sections in total), whereas the coarse DWD were inventoried along the total length of the transects (i.e. 40 m).

**Table 1.1** Characteristics of DWD according to decay class.

<b>Characteristics</b>	<b>Decay class</b>				
	<i>Class 1</i>	<i>Class 2</i>	<i>Class 3</i>	<i>Class 4</i>	<i>Class 5</i>
<b>Wood texture</b>	Intact and hard	Intact, hard to partially decomposed	Still hard, large portions decomposed	Decomposed but still hard in the center	Totally decomposed and soft
<b>Branches</b>	Present	Sometimes present	Absent	Absent	Absent
<b>Bark</b>	Intact	Completely or partially intact	Trace	Absent	Absent
<b>Shape</b>	Round	Round	Round	Ovoid	Oval

(Canadian Forest Inventory Committee, 2008)

### 1.2.3.2 Large trees and snags

In the 11.28 m radius plot, trees and snags with height of more than 1.3 m and having a diameter at breast height (DHB) > 9 cm were counted and measured. The DBH was determined for every tree or snag, whereas height was determined only for 3 live trees and 3 snags among the dominant/co-dominant stems of the stand and considered representative of the plot. Snags shorter than 1.3 m or non-standing were respectively classified as stumps (see 1.2.3.3) and DWD (see 1.2.3.1).

### 1.2.3.3 Stumps

In the 3.99 m radius plot, the height, width, diameter and decay class (Table 1.1) of each stump were recorded. The diameter was measured with a calliper pointing towards the center of the plot. The height was measured from the highest ground point.

#### 1.2.3.4 Understory vegetation

The understory vegetation (i.e. shrubs and herbaceous plants) biomass was not measured in the chorosequence plots, but estimated from 5 similar boreal forest stands within the NFI network. In each of those stands, shrubs and herbaceous plants were collected from 4 1-m<sup>2</sup> quadrats installed at the ends of the transects used for DWD inventory before being dried in oven (until constant mass) and weighed.

#### 1.2.3.5 Soil

This inventory was performed on 6 stations; a soil pit was dug and each layer (fine DWD i.e. < 1cm in diameter, litter i.e. L horizon mostly consisting of live mosses, humus i.e. organic layer consisting of FH horizons, and mineral soil) was collected separately. Fine woody debris, L horizon and FH horizons were collected separately using a 20 x 20 cm template placed on the ground. The depth of the L horizon layer and the FH horizons was measured separately. The mineral soil was sampled sequentially at 3 depths (0-15 cm, 15-35 cm and 35-55 cm) using metal tubes with an internal diameter of 5 cm. In all cases, roots, when present within samples, were collected.

### 1.2.4 Laboratory analysis and computations

#### 1.2.4.1 Carbon quantification

FH horizons and mineral soil samples were air dried and respectively sieved with 4 mm and 2 mm screens. The coarse portion that did not pass through the screens was separated into fractions: rock, root, buried wood and other organic material. Fine (material that passed through screens) and coarse portions were both oven-dried at 55° during 2 days and weighed. The bulk density (g cm<sup>-3</sup>) of the FH horizons was calculated from the mass of the samples, the area of sampling template and the depths of the horizons, whereas mineral soil bulk density (g cm<sup>-3</sup>) was calculated on the fine

fraction using volumetric cores and mass of the samples. Soil C concentration (%) was determined on the fine fractions by dry combustion using a LECO CNS-2000 analyzer (LECO Corporation, St. Joseph, MI, USA).

The biomass of trees and snags was obtained using DBH-based allometric equations (sensu Lambert et al., 2005), while the biomass of stumps and woody debris was obtained using equations from Canada's National Forest Inventory based on volume (via dbh and transect length) and density (oven-dry mass to saturated wood volume coefficients for each decay class and species) (sensu Canadian Forest Inventory Committee, 2004). The C content (in Mg ha<sup>-1</sup>) of live trees and snags was determined by multiplying their biomass (Mg ha<sup>-1</sup>) by 0.5, a standard method for converting biomass into C concentration (Penman *et al.*, 2003). To validate the 0.5 value, samples of debris from the different decay classes, along with samples of live mosses, dry needles and leaves were collected and analysed for carbon concentration using a LECO CNS-2000 analyzer. Results (Table 1.2) were all very close to 0.5, with no obvious difference between type of material or decay class.

**Table 1.2** Carbon concentration (%) of various dead material

Material	% C
Woody debris per decay class	
Class 1	49.83 ± 7.58
Class 2	50.32 ± 5.95
Class 3	49.94 ± 10.07
Class 4	49.22 ± 8.17
Class 5	50.02 ± 7.35
Mosses	42.59 ± 8.97
Leaves and needles	51.80 ± 8.41

L horizon and soil C content (Mg of C ha<sup>-1</sup>) was determined by adjusting LECO assessments with bulk densities, and converting sampling units of measure into Mg of C per hectare.

#### 1.2.4.2 Lignin quantification

Gross lignin concentration (%) of organic soil (FH horizons) (n=108) was determined using an ANKOM<sup>200</sup> fiber analyser (ANKOM Technology, Macedon, NY, USA), and performing successively acid detergent fiber analysis, followed by and acid detergent lignin in beakers analysis. Net lignin concentrations (%) were obtained by adjusting ANKOM assessments with dry matter correction (g) and ashes content (g) determined by dry combustion of samples in an oven.

#### 1.2.5 Statistical analysis

All statistical analyses were conducted with JMP® Pro version 12.0.1 (SAS, Marlow, Buckinghamshire, UK) using a significance level of 95% ( $\alpha = 0.05$ ) and all plot data (36 measurements in total). To describe evolution of C pool sizes through time, i.e. accumulation pattern of C in each pool after harvest, statistical model fit curves were produced using linear and nonlinear regressions of C content of individual and grouped pools as a function of stand age. Chi-square analyses were performed for assessing the variation of C proportions for different pools and stand age classes, using mean C content of pools as frequency, C pools as dependent variables and stand age classes as independent variables. One chi-square analysis included whole ecosystem pools (i.e. detrital biomass, live biomass and mineral soil), while another included detrital biomass pools only (i.e. buried wood, FH horizons, DWD, snags and stumps). Although L horizon is normally considered as detrital biomass, we included it in the live biomass pool because our L horizon samples consisted mostly of live mosses (*Hylocomium* feathermosses) instead of dead litterfall. The purpose of the chi-square analyses was to determine if carbon partitioning was the same throughout

the rotation, a useful information for fine management guidance. Stand age classes were chosen according to the successional stages defined by the NFI, that is, early seral stage (0-20 years), mid-seral stage (20-30 years), late seral stage (40-60 years) and mature seral stage (60-80 years) (Canadian Forest Inventory Committee, 2008). Finally, the evolution pattern of lignin concentration in FH horizons was described by fitting a nonlinear regression with FH horizons ADL content as a function of stand age. The criteria of homogeneity of variances and normality of residues were tested and were met for all statistical analyses, except for live trees and total live biomass regressions, for which residues were not homoscedastic. However, the discrepancy in homoscedasticity was considered minor; therefore, no data transformation was performed.

### 1.3 Results

#### 1.3.1 Evolution of C stocks

Regression curves of C stocks as a function of stand age mostly showed nonlinear patterns; they were all statistically significant except mineral soil and FH horizons, which showed no variation of C contents with stand age (Table 1.3). The evolution of each pool of C stock through time was described by 9 different statistical models, the most common ones being the four-parameter biexponential describing the L horizon, DWD and total ecosystem pools, the Chapman-Richards describing live trees and foliage, the three-parameter Gompertz describing total live biomass and snags, and finally a customised nonlinear regression (*sensu* Barrette *et al.*, 2013) describing buried wood and total belowground detrital biomass (Table 1.3). Although FH horizons and mineral soil C contents showed no significant trends through time, a significant relationship between C stock and stand age was found for belowground detrital biomass, which followed the same nonlinear model as for buried wood, the latter being highly significant (Table 1.3). The total aboveground detrital biomass followed a four-parameter exponential model, while its separate compartments



**Table 1.3** Statistical models, predictive model formulas, p values, r<sup>2</sup> and mean fit values of carbon pools according to stand age.

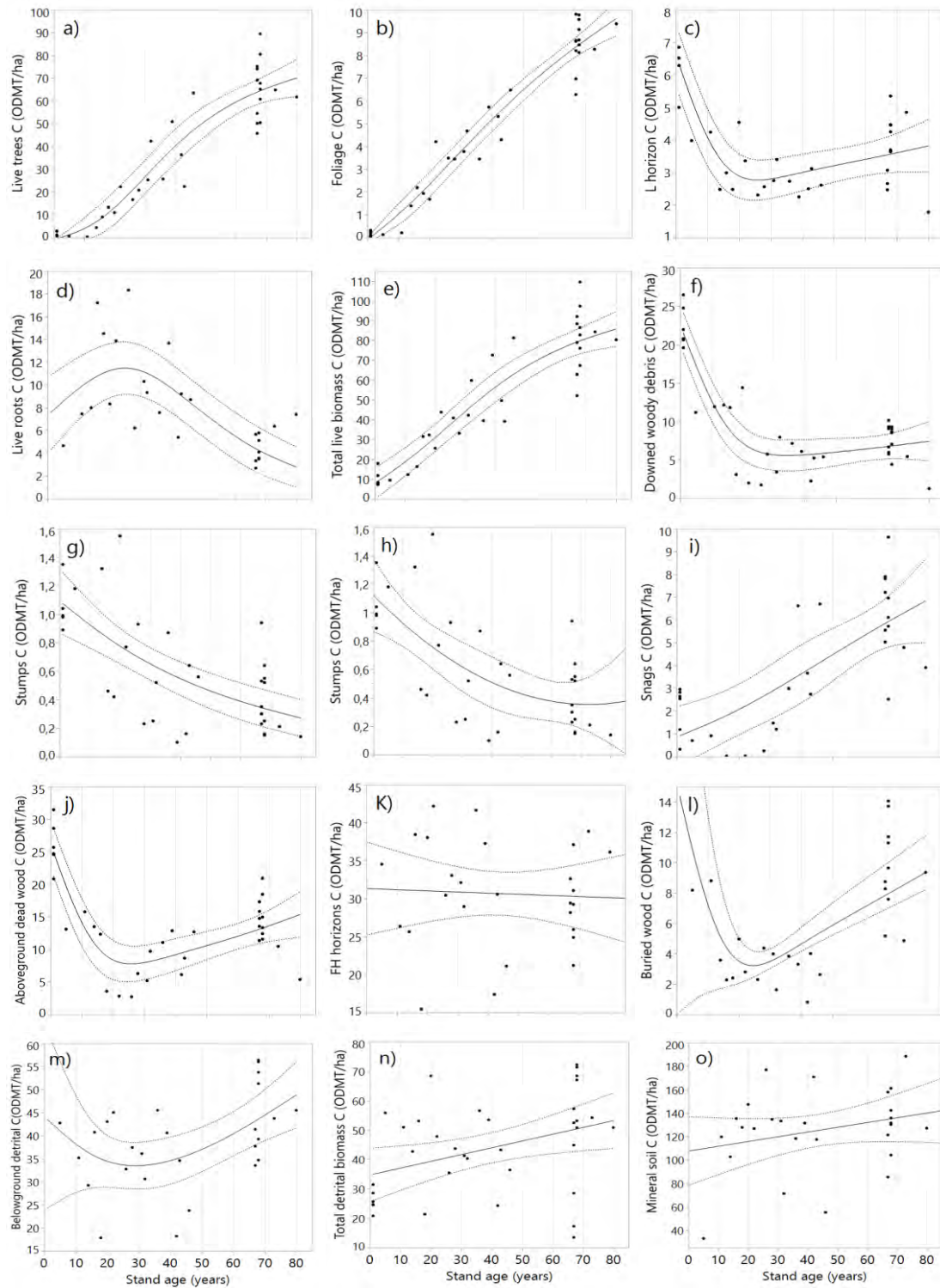
<i>Carbon pools</i> (Fig. 1.2)	<i>Model</i>	<i>Predictive formula</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>Mean of fit</i> (ODMT C ha <sup>-1</sup> )
<b>Live trees</b> <sup>1</sup> (a)	Chapman-Richards	$77.124 * [1 - e(-0.043 * AGE)]^{3.294}$	<.0001	0.88	35
<b>Tree foliage</b> (b)	Chapman-Richards	$15.022 * [1 - e(-0.017 * AGE)]^{1.478}$	<.0001	0.95	5
<b>L horizon (live mosses)</b> (c)	Biexponential 4P	$2.382 * e^{(0.006*AGE)} + 4.922 * e^{(-0.157*AGE)}$	<.0001	0.64	4
<b>Roots (live)</b> (d)	Lorentzian peak	$\frac{(11.669 * 32.394^2)}{[(AGE - 24.993)^2 + 32.394^2]}$	0.0001	0.49	8
<b>Total live biomass</b> <sup>2</sup> (e)	Gompertz 3P	$94.947 * e\{-e[-0.039 * (AGE - 23.08)]\}$	<.0001	0.85	50
<b>Downed woody debris</b> (f)	Biexponential 4P	$4.12 * e^{(0.007*AGE)} + 19.988 * e^{(-0.108*AGE)}$	<.0001	0.80	10
<b>Stumps</b> (g, h)	Exponential 2P	$1.096 * e^{(-0.017 * AGE)}$	<.0001	0.47	1
	Quadratic	$0.879 - 0.009 * AGE + 0.0002 * (AGE - 40.765)^2$			
<b>Snags</b> (i)	Gompertz 3P	$11.273 * e\{-e[-0.02 * (AGE - 46.154)]\}$	<.0001	0.55	4
<b>Aboveground dead wood</b> <sup>3</sup> (j)	Biexponential 4P	$5.555 * e^{(0.013*AGE)} + 23.514 * e^{(-0.152*AGE)}$	<.0001	0.71	14
<b>FH horizons</b> (k)	Simple linear regression	$31.342 - 0.015 * AGE$	0.8047	0.003	31
<b>Buried wood</b> (l)	Customised nonlinear regression	$e^{(-0.144*AGE)} * 17.503 + 0.125 * AGE$	<.0001	0.81	8
<b>Belowground detrital biomass</b> <sup>4</sup> (m)	Customised nonlinear regression	$e^{(-0.034*AGE)} * 44.723 + 0.574 * AGE$	0.0103	0.24	40
<b>Total detrital biomass</b> <sup>5</sup> (n)	Simple linear regression	$34.735 - 0.230 * AGE$	0.0204	0.15	44
<b>Mineral soil</b> (o)	Simple linear regression	$107.607 + 0.404 * AGE$	0.1697	0.07	125
	Biexponential 4P	$182.792 * e^{(0.006*AGE)} - 179.472 * e^{(-0.186*AGE)}$	<.0001	0.90	198
<b>Total ecosystem</b>	Exponential 3P	$267.396 - 241.721 * e^{(-0.064 * AGE)}$		0.87	

<sup>1</sup> Stem, bark and branches<sup>2</sup> Trees, foliage, L horizon and roots<sup>3</sup> Snags, stumps and DWD<sup>4</sup> Buried wood and FH horizons<sup>5</sup> FH horizons, buried wood, DWD, stumps and snags

(DWD, snags and stumps) followed different ones, except DWD (Table 1.3). Stumps and total ecosystem pools can be described by either one or two models showing identical or nearly identical  $p$  values and  $r^2$  (Table 1.3).

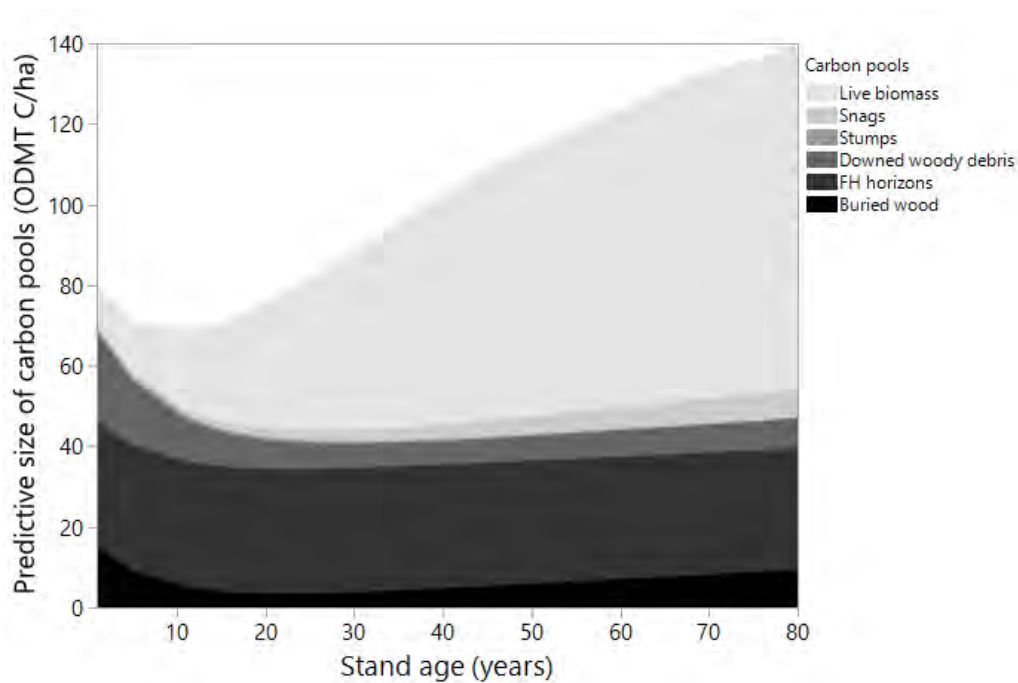
Four-parameter exponential and customised nonlinear models, despite their distinctive equations, produced very similar fit curves showing a steep initial decrease followed by a more or less abrupt increase depending on the pool, i.e. a «boomerang» shape with a minimum point between age 20 and 30 (see c), f), l) and m) graphs in Fig. 1.2). Among the pools following such pattern, the strongest and weakest increases were respectively observed for buried wood and DWD (see l) and f) graphs in Fig. 1.2). The same observation can be made for the three-parameter Gompertz and Chapman-Richards models, which both produce fit curves with slightly sigmoidal increases, this shape being more obviously depicted by live tree parts (see a), b), e) and i) graphs in Fig. 1.2). For all curves following one or the other of those two models, two inflexion points can be seen at about years 15 and 55.

Generally, pools of C in dead wood (buried wood, DWD, stumps and snags) followed a «boomerang» pattern and live biomass C a constant increasing pattern, while soil C pools (FH and mineral horizons) remained rather constant (Fig. 1.2). The curve shapes of the two models describing stumps were very similar, but with the quadratic curve showing a final increase and two-parameter exponential a final decrease (see g) and h) graphs in Fig. 1.2).



**Figure 1.2** Predictive models of carbon pools as a function of stand age.

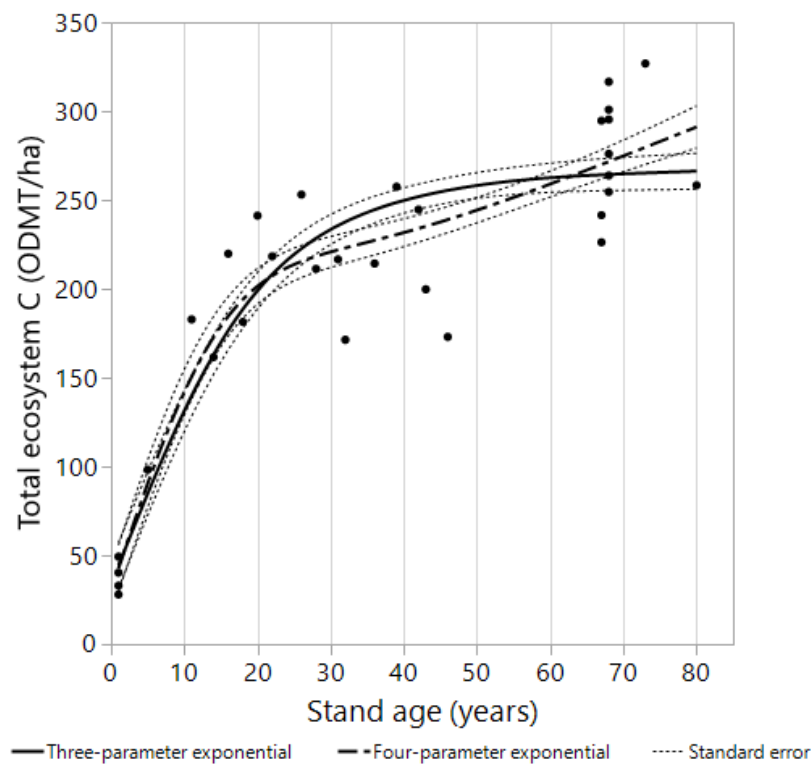
Figure 1.3 shows the relative importance of carbon pools using predictive statistical models listed in table 1.3. and illustrated (with confidence intervals) in figure 1.2. Overall, live biomass (which include live trees, foliage and L horizon) was by far the largest pool, followed by FH horizons, whereas the smallest pools were snags and stumps (Fig. 1.3). DWD and buried wood pools seemed to be of similar sizes (Fig. 1.3).



**Figure 1.3** Superposition of detrital and live biomass carbon pools stocks according to stand age.

The four-parameter biexponential model predicted less C accumulation between 20 and 60 years, and more C accumulation after 60 years than the three-parameter exponential model (Fig 1.4). Overall, both models show that the C accumulation rate (slope of the curve) decreased gradually with stand age (Fig. 1.4). With the three-parameter exponential, this accumulation rate gradually slows down until C accumulation becomes almost null around age 50 : there is a near linear increase in biomass until age 25, leveling off at age 40, and if this trend persists the pattern

indicate that net C accumulation is very small (if any) past age 50 (Fig. 1.4). With the four-parameter biexponential model, the rate of C accumulation slows down sharply at around age 20, then stays more or less constant until age 50 before increasing again for the rest of the rotation (Fig. 1.4). Therefore, the four-parameter biexponential model predicts that the ecosystem keeps sequestering C after year 50, whereas the three-parameter exponential model predicts that ecosystem C stock stays almost constant after that time (Fig. 1.4). Regardless of the models, the points are showing a linear, tight accumulation pattern from age 0 to 25, while there is more variability from age 25 to 45 (Fig. 1.4).



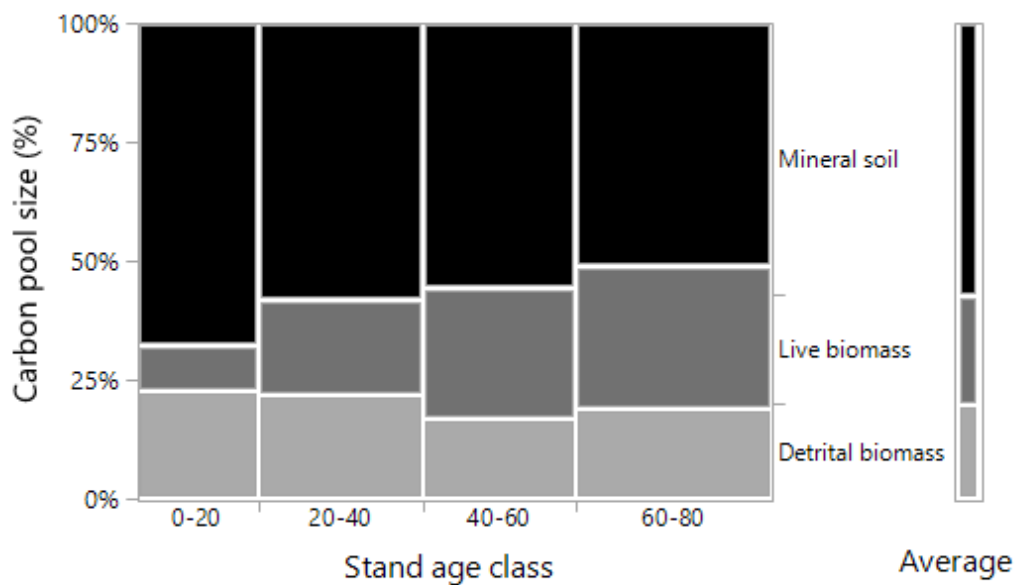
**Figure 1.4** Predictive models of total ecosystem C as a function of stand age.

### 1.3.2 Variation of C proportions

A significant difference among age classes was found in forest C proportions ( $\chi^2$  (6, N=858) = 28.912,  $p < .0001$ ). Overall, the mineral soil contained the largest fraction of total forest ecosystem C, followed by live biomass and detrital biomass (Table 1.4, Fig. 1.5). On average, proportion of C in detrital biomass was nearly equivalent to that of live biomass (Table 1.4, Fig. 1.5). However, there was a significant difference among stand ages: in young stands (0-40 years old), there was more C in detrital biomass than in live biomass (see % of rows for 0-20 and 20-40 yrs, Table 1.4, Fig. 1.5). The proportion of C in the mineral soil (55 cm depth) was found to be constantly declining with age, whereas the proportion of live biomass C was constantly rising with age (Table 1.4, Fig. 1.5). The fraction of C in detrital biomass was declining between 0-20 and 40-60 age classes, but increased slightly after (Table 1.4, Fig. 1.5).

**Table 1.4** Proportions of C (%) in total forest ecosystem pools according to stand age classes (years).

	<b>Detrital biomass (%)</b>	<b>Live biomass (%)</b>	<b>Mineral soil (%)</b>
<b>0-20 yrs</b>	22.78	9.53	67.69
<b>20-40 yrs</b>	21.69	20.02	58.29
<b>40-60 yrs</b>	16.84	27.52	55.64
<b>60-80 yrs</b>	18.90	30.20	50.90
<b>Average (%)</b>	19.87	22.96	57.17



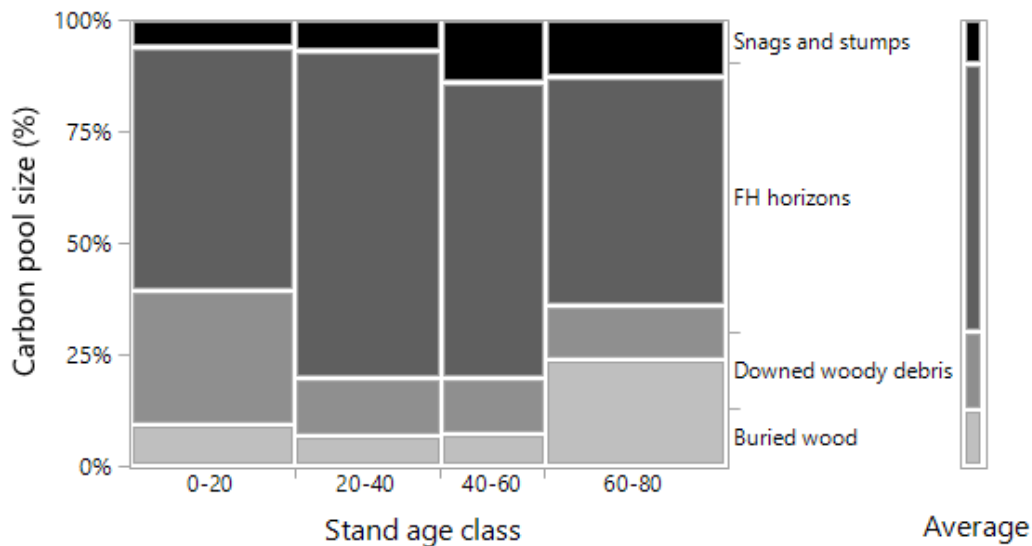
**Figure 1.5** Relative size (%) of total forest ecosystem carbon pools according to stand age classes (years).

A significant difference of stand age was found on the C distribution within pools of dead organic C only, i.e. DWD, snags and stumps, buried wood and FH horizons, and excluding mineral soil ( $\chi^2$  (9, N=197) = 21.087,  $p$  = 0.0123). Overall, the FH horizons contained the largest proportion of C, followed by DWD (Table 1.5, Fig. 1.6). In early (i.e. 0-20) years of stand growth, this order was maintained, whereas other age classes showed different C distribution, except for FH horizons, which always represented the largest proportion of C. In the 20-40 age class, DWD were still the main C pool after the FH horizons, but buried wood and snags and stumps contained equal proportions of C (Table 1.5, Fig. 1.6). In the 40-60 age class, snags and stumps contained the largest proportion of C after FH horizons, followed by DWD and buried wood (Table 1.5, Fig. 1.6). In the 60-80 age class, buried wood contained the largest proportion of C, followed by snags and stumps and DWD (Table 1.5, Fig. 1.6). In summary, DWD are the main form of detrital biomass C after

FH horizons in 0 to 40 year old stands, but snags and stumps, and then buried wood, became most abundant in 40-60 and 60-80 years old stands, respectively (Table 1.5, Fig. 1.6).

**Table 1.5** Proportions of C (%) in detrital biomass carbon pools according to stand age classes (years).

	<b>Downed woody debris (%)</b>	<b>Snags and stumps (%)</b>	<b>Buried wood (%)</b>	<b>FH horizons (%)</b>
<b>0-20 yrs</b>	30.29	6.14	9.19	54.38
<b>20-40 yrs</b>	12.57	7.01	7.01	73.40
<b>40-60 yrs</b>	12.46	13.91	7.16	66.47
<b>60-80 yrs</b>	12.07	12.88	24.08	50.97
<b>Average (%)</b>	17.31	9.75	12.80	60.13

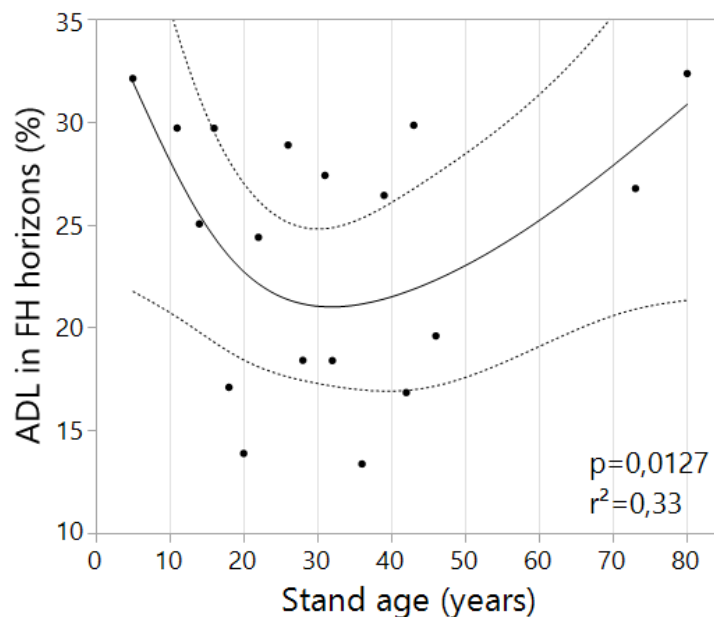


**Figure 1.6** Relative size (%) of detrital biomass carbon pools according to stand age classes (years).



### 1.3.3 Chemical signature of wood decay in FH horizons

The model found to best describe the relationship between lignin content of the FH horizons and stand age also uses a four-parameter biexponential that fits a “boomerang” curve (Fig. 1.7). The amount of lignin in FH horizons follows the same predictive model as the other pools of dead wood (Fig. 1.5), but the inflexion point seems to occur a little later, i.e. shortly after 30 years (Fig. 1.7).



**Figure 1.7** Predictive model of acid detergent lignin (ADL) in FH horizons as a function of stand age.

## 1.4 Discussion

This chronosequence based study succeeded to determine the carbon dynamics of a fir southeastern boreal forest. Although the downsides of the chronosequence approach are well known (Johnson & Miyanishi, 2008), its inherent benefits (e.g. time for space substitution) and demonstrated potential for assessment of ecological processes (Phillips, 2015; Walker et al., 2010; Foster & Tilman, 2000), might warrant

its use. In our case, the chronosequence approach has led to meaningful results about carbon cycling throughout a harvest rotation in boreal stands. This was probably due in part to the uniformity of the chronosequence plots, which were showing similar ecological and geomorphological properties and therefore likely made it possible to successfully tease out the effect of time since harvest on carbon pools (Table B.1).

#### 1.4.1 Carbon stocks

Carbon stocks predicted by our models for Forêt Montmorency are in the range of values as those estimated by Beaudoin et al. (2014) and Tremblay et al. (2002) for above- and below-ground carbon stocks in the boreal forests of Quebec. In accordance with our hypothesis, detrital biomass C in the form of aboveground dead wood (i.e. snags, stumps and DWD) and even buried wood C formed two peaks, one at the very beginning of the rotation, and another one, albeit less sharp, at the end of the rotation. These empirical observations were consistent with the literature, as it is well known that in boreal forest, detrital biomass accumulation generally follows a «U» shape pattern (Hély et al., 2000; Russell et al., 2015; Seedre et al., 2011). However, in boreal forests driven by fire, which is more often the case in North America (Portier et al., 2016), the first peak of dead wood may be higher than the one we observed (Seedre et al., 2011) due to the huge amounts of burned wood generated after a wildfire (Nappi et al., 2011). In our case, the first peak of the «U» is induced by logging residues (tree branches and tops left on site), residual stumps and snags that are run over and brought down by harvesting machinery, while the second peak is caused by natural tree senescence.

For all detrital biomass pools, whether individual or combined, the lowest C stocks were observed at the beginning of the mid-seral succession stage (i.e. between year 20 and 30). However, for FH horizons C, also considered as detrital biomass, it stayed more or less constant over the rotation, which was also the case for mineral horizon C. In fact, the bulk density of FH horizons (Fig. A.1) was inversely

proportional to its C content (Fig. A.2), which led to a flat accumulation curve. If the literature generally reports no change in mineral soil C stocks with time since the last disturbance (DeLuca & Boisvenue, 2012; Johnson & Curtis, 2001; Kurz et al., 2013; Martin et al., 2005), organic soil horizons C stocks can be more variable and slightly increase with stand age (Berg et al., 2009; Jandl et al., 2007; Pregitzer & Euskirchen, 2004; Seedre et al., 2011). A few hypotheses can explain the stability of FH horizons observed in our study. Soil organic matter (SOC) formation is determined by the balance between C inputs (i.e. litterfall and rhizodeposition) and C losses by decomposition (Jandl et al., 2007), which are, *inter alia*, influenced by climatic conditions, mainly temperature (Conant et al., 2011; Davidson & Janssens, 2006). In boreal forests, low temperatures and short growing season slow down and limit the extent of both soil C inputs (SOM formation) and outputs (SOM turnover) (DeLuca & Boisvenue, 2012; Jandl et al., 2007), which can result in a somewhat flat accumulation curve.

The accumulation curve of root C found in this study is not consistent with the literature. Normally, the biomass of fine roots is constantly increasing over time (Makkonen et al., 2012; Yuan & Chen, 2010). Biomass of coarse roots should be proportional to the biomass of live trees (Bond-Lamberty et al., 2002a; Mokany et al., 2006), which commonly follows a Chapman-Richards model (Peng, Zhang, & Liu, 2001; Pienaar & Turnbull, 1973; Zhao-gang & Feng-ri, 2003), as was the case in our study. This difference is most certainly caused by soil sampling procedures and treatment. As most fine roots probably passed through sieves, they could have been included in the soil pool rather than in the roots pool. Also, the amount of coarse roots was certainly undertallied as soil sampling was preferentially made in spots with no important physical barriers to the passage of the metal tubes (e.g. rocks or coarse roots). For this reason, our accumulation curve of root C is likely not accurate.

Of the two models predicting total forest ecosystem C accumulation over the rotation, the three-parameter exponential was the most consistent with the literature (Goulden et al., 2011; Mund et al., 2002; Pregitzer & Euskirchen, 2004) and, ecologically speaking, the most plausible one. The four-parameter biexponential model was indeed leading to an unrealistically rapid C sequestration and high C stocks in the long term (i.e. 80 years old and above) (Kurz et al., 2013). According to the three-parameter exponential, the forest ecosystem C stock is increasing rapidly with stand age until age 50, after which it considerably slows down. Although there is a consensus about the decline of stand productivity (i.e. C uptake) with age (Binkley et al., 2002; Magnani et al., 2000; Ryan et al., 2004), there is more inconsistent information regarding the carbon balance of old-growth forests, that is, whether they are carbon neutral, a sink or a source of C (Harmon et al., 2011; Luysaert et al., 2007). Nevertheless, there is support in the literature for the finding that forest ecosystems might continue to sequester C in their late succession stages, albeit at a very slow rate that is close to neutrality (Carey et al., 2001; Litvak et al., 2003; Luysaert et al., 2008). Based on the dispersion of the points, the results showed an increasing variability of C sequestration with time, which is probably caused by natural disturbances, since the chance to be exposed to them increase with stand age.

#### 1.4.2 Carbon partitioning

We found that mineral soil (55 cm depth), live biomass and detrital biomass were contributing, in average (i.e. for all age classes combined), to 57%, 23% and 20% of total C stocks, and that FH horizons, DWD, buried wood and standing dead wood were contributing to 60%, 17%, 13% and 10% of detrital biomass C stocks. The large variability of carbon pool assemblages found in the literature makes the validation of such results quite complex. However, our result showing that forest C is mainly found in the soil have been observed elsewhere. In boreal forests, there is more C in the soil than in vegetation (DeLuca & Boisvenue, 2012; Pan et al., 2011;

Kurz et al., 2013; Lal, 2005; Seedre et al., 2011). The high proportion of total forest ecosystem C stored into detrital biomass, which is on average practically *ex aequo* with live biomass C pool, was also consistent with the findings of Goodale et al. (2002), Bergeron et al. (2007) and Stinson et al. (2011). Besides, our results showed that our study site contain substantial amounts of buried wood, which store on average more C than standing dead wood, particularly in mature (i.e. 60-80 years) successional stage. Buried wood stocks are often overlooked and can be larger than standing dead or aboveground downed dead wood stocks in boreal forests (Moroni et al. 2015), *a fortiori* in paludified ones (Jacobs et al., 2015), which provide ecological conditions favorable to wood burial: high moisture level, low temperature and bryophyte ground vegetation.

#### 1.4.3 Carbon fluxes

We hypothesised that rather than enriching soil C pool, DWD would enrich buried wood C pool. Results tend to support it and suggest that a large part of DWD C is transferred into buried wood, the rest of it presumably breathed to the atmosphere and (likely, marginally), leached through soil and to water courses as dissolved organic carbon (DOC).

Regardless of the quantity of DWD present on site, the total amount of organic C in the soil (excluding live mosses, recognizable woody debris and roots) remained constant. The massive input of DWD in early years of stand growth did not lead to a significant increase of C in soil, suggesting DWD C is transferred to an other pool, or lost from the site. However, our results confirmed that a portion of recalcitrant C (i.e. lignin), resulting from decomposition of woody material, is indeed transferred into the fraction of soil, leaving a significant chemical signal in soil C. In the first half of the rotation, the lignin accumulation curve followed the DWD curve, although it is not the case in the second half of the rotation, where lignin showed a more pronounced increase than DWD. It could be that DWD C is transferred into the soil in

the early stages of the chronosequence, and that other woody material, like stumps or buried wood, also contributed to enrich soil C in late rotation stages. According to Błońska et al. (2017), stumps can contribute to soil C enrichment via leaching of C towards mineral horizons. Other inputs of C to soils can originate from non woody aboveground plant litter (i.e. decayed understory vegetation, needles and leaves), small roots and mycelium. It is known that labile sources of C, such as leaves and needles, are easily and quickly incorporated to soil stable organic matter due to their low concentration in lignin (Hu et al., 2017; Pietsch et al., 2014; Weedon et al., 2009), hence contributing to soil C enrichment (Cotrufo et al., 2015). However, it represented very small pools compared to DWD. Based on a long-term monitoring station of the Ecoleap project installed at Montmorency Forest (Bernier et al., 1999), litterfall is estimated to be about  $1.8 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ . Also, based on estimations from inventory of NFI ground plots in Quebec's southeastern boreal forests, carbon stocks of understory vegetation should represent about  $1.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$  (Canadian Forest Inventory Committee, 2004). Roots and root-associated fungi residues apparently represent a massive and persistent source of C to the soil (Rasse et al., 2005), and they can be responsible for 50% to 70% of FH horizons C formation (Clemmensen et al., 2013). An interesting feature of our results is that accumulation patterns of roots and DWD C were more or less symmetrical, suggesting that roots could provide C to soil while CWD is low and inversely. Unfortunately, and as previously stated, our roots accumulation curve may not be reliable. In summary, despite the fact that pulses of woody litter happen discretely in time, the soil C reservoir, excluding recognizable wood, remained stable with time since disturbance. This may suggest that the effect of woody litter on the maintenance of soil C may be limited apart from the fraction contained in recognizable wood material.

It rather appears that a large part of DWD C is transferred into buried wood. Indeed, our results suggest there are fluxes of C from DWD to buried wood pools as their accumulation curves were similar. In addition, we found that the average sizes of

DWD and buried wood pools were very close, that is, of about  $10 \text{ Mg C ha}^{-1}$  and  $8 \text{ Mg C ha}^{-1}$ , respectively. The DWD pool also showed a decrease of about  $16 \pm 2 \text{ Mg C ha}^{-1}$  in the early stages of the chronosequence, which was followed by an increase of about  $6 \pm 1.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$  of buried wood pool in later stages, suggesting that significant transfer from DWD C to buried wood. In wet, cool and mosses-rich boreal forests such as the Forêt Montmorency, wood burial is a common phenomenon, and buried wood an abundant form of dead wood (Hagemann et al., 2010; Moroni et al., 2015). Besides, the accumulation curve of lignin in the FH horizons follows a remarkably similar pattern to that of buried wood, suggesting that variation of lignin in the FH horizons could be attributable to buried wood. It is possible that buried wood is, to a lesser extent, decomposed and incorporated to soil, but again, given the stability of soil C through the stand rotation, it is more probable that a major part of buried wood is breathed to the atmosphere and, marginally, leached towards the water system. The part of DWD C that is not transferred in buried wood or soil pools probably meets the same fate. Heterotrophic respiration, i.e.  $\text{CO}_2$  emissions induced by microorganisms activity (Olajuyigbe et al., 2012), is indeed the main process of dead wood decomposition (Harmon et al., 2011; Herrmann & Bauhus, 2013). Leaching is a non negligible (Kahl et al., 2015) but more marginal phenomenon compared to respiration; in boreal and temperate forests, the total export of DOC leaching out of soil profiles to water system is thought to range from  $0.5$  to  $47.6 \text{ mg g}^{-1} \text{ soil C year}^{-1}$  (Moore, Paré, & Boutin, 2008). As a matter of fact, woody material is not preferentially immobilised by microorganisms, the carbon use efficiency (CUE) for such recalcitrant organic matter being low (Cotrufo et al., 2013). Although it is plausible that a notable part of buried wood is breathed to the atmosphere once decomposed, the ultimate fate and importance of this C to soil stable organic matter remains unclear (Magnússon et al., 2016).

Despite the fact that a part of buried wood stock may have been a legacy from the previous stand, we can be confident that most of it has been produced during the

stand rotation. The residence time of buried wood can range from decades to centuries (Moroni et al., 2015). To consider buried wood as stable organic matter or not is, *inter alia*, a question of time scale. Our results showed an accumulation of buried wood in the second half of the chronosequence, meaning that the residence time of buried wood may exceed rotation length. This is consistent with the fact that in cold and moist environment such as the Forêt Montmorency, decomposition rate can be very low and buried wood remain intact for a long time (Hagemann et al., 2009). Nevertheless, this may also be observed in dryer, fire-driven boreal forests generally found in North America, as pyrogenic wood (*i.e.* char) is very resistant to decomposition due to its high lignin content (Knicker, 2011; Preston & Schmidt, 2006). Given the high abundance and the low decay rate of DWD derived buried wood, we suggest that DWD are contributing to C sequestration at the rotation scale.

#### 1.4.4 Management implications

This study emphasizes the importance of including dead wood (*i.e.* snags, stumps, DWD and buried wood) in our management efforts, and not only focus on live biomass C pools, as dead wood is a very important C pool in coniferious boreal ecosystems. In the Forêt Montmorency, since detrital biomass in early (*i.e.* 0-20 years) and mid-seral (20-40 years) succession stages contained more C than live biomass (mainly into FH horizons and DWD), management efforts should be careful to preserve these pools and/or maintain ecosystem processes that contribute to build these pools. It is therefore crucial that management policies take into account both the sink and source potentials of dead wood, and that can address the challenge of promoting the former, and limiting the latter.

In addition, forest managers should be aware of the variation of dead wood C stocks through time, and of the moment when total forest ecosystem C stocks are reaching their maximal value (*i.e.* at age 50 in our experimental conditions at the Forêt Montmorency). To promote the mitigation potential of forests, rotation length,



harvest timing and harvest intensity should be carefully managed given their high influence on dead wood C legacies and forest C sequestration. Considering the contribution of CWD to C sequestration, in the form of dead wood, at the rotation scale (i.e. 80 years), avoiding debris or residue removal should be considered. On the other hand, experimental data on harvest residue removal following clearcut showed that in Canadian forest conditions, the absolute quantity of debris seem to be mostly driven by stand natural characteristics and processes, rather than by residue removal operations for bioenergy production (Thiffault et al., 2014). Besides, rotation length should be at least 50 years or preferably longer to ensure the build up of CWD C stocks and the reaching of maximal stand C uptake.

Finally, it is essential to promote practices that protect the soil, as this study confirmed that soil (both FH and mineral horizons) is the most important forest C pool. Thus, we suggest to avoid forest floor scalping and limit important physical disturbances.

#### 1.4.5 Conclusion

This study determined the evolution pattern through time and the relative importance of carbon pools and estimated the carbon fluxes between those pools in a fir boreal forest in southeastern Canada. Despite its inherent and circumstantial limits, the chronosequence approach yielded probative and sensible results. Dead and live biomass contributions to total forest ecosystem C stocks were nearly equivalent, showing the great importance of detrital biomass C pool, while soil (both organic and mineral horizons) contained by far the largest C pool of the forest ecosystem. Total forest ecosystem C sequestration raised rapidly in early stand growth years and considerably slowed down, from age 50, yet never declining after this point, reaching on average 250 Mg C ha<sup>-1</sup>. This emphasizes the ability of stands to sequester C over all the rotation length, and possibly beyond. Organic (FH horizons) and mineral C stocks were constant through time, totalising an average of 156 Mg C ha<sup>-1</sup>, while dead

wood (snags, stumps, DWD and buried wood) followed a «U» shape pattern through time, totalising an average of 37 Mg C ha<sup>-1</sup>. In light of the above, it seems that DWD contribute minimally to soil C stocks, but rather contribute extensively to buried wood C stocks. Once buried, it appears that a small part of dead wood is incorporated to SOM (i.e. soil organic matter), but a large part of it is presumably breathed to the atmosphere and, subordinately, leached towards the water network. These results can help validate and improve current C dynamics simulation models and guide forest management practices conception for the purpose of climate change mitigation. Given the singularity of the Forêt Montmorency in terms of climate (i.e. high precipitation and altitude) and ecological conditions (i.e. scarcity of fires and vigorous, fast decaying moss layer promoting wood burial and limiting paludification), our results and management recommendations may not apply in contrasting boreal forests (i.e. drier, lower-altitude forests with a high burn rate). The ultimate fate of DWD C and its exact implication in SOM formation is still unclear and deserves further investigation. More empirical research is needed regarding C fluxes between pools, and it is necessary to expand the use of effective tools to assess it, such as compounds tracing methods using C isotopes or other specific markers able to reveal the path of dead wood C from intact to completely decayed states.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but de cette étude était de fournir une description exhaustive du cycle du carbone se déroulant dans une sapinière boréale du sud-est du Québec à l'aide de données empiriques. Dans le contexte actuel des changements climatiques, le secteur forestier est appelé à prendre part aux mesures d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre via l'adoption de pratiques d'aménagements forestier cherchant à maximiser le potentiel de séquestration de carbone des forêts. La connaissance fondamentale du cycle du carbone forestier est cruciale au développement et à l'adoption de telles pratiques. Or, elle demeurait jusqu'alors très fragmentaire, particulièrement en ce qui a trait aux échanges de carbone s'opérant entre les débris ligneux et le sol, deux réservoirs reconnus comme étant très importants en forêt boréale. Cette étude s'est donc particulièrement intéressée à cette question, tentant de déterminer le destin du carbone contenu dans les débris ligneux et l'importance, s'il y a lieu, de leur rôle dans la formation de la matière organique stable du sol. Ces questions soulèvent un intérêt grandissant en raison de l'essor que connaît la bioénergie issue de biomasse forestière (notamment sous forme de débris ligneux). Les lacunes dans la connaissance des échanges de C entre le sol et les débris ligneux sont attribuables à la complexité intrinsèque du sujet, mais également à son affiliation étroite à deux champs disciplinaires distincts, soit l'écologie et la pédologie forestières, qu'il est impératif de marier afin de faire avancer les connaissances sur la biogéochimie du carbone (Magnússon et al., 2016). Cette particularité pose un défi de nature épistémologique, car les deux disciplines évoluent séparément et en fonction de paradigmes de pensées différents, si bien que les définitions de certains concepts clés peuvent diverger, comme celui de la matière organique stable (MOS), par exemple :

pour d'aucuns, le bois enfoui est considéré comme de la MOS en raison de son temps de résidence élevé, alors que pour d'autres il ne s'agit pas de MOS car il subira un jour le processus de décomposition. Il est donc pertinent de souligner que l'un des obstacles à l'avancement dans ce domaine repose dans son caractère multidisciplinaire, et de réitérer l'importance d'un mariage des expertises impliquées et l'avènement d'un consensus autour des notions fondamentales le concernant. En outre, une difficulté importante de l'étude de la dynamique du carbone forestier réside dans l'échelle de temps sur laquelle elle se déroule : la durée de la révolution forestière dépasse largement celle d'un projet de maîtrise ou même celle d'une carrière entière en recherche. La méthode utilisée dans cette étude a tenté d'échapper à cette contrainte en utilisant une approche de chronoséquence, un procédé permettant de substituer le temps par l'espace. Une chronoséquence de coupe comprenant au total 36 placettes a été réalisée à la Forêt Montmorency, la forêt d'enseignement et de recherche de l'Université Laval. Le choix de ce site d'étude a été motivé par plusieurs éléments, mais principalement parce qu'il constitue un échantillon représentatif de la sapinière boréale aménagée et que les gestionnaires de l'Université Laval sont désireux de compenser les émissions de C des opérations courantes de l'Université par des pratiques d'aménagement à la Forêt. Afin de garantir la validité de la comparaisons des placettes entre elles, toutes les placettes choisies possédaient des caractéristiques écologiques similaires et avaient été coupées par tronc entier (résidus de coupe, c.à.d. branches et cimes, laissés au sol). L'âge des placettes échantillonnées variait de 1 à 80 ans, soit la durée moyenne d'une révolution forestière en forêt boréale aménagée. Un inventaire forestier s'est déroulé sur chacune d'entre elles, suivi de travaux en laboratoire visant à convertir la biomasse forestière inventoriée en tonnes de carbone à l'hectare. Un analyseur élémentaire organique et un analyseur de fibres ont respectivement été utilisés pour déterminer le contenu en carbone et en lignine (carbone récalcitrant) du sol, alors que le contenu en carbone de la biomasse aérienne a été déterminé en multipliant sa masse par 0,5.

Les résultats de cette étude ont permis de déterminer l'évolution de la taille ( $\text{Mg C ha}^{-1}$ ) des réservoirs de carbone forestier en fonction du temps après la coupe, leur importance relative (%) en fonction des classes d'âge du peuplement ainsi que les échanges de carbone s'opérant entre les réservoirs. Tout d'abord, les résultats suggèrent que les stocks de carbone du sol sont invariables dans le temps, totalisant en moyenne  $156 \text{ Mg C ha}^{-1}$ , tandis que les stocks de carbone du bois mort (chicots, souches, débris ligneux et bois enfoui) suivent un patron en forme de «U», totalisant en moyenne  $37 \text{ Mg C ha}^{-1}$ . De plus, il a été déterminé que la séquestration de carbone écosystémique total augmente rapidement dans les premières années de vie du peuplement, puis plafonne plus ou moins à environ  $250 \text{ Mg C ha}^{-1}$  vers 50 ans. Ensuite, la biomasse morte contient pratiquement autant de carbone que la biomasse vivante, tandis que le sol est, de très loin, le réservoir le plus important de l'écosystème. Par ailleurs, il semble que les débris ligneux ne contribuent que très peu à enrichir le stock de carbone du sol, mais contribuent massivement à enrichir celui du bois mort enfoui. Une fois enfoui, le bois mort semble être en petite partie intégré au sol sous forme de matière organique stable, mais principalement évacué dans l'atmosphère ou, marginalement, dans l'eau s'écoulant du profil de sol (carbone organique dissous). Finalement, le destin ultime du carbone des débris ligneux et l'exacte mesure de son implication dans la formation de la matière organique stable du sol demeure encore incertaine.

L'approche méthodologique employée, c.à.d. la chronoséquence de coupe, a généré des résultats d'une qualité et d'une robustesse jugées acceptables, tant sur le plan écologique que statistique. Les résultats sont particulièrement probants en ce qui concerne les courbes d'évolution des réservoirs de carbone dans le temps et la variation de l'importance relative des réservoirs de carbone dans le temps. Cependant, l'étude offre une contribution plus limitée à la question des échanges de carbone entre les réservoirs. En effet, les conclusions relatives à cette question de recherche sont davantage spéculatives que celles concernant l'évolution de la taille absolue et

relative des réservoirs de carbone dans le temps. De manière générale, la présente étude comporte quelques limites. Premièrement, la chronoséquence de coupe est une méthode possédant des limites inhérentes, puisqu'un assemblage de placettes d'âges différents ne peut reproduire de manière absolument identique la dynamique forestière se déroulant dans une seule et même placette sur plusieurs décennies. Il faut donc être conscient que les résultats produits par une chronoséquence de coupe peuvent plus ou moins s'écarter de la réalité écologique (Johnson et Miyanishi, 2008). Néanmoins, la chronoséquence demeure un outil important et souvent nécessaire dont l'utilisation peut être réussie si elle est judicieuse et appropriée, notamment pour les sols (Phillips, 2015; Walker *et al.*, 2010) et la succession forestière (Foster et Tilman, 2000). Deuxièmement, notre échantillon ne comprenait pas de placettes de 50 à 70 ans en raison du fait que le territoire de la Forêt Montmorency a été coupé en totalité à cette époque là. Cela a résulté en une chronoséquence discontinue et a pu diminuer la justesse de nos résultats d'évolution de la taille et de l'importance relative des réservoirs de carbone dans le temps. Toutefois, les tests statistiques ont révélé des corrélations fortes et des probabilités significatives pour la plupart des modèles, ce qui indique que les données étaient tout de même suffisantes pour répondre à nos objectifs. Par ailleurs, le fait que nous ne disposions pas de placettes plus âgées que 80 ans ne nous a pas permis de décrire la dynamique du carbone des vieilles sapinières boréales. Les résultats de cette étude s'appliquent à l'échelle de la révolution forestière (i.e 80 ans), mais ils n'en demeurent pas moins pertinents pour les aménagistes forestiers, qui le plus souvent ébauchent et réalisent leurs plans de récolte en fonction de cette échelle de temps. Troisièmement, l'utilisation de la lignine comme indicateur de la décomposition du bois, ou autrement dit comme indice ou signal chimique de la présence de bois décomposé dans les horizons FH, est une méthode perfectible compte-tenu des objectifs de l'étude. La lignine est en effet le produit final de la décomposition du bois, mais n'est pas un composé unique à la matière ligneuse proprement dite. De fait, la végétation de sous-bois, les feuilles et les aiguilles contiennent aussi de la lignine

et contribuent à la formation des horizons FH. Cela a pu nous faire croire à la présence de bois décomposé dans les horizons FH là où nous avons peut-être mesuré l'effet de ces autres types de matériel. Afin de fournir une réponse plus définitive à la question du destin du carbone des débris ligneux et à celle de leur participation à la formation de la matière organique stable du sol, il serait pertinent de trouver un indicateur plus spécifique de la présence de bois décomposé dans le sol ou d'utiliser une autre approche méthodologique. À ce titre, certaines études, telles que Clemmensen et al. (2013), utilisent un outil qui semble résolument performant pour traquer les déplacements du carbone d'un réservoir à l'autre : l'isotope stable du carbone, le  $C^{13}$ . En connaissant la concentration isotopique de bûches de bois en décomposition sur le sol, il serait possible de traquer le passage du carbone qu'elles contiennent vers les autres réservoirs. Une telle approche pourrait harmonieusement se jumeler à des initiatives aussi intéressantes et essentielles que le dispositif expérimental LOGLIFE (Cornelissen et al., 2012), par exemple. Il serait pertinent de déployer un tel dispositif en forêt boréale afin d'appuyer les résultats de cette étude et d'offrir une contribution substantielle à la question du destin du carbone des débris ligneux après la décomposition.

En fournissant des connaissances fondamentales sur la dynamique des réservoirs de carbone en forêt boréale aménagée, cette étude permettra d'abord de guider les pratiques d'aménagement forestier visant une productivité nette positive et la réduction des émissions de gaz à effet de serre. Cela est pertinent dans le cas des aménagements couramment pratiqués en forêt boréale visant un rendement soutenu, mais également pour les pratiques cherchant à optimiser le bilan énergétique du secteur forestier, telle que la récolte de biomasse forestière destinée à la production de bioénergie. Ainsi, cette recherche contribuera à la lutte contre les changements climatiques et au rayonnement du secteur forestier québécois en tant que modèle de foresterie durable. Ensuite, les résultats de cette étude permettront de valider et de parfaire les modèles existants de simulation de la dynamique du carbone forestier, qui

sont à la base de nombreuses études scientifiques et de l'élaboration de scénarios de bilans de carbone forestiers sous divers aménagements. Plus précisément, les courbes d'évolution des réservoirs de carbone forestiers dans le temps permettront de prédire les stocks de carbone à différents moments de la révolution forestière. Cette information est bien évidemment fort utile pour les aménagistes dans une optique de maximisation des stocks de carbone forestiers, mais peut l'être également dans la construction d'analyses de cycle de vie des produits forestiers. Dans un objectif de réduction des émissions de CO<sub>2</sub>, les paramètres cibles de l'aménagement forestier devraient être la longueur de la révolution, l'intensité de la récolte et le moment de la récolte. À la lumière des résultats, nous recommandons d'établir la durée de la révolution forestière à au moins 50 ans, moment où la séquestration de carbone du peuplement ralenti considérablement et atteint plus ou moins son maximum. Étant donné que la biomasse morte est un réservoir de carbone très important, il est nécessaire de ne pas seulement prendre en compte la biomasse vivante dans la planification forestière. Les aménagistes devraient être conscients de la fluctuation du contenu en carbone du bois mort au cours du temps et de ses potentiels de séquestration et d'émission de carbone. Les aménagements à préconiser sont ceux permettant de maximiser le premier et de minimiser le second de ces potentiels. En outre, cette étude confirme la présence de grandes quantités de bois mort enfoui dans le sol, ce qui souligne l'importance d'inclure cette forme de bois mort dans l'inventaire de la biomasse morte, sans quoi il en résulterait en une sous-estimation majeure des stocks de carbone forestiers. Cette étude a également démontré que le sol est le plus grand réservoir de carbone du peuplement, c'est pourquoi des aménagements assurant la protection du sol devraient être priorités.

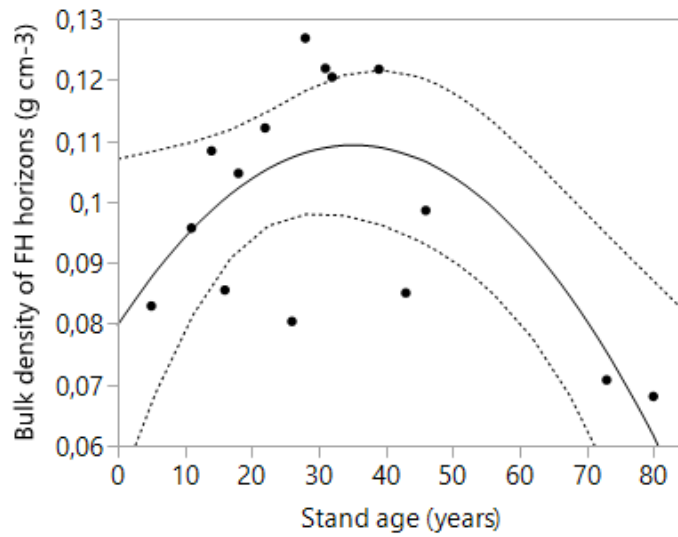
En somme, cette étude a enrichi les connaissances empiriques sur le cycle du carbone forestier boréal, ce qui permet de mieux comprendre et de gérer adéquatement les forêts boréales aménagées et leurs produits dans un contexte de changements globaux. En dépit de la contribution appréciable de cette étude à la description



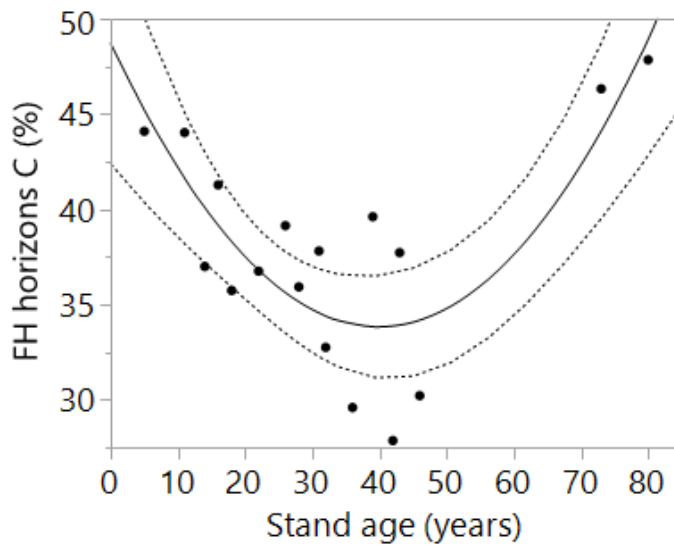
fondamentale de l'évolution, de la taille relative et des flux des réservoirs de carbone en sapinière boréale, de plus amples recherches sont nécessaires pour approfondir les connaissances au sujet de la biogéochimie du carbone en milieu forestier. Il serait notamment nécessaire d'améliorer les méthodes de quantification du carbone des réservoirs importants que sont les racines et le bois enfoui, qui sont difficiles à inventorier et par conséquent souvent sous-estimés. Les futurs efforts de recherche devraient avant tout et surtout se concentrer sur les transferts de carbone entre les réservoirs, qui demeurent les phénomènes les moins bien compris et quantifiés de la dynamique du carbone forestier.



APPENDICE A



**Figure A.1** Bulk density of FH horizons as a function of stand age.



**Figure A.2** Carbon content of FH horizons as a function of stand age



APPENDICE B

**Table B.1** Ecological and geomorphological characteristics of the chronosequence plots.

<b>Plot number</b>	<b>Parent material</b>	<b>Granulometry</b>	<b>Slope (%)</b>	<b>Aspect</b>	<b>Drainage</b>	<b>Ecosite</b>
1	Till	Loamy sand	26	274	Good	Balsam fir-white birch
2	Till	Loamy sand	34	270	Good	Balsam fir-white birch
3	Till	Loamy sand	21	270	Good	Balsam fir-white birch
4	Till	Loamy sand	21	280	Good	Balsam fir-white birch
5	Till	Loamy sand	26	256	Good	Balsam fir-white birch
6	Till	Loamy sand	14	292	Good	Balsam fir-white birch
7	Till	Loamy sand	26	274	Good	Balsam fir-white birch
8	Till	Loamy sand	34	270	Good	Balsam fir-white birch
9	Till	Loamy sand	21	270	Good	Balsam fir-white birch
10	Till	Loamy sand	21	280	Good	Balsam fir-white birch
11	Till	Loamy sand	26	256	Good	Balsam fir-white birch

12	Till	Loamy sand	14	292	Good	Balsam fir-white birch
13	Till	Sand	24	261	Medium with seepage	Balsam fir-white birch
14	Till	Sand	30	275	Medium	Balsam fir-white birch
15	Till	Sand	18	324	Medium with seepage	Balsam fir-white birch
16	Till	Sand	24	308	Medium with seepage	Balsam fir-white birch
17	Till	Loamy sand	25	303	Medium	Balsam fir-white birch
18	Till	Loamy sand	20	260	Medium	Balsam fir-white birch
19	Till	Loamy sand	17	308	Medium	Balsam fir-white birch
20	Till	Loamy sand	22	310	Medium	Balsam fir-white birch
21	Till	Loamy sand	24	297	Medium	Balsam fir-white birch
22	Till	Sand	29	240	Medium with seepage	Balsam fir-white birch
23	Till	Sand-Loamy sand	35	238	Medium	Balsam fir-white birch
24	Till	Sand	23	304	Medium	Balsam fir-white birch
25	Till	Loamy sand	16	289	Medium	Balsam fir-white birch
26	Till	Sandy loam	19	288	Medium	Balsam fir-white birch
27	Till	Loam	29	286	Medium	Balsam

						fir-white birch
28	Till	Loamy sand	21	320	Medium	Balsam fir-white birch
29	Till	Loamy sand	32	300	Medium	Balsam fir-white birch
30	Till	Loamy sand	27	292	Medium	Balsam fir-white birch
31	Till	Loamy sand	23	284	Medium	Balsam fir-white birch
32	Till	Loamy sand	34	252	Medium	Balsam fir-white birch
33	Till	Loamy sand	18	275	Medium	Balsam fir-white birch
34	Till	Loamy sand	32	261	Medium	Balsam fir-white birch
35	Till	Loamy sand	18	291	Medium	Balsam fir-white birch
36	Till	Loamy sand	34	288	Medium	Balsam fir-white birch





## RÉFÉRENCES

- Angers, V. A., Drapeau, P., & Bergeron, Y. (2012). Mineralization rates and factors influencing snag decay in four North American boreal tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 157–166. <https://doi.org/10.1139/X11-167>
- Association des produits forestiers du Canada. (2016). L'industrie canadienne des produits forestiers : une partie de La solution au défi des changements climatiques. Retrieved from [http://www.fpac.ca/wp-content/uploads/2016\\_ClimateChange\\_Summary\\_FR\\_web.pdf](http://www.fpac.ca/wp-content/uploads/2016_ClimateChange_Summary_FR_web.pdf)
- Bantle, A., Borken, W., Ellerbrock, R. H., Schulze, E. D., Weisser, W. W., & Matzner, E. (2014). Quantity and quality of dissolved organic carbon released from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition. *Forest Ecology and Management*, 329, 287–294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.035>
- Barrette, J., Pothier, D., & Ward, C. (2013). Temporal changes in stem decay and dead and sound wood volumes in the northeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(3), 234–244. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0270>
- Beaudoin, A., Bernier, P. Y., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X. J., Stinson, G., ... & Hall, R. J. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 521-532.
- Berg, B., Johansson, M.-B., Nilsson, K., Gundersen, P., & Norell, L. (2009). Sequestration of carbon in the humus layer of Swedish forests — direct measurements. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 962–975. <https://doi.org/10.1139/X09-022>
- Bergeron, O., Margolis, H. A., Black, T. A., Coursolle, C., Dunn, A. L., Barr, A. G., & Wofsy, S. C. (2007). Comparison of carbon dioxide fluxes over three boreal black spruce forests in Canada. *Global Change Biology*, 13(1), 89–107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01281.x>
- Berndes, G., Hoogwijk, M., & van den Broek, R. (2003). The contribution of biomass in the future global energy supply: a review of 17 studies. *Biomass and*

*Bioenergy*, 25(1), 1–28. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(02\)00185-X](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(02)00185-X)

Bernier, P., Fournier, R., Ungl, C., Robitaille, G., Lavign, M., & Boutin, R. (1999). Linking ecophysiology and forest productivity: An overview of the ECOLEAP project. *The Forestry Chronicle*, 75(3), 417–421. Retrieved from <http://pubs.cif-ifc.org/doi/pdf/10.5558/tfc75417-3>

Binkley, D., Stape, J. L., Ryan, M. G., Barnard, H. R., & Fownes, J. (2002). Age - related Decline in Forest Ecosystem Growth: An Individual - Tree , Stand - Structure Hypothesis. *Ecosystems*, 5, 58–67. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0055-7>

Błońska, E., Kacprzyk, M., & Spólnik, A. (2017). Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage. *Ecological Research*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1430-3>

Bond-Lamberty, B., Wang, C., & Gower, S. T. (2002a). Aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1441–1450. <https://doi.org/10.1139/X02-063>

Bond-Lamberty, B., Wang, C., & Gower, S. T. (2002b). Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 107(D23), WFX 1-1-WFX 1-10. <https://doi.org/10.1029/2001JD000839>

Brais, S., Paré, D., & Lierman, C. (2006). Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 2331–2340. <https://doi.org/10.1139/X06-136>

Canadian Forest Inventory Committee. (2004). Canada's National Forest Inventory: National Standards for Ground Plots Compilation Procedures, 5(October), 1–52.

Canadian Forest Inventory Committee. (2008). *Canada's National Forest Inventory ground sampling guidelines : specifications for ongoing measurement*. Retrieved from [https://nfi.nfis.org/documentation/ground\\_plot/Gp\\_guidelines\\_v5.0.pdf](https://nfi.nfis.org/documentation/ground_plot/Gp_guidelines_v5.0.pdf)

Carey, E. V., Sala, A., Keane, R., & Callaway, R. M. (2001). Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Global Change Biology*, 7(4), 339–344. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00418.x>

Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander,

- H., ... Lindahl, B. D. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, *339*, 1615–1618.
- Conant, R. T., Ryan, M. G., Ågren, G. I., Birge, H. E., Davidson, E. A., Eliasson, P. E., ... Bradford, M. A. (2011). Temperature and soil organic matter decomposition rates - synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology*, *17*(11), 3392–3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>
- Cornelissen, J. H. C., Sass-Klaassen, U., Poorter, L., van Geffen, K., van Logtestijn, R. S. P., van Hal, J., ... Hefting, M. M. (2012). Controls on Coarse Wood Decay in Temperate Tree Species: Birth of the LOGLIFE Experiment. *AMBIO*, *41*(S3), 231–245. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0304-3>
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Allison, S. D., Bauhus, J., Eggleton, P., Preston, C. M., ... Zanne, A. E. (2009). Plant traits and wood fates across the globe: Rotted, burned, or consumed? *Global Change Biology*, *15*, 2431–2449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01916.x>
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, *19*(4), 988–995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Cotrufo, M., Soong, J., Horton, A., & Campbell, E. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature*. Retrieved from <http://www.nature.com/ngeo/journal/vaop/ncurrent/full/ngeo2520.html>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, *440*(7081), 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- DeLuca, T. H., & Boisvenue, C. (2012). Boreal forest soil carbon: distribution, function and modelling. *Forestry*, *85*(2), 161–184. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps003>
- Dymond, C. C., Neilson, E. T., Stinson, G., Porter, K., MacLean, D. A., Gray, D. R., ... Kurz, W. A. (2010). Future spruce budworm outbreak may create a carbon source in Eastern Canadian forests. *Ecosystems*, *13*, 917–931. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9364-z>
- Environment and Natural Resources Canada. (2017). Canadian Climate Normals -

- Climate - Environment and Climate Change Canada. Retrieved July 7, 2017, from [http://climate.weather.gc.ca/climate\\_normals/index\\_e.html](http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/index_e.html)
- Forrester, J., Mladenoff, D., D'Amato, A., & Fraver, S. (2015). Temporal trends and sources of variation in carbon flux from coarse woody debris in experimental forest canopy openings. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3393-4>
- Foster, B. L., & Tilman, D. (2000). Dynamic and Static Views of Succession: Testing the Descriptive Power of the source. *Plant Ecology*, *146*(1), 1–10. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/20050873>
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Granpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., ... Bergeron, Y. (2008). *Am. nagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec. Retrieved from <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=UbIyIAP9EVwC&oi=fnd&pg=PR7&dq=Gauthier+et+al+2008&ots=aoyW1-Nop8&sig=IEUCqIZgZb-gXcR5mAwFnEKD1Pc#v=onepage&q=Gauthier+et+al+2008&f=false>
- Goodale, C. L., Apps, M. J., Birdsey, R. A., Field, C. B., Heath, L. S., Houghton, R. A., ... Shvidenko, A. Z. (2002). Forest carbon sinks in the Northern Hemisphere. *Ecological Applications*. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0891:FCSITN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0891:FCSITN]2.0.CO;2)
- Gough, C. M., Vogel, C. S., Kazanski, C., Nagel, L., Flower, C. E., & Curtis, P. S. (2007). Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *Forest Ecology and Management*, *244*(1), 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.039>
- Goulden, M. L., McMillan, A. M. S., Winston, G. C., Rocha, A. V., Manies, K. L., Harden, J. W., & Bond-Lamberty, B. P. (2011). Patterns of NPP, GPP, respiration, and NEP during boreal forest succession. *Global Change Biology*, *17*(2), 855–871. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02274.x>
- Hagemann, U., Moroni, M. T., Gleißner, J., & Makeschin, F. (2010). Accumulation and Preservation of Dead Wood upon Burial by Bryophytes. *Ecosystems*, *13*(4), 600–611. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9343-4>
- Hagemann, U., Moroni, M. T., & Makeschin, F. (2009). Deadwood abundance in Labrador high-boreal black spruce forests. *Canadian Journal of Forest Research*, *39*, 131–142. <https://doi.org/10.1139/X08-166>
- Harmon, M. E., Bond-Lamberty, B., Tang, J., & Vargas, R. (2011). Heterotrophic respiration in disturbed forests: A review with examples from North America. *Journal of Geophysical Research*, *116*(G4).

<https://doi.org/10.1029/2010JG001495>

- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., ... Cummins, K. W. (1986). Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems (pp. 133–302). [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60121-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60121-X)
- Hély, C., Bergeron, Y., & Flannigan, M. D. (2000). Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest: composition and load variations in relation to stand replacement. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(5), 674–687. <https://doi.org/10.1139/x99-256>
- Herrmann, S., & Bauhus, J. (2013). Effects of moisture, temperature and decomposition stage on respirational carbon loss from coarse woody debris (CWD) of important European tree species. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 28(4), 346–357. <https://doi.org/10.1080/02827581.2012.747622>
- Hu, Z., Xu, C., McDowell, N. G., Johnson, D. J., Wang, M., Luo, Y., ... Huang, Z. (2017). Linking microbial community composition to C loss rates during wood decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 104, 108–116. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.10.017>
- Jacobs, J., Work, T., Paré, D., & Bergeron, Y. (2015). Paludification of boreal soils reduces wood decomposition rates and increases wood-based carbon storage. *Ecosphere*, 6(12), 292. <https://doi.org/10.1890/ES14-00063.1>
- Jandl, R., Lindner, M., Vesterdal, L., Bauwens, B., Baritz, R., Hagedorn, F., ... Byrne, K. A. (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137(3), 253–268. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.09.003>
- Jang, W., Keyes, C. R., & Page-Dumroese, D. (2015). *Impact of Biomass Harvesting on Forest Soil Productivity in the Northern Rocky Mountains*. Retrieved from [https://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs\\_gtr341.pdf](https://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs_gtr341.pdf)
- Janowiak, M. K., & Webster, C. R. (2010). Promoting Ecological Sustainability in Woody Biomass Harvesting. *Journal of Forestry*. Retrieved from <http://cemendocino.ucdavis.edu/files/131364.pdf>
- Johnson, D. W., & Curtis, P. S. (2001). Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management*, 140, 227–238. Retrieved from [http://file.dnr.wa.gov/publications/em\\_fp\\_biomass\\_effects\\_of\\_forest\\_management\\_on\\_soil\\_c\\_and\\_n\\_storage.pdf](http://file.dnr.wa.gov/publications/em_fp_biomass_effects_of_forest_management_on_soil_c_and_n_storage.pdf)

- Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, *11*(5), 419–431. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x>
- Kahl, T., Baber, K., Otto, P., Wirth, C., & Bauhus, J. (2015). Drivers of CO<sub>2</sub> Emission Rates from Dead Wood Logs of 13 Tree Species in the Initial Decomposition Phase. *Forests*, *6*(7), 2484–2504. <https://doi.org/10.3390/f6072484>
- Knicker, H. (2011). Pyrogenic organic matter in soil: Its origin and occurrence, its chemistry and survival in soil environments. *Quaternary International*, *243*(2), 251–263. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.02.037>
- Kurz, W. A., Shaw, C. H., Boisvenue, C., Stinson, G., Metsaranta, J., Leckie, D., ... Neilson, E. T. (2013). Carbon in Canada's boreal forest — A synthesis 1. *Environ. Rev*, *21*, 260–292. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0041>
- Kurz, W. A., Dymond, C. C., White, T. M., Stinson, G., Shaw, C. H., Rampley, G. J., ... & Metsaranta, J. (2009). CBM-CFS3: a model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards. *Ecological modelling*, *220*(4), 480-504.
- Laiho, R., & Prescott, C. E. (2004). Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, *34*(4), 763–777. <https://doi.org/10.1139/x03-241>
- Lal, R. (2005). Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, *220*, 242–258. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.015>
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., & Bouget, C. (2011). Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, *11*(5), 1027–1039. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.004>
- Leblanc, M., & Bélanger, L. (2000). *La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région: une forêt boréale distincte*. Retrieved from <http://mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/recherche/Divers/Memoire136.pdf>
- Li, Z., Li-Min, D., Hui-Yan, G., & Lei, Z. (2007). Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, *18*(1), 48–54. <https://doi.org/10.1007/s11676-007-0009-9>
- Litvak, M., Miller, S., Wofsy, S. C., & Goulden, M. (2003). Effect of stand age on

- whole ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in the Canadian boreal forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 108(D3), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2001JD000854>
- Luysaert, S., Inglima, I., Jung, M., Richardson, A. D., Reichstein, M., Papale, D., ... Janssens, I. A. (2007). CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 13(12), 2509–2537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x>
- Luysaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., ... Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210), 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Magnani, F., Mencuccini, M., Borghetti, M., Berbigier, P., Berninger, F., Delzon, S., ... Grace, J. (2007). The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447(7146), 849–851. <https://doi.org/10.1038/nature05847>
- Magnani, F., Mencuccini, M., & Grace, J. (2000). Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell and Environment*, 23(3), 251–263. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00537.x>
- Magnússon, R. Í., Tietema, A., Cornelissen, J. H. C., Hefting, M. M., & Kalbitz, K. (2016). Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils. *Forest Ecology and Management*, 377, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.033>
- Makkonen, M., Berg, M. P., Handa, I. T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P. M., & Aerts, R. (2012). Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters*, 15(9), 1033–1041. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01826.x>
- Malmsheimer, R. W., Bowyer, J. L., Fried, J. S., Gee, E., Izlar, R. L., Miner, R. A., ... Stewart, W. C. (2011). Managing Forests because Carbon Matters: Integrating Energy, Products, and Land Management Policy. *Journal of Forestry*, 109(1), S7–S7. Retrieved from <http://www.ingentaconnect.com.proxy.bibliotheques.uqam.ca:2048/content/saf/jof/2011/00000109/a00107s1/art00002>
- Manies, K. L., Harden, J. W., Bond-Lamberty, B. P., & O'Neill, K. P. (2005). Woody debris along an upland chronosequence in boreal Manitoba and its impact on long-term carbon storage. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(2), 472–482. <https://doi.org/10.1139/x04-179>

- Martin, J. L., Gower, S. T., Plaut, J., & Holmes, B. (2005). Carbon pools in a boreal mixedwood logging chronosequence. *Global Change Biology*, *11*(11), 1883–1894. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01019.x>
- MDDELCC. (2015). Cible de réduction d'émissions de gaz à effet de serre du Québec pour 2030. Document de consultation. Retrieved June 2, 2017, from <http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/changementsclimatiques/consultations/cible2030/consultationPost2020.pdf>
- Millar, C. I., Stephenson, N. L., & Stephens, S. L. (2007). Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, *17*(8), 2145–2151. <https://doi.org/10.1890/06-1715.1>
- Mokany, K., Raison, R. J., & Prokushkin, A. S. (2006). Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, *12*(1), 84–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x>
- Moore, T. R., Paré, D., & Boutin, R. (2008). Production of Dissolved Organic Carbon in Canadian Forest Soils. *Ecosystems*, *11*(5), 740–751. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9156-x>
- Moroni, M. T., Morris, D. M., Shaw, C., Stokland, J. N., Harmon, M. E., Fenton, N. J., ... Hagemann, U. (2015). Buried Wood: A Common Yet Poorly Documented Form of Deadwood. *Ecosystems*, *18*(4), 605–628. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9850-4>
- Mund, M., Kummerow, E., Hein, M., Bauer, G. A., & Schulze, E.-D. (2002). Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe. *Forest Ecology and Management*, *171*, 275–296. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00788-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00788-5)
- Nabuurs, G.-J., Masera, O., Andrasko, K., Benitez-Ponce, P., Boer, R., Dutschke, M., ... Zhang, X. (2007). *Forestry. Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds)]. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Nappi, A., Déry, S., Bujold, F., Chabot, M., Dumont, M.-C., Duval, J., ... Bergeron, I. (2011). *La récolte dans les forêts brûlées-Enjeux et orientations pour un aménagement écosystémique*. Québec: ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts.
- Nave, L. E., Vance, E. D., Swanston, C. W., & Curtis, P. S. (2010). Harvest impacts



- on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 857–866. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.009>
- Olajuyigbe, S., Tobin, B., & Nieuwenhuis, M. (2012). Temperature and moisture effects on respiration rate of decomposing logs in a Sitka spruce plantation in Ireland. *Forestry*, 85(4), 485–496. <https://doi.org/10.1093/forestry/CPS045>
- Palviainen, M., & Finér, L. (2015). Decomposition and nutrient release from Norway spruce coarse roots and stumps – A 40-year chronosequence study. *Forest Ecology and Management*, 358, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.036>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333, 988–993.
- Peng, C., Zhang, L., & Liu, J. (2001). Developing and validating nonlinear height–diameter models for major Tree species of Ontario's boreal forests. *Northern Journal of Applied Forestry*, 18(3), 87–94(8). Retrieved from <http://www.ingentaconnect.com/content/saf/njaf/2001/00000018/00000003/art00004>
- Penman, J., Gytarsky, M., Hiraishi, T., Krug, T., Kruger, D., Pipatti, R., ... Wagner, F. (2003). Intergovernmental Panel on Climate Change Good Practice Guidance for Land Use, Land-Use Change and Forestry IPCC National Greenhouse Gas Inventories Programme. Retrieved from <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp>
- Phillips, J. D. (2015). The robustness of chronosequences. *Ecological Modelling*, 298, 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.018>
- Pienaar, L., & Turnbull, K. (1973). The Chapman-Richards generalization of Von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. *Forest Science*, 19(1), 2–22(21). Retrieved from <http://www.ingentaconnect.com/content/saf/fs/1973/00000019/00000001/art00002>
- Pietsch, K. A., Ogle, K., Cornelissen, J. H. C., Cornwell, W. K., Bönisch, G., Craine, J. M., ... Wirth, C. (2014). Global relationship of wood and leaf litter decomposability: the role of functional traits within and across plant organs. *Global Ecology and Biogeography*, 23(9), 1046–1057. <https://doi.org/10.1111/geb.12172>
- Portier, J., Gauthier, S., Leduc, A., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2016). Fire Regime along Latitudinal Gradients of Continuous to Discontinuous Coniferous

- Boreal Forests in Eastern Canada. *Forests*, 7(10), 211. <https://doi.org/10.3390/f7100211>
- Pregitzer, K. S., & Euskirchen, E. S. (2004). Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, 10(12), 2052–2077. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00866.x>
- Preston, C. M., & Schmidt, M. W. I. (2006). Black (pyrogenic) carbon in boreal forests: a synthesis of current knowledge and uncertainties. *Biogeosciences Discussions*, 3(1), 211–271. Retrieved from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00297763>
- Rasse, D. P., Rumpel, C., & Dignac, M.-F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, 269(1–2), 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Repo, A., Känkänen, R., Tuovinen, J.-P., Antikainen, R., Tuomi, M., Vanhala, P., & Liski, J. (2012). Forest bioenergy climate impact can be improved by allocating forest residue removal. *GCB Bioenergy*, 4(2), 202–212. <https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2011.01124.x>
- Russell, M. B., Fraver, S., Aakala, T., Gove, J. H., Woodall, C. W., D'Amato, A. W., & Ducey, M. J. (2015). Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management*, 350, 107–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.033>
- Russell, M. B., Woodall, C. W., Fraver, S., D'Amato, A. W., Domke, G. M., & Skog, K. E. (2014). Residence Times and Decay Rates of Downed Woody Debris Biomass/Carbon in Eastern US Forests. *Ecosystems*, 17(5), 765–777. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9757-5>
- Ryan, M. G., Binkley, D., Fownes, J. H., Giardina, C. P., & Senock, R. S. (2004). AN EXPERIMENTAL TEST OF THE CAUSES OF FOREST GROWTH DECLINE WITH STAND AGE. *Ecological Monographs*, 74(3), 393–414. <https://doi.org/10.1890/03-4037>
- Schulze, E.-D., Wirth, C., & Heimann, M. (2000). Managing Forests After Kyoto. *Science*, 289(5487), 2058–2059. <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2058>
- Seedre, M., Shrestha, B. M., Chen, H. Y. H., Colombo, S., & Jögiste, K. (2011). Carbon dynamics of North American boreal forest after stand replacing wildfire and clearcut logging. *Journal of Forest Research*, 16(3), 168–183. <https://doi.org/10.1007/s10310-011-0264-7>

- Smyth, C. E., Stinson, G., Neilson, E., Lemprière, T. C., Hafer, M., Rampley, G. J., & Kurz, W. A. (2014). Quantifying the biophysical climate change mitigation potential of Canada's forest sector. *Biogeosciences*, *11*, 3515–3529. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3515-2014>
- Stinson, G., Kurz, W. A., Smyth, C. E., Neilson, E. T., Dymond, C. C., Metsaranta, J. M., ... Blain, D. (2011). An inventory-based analysis of Canada's managed forest carbon dynamics, 1990 to 2008. *Global Change Biology*, *17*(6), 2227–2244. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02369.x>
- Strukelj, M., Brais, S., & Paré, D. (2015). Nine-year changes in carbon dynamics following different intensities of harvesting in boreal aspen stands. *European Journal of Forest Research*, *134*(5), 737–754. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0880-4>
- Strukelj, M., Brais, S., Quideau, S. A., Angers, V. A., Kebli, H., Drapeau, P., & Oh, S.-W. (2013). Chemical transformations in downed logs and snags of mixed boreal species during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, *43*(9), 785–798. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0086>
- Thiffault, E., Béchard, A., Paré, D., & Allen, D. (2014). Recovery rate of harvest residues for bioenergy in boreal and temperate forests: A review. *WIREs Energy and Environment*. <https://doi.org/10.1002/wene.157>
- Thiffault, É., Hannam, K. D., Paré, D., Titus, B. D., Hazlett, P. W., Maynard, D. G., ... Maynard, D. (2011a). Effects of forest biomass harvesting on soil productivity in boreal and temperate forests — A review. *Environ. Rev.*, *19*, 278–309. <https://doi.org/10.1139/A11-009>
- Thiffault, É., Paré, D., Brais, S., & Titus, B. D. (2010). Intensive biomass removals and site productivity in Canada: A review of relevant issues. *The Forestry Chronicle*, *86*(1), 36–42. Retrieved from <http://pubs.cif-ifc.org/doi/pdf/10.5558/tfc86036-1>
- Thiffault, E., Paré, D., Dagnault, S., & Morissette, J. (2011b). *Establishing permanent plots for monitoring the environmental effects of forest biomass harvesting: guidelines*. Québec: Laurentian Forestry Centre. Retrieved from <https://cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=32317>
- Tremblay, S., Ouimet, R., & Houle, D. (2002). Prediction of organic carbon content in upland forest soils of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, *32*(5), 903-914.
- Université Laval. (2017). À propos | Forêt Montmorency. Retrieved July 7, 2017,

from <http://www.foretmontmorency.ca/fr/a-propos/>

- Vance, E. D., Aust, W. M., Strahm, B. D., Froese, R. E., Harrison, R. B., & Morris, L. A. (2014). Biomass Harvesting and Soil Productivity: Is the Science Meeting our Policy Needs? *Soil Science Society of America Journal*, 78(S1), S95–S104. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.08.0323nafsc>
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>
- Weedon, J. T., Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Zanne, A. E., Wirth, C., & Coomes, D. A. (2009). Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters*, 12(1), 45–56. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x>
- Wiebe, S. A., Morris, D. M., Luckai, N. J., & Reid, D. E. B. (2014). The influence of coarse woody debris on soil carbon and nutrient pools 15 years after clearcut harvesting in black spruce—dominated stands in northwestern Ontario, Canada. *Écoscience*, 21(1), 11–20. <https://doi.org/10.2980/21-1-3647>
- Wu, J., Zhang, X., Wang, H., Sun, J., & Guan, D. (2010). Respiration of downed logs in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25(6), 500–506. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.524166>
- Yuan, Z. Y., & Chen, H. Y. H. (2010). Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, review and meta climate, fertility, and stand age: literature and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 29, 204–221. <https://doi.org/10.1080/07352689.2010.483579>
- Zeng, N. (2008). Carbon sequestration via wood burial. *Carbon Balance and Management*, 3(1). <https://doi.org/10.1186/1750-0680-3-1>
- Zhao-gang, L., & Feng-ri, L. (2003). The generalized Chapman-Richards function and applications to tree and stand growth. *Journal of Forestry Research*, 14(1), 19–26. <https://doi.org/10.1007/BF02856757>