

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

RELATION ENTRE LA MIXITÉ DU COUVERT FORESTIER ET LA PRODUCTIVITÉ
DANS LES JEUNES PESSIÈRES À MOUSSES SENSIBLES AU PROCESSUS DE
PALUDIFICATION

Thèse

présentée

comme exigence partielle

du doctorat en sciences de l'environnement

Par

Maísa De Noronha

Juillet 2025

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

RELATIONSHIP BETWEEN MIXTURE OF FOREST COVER AND PRODUCTIVITY
IN YOUNG MOSS SPRUCE SENSITIVE TO THE PALUDIFICATION PROCESS

Thesis

presented

as a partial requirement

doctorate in Environmental Sciences

By

Maísa De Noronha

July 2025

REMERCIEMENTS

Je souhaite exprimer ma profonde gratitude à mes directeurs de thèse exceptionnels, Alain Leduc et Yves Bergeron, pour m'avoir confié ce projet de recherche remarquable et pour la confiance qu'ils m'ont accordée tout au long de sa réalisation, même en pleine pandémie ! Leurs conseils éclairés, leur générosité, leurs suggestions toujours pertinentes et leur disponibilité, malgré leurs nombreuses responsabilités, ont été d'une aide inestimable. Je tiens également à remercier chaleureusement Benoît Lafleur pour m'avoir accueilli à la FERLD en 2019. Intégrer son équipe a été une véritable source d'inspiration et d'énergie, me permettant de rencontrer, d'échanger et de collaborer avec de nombreux autres étudiants de cycles supérieurs, ce qui a considérablement enrichi ma recherche. Je remercie aussi vivement Osvaldo Valeria pour m'avoir accueilli dans son laboratoire la même année. Enfin, un immense merci à Philippe Marchand pour ses conseils avisés et son aide précieuse dans mes analyses statistiques.

Je suis reconnaissante envers Danièle Laporte, Marie-Hélène Longpré et Sophie Laliberté pour leur précieuse assistance dans les questions administratives et logistiques. Je remercie Mélanie Desrochers pour son aide précieuse dans la création de toutes mes cartes, ainsi qu'à Annie DesRochers pour son soutien face aux défis de la vie d'étudiante internationale. Un merci spécial à Danielle Charron pour son accueil chaleureux, son soutien et sa résolution de mes problèmes logistiques lors des inventaires sur le terrain, de l'Abitibi à la Baie-James. Elle a été un modèle inspirant de force et de détermination pendant mon immersion en forêt boréale. Je tiens également à remercier Nicole Fenton et Julie Arseneault pour leur soutien dans l'identification des bryophytes et l'utilisation de leur laboratoire.

Je suis profondément reconnaissante envers Rock Ouimet pour ses conseils, sa générosité et sa motivation pendant les sept mois passés à préparer les sols, à arroser et à suivre quotidiennement les semis des épinettes noires dans la serre du Complexe Scientifique. Un grand merci à Martin Barrette pour son soutien dans la gestion de mes bases de données sur les traitements sylvicoles du MRNF. Mes remerciements vont également à Marc-Antoine Lambert et Nicole Drouin pour leur encadrement et

leur assistance dans la serre du MRNF ainsi que dans la préparation des échantillons d'analyse de sol. Je suis reconnaissante envers tous les employés du Complexe Scientifique pour leur gentillesse. Je remercie également les membres du jury de ma thèse pour leurs conseils et suggestions, en particulier Patricia Raymond, pour ses commentaires constructifs.

Je tiens à remercier nos partenaires financiers et collaborateurs, notamment le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), la Chaire industrielle et en aménagement forestier durable CRSNG-UQAT-UQAM (Chaire AFD), RYAM, MITACS, la fondation Jean-Jacques et Fernand Cossette, le DRF, le MRNF, le CEGEP de l'Abitibi-Témiscamingue (Rouyn-Noranda), la pépinière de Grandes-Piles et le laboratoire de chimie organique et inorganique du Complexe Scientifique.

Merci à Étienne Daigneault, Andréane Garant, Carla Carolina Moraes, Adriana Siminea et Raphaël Chavardes pour leur précieuse aide et leur collaboration sur le terrain, en particulier au début de la pandémie, des inventaires à l'identification des espèces en laboratoire. Nous avons partagé des moments mémorables sous la pluie, la grêle, la neige, la chaleur et les tempêtes, au cœur de la forêt boréale et à Ville Bois, en plus de partager des repas et de faire face aux moustiques. Un grand merci à Fatimata Niang, Maciré Fofana et Ange-Marie Botroh pour nos journées d'étude mémorables et nos discussions sur les statistiques et la vie. Je suis reconnaissante à Araucárias : Mari Marques, Bia Monteiro, Pati Stasiak et Cari Souza pour leur soutien moral pendant la pandémie. Merci à Nivaldo Eduardo Rizzi et Celso Newton (UFPR, Brésil). Merci infiniment à Laura, Vanessa et Fernanda Vieira pour tout le soutien que vous m'avez apporté dans la dernière ligne droite de ce doctorat. Votre aide m'a donné un élan dans un moment décisif. Enfin, un grand merci à tous mes amis qui m'ont soutenue de différentes manières tout au long de la préparation de ma thèse. Je voudrais également souligner les contributions spéciales de mes parents Mauro De Noronha, Saleti Alves et Joana Souza et toute ma famille, pour leur soutien inconditionnel. À mon amoureux conjoint Felipe Moreira [PT : pela leveza em meus picos] qui a été à mon côté toutes ces années, pour leur soutien avec nos filles.

DÉDICACE

*À toutes les mères qui ont commencé
leur parcours doctoral, mais qui, pour diverses
raisons, n'ont pas pu terminer leur travail. Que
leurs luttes et leurs rêves soient toujours rappelés.*

*A todas as mães que iniciaram o seu
percurso de doutorado, porém que, por motivos
diversos, não conseguiram concluir o seu trabalho.
Que suas lutas e sonhos sejam sempre
lembrados.*

*À Bethânia et Fiorella,
pour mon absence maternelle
événementielle (...)*

*À minhas garotinhas: Bethânia e Fiorella,
pela minha circunstancial ausência materna (...)*

Amo vocês



AVANT-PROPOS

Cette thèse de doctorat a été réalisée à Villebois (QC), Rouyn-Noranda (QC), Montréal (QC) et Québec (QC), à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT). Le corps de cette thèse est composé de trois articles scientifiques : deux rédigés en anglais et un en français, publiés ou destinés à être publiés dans des revues à comité de lecture. La thèse comporte également une introduction et une conclusion générales, rédigées en français.

La collecte des données, les inventaires de terrain, les travaux en serre, les analyses en laboratoire, les analyses statistiques, la confection des cartes, l'interprétation des résultats et la rédaction des chapitres de cette thèse ont été réalisés par Maísa De Noronha (MDN), avec la contribution du directeur Yves Bergeron (YB), du co-directeur Alain Leduc (AL) et du comité de recherche composé de Martin Barrette (MB) et Nicole Fenton (NF), ainsi que la collaboration de Rock Ouimet (RO), qui ont tous contribué de diverses manières au cours de cette recherche doctorale.

Yves Bergeron et Alain Leduc ont contribué à la conception de l'étude et ont aidé à l'interprétation des résultats. Tous les auteurs et co-auteurs ont participé aux révisions finales des articles et ont donné leur approbation. Ils ont également révisé de manière critique et constructive le contenu des articles.

Chapitre I. Introduction générale : Les mécanismes et les relations diversité-productivité.

Chapitre II. De Noronha, M., Ouimet, R., Barrette, M., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2022). Influence of Leaf Litter and Humus Composition on the Development of Black Spruce Seedlings: A Greenhouse Experimentation. *Forests*, 13(11), 1832.

Chapitre III. De Noronha, M., Fenton, N.J., Leduc, A., Bergeron, Y. Rôle de la proximité des essences feuillues sur la composition du sous-bois des jeunes pessières à mousse sensibles à la paludification. À soumettre dans la revue canadienne de recherche forestière.

Chapitre IV. De Noronha, M., Leduc, A., Barrette, M., Ouimet, R. & Bergeron, Y. (2023). Long-Term Silvicultural Strategies In Paludified Boreal Forests: Retaining Broadleaf Trees Enhances Yield And Alters Stand Composition Compared To Conifer Mixtures And Pure Stands. Canadian Journal of Forest Research. À soumettre dans la revue Frontiers in Forests and Global Change.

Chapitre V. Conclusion générale.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
DÉDICACE.....	iii
AVANT-PROPOS.....	iv
LISTE DES FIGURES	x
LISTE DES TABLEAUX	xiv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xvii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉ	xxi
RÉSUMÉ	xxii
ABSTRACT	xxiv
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE : LES MÉCANISMES ET LES RELATIONS ENTRE LES PEUPELEMENTS MÉLANGÉS ET LA PRODUCTIVITÉ EN FORÊT BORÉALE.....	1
1.1 Introduction	1
1.2 Les mécanismes et les relations diversité-productivité	5
1.3 Complémentarité des niches.....	6
1.4 Facilitation	8
1.5 Compétition.....	9
1.6 Effets des mécanismes sur les niches écologiques	10
1.6.1 La canopée : le partage de la ressource lumière	10
1.6.2 Le sous-bois et la productivité	13
1.6.3 Les sols et les racines : le partage de l'eau et des éléments nutritifs.....	16
1.7 Comparaisons générales de productivité entre les peuplements.....	17
1.8 Le rôle des mécanismes dans la dynamique forestière de pessière à mousses au Québec	21
1.9 Cette étude.....	24
CHAPITRE 2 INFLUENCE OF LEAF LITTER AND HUMUS COMPOSITION ON THE DEVELOPMENT OF BLACK SPRUCE SEEDLINGS: A GREENHOUSE EXPERIMENTATION	25

2.1	Abstract.....	26
2.2	Résumé	27
2.3	Introduction	28
2.4	Materials and Methods.....	31
2.4.1	Growing Substrate Source	31
2.4.2	Greenhouse Experiment and Sampling Design.....	33
2.4.3	Statistical Analysis	36
2.5	Results	37
2.5.1	Leaf Litter and Humus Nutrients before Treatment.....	37
2.5.2	Seedling Development and Humus Characteristics.....	38
2.5.3	Aerial Parts of spruce Seedlings	40
2.5.4	Root development.....	41
2.5.4.1	Root growth.....	43
2.5.4.2	Root weight	44
2.5.5	Humus pH.....	44
2.5.6	Humus Moisture Content.....	46
2.5.7	Foliage Nutrient Concentrations after Experiment	49
2.5.8	Humus Substrate Composition at the End of Experiment	52
2.6	Discussion.....	52
2.6.1	Humus Type Effect.....	53
2.6.2	Litter Type and Litter Addition Rate Effect	55
2.6.3	Management Implications	56
2.7	Conclusions.....	57
2.8	Author Contributions:.....	58
2.9	Funding:.....	58
2.10	Data Availability Statement:	58
2.11	Acknowledgments:.....	58
2.12	Conflicts of Interest:	58
CHAPITRE 3 RÔLE DE LA PROXIMITÉ DES ESSENCES FEUILLUES SUR LA COMPOSITION DU SOUS-BOIS DES JEUNES PEUPELEMENTS DANS LES ZONES DE PESSIÈRE À MOUSSE SENSIBLES À LA PALUDIFICATION.....		
3.1	Abstract.....	60
3.2	Résumé	61
3.3	Introduction	62
3.4	Matériels et méthodes.....	63
3.4.1	Aire d'étude.....	63

3.4.2	Collecte des données.....	66
3.4.3	Analyses statistiques.....	67
3.4.3.1	Groupes fonctionnels du sous-bois.....	68
3.4.3.2	Analyse des caractéristiques structurales des peuplements	68
3.4.3.3	Analyse de la composition des communautés	69
3.5	Résultat.....	70
3.5.1	L'influence des contextes proximaux sur le DHP, la hauteur, l'indice de compétition et les caractéristiques structurales des peuplements	70
3.5.2	Effets sur les sols	72
3.5.3	Diversité	73
3.5.4	Composition du sous-bois en fonction des contextes proximaux	78
3.6	Discussion.....	82
3.6.1	Effet de la mixité de la canopée sur la composition et la diversité du sous- bois.....	82
3.6.2	Effet de la mixité de la canopée sur les sols	84
3.6.3	Effet de la mixité de la canopée sur la taille des arbres	85
3.6.4	Implications en aménagement forestier	86
3.7	Conclusion	86
3.8	Contributions des auteurs :.....	87
3.9	Financement	87
3.10	Remerciements	88
3.11	Conflits d'intérêts.....	88
CHAPITRE 4 LONG-TERM SILVICULTURAL STRATEGIES IN PALUDIFIED BOREAL FORESTS: RETAINING BROADLEAF TREES ENHANCES YIELD AND ALTERS STAND COMPOSITION COMPARED TO CONIFER MIXTURES AND PURE STANDS		89
4.1	Abstract.....	90
4.2	Résumé	91
4.3	Introduction	92
4.4	Materials and Methods.....	93
4.4.1	Study Area	93
4.4.2	Stand selection.....	94
4.4.3	Silvicultural treatments	95
4.4.4	Statistical analysis.....	99
4.5	Results.....	102
4.5.1	Short- and long-term effects of silvicultural treatments on stand productivity across forest composition.....	102

4.5.2 How silvicultural treatment, understory, and stand composition explain long-term wood productivity	105
4.5.3 Understory associated with stand characteristics	108
4.6 Discussion	111
4.6.1 Initial conditions' importance in treatment effect	111
4.6.3 Implication for forest management	114
4.7 Conclusions.....	115
4.8. Author Contributions	116
4.9. Funding	116
4.10. Data Availability Statement:.....	116
4.11. Acknowledgments	116
4.12. Conflicts of Interest	117
CHAPITRE 5 : CONCLUSION GÉNÉRALE	118
5.1 Limitations de l'étude et perspectives de travaux de recherche futures	123
5.1.1 L'expérience en serre.....	123
5.1.2 L'étude sur les inventaires sur le terrain	124
5.1.3 L'étude basée sur les bases des données couvrant une trentaine d'années	125
ANNEXE A Informations supplémentaires du Chapitre 2 - Article 1.....	128
ANNEXE B Informations supplémentaires du Chapitre 3 - Article 2.....	138
ANNEXE C Informations supplémentaires du Chapitre 4 - Article 3.....	145
RÉFÉRENCES	148

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Principales différences entre monocultures et polycultures d'espèces d'arbres et quelques références associées: a. Lit de germination (Simard et al., 2011); complémentarité racinaire (Brassard et al., 2013); décomposition (Jean et al., 2020b), (Hoeber et al., 2020); aspects nutritionnels (Légaré et al., 2005a); Microorganismes du sol (Nagati, 2019), (Thoms et al., 2010), (Scheibe et al., 2015): b. pollinisateurs et dispersants (Isbell et al., 2017), (Kennedy et al., 2013), (Bos et al., 2007); sensibilité au vent (Dhôte 2005); complémentarité aérienne (Williams et al., 2017), (Forrester et al., 2013), (Ishii et al., 2013); variabilité nutritionnelle des litières (Hoeber et al., 2020), (Riegel et al., 1995), (Légaré et al., 2005a), (Légaré et al., 2001); Résistance aux parasites (Sala et Graham, 2002), (Luo et al., 2020), (War et al., 2012), (Haase et al., 2015): c. Réaction d'allélopathie (Zeng et Mallik, 2006), Yamasaki et al., 2011), Variabilité des espèces du sous-bois (Yu et Sun, 2013), (Lenière et Houle, 2006), (Costa, 2009), (Jean et al., 2020b); la régénération (Simard et al., 2011) : d. Variabilité génétique (Coelho de Souza et al., 2019): e. Résistance et résilience (Jactel et al., 2017), (Elton, 1958), (Bulleri et al., 2008) : f. Services écosystémiques (Gamfeldt et al., 2013) : g. Biodiversité (Liang et al., 2016).	18
--	----

Figure 1.2. Distribution des niches écologiques entre les épinettes et les peupliers faux-trembles.....	23
---	----

Figure 2.1. Study areas: (A). Location of the growing substrates for the greenhouse experiment in Eastern Canada. (B). Location of substrate sources in ecological regions in the boreal Black spruce forest of western Quebec (1: -79.249, 49.419; 2: 78.665, 49.497; 3: -78.655, 49.498). (C). Three distinct areas with young stands treated by precommercial thinning and susceptible to the paludification process.....	32
--	----

Figure 2.2. Boxplot of the aerial parts of black spruce seedling. The blue uppercase letters of each block of variables (i.e., StemGrowth, StemWeight and NeedlesWeight) correspond to multiple comparisons of treatments by means of Tukey test for the humus treatment (i.e., humus from pure stands of black spruce, humus from pure aspen stands, humus from mixed black spruce and aspen stands, and MRNF forest nursery soil). The black lowercase letters correspond to the Tukey test on different crushed leaf litter added to the surface of each humus treatment group, with their respective averages per litter group presented by the central circles of each group, and; the colored bars correspond to the percentage of litter addition/non-addition for each litter group. Different lowercase letter colors correspond to the type of litter added. control: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow, AUR: alder; PET: aspen. 39

Figure 2.3. Boxplot of the underground parts of spruce seedlings: the blue uppercase letters of each block of variables (i.e., RootGrowth and RootWeight) correspond to multiple comparisons of treatments by means of Tukey test for the humus treatment (i.e., humus from pure stands of spruce, humus from pure aspen stands, humus from mixed spruce and aspen stands, and MRNF forest nursery soil); the black lowercase letters correspond to the Tukey test on different crushed leaf litter added to the surface of each humus treatment group, with their respective averages per litter group presented by the central circles of each group, and; the colored bars correspond to the percentage of litter addition/non-addition for each litter group. Different lowercase letter colors correspond to the type of litter added. Control: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow; AUR: alder; PET: aspen. 42

Figure 2.4. Moisture content of the spruce seedling substrates in relation with humus substrate treatment, litter type treatment, and amount of litter: the blue uppercase letters correspond to the test to each humus treatment (e.g., spruce, mixed, nursery soils and aspen); the black lowercase letters

correspond to the test at different litter treatments (e.g., AUR, BOP, Control, BS, PET, SAL); and different colors lowercase letters correspond to the amount litter added on each humus treatment (e.g., no addition, 25%, 50% and 100%). 48

Figure 3.1. (A) Zones d'étude dans l'est du Canada, (B) Localisation des inventaires sur le terrain en fonction des régions écologiques de la forêt boréale d'épinette noire de l'ouest du Québec (1 : -79,249, 49,419 ; 2 : 78,665, 49,497), (C) Trois zones distinctes avec de jeunes peuplements traités par EPC et sensibles au processus de paludification (De Noronha et al. 2022), (D) Schéma des classes de contexte de proximité selon les 3 arbres les plus proches du centre de micro-placettes. 65

Figure 3.2. Indice de diversité de Rényi calculée pour quatre localisations différentes : Mixte EPN, Mixte PET, EPN et PET. 75

Figure 3.3. Courbe de raréfaction pour les différents contextes étudiés. La portion observée est représentée en trait continu et la courbe d'extrapolation en trait pointillé, la zone ombrée représente l'intervalle de confiance (95 %) basée sur une procédure de bootstrap avec 480 répliqués. 76

Figure 3.4. Composantes de la diversité β entre les classes de contexte proximal : Le « remplacement » indique un changement d'espèces du sous-bois entre deux classes, tandis que « l'imbrication » reflète une situation où les espèces d'une classe forment un sous-ensemble de celles d'une autre, plus riche en espèces. 77

Figure 3.5. L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée pour étudier les relations entre le sous-bois et les contextes des trois arbres les plus proches. Les flèches qui se rapprochent les unes des autres indiquent une corrélation élevée, tandis que celles qui s'éloignent signalent une corrélation faible. De plus, les variables peuvent présenter des relations à la fois positives et négatives sur les différents axes, Dim1 et Dim2. L'axe

Dim1 explique environ 69 % de la variabilité, tandis que l'axe Dim2 en explique environ 21 %. Voir l'annexe Tableau S. 3. 1. pour les codes...
 79

Figure 3.6. La boîte à moustaches illustre la répartition en pourcentage des communautés du sous-bois, classées selon les quatre contextes proximaux, au sein de quatorze groupes fonctionnels. Les pourcentages au niveau des micro-placettes, incluent les contrastes médians (lignes horizontales noires), les moyennes (cercles rouges) et les résultats du test de Tukey (lettres, $p < 0,05$). Les lettres minuscules indiquent les différences de pourcentage, selon les résultats du test de Tukey. 81

Figure 4.1. A: Location and spatial distribution of stands, treated and control, filtered for this study according to the different silvicultural treatments (i.e., CT, PCT and GLAGS), within the ecological regions where the stands are located, close to peatland sites. B: Location of study area in eastern Canada..... 94

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1.	Proportions (i.e., grams) of litter equivalent to 100%, 50% and 25% total weight of the collected surface of 16 m ² , added to each seedling per treatment. PET: aspen; BOP: white birch; AUR: alder; BS: spruce; SAL: willow.	35
Table 2.2.	Final pH changes over 150 days (measured at 2 cm depth from the surface every 25 days) $\pm$ SD according to humus categories and rate of litter addition. Litter treatments include PET (aspen), AUR (alder), SAL (willow), BOP (white birch), BS (spruce), and a control (no litter addition) for each litter rate (25%, 50%, and 100%) across different humus categories (aspen, mixed, spruce, and nursery). Significant differences between litter categories are indicated by lowercase letters in parentheses.	45
Table 2.3.	The final pH values (mean $\pm$ SD) of humus treatments (aspen, mixed, spruce, and nursery) with different litter types added (PET, AUR, SAL, BOP, and BS) are shown. Significant differences between average humus categories are indicated by lowercase letters in parentheses based on Tukey's test.	46
Table 2.4.	Foliar concentrations of B. spruce seedlings grown in humus from different forest stands and topped with different litter types (mean $\pm$ SD from all litter amounts added). PET: T. aspen; AUR: Alder sp.; SAL: Willow sp; BOP: White birch; BS: B. spruce; Control: no addition.....	50
Tableau 3.1.	Caractéristiques des contextes proximaux et leurs variables environnementales respectives, présentées sous forme de moyennes $\pm$ écart-type (SD). Les lettres entre parenthèses indiquent les différences significatives entre les contextes selon le test de Tukey ($p < 0,05$). Les lettres entre parenthèses indiquent les différences significatives entre les contextes selon le test de Tukey ($p < 0,05$), qui	

a été réalisé suite à des résultats significatifs de l'ANOVA, conformément aux conditions de normalité des résidus et d'homogénéité des variances..... **Erreur ! Signet non défini.**

Tableau 3.2. Résultats du test de Dunn pour les comparaisons entre groupes, avec p -values ajustées selon la méthode de Benjamini-Hochberg. . **Erreur ! Signet non défini.**

Tableau 3.3. Résultats de l'analyse PERMANOVA entre la composition des communautés végétales du sous-bois et les différentes variables environnementales..... 73

Tableau 3.4. Indices de diversité de Shannon, Simpson et Pielou pour les quatre classes de composition des micro-placettes selon leur contexte proximal.. **Erreur ! Signet non défini.**

Table 4.1. Stand according to silvicultural treatment (mean $\pm$ SE). * 1st measurement was considered as a control and the others measurement as treated to this treatment. **Erreur ! Signet non défini.**

Table 4.2. Explanatory variables and models tested to explain stand productivity characteristics after silvicultural treatment. **Erreur ! Signet non défini.**

Table 4.3. ANOVA: Effect of temporal BAI (i.e., average five-years basal area increment: $t_{initial}$ and t_{final} , $m^2 \cdot ha^{-1}$) in function to the silvicultural interventions (i.e., three modalities: CT, PCT and HARP) and different species mixtures stands (i.e., three modalities: stands mixed broadleaf with black spruce - BC; mixed stands of different conifers with black spruce - CC, and; black spruce pure stands) for treated and control stands (i.e., two modalities: treated/control) and the different types of soil moisture regime (i.e., two modalities: sub-hydric and hydric). Bold indicates statistical significance at $\alpha = 0.05$. **Erreur ! Signet non défini.**

- Table 4.4. Differences in AICc compared with the best model (ΔAICc), and weights of the models used to explain stand characteristics 25 years after treatment..... **Erreur ! Signet non défini.**
- Table 4.5. Stand mixture effect on the understory cover of four types, by soil moisture regime and measurement period. **Erreur ! Signet non défini.**

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ASM	<i>Aster macrophyllus</i> L.
AUR	<i>Alnus rugosa</i> (Du Roi) RT Clausen
BOP	<i>Betula papyrifera</i> Marsh
CHAMP.	<i>Champignon</i>
CHH	<i>Chiogenes hispidula</i> (L.) Torr. & A. Gray
CLB	<i>Clintonia borealis</i> (Ailton) Raf.
CLC	<i>Claytonia caroliniana</i> Michx.
CLT	<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo
COG	<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fernald
CON	<i>Cornus canadensis</i> L.
CPHRS / HARP	Coupe avec protection de l'haute régénération et des sols / harvest with advance regeneration protection
CT	Coupe totale
CYA	<i>Cypripedium acaule</i> Aiton
DIS	<i>Dicranium</i> sp.
DRD	<i>Dryopteris disjuncta</i> (Rupr.)
DRO	<i>Drosera</i> sp.
DRP	<i>Dryopteris phegopteris</i> (L.) C. Chr.
DRS	<i>Dryopteris spinulosa</i> (O.F. Müll.) Watt
EC	Éclaircie commerciale

EPA	<i>Epilobium angustifolium</i> L.
EPC	Éclaircie Précommerciale
EPN	<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP
EQS	<i>Equisetum</i> sp.
EQY	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.
ERE	<i>Acer spicatum</i> Lam.
FRG	<i>Fragaria</i> sp.
GAS	<i>Galium</i> sp.
GEM	<i>Geum macrophyllum</i> Willd.
GRS	<i>Gramineae</i> sp.
HIS	<i>Pilosella aurantiaca</i> (Fox and Cubs)
HYE	<i>Hypericum ellipticum</i> Hook
HYM	<i>Hypericum marylandicum</i> Biroli ex Colla
KAA	<i>Kalmia angustifolia</i> L.
LEG	<i>Ledum groenlandicum</i> Nutt.
LIB	<i>Linnaea borealis</i> L.
LYO	<i>Lycopodium obscurum</i> L.
LYS	<i>Lycopodium</i> sp.
MAC	<i>Maianthemum canadense</i> Desf.
MAU	<i>Malaxis unifolia</i> Michx.

NEM	<i>Nemopanthus mucronatus</i> (L.) Loes.
PCT	Precommercial thinning
PEB	<i>Populus balsamifera</i> L.
PES	<i>Petasites palmatus</i> (Ailton) A. Gray
PET	<i>Populus tremuloides</i> Michx.
PLS	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.)
PTC	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.
RIG	<i>Ribes glandulosum</i> Grauer
ROA	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.
RUP	<i>Rubus pubescens</i> Raf.
RYT	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.)
SAB	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.
SAL	<i>Salix</i> sp.
SMT	<i>Smilacina trifolia</i> (L.) Desf.
SOA	<i>Sorbus americana</i> Marshall
SOG	<i>Solidago gigantea</i> Ailton
SOS	<i>Solidago</i> sp.
SPA	<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow)
SPA	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow
SPCf	<i>Sphagnum fuscum</i> (Shimp.) Klinggr

SPCm	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.
SPCn	<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen
SPCp	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.
SPE	<i>Sphagnum</i> sp.
SPJ	<i>Sphagnum jensenii</i> H. Lindb.
SPP	<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.
SPRb	<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson
SPRs	<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.
SPSq	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome
SPW	<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow
SPWI	<i>Sphagnum wilfii</i> H.A. Crum
SPWU	<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.
TRB	<i>Trientalis borealis</i> Raf.
VAA	<i>Vaccinium angustifolium</i> Ailton
VIS	<i>Viola</i> sp.

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉ

%	Percent / Pourcentage
<	Less than / Inférieur à
>	Greater than / Supérieur à
$\leq$	Less or equal than / Inférieur ou égal à
$\geq$	Greater or equal than / Supérieur ou égal à
° C	Celsius degree / Degré Celsius
cm	Centimeter / Centimètre
g	Gram/ Gramme
Ha	Hectare
Km	Kilometer / Kilomètre
m	Meter / Mètre
mg	Milligram / Milligramme
yr	Year
α	Alpha
β	Beta
γ	Gamma

RÉSUMÉ

Les interactions entre les espèces d'arbres constituent des moteurs essentiels de la dynamique forestière, influençant de manière significative la productivité et la santé des écosystèmes forestiers. Cette étude examine les conséquences de ces interactions complexes dans des environnements spécifiques, en particulier aux phases initiales du développement forestier, où les peuplements subissent des interventions sylvicoles, et où des processus tels que la paludification limitent la capacité des forêts à atteindre tout leur potentiel de production de bois.

Trois objectifs principaux ont été établis. Tout d'abord, il s'agissait d'évaluer l'impact de la composition de l'humus, influencée par la décomposition de la litière de diverses espèces d'arbres, sur le développement des jeunes plants d'épinette noire. Ensuite, nous avons analysé l'effet de la proximité entre feuillus et conifères sur la composition du sous-bois dans des environnements vulnérables à la paludification. Enfin, nous avons évalué comment la diversité des essences feuillues et conifères affecte le rendement global des jeunes peuplements d'épinette noire après différents traitements sylvicoles.

Pour répondre à ces objectifs, plusieurs étapes de recherche ont été mises en œuvre. Des expériences en serre ont d'abord été réalisées pour évaluer l'effet de différentes litières sur la croissance des semis d'épinette noire. Ensuite, des inventaires forestiers ont permis d'examiner l'impact de la proximité entre feuillus et conifères, selon différentes proportions, sur les changements des groupements fonctionnels du sous-bois dans les zones sensibles à la paludification. Enfin, une base de données de plus de 30 ans de suivi des traitements sylvicoles a été analysée pour explorer la relation entre la productivité forestière dans différents traitements sylvicoles et la diversité du couvert forestier.

Les résultats de cette recherche révèlent plusieurs conclusions significatives. Premièrement, les jeunes plants d'épinette noire se développent de manière plus vigoureuse dans des sols issus de pessières à mousse où sont présentes des essences feuillues, ou dans des zones dominées par ces dernières. Cela souligne

l'importance des essences feuillues dans la formation d'un sol propice à la croissance des épinettes dans les premiers stades de développement de la forêt, notamment dans ces zones sensibles à la paludification. De plus, la proximité ou la présence d'espèces feuillues, indépendamment du peuplement environnant, apparaît comme un facteur déterminant qui limite les sphaignes de lumière, souvent rencontrées dans les vieilles forêts ou dans les zones paludifiées, tout en favorisant la croissance des herbacées. Par ailleurs, les traitements sylvicoles qui simplifient la composition du couvert forestier aux stades initiaux du développement forestier peuvent avoir des effets négatifs à long terme sur la productivité, en renforçant la tendance à la paludification. Cela souligne la nécessité de maintenir les essences feuillues lors des interventions sylvicoles dans les jeunes peuplements qui présentent des conditions mal drainées et sont sensibles à la paludification.

En conclusion, cette étude met en évidence l'importance d'une gestion forestière qui réoriente les ressources libérées par les traitements sylvicoles, fournies par les essences feuillues, vers les espèces commerciales souhaitées. Il est crucial d'éviter l'élimination des feuillus dans les zones à drainage mauvais et très mauvais au début de la formation de la forêt, car cela constitue une stratégie clé pour garantir la résilience et la productivité des forêts boréales à long terme, tout en ralentissant la paludification. Ces résultats remettent en question certaines pratiques sylvicoles qui privilégient uniquement les conifères dans le but de maximiser la production de bois, en particulier dans les jeunes forêts. Bien que les feuillus soient souvent perçus comme moins rentables, leur rôle dans la fertilité des sols, à court et à long terme, ainsi que dans la durabilité des forêts boréales, est indéniable.

Mots-clés : Sous-bois; sylviculture; litière forestière; humus; feuillus; épinettes noires.

ABSTRACT

Interactions between tree species are essential drivers of forest dynamics, significantly influencing the productivity and health of forest ecosystems. This study examines the consequences of these complex interactions in specific environments, particularly in the early phases of forest development, where stands undergo silvicultural interventions, and where processes such as paludification limit the ability of forests to reach their full wood production potential.

Three main objectives have been established. First, the goal was to assess the impact of humus composition, influenced by the decomposition of litter from various tree species, on the development of young black spruce seedlings. Next, we analyzed the effect of the proximity between broadleaf trees and conifers on the composition of the understory in environments vulnerable to paludification. Finally, we evaluated how the composition of broadleaf and coniferous species affects the overall yield of young black spruce stands after various silvicultural treatments.

To achieve these objectives, several research steps were implemented. Greenhouse experiments were initially conducted to evaluate the effect of different litter types on the growth of black spruce seedlings. Subsequently, forest inventories were carried out to examine the impact of the proximity between broadleaf trees and conifers, in different proportions, on changes in the functional groups of the understory in areas sensitive to paludification. Finally, a database with over 30 years of monitoring silvicultural treatments was analyzed to explore the relationship between forest productivity in different silvicultural treatments and the composition of the forest cover.

The results of this research reveal several significant conclusions. First, young black spruce seedlings develop more vigorously in soils derived from sphagnum peat bogs where broadleaf species are present or in areas dominated by them. This underscores the importance of broadleaf species in forming soil conducive to spruce growth in the early stages of forest development, particularly in areas sensitive to paludification. Furthermore, the proximity or presence of broadleaf species, regardless of the surrounding stand, appears to be a determining factor that limits light sphagnum, often

found in old forests or paludified areas, while promoting the growth of herbaceous plants. Moreover, silvicultural treatments that simplify the composition of forest cover in the early stages of forest development can have long-term negative effects on productivity by reinforcing the tendency toward paludification. This highlights the need to maintain broadleaf species during silvicultural interventions in young stands that exhibit poorly drained conditions and are sensitive to paludification.

In conclusion, this study emphasizes the importance of forest management that redirects the resources released by silvicultural treatments, provided by broadleaf species, towards the desired commercial species. It is crucial to avoid the elimination of broadleaf trees in poorly and very poorly drained areas in the early stages of forest formation, as this represents a key strategy to ensure the resilience and productivity of boreal forests in the long term while slowing down paludification. These results challenge certain silvicultural practices that prioritize conifers solely to maximize wood production, particularly in young forests. Although broadleaf trees are often perceived as less profitable, their role in soil fertility, both in the short and long term, as well as in the sustainability of boreal forests, is undeniable.

Keywords: Undergrowth; forestry; forest litter; humus; hardwoods; black spruces

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE : LES MÉCANISMES ET LES RELATIONS ENTRE LES PEUPLEMENTS MÉLANGÉS ET LA PRODUCTIVITÉ EN FORÊT BORÉALE

1.1 Introduction

La productivité d'une forêt résulte d'une interaction complexe entre des processus internes spécifiques des espèces végétales et des facteurs externes de l'environnement qui agissent conjointement pour façonner la dynamique du système environnement- plante (Gamfeldt et al., 2013), par des actions et des rétroactions (Billings, 1952). Les caractéristiques internes comprennent la génétique des espèces végétales et leurs réponses aux conditions externes, regroupées sous le terme de traits fonctionnels. Les conditions externes englobent divers aspects comme les caractéristiques édaphiques (Zhang et al., 2020), climatiques (Power et Auger, 2019), physiographiques (Nave et al., 2017) et biotiques. Cette dernière réfère à différents niveaux trophiques des relations intraspécifiques et interspécifiques (Paż-Dyderska et al., 2020).

Dans un écosystème forestier, chaque essence interagit à divers degrés en fonction de sa surface terrière, sa hauteur, son âge, son évolution et sa localisation spatiale, influençant ainsi les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du sol ainsi que la disponibilité des ressources, tant terrestres qu'aériennes, nécessaires à l'établissement, à la croissance et à la reproduction des arbres (Grondin et Cimon, 2003a). Dans un environnement favorable, une espèce peut accroître sa productivité, sa reproduction et sa survie (Smith et al., 1997; Wang et al., 2009), influençant à son tour les processus physiologiques, morphologiques et phénologiques individuels, depuis l'échelle cellulaire jusqu'à celle de l'individu (Lavorel et Garnier, 2002).

La croissance optimale des individus dépend de la demande en ressources spécifiques à chaque espèce et de la disponibilité de ces ressources. Par conséquent, les interactions au sein des peuplements mélangés celles observées dans les peuplements purs, pouvant entraîner différents niveaux de productivité pour une même espèce (Chamagne et al., 2017; Sterba et al., 2018). La diversité des groupes d'essences d'arbres et la composition du sous-bois, dans des conditions édaphiques et climatiques similaires, peuvent influencer de différentes manières la compétition, la complémentarité ou les effets de facilitation, modifiant ainsi les propriétés du sol et la

disponibilité des éléments nutritifs, avec des conséquences sur les rendements ligneux (Augusto et al., 2015; Caselli et al., 2020).

Plusieurs études menées à l'échelle du peuplement ont mis en évidence une relation positive entre la diversité fonctionnelle des arbres et la productivité forestière (Légaré et al., 2005; Pretzsch, 2014; Searle et Chen 2020). Cette relation s'explique par le fait que la diversité favorise la différenciation des ressources, stimulant ainsi la complémentarité des niches. Par conséquent, les peuplements diversifiés ont davantage de chance de contenir des espèces plus productives, grâce à l'effet de sélection opérant à l'échelle du peuplement (Gravel et al., 2009). En revanche, lorsque les systèmes s'approchent de la monoculture, les processus écosystémiques tels que la production primaire et la décomposition tendent à diminuer. On observe alors également une baisse de la stabilité et de la résistance face à des envahissements potentiels par des espèces exogènes ou nuisibles (Loreau et al., 2002; Hantsch et al., 2014). Par exemple, une plus grande diversité d'arbres peut augmenter la productivité de l'ensemble du peuplement (Mori, 2018; Coelho de Souza et al., 2019) ainsi que le taux de croissance des arbres individuellement (Chamagne et al., 2017). De plus, un peuplement diversifié présente certains avantages par rapport à sa fonction et ses services, comme une utilisation efficace des ressources du sol (Brassard et al., 2013), une plus grande biodiversité (Larsen, 1995), une meilleure résilience (Jactel et al., 2017) et un plus grand approvisionnement en habitats (Lengyel et al., 2020; Storch et al., 2020).

Les interactions intraspécifiques et interspécifiques peuvent jouer un rôle important dans la dynamique des écosystèmes, bien que, dans certaines études, la compétition intraspécifique peut avoir des effets plus importants sur la croissance que la compétition interspécifique et le climat (Oboite et Comeau, 2020). Les avantages des peuplements mixtes par rapport aux peuplements purs dépendent de plusieurs facteurs. Tout d'abord, le type et la disposition des espèces au sein des peuplements jouent un rôle crucial dans cette dynamique (Légaré et al., 2004). En outre, la qualité du site influence également les bénéfices observés : un site de haute qualité peut favoriser une meilleure croissance des arbres et, par conséquent, maximiser les

avantages des peuplements mixtes. Un autre élément important est le degré de différenciation dans l'environnement. Cette différenciation peut affecter les interactions entre les espèces et leur capacité à exploiter les ressources de manière complémentaire. Les traitements sylvicoles appliqués sont également déterminants, car ils modifient la structure et la composition des peuplements (Pretzsch, 2005). Enfin, le régime de perturbation, qu'il soit naturel ou anthropique, a un impact significatif sur la productivité des peuplements. Des perturbations régulières peuvent favoriser la diversité des espèces et améliorer la résilience des écosystèmes (Bergeron et al., 2014). Enfin, le régime de perturbation, qu'il soit naturel ou anthropique, a un impact significatif sur la productivité des peuplements. Des perturbations régulières peuvent favoriser la diversité des espèces et améliorer la résilience des écosystèmes (Mori, 2018). Selon Drever et al. (2006), les perturbations naturelles jouent un rôle critique en tant que générateur d'hétérogénéité structurale et de composition à plusieurs échelles, tandis que les perturbations anthropiques tendent à produire des forêts plus homogènes que celles naturellement générées. Dans l'ensemble, la complexité de ces facteurs se traduit par une grande variété de voies successionnelles, qui reflète les interactions entre les différentes composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème, et qui susciteront différentes réponses en termes de productivité.

La diversité des espèces d'arbres apparaît également pertinente pour l'aménagement écosystémique dans la plupart des écosystèmes forestiers, notamment à l'échelle d'un peuplement dans les zones de pessières à mousses. En général, cette diversité vise le maintien de l'intégrité et de la viabilité des écosystèmes forestiers en réduisant l'écart entre le milieu aménagé et le milieu naturel témoin (MFFP, 2021). Certaines études ont montré que les peuplements mixtes et/ou hétérogènes constituent une option favorable pour l'utilisation multiple de la forêt (Lähde et al., 1999; Messier et al., 2009). L'utilisation multiple de la forêt se réfère à la gestion intégrée des ressources forestières pour répondre à diverses demandes humaines tout en préservant les fonctions écologiques. Cela inclut la production de bois, la récolte de produits non ligneux (comme les champignons, les baies et les plantes médicinales), la

préservation de la biodiversité, la protection des ressources en eau, et la fourniture d'espaces récréatifs et de loisirs. En intégrant ces multiples usages, les gestionnaires forestiers peuvent mieux répondre aux besoins économiques, environnementaux et sociaux contemporains. Cette approche, axée sur la production ligneuse, devient de plus en plus orientée vers d'autres services écosystémiques de la forêt, afin de répondre aux nouvelles demandes mondiales de produits non ligneux et de biens intangibles. La diversité des espèces d'arbres dans les peuplements peut aussi stimuler l'augmentation de la production forestière, principalement dans les forêts en zones plus froides (Paquette et Messier, 2011; Vilà et al., 2013; Liang et al., 2016), même dans les secteurs moins diversifiés, comme la pessière à mousses boréale (Légaré et al., 2005; Fenton et al., 2005).

En général, les peuplements purs présentent un avantage majeur par rapport aux peuplements mélangés, car ils permettent de concentrer toutes les ressources du milieu sur la croissance d'une seule espèce, généralement celle présentant les caractéristiques les plus souhaitables telles que la qualité du bois ou la productivité (Kelty, 2006). Par ailleurs, le rendement global en volume de bois produit à partir de peuplements mélangés est plus variable que celui des peuplements purs (Lindén et Agestam, 2003). Cependant, les peuplements diversifiés posent des défis opérationnels et logistiques accrus en raison de la difficulté à sélectionner une combinaison d'arbres aux effets complémentaires, à prévoir avec précision la productivité des espèces commerciales désirées et à standardiser la logistique de coupe et de mécanisation (Spiecker, 2003).

Les préoccupations concernant les effets négatifs des peuplements purs, en particulier des peuplements monospécifiques de conifères, sont liées à leur moindre résilience face aux changements climatiques et aux perturbations naturelles telles que les incendies et les épidémies d'insectes ravageurs, ainsi qu'à la perte de productivité naturelle, comme dans les peuplements sensibles aux processus de paludification. La paludification est un processus d'accumulation excessive de matière organique dans le sol forestier, souvent causée par des conditions froides et humides, comme celles des forêts boréales. Elle résulte généralement de la décomposition lente de la litière

végétale, ce qui entraîne une épaisseur croissante de la couche organique, parfois dominée par des mousses comme les sphaignes. À long terme, cette accumulation réduit la disponibilité des nutriments et peut ralentir la croissance des arbres, rendant la forêt moins productive sur le plan commercial. Cela justifie une orientation des efforts d'aménagement vers une plus grande diversité d'arbres dans les peuplements (Knoke et al., 2008).

Certaines études ont identifié les mécanismes expliquant en quoi une plus grande diversité en espèces arborescentes favorise une plus grande productivité des peuplements forestiers. D'autres recherches ont mis en évidence les effets directement liés à la présence de certaines espèces individuelles plutôt qu'à la diversité en tant que telle (Nadrowski et al., 2010). Il est donc essentiel de comprendre les seuils de mixité optimale, c'est-à-dire les proportions minimales des essences d'arbres et leur répartition dans les peuplements, ainsi que les relations de compétition, de facilitation et de complémentarité entre les espèces, en tenant compte des conditions géoclimatiques.

Dans les sections suivantes seront exposées les contributions relatives des traits fonctionnels qui peuvent expliquer les mécanismes influençant la croissance, la survie et la productivité des peuplements. La pertinence de différentes représentations et conceptualisations des mécanismes sera également examinée dans le contexte de la forêt boréale actuelle.

1.2 Les mécanismes et les relations diversité-productivité

Ces dernières années, de nombreuses études ont mis en lumière l'importance de la complémentarité des niches écologiques pour expliquer les variations de production entre les peuplements monospécifiques et mixtes (Pretzsch, 2005). À l'échelle de l'arbre, les niches écologiques se réfèrent aux espaces occupés par les structures végétales, tant aériennes que souterraines (comme la canopée et les racines), où se déploient des interactions spécialisées entre les processus et leur environnement. Cette complémentarité entre les espèces et leurs niches respectives, ainsi que les

interactions de facilitation et de compétition, influencées par les diversités évolutives et les conditions géoclimatiques, contribuent à augmenter le rendement des peuplements (Cadotte, 2013).

Les mécanismes de facilitation, de complémentarité et de compétition pour l'accès aux ressources sont souvent utilisés comme des stratégies d'établissement, de croissance et de survie par les arbres vivant au sein d'un même peuplement. Cependant, ces interactions sont complexes et résultent de la conjonction de multiples facteurs physico-chimiques et biologiques, agissant à différentes échelles temporelles et spatiales. La diversité des espèces dans la strate supérieure de la forêt est étroitement liée à la disponibilité des ressources. L'hétérogénéité des ressources peut favoriser une plus grande diversité des espèces à travers divers mécanismes d'utilisation de ces ressources (Vandermeer, 1992). Ces ressources sont concurrencées ou partagées par les espèces végétales, que ce soit entre espèces ou au sein de la même espèce, à travers leurs structures et leurs organes vitaux.

Les variations dans la composition des espèces de la strate supérieure peuvent enrichir la diversité et améliorer la santé des strates inférieures, ce qui est considéré comme un impact positif (Fenton et Bergeron, 2011a) ainsi que sur la composition physico-chimique et biologique du sol, telles que les micros et macronutriments, la capacité d'échange cationique, le pH et les microorganismes associés (Riegel *et al.*, 1995). De plus, la disponibilité de la lumière et ses variations peuvent influencer les processus de régénération, de décomposition de la matière organique (Gottschall *et al.*, 2019) et de production.

1.3 Complémentarité des niches

D'après Bongers (2020) la complémentarité entre les espèces dans un peuplement forestier réside dans leurs différences en termes de besoins en ressources et de stratégies d'acquisition. Ce mécanisme, opérant à travers un processus de partitionnement, favorise une utilisation optimale des ressources disponibles (Loreau et Hector, 2001) qu'elles soient directes (telles que l'eau, la lumière, les nutriments, le

pH, la CEC) ou indirectes (comme l'humidité du sol, le microclimat, les microorganismes du sol et les pollinisateurs). Searle et Chen (2020) ont souligné que la complémentarité tire profit du non-recouvrement des traits fonctionnels des espèces d'arbres dans le mélange, et ces avantages peuvent être renforcés par des contraintes spatio-temporelles.

Del Río *et al.* (2014) notent que la complémentarité et la facilitation tendent à prédominer dans des conditions environnementales stressantes, tandis que la concurrence est plus prononcée dans des conditions favorables. Selon Forrester *et al.* (2013) les effets de la complémentarité peuvent s'intensifier avec l'amélioration des conditions de croissance pour différents agencements d'espèces. Cependant, l'optimisation de ces mécanismes peut varier en fonction de la disponibilité des nutriments et des conditions environnementales, principalement dictées par la lumière.

L'augmentation de la diversité spécifique favorise une variété plus étendue de traits fonctionnels, permettant ainsi aux espèces d'utiliser de manière efficace toutes les ressources disponibles et d'accroître la productivité globale de l'écosystème (Teshome *et al.*, 2020). Selon Potvin et Gotelli (2008), la complémentarité par différenciation peut conduire à une productivité accrue dans les peuplements mélangés par rapport aux monocultures dans des conditions similaires. Les recherches menées par Paquette *et al.* (2015), dans les forêts du nord-est du Canada indiquent que de nombreux traits fonctionnels sont conservés phylogénétiquement, suggérant que les espèces étroitement liées sur le plan évolutif peuvent occuper des niches similaires et être moins complémentaires. En outre, la complémentarité semble être plus significative dans les environnements des forêts mixtes boréales en raison de conditions extrêmes telles que l'amplitude thermique et les longues périodes froides, par rapport aux forêts tempérées, où un environnement plus stable et productif favorise probablement l'exclusion compétitive entre les espèces (Paquette et Messier, 2011).

1.4 Facilitation

La facilitation renvoie à des mécanismes avec des termes les plus variés, faisant référence à des interactions positives qui englobent couramment les mécanismes de complémentarité. Selon Callaway (2007), la facilitation est un effet positif d'une espèce sur l'autre, qui favorise la croissance ou la survie d'autrui, à travers des traits fonctionnels, de manière à ce qu'aucun ne soit affecté négativement. La facilitation comprend les interactions entre les organismes co-évolués et mutuellement obligatoires ainsi que des interactions facultatives entre les espèces qui ne sont pas liées de manière évolutive (Bulleri *et al.*, 2008).

Vandermeer (1992) a identifié un mécanisme qui modifie la façon dont les espèces utilisent les ressources dans les écosystèmes forestiers, favorisant une utilisation plus efficace et moins concurrentielle des ressources aériennes et souterraines en fonction de leurs caractéristiques fonctionnelles distinctes. Ce mécanisme est largement associé à des phénomènes évolutifs (Stachowicz, 2001; Bruno *et al.*, 2003).

Holzapfel et Mahall (1999) ont rapporté, dans leur étude, que les effets de facilitation peuvent être mesurés de manière bidirectionnelle entre voisins à travers des effets nets et que les effets positifs sont couramment masqués par des effets négatifs en raison de la complexité des interactions plante-plante, abordant le concept selon lequel la facilitation n'est pas forcément stimulée sous des situations stressantes. Cette dernière hypothèse est également renforcée dans les études de Maestre *et al.*, 2005, dans des zones arides et semi-arides, qui ont conclu que le rôle de facilitateur n'augmente pas avec le stress abiotique et que l'approche expérimentale influence fortement la relation observée entre le stress et les interactions plante-plante.

Il existe encore de nombreuses controverses sur l'effet positif du mécanisme de facilitation dans des conditions stressantes, ce qui a conduit He *et al.* (2013) à une analyse de 727 articles publiés à l'échelle mondiale sur cette relation. Touchant à la fois des plantes non vasculaires ou vasculaires dans des habitats aquatiques et terrestres, dans différents contextes, He *et al.*, (2013) suggèrent que dans seulement

un nombre limité de cas, les interactions de facilitation ne répondent pas au stress. L'effet du stress sur la facilitation ne résulte donc pas d'une relation de cause à effet.

1.5 Compétition

Selon Grace (2012), la compétition se définit comme un effet limitatif que les plantes peuvent avoir les unes sur les autres, indirectement ou directement, qui réduit ou empêche la croissance, la productivité et la survie des plantes, augmentant la sensibilité aux dommages des voisins, soit les plantes. Les interactions de compétition surviennent généralement lorsque des niches écologiques se chevauchent. Lorsque des espèces ayant les mêmes caractéristiques fonctionnelles, c'est-à-dire qui sont fonctionnellement redondantes dans l'écosystème (Vilà et Sardans, 1999), l'augmentation de la performance d'une espèce diminue la performance d'une autre espèce (Barry *et al.*, 2019).

Carmona *et al.* (2019) ont montré que la compétition entre plantes voisines peut influencer les interactions en modulant les hiérarchies compétitives et les différences de niches, selon les traits intra et interspécifiques, en fonction des besoins en ressources. Les interactions intraspécifiques peuvent réduire les hiérarchies des traits, avec des densités élevées pouvant entraîner une mortalité accrue due à la compétition pour les ressources limitées (Stachowicz, 2001). De plus, la présence d'autres espèces peut avoir un effet disproportionné sur les écosystèmes en fonction des assemblages fonctionnels (Jaillard *et al.*, 2018). "L'Assemblage fonctionnel" fait référence à des groupes d'espèces qui partagent des traits similaires et qui interagissent de manière similaire avec leur environnement, qui influencent leur rôle dans l'écosystème, comme leur utilisation des ressources. Wright *et al.* (2017), soulignent que les mélanges plus diversifiés ont une probabilité statistiquement plus élevée d'inclure des espèces particulièrement productives, notant que les espèces les plus productives en monoculture sont aussi de meilleurs compétiteurs en peuplements hétérogènes.

1.6 Effets des mécanismes sur les niches écologiques

L'apparition d'une espèce dans un certain environnement peut être fortement mise sous pression par les interactions entre les plantes qui affectent la structure et la dynamique de la communauté, résultant en un équilibre entre les interactions positives et négatives. La différence de productivité des peuplements mélangés par rapport aux peuplements monospécifiques résulte des variations des actions de ces mécanismes agissant entre : (i) la canopée, (ii) les sous-bois, et (iii) les architectures racinaires, qui sont déterminants et interconnectés dans la relation plant-plant, plant-milieu et milieu-perturbations (Nakashizuka et Kohyama, 1995; Zhao *et al.*, 2006).

1.6.1 La canopée : le partage de la ressource lumière

La stratification des peuplements joue un rôle important dans l'interception de la lumière, dans les activités photosynthétiques des plantes. Le type de structure de la canopée provoque des variations dans les processus de transpiration et d'étirement des cellules végétales (Campbell et Norman, 1989). Selon Binks *et al.*, (2020) l'humidité de la canopée influence la photosynthèse, le lessivage et le bilan énergétique et hydrique aérienne. Dans les forêts mixtes à plusieurs strates, la complémentarité des positions dans la canopée peut favoriser la coexistence due à la différenciation spatiale de la disponibilité de la lumière. Selon Rincón et Huante (1993), les ouvertures de la canopée influencent l'incidence de la lumière et sa composition spectrale, la température et l'humidité relative de l'air et du sol. Ces paramètres peuvent expliquer les différentes formations dans les sous-bois des forêts ainsi que déterminer la dynamique de la régénération et de croissance des essences.

La capture de la lumière dépend principalement des caractéristiques structurales de l'arbre (Bondeau *et al.*, 1999) et de ses voisins. Les arbres modifient leur environnement à mesure qu'ils croissent, favorisant la répartition spatio-temporelle des ressources dans les écosystèmes forestiers de manière plus hétérogènes dans les peuplements mélangés et moins hétérogènes dans les peuplements monospécifiques. Selon Morin *et al.* (2011), l'hétérogénéité des peuplements crée des

opportunit  s d'infiltration et d'interception de la lumi  re, qui est reconnue comme une ressource importante pour la croissance. La composition id  ale des esp  ces arborescentes optimise l'  laboration et l'assimilation des ressources, et donc la productivit  , et cela bien que l'utilisation de la lumi  re soit influenc  e par d'autres facteurs internes et externes au milieu.    mesure que le peuplement se d  veloppe, la lumi  re devient une ressource relativement plus limitante. Toute interaction qui am  liore la capture de la lumi  re ou l'efficacit   de son utilisation devrait   galement augmenter l'effet d'un m  lange d'esp  ces sur l'exploitation des ressources disponibles (Forrester *et al.*, 2013). Le couvert ombrag   prot  ge les sous-bois contre la photo-inhibition, les pertes d'humidit   et les temp  ratures extr  mes (Callaway, 1995).

La diff  renciation des niches des arbres occupant la canop  e d'une for  t peut modifier le gradient de lumi  re disponible pour la v  g  tation du sous-bois, ce qui peut influencer la diversit   et la productivit   du peuplement selon le patron spatial des arbres. Le gradient vertical de lumi  re solaire disponible dans une for  t, qu'elle soit homog  ne ou h  t  rog  ne, diminue de la cime des arbres au sol.    densit     gale, une plus grande diversit   d'esp  ces arborescentes entra  ne une plus grande variation de la lumi  re re  ue (Chen *et al.*, 2003 ; Forrester et Albrecht, 2014 ; Pretzsch, 2014 ; Wang *et al.*, 2003). Les for  ts mixtes et irr  guli  res favorisent une p  n  tration lumineuse plus douce que les monocultures (Fourrier *et al.*, 2015 ; Kohyama *et al.*, 2001 ; Rodr  guez-Rodr  guez *et al.*, 2023b).

La productivit   primaire terrestre d  pend de la capacit   des esp  ces v  g  tales    capter et    utiliser la lumi  re solaire par le processus de photosynth  se. Les plantes d  pendent de la photosynth  se pour construire toutes leurs structures    l'origine des squelettes de carbone,    travers l'acquisition d'eau, de nutriments, de lumi  re et du dioxyde de carbone (Flexas et Carriqu  , 2020). L'  volution de la structure foliaire favorise les taux de photosynth  se et donc l'absorption de dioxyde de carbone dans les feuilles    travers les stomates, qui permettent    la vapeur d'eau de s'  chapper (Tanner et Beevers, 1990).

Les réponses des feuilles à différents environnements lumineux varient considérablement au sein et entre les espèces (Souza *et al.*, 2009). Généralement, les feuilles des arbres feuillus qui poussent en plein soleil ont des feuilles épaisses avec une surface foliaire spécifique plus avantageuse (*specific leaf area*, SLA) (Liu *et al.*, 2012). Pour l'ensemble des groupes de conifères et feuillus qui poussent en pleine lumière, ils ont une masse foliaire par surface (*leaf mass-per-area*, LMA) supérieure et une concentration d'azote réduite (Martin *et al.*, 2020), par rapport aux conifères et feuillus qui poussent à l'ombre (Wyka *et al.*, 2012). Cela augmente le nombre de chloroplastes et la quantité d'enzymes photosynthétiques et, par conséquent, cela augmente la capacité photosynthétique par unité de surface foliaire (Evans et Poorter, 2001).

Les essences résineuses tolérantes à l'ombre présentent un taux réduit de la photosynthèse nette, de la concentration d'azote (Wyka *et al.*, 2012) et de la SLA par rapport aux essences feuillues (Reich *et al.*, 1997). Néanmoins, ils ont tendance à avoir une meilleure efficacité d'utilisation de la lumière dans des conditions lumineuses faibles (Flexas et Carriquí, 2020) et une habileté à fixer le carbone (Thom et Keeton, 2019). Les peuplements forestiers qui sont dominés par les espèces arborescentes intolérantes à l'ombre (conifères ou feuillus) transmettent plus de lumière que ceux dominés par des espèces résineuses tolérantes (Messier *et al.*, 1998a).

Les variations de hauteur et de diamètre des arbres d'une même espèce sont influencées par l'environnement, les interactions entre les plantes et les caractéristiques régionales. La plasticité phénotypique et morphologique des feuilles semble jouer un rôle plus important que les propriétés biochimiques du feuillage ou les stades de succession dans l'adaptation des arbres à différentes irradiances (Popma *et al.*, 1992; Niinemets *et al.*, 1998). Les parties les plus métaboliquement actives des plantes, comme les feuilles, les bourgeons et les racines, ont des teneurs plus élevées en nutriments en raison de leur implication dans les réactions enzymatiques et les processus de transfert d'énergie. Lorsque les feuilles tombent, elles enrichissent le sol en éléments nutritifs, bien que cela contribue peu à la biomasse totale des arbres. Ainsi, chaque essence végétale influence le sol à travers

ses feuilles, mais leur contribution à la biomasse forestière peut être relativement faible (Augusto *et al.*, 2014).

Dans les régions à longues périodes de froid, certaines espèces arborescentes réduisent leur activité métabolique pour stocker de l'énergie, notamment par la dormance hivernale. Le processus de dormance (également de sénescence hivernale.), influencé par divers facteurs environnementaux tels que la disponibilité de lumière, la saison et la température, affecte de nombreux aspects écologiques, y compris la formation de la litière et le cycle des nutriments. Pendant cette période, les niveaux d'azote diminuent dans les feuilles et les racines (Wojciechowska *et al.*, 2018). La sénescence influence de nombreux processus écologiques, de la formation de la litière au cycle des nutriments. Pendant cette période, l'azote est réduit dans les feuilles et les racines (Wojciechowska *et al.*, 2020).

En ce qui a trait aux forêts boréales, une utilisation plus efficace des ressources pourrait résulter de la présence de feuillus dans des plantations résineuses (Légaré *et al.*, 2001; Légaré *et al.*, 2005). Les mélanges d'espèces arborescentes tolérantes à l'ombre avec des espèces intolérantes à l'ombre pourraient entraîner une complémentarité des niches, en raison de la stratification potentielle du couvert, donc de l'occupation des espaces aériens. En corollaire, la présence de ces deux espèces d'arbres associées à différentes densités peut bénéficier à l'ensemble du peuplement et diminuer la compétition interspécifique. Dans ces régions, les espèces arborescentes résineuses et feuillus ont des effets variés sur le sous-bois et sol. Elles diffèrent aussi dans leur utilisation et leur besoin en ressources selon les différentes saisons, donc occupent des niches distinctes.

1.6.2 Le sous-bois et la productivité

La végétation du sous-bois est un bon indicateur du statut de la forêt, car elle varie en fonction de la structure, de la composition et de la diversité du couvert. Par conséquent, elle est reliée à différentes productivités forestières (MacLean *et al.*, 2010). Dans les écosystèmes forestiers, les interactions entre les arbres du couvert et les arbustes,

herbacées et/ou bryophytes du sous-bois sont régulées par une série de rétroactions (Cheng *et al.*, 2020). Ces rétroactions jouent un rôle important dans les cycles de nutriments du sol et le développement des peuplements.

Les plantes herbacées et les arbustes bas sont de forts compétiteurs pour l'eau et les éléments nutritifs, tandis que les arbustes hauts et les essences d'arbres entrent principalement en compétition pour la lumière (Fradette, 2014a). La lumière, les nutriments, le type de sol et ses caractéristiques physico-chimiques et biologiques influencent l'abondance et la diversité de l'ensemble de la communauté (Jobidon, 1995). Les changements naturels ou anthropiques dans la structure forestière influencent le taux de croissance des espèces de sous-bois et leurs interactions (Bergeron, 2000), créant un cycle de rétroactions qui modifie continuellement les dynamiques de ces communautés.

Certaines espèces comme les éricacées peuvent poser des problèmes au niveau commercial dans les pessières. En effet, elles peuvent favoriser la perte d'eau des sols humides par la transpiration (Ewers *et al.*, 2005) modifiant ainsi les conditions d'établissement et la régénération forestière parmi les essences du sous-bois. Par ailleurs, ces plantes ont développé divers traits, notamment la production de substances allélopathiques, qui leur permettent d'interférer avec la croissance des conifères. Ces interactions peuvent réduire la productivité des épinettes, même en présence d'une grande diversité d'espèces arborescentes.

Des études menées dans les pessières par Reicis *et al.* (2020) ont constaté que le traitement d'éclaircie précommerciale (EPC), bien qu'il puisse augmenter la croissance des conifères désirés à court terme, a des effets positifs sur les arbustes éricacées, principalement sur le *Kalmia angustifolia* L. qui pousse sur des dépôts de sols pauvres en nutriments, augmentant ainsi le risque d'établissement et de croissance des conifères d'avenir, en particulier sous des climats froids et humides.

À l'opposé, les pessières noires sur argile mésique se révèlent particulièrement sensibles à l'effeuillement par le tremble à la suite de coupe totale ou de préparation

de terrain, diminuant alors l'épaisseur de la couche organique (Laquerre *et al.*, 2009). En outre, les effets allopathiques négatifs du sous-bois constituent d'autres facteurs qui peuvent entraîner une réduction de la productivité. Zeng et Mallik (2006) ont montré également que plusieurs acides phénoliques d'origine des éricacées inhibent la croissance de la racine primaire des épinettes noires.

Selon Berger et Puettmann (2000), certains niveaux de diversité des espèces d'arbres dans les peuplements des forêts froides étaient différemment associés à la diversité des espèces herbacées. Ils ont trouvé une plus grande diversité d'espèces herbacées dans les monocultures de *Populus tremuloides* Michx. (PET) et moins de diversité d'herbacées dans les peuplements avec présence de conifères. Ces résultats s'avèrent compatibles avec ceux des études menées par Natalia *et al.* (2008) dans les peuplements boréaux, qui ont observé que là où il y a prédominance de litières de tremble, se développe un sol riche qui favorise la croissance des plantes herbacées du sous-sol qui, à leur tour, limitent la croissance des mousses. Avec la diminution d'espèces vasculaires dans les forêts boréales, il y a l'augmentation d'espèces des strates muscinales. Fenton *et al.* (2007) ont confirmé que la présence de bois mort et l'ouverture de canopée peuvent aussi stimuler l'établissement de la strate muscinale. Les peuplements avec un sol plus acide et pauvre permettent aux éricacées, qui ont une croissance plus lente, de dominer la strate de sous-bois (Chipman et Johnson, 2002), ce qui peut également indiquer les premiers signes de paludification.

L'accumulation de la couche organique dans le sol joue un rôle essentiel dans la dynamique des forêts boréales. Les mousses, qui dominent le sol forestier dans ces écosystèmes, sont des indicateurs précieux des changements environnementaux et ont un impact significatif sur l'écosystème (Fenton et Bergeron, 2006a). Elles agissent également comme isolant du pergélisol, permettant ainsi à ces forêts de servir de puits de carbone (Beringer *et al.*, 2001). Le pergélisol, composé de sol, de roches, de bois et d'autres matières organiques gelées en permanence, stocke environ 60 % du carbone des sols mondiaux, bien que cette zone ne représente que 15 % de la superficie mondiale des sols (Turetsky *et al.*, 2020). Ce carbone est stabilisé grâce aux mousses, qui empêchent le pergélisol de dégeler et de libérer le carbone

accumulé, ce qui contribue ainsi à la lutte contre les émissions de gaz à effet de serre (Goulden *et al.*, 1998; Yi *et al.*, 2007). Ainsi, les sphaignes et autres bryophytes jouent un double rôle écologique à prendre en compte : d'une part, elles favorisent la paludification, ce qui peut freiner la productivité forestière, mais d'autre part, elles aident à conserver le carbone dans le sol, contribuant à la stabilité climatique.

1.6.3 Les sols et les racines : le partage de l'eau et des éléments nutritifs

L'histoire de l'utilisation des terres révèle que les sols les plus fertiles ont été dédiés à l'agriculture, laissant souvent marginalement en forêt les terres moins accessibles ou chimiquement pauvres (Augusto *et al.*, 2000). Cette demande nutritionnelle dépend des espèces et de leur environnement, influençant la structure et le développement de la communauté forestière (Laclau, 1997; Augusto *et al.*, 2000).

Dans la forêt boréale, des études montrent que les peuplements hétérogènes favorisent une production racinaire plus élevée que les peuplements monospécifiques (Brassard *et al.* 2013). Les essences feuillues peuvent stimuler la croissance racinaire des essences conifères en raison de leurs racines plus profondes, comparées aux racines peu volumineuses des essences résineuses. Toutefois, dans les régions riches en mousses et sphaignes, la croissance verticale des strates muscinales peut contraindre les épinettes noires à développer un système racinaire superficiel, entravant leur croissance (McEwen, 1966; Jobidon, 1995).

Les peuplements riches en espèces peuvent améliorer la santé des sols, ce qui favorise une productivité accrue par rapport aux monocultures, selon Forrester et Bauhus, (2016). L'azote minéral est crucial pour le fonctionnement des sols, et son utilisation différenciée par les communautés d'arbres reflète leur complémentarité racinaire fonctionnelle. Les essences feuillues peuvent améliorer les conditions de croissance des essences résineuses en augmentant la disponibilité d'éléments nutritifs tels que l'azote, comme le suggère Jean *et al.* (2017).

La diversité des espèces dans les communautés végétales repose sur la partition des ressources et la complémentarité fonctionnelle des traits racinaires, comme le

souligne Laamrani et al. (2020). Néanmoins, dans les forêts vulnérables à la paludification, une diminution de la disponibilité des éléments nutritifs du sol favorise les espèces les moins exigeantes, entraînant une restructuration des communautés vers des forêts paludifiées, comme l'indiquent Klimova *et al.*, (2020). Par ailleurs Lafleur et al. (2018) soulignent qu'il est essentiel de prendre en compte d'autres aspects bénéfiques des écosystèmes forestiers, tels que la biodiversité et la séquestration du carbone, pour maintenir ou améliorer la productivité des peuplements boréaux susceptibles à la paludification.

1.7 Comparaisons générales de productivité entre les peuplements purs et mixtes

Les peuplements purs sont souvent comparés aux peuplements mélangés pour souligner les effets bénéfiques de la diversité. D'après les éléments présentés dans ce travail, les effets des peuplements purs par rapport à ceux qui présentent une grande diversité d'espèces arborées varient et sont complexes selon les différentes formations forestières. Toutefois, certains aspects communs se dégagent, en particulier dans les zones froides (Figure 1.1).

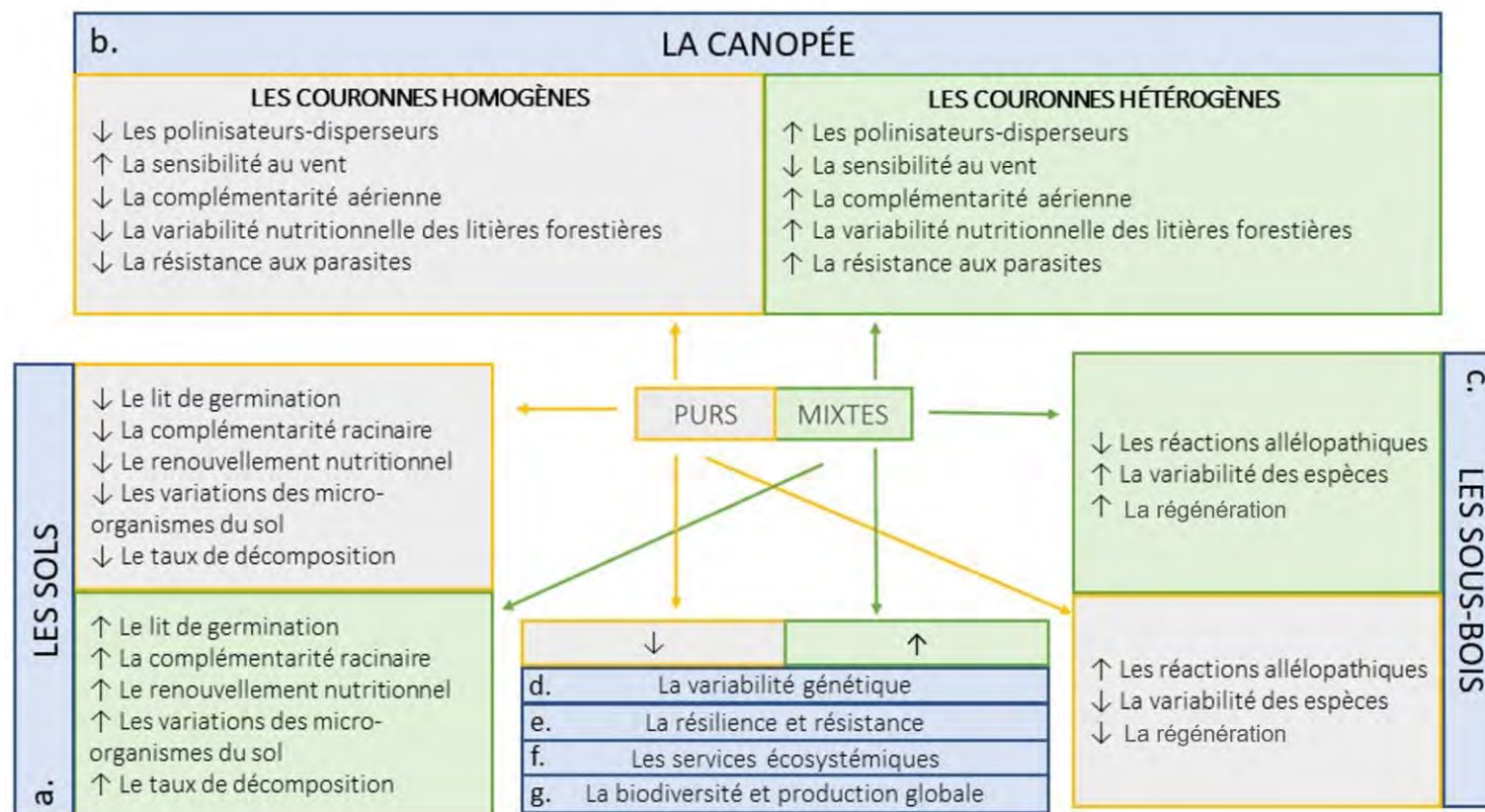


Figure 1.1. Principales différences entre monocultures et polycultures d'espèces d'arbres et quelques références associées:

Figure 1.1 : (Suite) a. Lit de germination (Simard et al., 2011); complémentarité racinaire (Brassard et al., 2013); décomposition (Jean et al., 2020b), (Hoeber et al., 2020); aspects nutritionnels (Légaré et al., 2005a); Microorganismes du sol (Nagati, 2019), (Thoms et al., 2010), (Scheibe et al., 2015): b. pollinisateurs et dispersants (Isbell et al., 2017), (Kennedy et al., 2013), (Bos et al., 2007); sensibilité au vent (Dhôte 2005); complémentarité aérienne (Williams et al., 2017), (Forrester et al., 2013), (Ishii et al., 2013); variabilité nutritionnelle des litières (Hoeber et al., 2020), (Riegel et al., 1995), (Légaré et al., 2005a), (Légaré et al., 2001); Résistance aux parasites (Sala et Graham, 2002), (Luo et al., 2020), (War et al., 2012), (Haase et al., 2015): c. Réaction d'allélopathie (Zeng et Mallik, 2006), Yamasaki et al., 2011), Variabilité des espèces du sous-bois (Yu et Sun, 2013), (Lenière et Houle, 2006), (Costa, 2009), (Jean et al., 2020b); la régénération (Simard et al., 2011) : d. Variabilité génétique (Coelho de Souza et al., 2019): e. Résistance et résilience (Jactel et al., 2017), (Elton, 1958), (Bulleri et al., 2008) : f. Services écosystémiques (Gamfeldt et al., 2013) : g. Biodiversité (Liang et al., 2016).

En général, les mécanismes de complémentarité de niche, de facilitation et de compétition agissant à travers la canopée, le sous-bois et le sol sont souvent interconnectés et corrélés à la composition, donc aux variabilités génétiques filtrées par les caractéristiques du milieu. Cela peut rendre difficile la distinction de certains mécanismes actifs. Bien que l'évaluation de leur impact sur la productivité soit plus courante et plus simple à interpréter, elle n'est pas exhaustive, car ces processus sont complexes.

Selon Ali *et al.* (2020), les effets positifs des facteurs climatiques, liés à l'énergie disponible, favorisent l'augmentation de la biomasse. Cependant, les mécanismes écologiques et les facteurs de stimulation de la productivité peuvent varier selon la spécificité des écorégions, des sites, et d'autres conditions variables, dépendant ainsi du contexte. De nombreuses études suggèrent que le degré de variation des connexions entre les caractéristiques des espèces et des communautés végétales est un facteur majeur influençant la production des espèces commerciales désirées. Cependant, ces relations complexes entre une diversité accrue des espèces ont également des implications importantes face au changement climatique (Jourdan *et al.*, 2020), au rétablissement post-perturbation (Schmitt *et al.*, 2020), à l'optimisation de la plasticité morphologique (Altinmazis-Kondylis *et al.*, 2020), au stockage du carbone (Pan *et al.*, 2013), entre autres sujets abordés dans cette revue.

Selon Waide *et al.* (1999), la relation entre diversité et productivité peut sembler contradictoire en raison de la complexité des facteurs sous-jacents, tels que la qualité des peuplements – c'est-à-dire leur composition en espèces, leur structure et leur âge – ainsi que la fertilité des sols et les variations climatiques, qui influencent toutes deux les variables de diversité et de productivité, renforçant ainsi la corrélation observée (Wardle, 1999). De plus, les approches théoriques suggèrent que la relation entre diversité spécifique et productivité dépend de l'échelle temporelle et spatiale des études.

1.8 *Le rôle des mécanismes dans la dynamique forestière de pessière à mousses au Québec*

Au Québec, l'aménagement écosystémique des forêts a été instauré en 2010 (Québec, 2015), en adaptant les pratiques d'aménagement selon la composition des espèces arborescentes, les processus et les perturbations naturelles. Toutefois, les forêts boréales non aménagées présentent une grande variabilité de structure et de dynamique : dans les régions plus au nord, la forêt est dominée par les conifères, notamment l'épinette noire, avec la présence de certains feuillus tels que les trembles, les saules et les bouleaux, entre autres. En revanche, dans les régions du sud, la forêt est dominée par les feuillus. L'aménagement écosystémique est adapté selon les régimes de perturbations naturelles propres à chaque type de forêt (Bergeron *et al.*, 1999).

Dans la région des Basse-Terre de l'Abitibi et de la Baie-James, particulièrement sur la Ceinture d'argile, une grande proportion des pessière à mousses est propice à la paludification (Simard *et al.*, 2009a) et en conséquence naturellement peu productive (Fenton *et al.*, 2013). Dans ces régions, les peuplements d'épinette noire ont longtemps été récoltés par de la coupe totale (Lafleur *et al.*, 2018a). À l'inverse, dans les zones plus au sud où la dynamique forestière est dominée par les perturbations à petite échelle, comme la formation de trouées (c.-à-d., incluent principalement les chutes d'arbres individuels ou en petits groupes, causées par des événements comme les tempêtes de vent, le vieillissement des arbres, les attaques d'insectes ou les maladies), la coupe partielle a été privilégiée pour imiter ce type de perturbation (Bergeron *et al.*, 1999). Cette distinction entre les méthodes de récolte souligne l'importance des interactions entre les espèces dans les peuplements forestiers. En effet, les études préalables ont montré que, dans les peuplements matures, la présence des espèces arborescentes feuillues améliore la croissance des épinettes noires (Légaré *et al.*, 2004a), tandis que, à l'opposé, la présence des strates muscinales limite leur croissance (Simard *et al.*, 2007 ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Pacé *et al.*, 2017a). On sait aussi que la présence de litière feuillue diminue la présence et la croissance des sphaignes et des mousses (Jean *et al.*, 2017). Néanmoins, malgré ces

connaissances, on en sait peu sur la manière dont la présence de feuillus peut limiter le processus de paludification dans les jeunes peuplements de pessières à mousses et, par conséquent, améliorer la productivité future en bois.

Les peuplements feuillus jouent aussi un rôle productif et écologique important en fournissant des bois de qualité, ce qui leur confère une valeur incontestable au niveau régional, néanmoins, la dynamique de ces peuplements semble variable et incertaine (Durette, 2017a). Les études menées par Légaré *et al.*, (2004) dans la forêt boréale du sud-est du Canada suggèrent que la présence des feuillus dans les peuplements d'environ 55 ans peut améliorer la productivité des peuplements d'épinette noire et diminuer le stress hydrique des épinettes sur les sols tourbeux, cependant, les feuillus peuvent être de forts compétiteurs pour la lumière quand ils sont plus gros que les tiges d'épinettes et aussi quand ils sont plus proches (Fradette, 2014a).

Plusieurs études suggèrent que les essences feuillues et résineuses peuvent cohabiter dans le même peuplement d'une façon efficace, car les écarts de leurs tolérances à l'ombre et leurs phénologies spécifiques suggèrent que ces espèces utilisent des niches écologiques distinctes (Légaré *et al.*, 2004a) (Figure 1.2).

Les peuplements forestiers qui sont dominés par les peupliers intolérants transmettent plus de lumière que ceux dominés par des espèces résineuses tolérantes (Lieffers *et al.*, 1999 ; Messier *et al.*, 1998a). En corollaire, la présence de ces deux espèces d'arbres associées à différentes densités peut bénéficier à l'ensemble du peuplement et diminuer la compétition interspécifique.

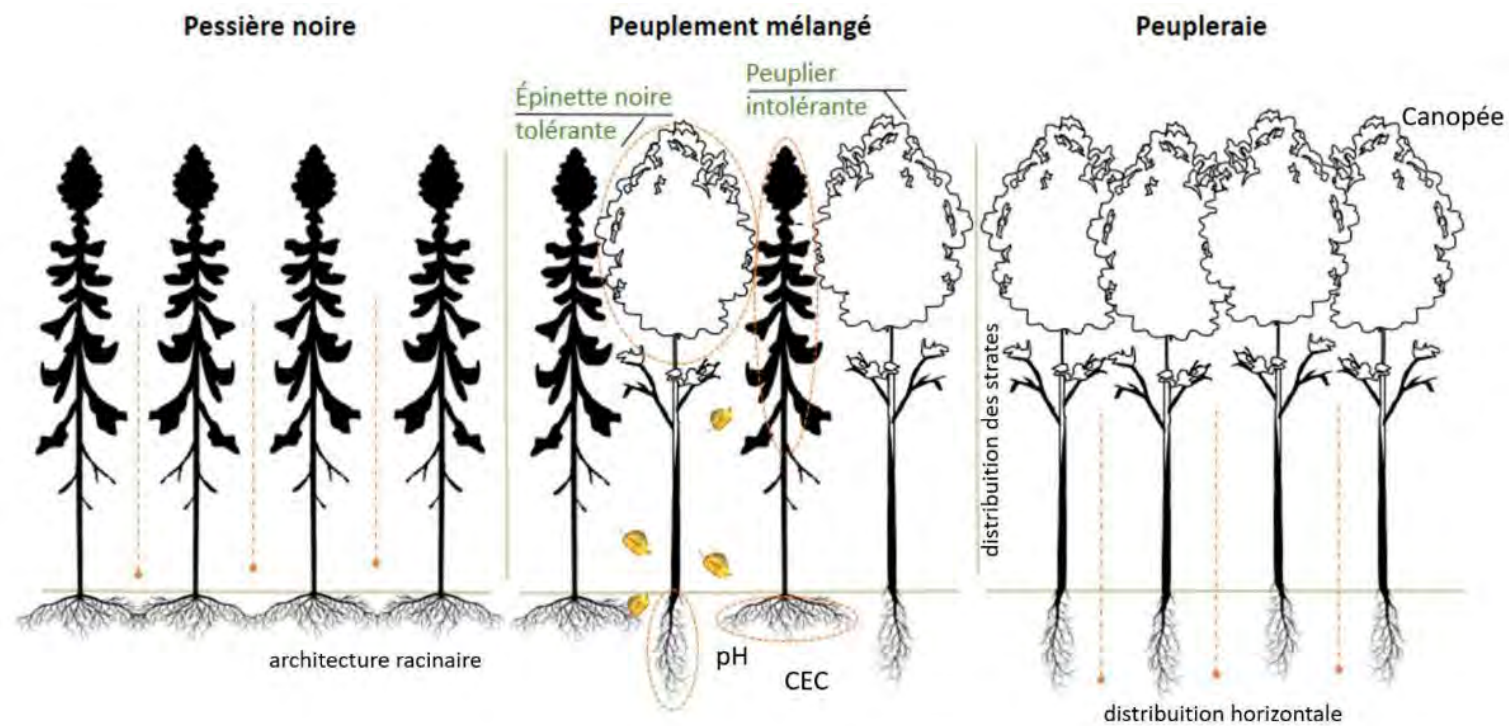


Figure 1.2. Distribution des niches écologiques entre les épinettes et les peupliers faux-trembles.

1.9 Cette étude

Cette étude doctorale avait pour principal objectif d'évaluer l'effet du maintien des feuillus présents dans les zones de pessières à mousse, en interaction avec des épinettes, sur la productivité globale des jeunes peuplements, en vue d'atténuer les effets négatifs de la paludification dans les phases initiales de la formation de la forêt. Elle visait également à comprendre les relations complexes entre la structure de la canopée, la composition floristique du sous-bois et les aspects liés aux éléments nutritifs du sol, influencés par la chute des feuilles des feuillus et des aiguilles des épinettes.

Pour atteindre cet objectif, la thèse se divise en trois articles distincts :

Article 1 : Évaluation de l'effet à court et à long terme de différentes litières feuillues et d'aiguilles de *Picea mariana* (Mill.) BSP sur les sols, ainsi que sur la croissance et le développement des semis d'épinette noire ;

Article 2 : Étude de l'effet de la proximité des essences feuillues dans les jeunes peuplements de pessières à mousse sensibles à la paludification sur la composition du sous-bois, la qualité du sol et la régénération des semis ;

Article 3 : Étudier si la rétention des essences feuillues dans différents contextes sylvicoles au sein des jeunes forêts de pessières à mousse permet d'améliorer le rendement forestier malgré la tendance à la paludification.

CHAPITRE 2
INFLUENCE OF LEAF LITTER AND HUMUS COMPOSITION ON THE
DEVELOPMENT OF BLACK SPRUCE SEEDLINGS: A GREENHOUSE
EXPERIMENTATION

Maísa De Noronha 1*, Rock Ouimet 2, Martin Barrette 2, Alain Leduc 3 and Yves Bergeron 1,3

1 Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, QC J9X 5E4, Canada;

2 Direction de la Recherche Forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, Québec, QC G1P 3W8, Canada;

3 Centre d'étude de la Forêt, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, QC H3C 3P8, Canada.

2.1 Abstract

In boreal forests in Canada, broadleaf stands are characterized by generally well-drained soils and a humus-rich layer. In contrast, spruce-moss stands are often characterized by more poorly drained soils and acidic humus layer. However, presence of these two forest types in various degrees of mixture in stands can be beneficial to spruce seedlings productivity. It was hypothesized that leaf litter and humus from pure spruces-moss stands, pure broadleaf stands, and mixed stand may influence black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) seedling growth and development differently. A greenhouse experiment was carried out to evaluate the effect of different leaf litter and different humus on spruces seedlings. Our results suggest better development for seedlings grown in humus from mixed stands and pure broadleaf stands compared to humus from pure black spruce or standard forest nursery substrate. Furthermore, leaf litter from broadleaf trees species, such as species speckle alder (*Alnus rugosa* (Du Roi) R.T. Clausen), aspen (*Populus tremuloides* Michx), willows (*Salix sp.*) and paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.), has shown distinct results in the growth and development of black spruce seedlings in greenhouse. Furthermore, promotion of mixed stand can increase black spruce productivity by improving the physicochemical composition of the forest floor.

Keywords: growing substrate; humus; *Picea mariana*; productivity; seedling.

2.2 Résumé

Dans les forêts boréales du Canada, les peuplements de feuillus se caractérisent généralement par des sols bien drainés et une couche d'humus riche. En revanche, les peuplements purs d'épinettes noire sont souvent caractérisés par des sols mal drainés et une couche d'humus acide. Cependant, la présence de ces deux types d'espèces arborescents dans des proportions variables dans les peuplements peut être bénéfique pour la productivité des semis d'épinette. On a émis l'hypothèse que la litière de feuilles et l'humus provenant de peuplements purs d'épinettes noire, de peuplements purs de feuillus et de peuplements mixtes d'épinette avec feuillus peuvent influencer différemment la croissance et le développement des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP). Une expérience en serre a été réalisée pour évaluer l'effet de différentes litières de feuilles et de différents humus sur les semis d'épinettes. Nos résultats suggèrent un meilleur développement pour les semis cultivés dans l'humus provenant de peuplements mixtes et de peuplements purs de feuillus par rapport à l'humus provenant de peuplements purs d'épinettes ou au substrat standard de pépinière forestière. De plus, la litière de feuilles provenant d'espèces d'arbres feuillus telles que l'aulne ponctué (*Alnus rugosa* (Du Roi) R.T. Clausen), le tremble (*Populus tremuloides* Michx), les saules (*Salix* sp.) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) a montré des résultats distincts dans la croissance et le développement des semis d'épinette noire en serre. En outre, la promotion des peuplements mixtes peut augmenter la productivité de l'épinette noire en améliorant la composition physico-chimique du sol forestier.

Mots-clés : substrat de culture; humus; *Picea mariana*; productivité; plantule.

2.3 Introduction

The fall of broadleaf leaves or coniferous needles on the soil forms litter, which in turn is decomposed in the forest floor, releasing nutrients (Brassard *et al.*, 2011 ; Levia et Herwitz, 2005): litter feeds the soil and soil feeds the plants. Remarkably, the heterogeneity of tree species influences understory conditions through the amount of light (Chávez et Macdonald, 2012 ; Crispo *et al.*, 2021 ; Messier *et al.*, 1998b ; Mestre *et al.*, 2017), root density and disposition (Adamczyk *et al.*, 2019 ; Brassard *et al.*, 2011 ; Ghotsa Mekontchou *et al.*, 2020a), as well as transformation of the chemical composition of atmospheric precipitation as it flows through the canopy and reaches the ground, providing metabolites that alter forest humus composition (Levia et Herwitz, 2005 ; Zhang *et al.*, 2019). Humus is a stable decomposition product and defined as organic matter at varying degrees of decomposition, above the mineral soil and where root activity is high. Humus and leaf litter present considerable structural and nutritional differences, feeding the plant differently over time (Berg *et al.*, 2000). Tree species composition is directly associated with the spatial distribution of organic matter (Berg *et al.*, 2000) and indirectly with the availability of soil nutrients (e.g., C:N, pH, CEC) (Priputina *et al.*, 2020 ; Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2022a), being able to change microbial communities (Jean *et al.*, 2020a ; Saetre, 1999) and the stability of soil temperature (Rinnan *et al.*, 2008). Differences in litter quantity and quality affect soil nutrient availability and soil microorganisms as a consequence of root-soil nutrient capture interactions (Vesterdal *et al.*, 2008). In this way, the contrasted physicochemical and biological properties of humus between pure and mixed species stands may influence differently seedling growth in the understory; therefore, it can stimulate or limit the survival and growth of seedlings of commercial species.

In the boreal forest, regions are typically dominated by spruce species, with broadleaf tree species having a more sporadic or limited presence. In these areas, black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx) are among the commercially important tree species (Canada, 2014 ; Government of Canada, 2002). Nonetheless, these two species have contrasting life strategies (Comeau et Thomas, 1996 ; Fenton *et al.*, 2005a ; Ghotsa Mekontchou *et al.*, 2020a).

Slow-growing black spruce is shade tolerant and understory of pure black spruce stands usually harbor an abundant and diverse flora of nonvascular plants (Fenton et Bergeron, 2011a ; Qian *et al.*, 2003), which also affect directly soil nutrient availability (Pacé *et al.*, 2017b). In opposite, aspen is the most abundant of the fast-growing commercial broadleaf tree species (Canada, 2014 ; Comeau, 2002). Aspen is fast-growing and shade intolerant and understory of broadleaf stands is more favorable to greater abundant and diverse vascular plants (Hart et Chen, 2006 ; Kumar *et al.*, 2018 ; Liu *et al.*, 2015). In boreal forests on the Clay Belt in Canada, broadleaf stands are often characterized by a humus-rich layer (Kristensen *et al.*, 2004 ; Staaf, 1982), though, these stands have lower throughfall N deposition than coniferous stands (Gundersen *et al.*, 2009). In contrast, spruce stands are characterized by more frequent wet humus conditions, which tend to limit nutrient cycling (Tamm, 1991 ; Viereck *et al.*, 1983). As a corollary, the presence of these two species in various degrees of mixture in the stand can be beneficial to spruce seedling growth (Fenton et Bergeron, 2011b ; Qian *et al.*, 2003), suggesting that mixed stands may still be more advantageous in terms of soil nutritional availability than pure broadleaf stands and pure conifer stands (Cavard *et al.*, 2011b ; Farooq *et al.*, 2021), particularly for sites prone to the paludification process.

Paludification consists of the gradual accumulation of organic matter on the soil, associated with the presence of sphagnum moss species, leading gradually from productive spruce forest stands to a state of low density and low growth due to the reduced availability of nutrients and anoxia due to soil water saturation (Simard *et al.*, 2007b). This occurrence promotes the formation of peatlands, when the production of some litters and bryophytes is greater than its decomposition. Lower temperatures and higher precipitation contribute to saturating the soil with water, which causes reduced woody species productivity (Payette et Rochefort, 2001a). Paludification can be classified as either edaphic or successional. Edaphic paludification occurs in depressions where poor drainage maintains the water table close to the soil surface. In contrast, successional paludification develops over time as organic matter accumulates in areas with low to moderate slopes. This process is widespread in

regions such as the Clay Belt in Quebec and Ontario, Canada (Comeau, 2002 ; Crispo *et al.*, 2021 ; Magnan *et al.*, 2019). In this region, the organic horizon of the soil can increase from 20 to 40 cm approximately 100 to 200 years after the fire, which can result in a loss of woody species productivity of 50 to 80% (Simard *et al.*, 2009b).

In these regions, silvicultural treatments tend to favor certain trees species and decrease others, resulting in a simplification of stand composition which can lead to a loss of productivity in the long term (Lieffers *et al.*, 1999). Thus, silvicultural practices can strongly influence the availability of nutrients in forest soils in different ways (Ouimet *et al.*, 2021 ; Prescott, 1997 ; Trettin *et al.*, 1995). Along these lines, these regions become the focus of different studies to try to increase forest yield, such as spruce, endemic to this region.

Different studies reported that litter production was higher in conifer stands mixed with broadleaf than in pure conifer stands (Wang *et al.*, 2008 ; Wu *et al.*, 2019), with a faster decomposition process of organic matter in mixed forests (Prescott *et al.*, 2000 ; Vanguelova et Pitman, 2019). This can engender a more favorable plant development due to the nutritional and water availability of forest humus altered by litter (Augusto *et al.*, 2015b). As such, litter has a major impact on soil conditions and, therefore, can have an important influence on seedling recruitment. Different studies have examined the impact of tree species mixtures on wood production (Felton *et al.*, 2016 ; Fradette, 2014b ; Légaré *et al.*, 2005b), while others have analyzed the effect of litter composition on plant germination (Asplund *et al.*, 2018 ; Morsing *et al.*, 2020 ; Peterson et Facelli, 1992). Considering the quality of the produced organic matter can differ with type and litter of species, these differences can influence the relative amount and quality of organic matter that is incorporated into the forest floor and used by seedlings (Uselman *et al.*, 2012 ; Wieder *et al.*, 2008). However, only a few studies have portrayed the development of commercial tree species when subjected to different types of litter in humus from different forest stands, especially in young boreal stands prone to paludification, leaving a gap to be explored.

It is crucial to know more about how the beneficial effects of broadleaf litter (i.e., short term effects) on different humus (i.e., long term effects) could justify the maintenance of deciduous trees in a silvicultural scenario in order to maintain or improve the production and growth of desired seedlings in these stands. Thus, a greenhouse experiment was conducted to evaluate the effect of different litter composition and abundance and humus composition on the growth and development of spruce seedlings and, eventually, on humus properties. We hypothesized that humus from diverse stand compositions, particularly mixed or broadleaf stands, would significantly enhance black spruce seedling growth compared to humus from pure conifer stands, affecting parameters like biomass, height, and survival rate. Additionally, we hypothesized that litter from different species (e.g., speckle alder, *Alnus rugosa* (Du Roi) R.T. Clausen; paper birch, *Betula papyrifera* Marsh.; willow, *Salix sp.*; aspen, spruce and control) would show varying direct effects on seedling growth, with possible interaction effects when combined with different humus types. Finally, we examined whether litter abundance would further influence seedling growth and alter humus characteristics such as pH, moisture, and nutrient availability before and after treatment.

2.4 Materials and Methods

2.4.1 Growing Substrate Source

The growing substrate source for the greenhouse experiment was located in the spruce-moss forest domain, in the Clay belt in western Quebec of Canada (Natural Regions | The Canadian Encyclopedia) (Figure 2.1. A), more specifically in the Plaine du Lac Matagami ecological region within the Abitibi Lowlands (Blouin et Berger, 2005a) (Figure 2.1.B). The region is dominated by stands of spruce, but aspen is a common occurrence, growing in pure or mixed stands with spruce. Specific episodes of the Quaternary, including glaciation, regional glacial re-advances, and marine and lake invasions left in this area thick deposits of silt and clay, on top of which peatlands developed (MELCCFP, QC) (Figure 2.1. C).

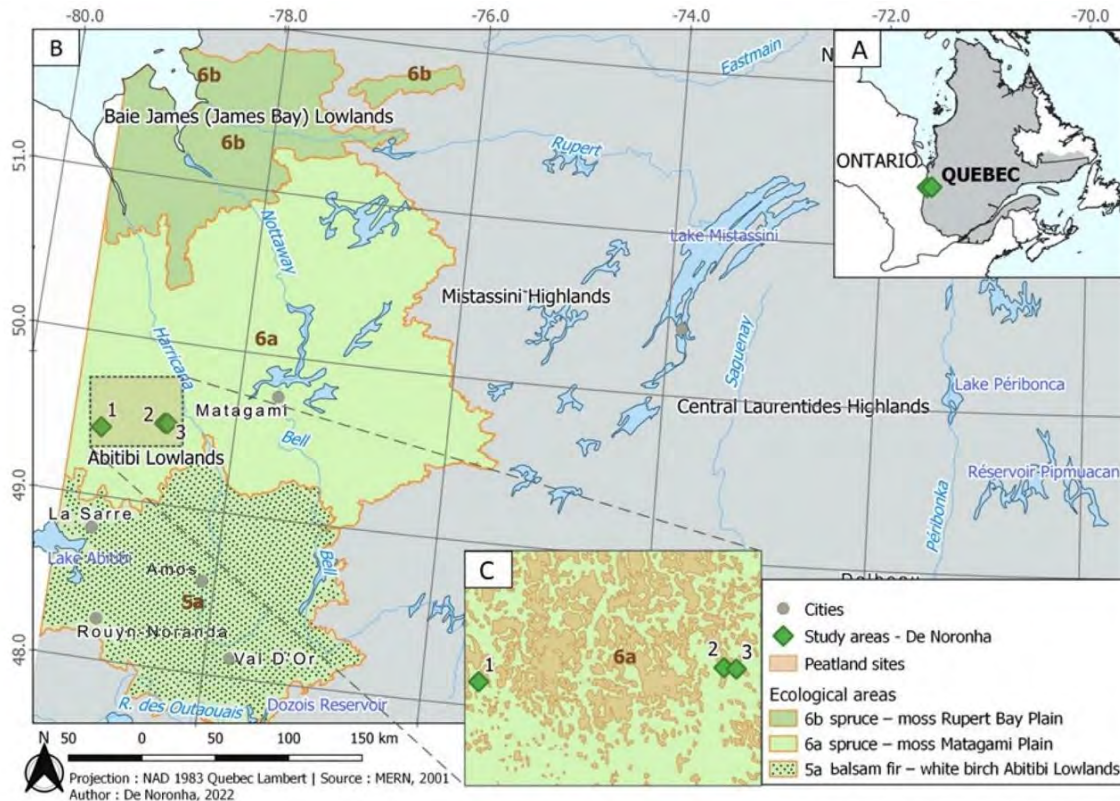


Figure 2.1. Study areas: (A). Location of the growing substrates for the greenhouse experiment in Eastern Canada. (B). Location of substrate sources in ecological regions in the boreal Black spruce forest of western Quebec (1: –79.249, 49.419; 2: 78.665, 49.497; 3: –78.655, 49.498). (C). Three distinct areas with young stands treated by precommercial thinning and susceptible to the paludification process.

Continental climate of the region is characterized by large variability in temperatures between warm and cold seasons. In summer climate is influenced by moist Atlantic maritime tropical air and by dry maritime arctic air, although in the winter cold continental arctic air masses dominate. Classified as a cool and moderately humid climate, the average annual temperature is 0.1 °C, with the coldest month average being –25.3 °C and the hottest month average being 22.6 °C (Joutel, QC). Annual rainfall regime consists of 650 mm of rain and 264 cm of snowfall, with 35% of rain

received during the growing season (Joutel, QC). At 3 locations within the area, 3 sets of stands were delimited according to stand composition: pure spruce stands, pure aspen stands and mixed stands (50% aspen/50% spruce). All stands were around 35 years old and susceptible to the paludification process. These stands also had comparable abiotic conditions (i.e., trees species, surface deposit, drainage, gentle slope and near peatland zones). The stands were recognized according to their composition: pure spruce stands, pure aspen stands and mixed stands. They underwent precommercial thinning during their younger (10–30-year-old) age.

2.4.2 Greenhouse Experiment and Sampling Design

To evaluate the long-term influence of leaf litter on growth and development of spruce seedlings in different stands, the humic part of the forest floor (i.e., made up of litter incorporated into the soil decomposed over several years, commonly known as humus) was collected in the 3 selected stands (e.g., with trees around each humus collected point composed by spruce; pure aspen and Mixed spruce with aspen) in each of the 3 areas. These areas presented many similar abiotic conditions (e.g., drainage, gentle slope, zones close to peat bogs, temperatures and geographic proximity), distinguishing only in the composition of arborescent species, consequently, in the litter of the forest floor. Thus, totaling 9 humus collections from 3 distinct groupings of tree species.

The collected humus was transported to a greenhouse where they were mixed and sieved at 10 mm by each stand category (i.e., pure spruce; pure aspen and Mixed spruce — aspen). Sequentially, each of the three categories of humus and the peat substrate (i.e., crushed peat moss that was sieved and artificially fertilized, commonly used by tree nurseries for the production of containerized tree seedlings (i.e., control treatment) was added in containers with a capacity of approximately 462 cm³ each (e.g., every 180 cells in the containers were filled with one of the 4 types of humus, totaling 720 cells). Two-year-old spruce seedlings from the Grandes-Piles MRNF nursery (provenance: BS-V2-PLU-1-0) were transported to the greenhouse. The origin of the seeds that formed these seedlings are located in regions of close latitudes,

although distant longitudes (−68.341; 48.619), in 2nd generation orchard of Québec MRNF. The substrate from all seedling roots was removed, the rooting system was gently washed and carefully cleaned to remove all residues avoiding affecting the rhizosphere, then the seedlings were transplanted into the nursery containers filled with one of the 4 growing media treatments. Thus, a total of 180 spruce seedlings were transplanted in humus from pure spruce stands, 180 seedlings in humus from pure aspen stands, 180 seedlings in humus from mixed stands, and 180 seedlings in their original peat growing media.

To evaluate the short-term influence of leaf litter composition on the growth and development of spruce seedlings growing in different humus, leaf litter from 5 tree species were selected: *P. tremuloides* (aspen, PET), *Alnus* spp. (alder, AUR), *Betula papyrifera* (white birch, BOP), *Salix* sp. (willow, SAL) and *P. mariana* (black spruce, BS). Each litter type was collected from 16 m² tarps previously laid down in pure stands in the Abitibi-Témiscamingue region in the early winter of 2020–2021 (i.e., autumn broadleaf litter and winter spruce needles). They were dried for 48 h at 60 °C, crushed at 5 mm, weighed, and separated in proportions equivalent to 100%, 50% and 25% of the total weight (**Table 2.1**), and distributed on the surface, without being embedded, over 10 nursery containers for each humus treatment (i.e., each litter amount treatment had 10 seedling replicates and 30 control containers cells per humus). Sequentially, all plants were transferred to the greenhouse at a temperature ranging between 20 and 27 °C where they were watered once a day for about 150 days. Roots and central stems of the 720 plants were measured before being transplanted into the substrate treatments, along with soil pH and percent moisture at 2 cm and 8 cm depth from the soil surface. Every 25 days plants had their central stem height measured along with soil pH and percent moisture, also at 2 cm and 8 cm depth from the soil surface, via the Esimen Digital Plant Test, 12 hours after watering.

Table 2.1. Proportions (i.e., grams) of litter equivalent to 100%, 50% and 25% total weight of the collected surface of 16 m², added to each seedling per treatment. PET: aspen; BOP: white birch; AUR: alder; BS: spruce; SAL: willow.

Litter From Species	Added Amount of Litter by Cavity (g)			Field Equivalent (100%) (t ha ⁻¹)
	25%	50%	100%	
PET	2.4	4.8	9.6	24.9
BOP	4.69	9.38	18.76	48.8
AUR	2.3	4.6	9.2	23.9
BS	1.25	2.5	5.0	13.0
SAL	1.28	2.56	5.12	13.5

Before the start of the greenhouse experiment the 4 types of humus and 5 types of litter were sampled, dried, sieved, and grounded for analysis of their nutrient content. For the humus, the concentrations of total C and N were measured by dry combustion (LECO CR-412, LECO Corporation, St. Joseph, MI, USA), and exchangeable P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn, Al, Fe and Mo, Na, S, and cation exchange capacity (CEC) by MehlichIII extraction procedure (Tran et Simard, 1993). Base saturation (BS) was calculated as the sum of bases (i.e., Ca, Mg, K, and Na) over CEC. For litter, the total concentrations of C and N were measured by dry combustion, while total P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn, Al, and Fe were measured by inductively coupled plasma emission spectrophotometry (ICP-AES) following complete digestion in concentrated H₂SO₄, procedure described by (Hossner, 1996 ; Jones Jr et Case, 1990), performed by the MRNF Laboratoire de Chimie Organique et Inorganique.

After 150 days, all spruce seedlings were removed from the containers and washed to remove solid residues from the roots and needles. Then, they were cut at the base of the stem, separating the roots from the top, and placed in paper bags separately to dry at 46–48 °C in a drying chamber for 48 hours. Stems, needles, and roots were weighed separately. Dry needles of the plants were grounded according to each

treatment category (growing media, percent litter and litter type) to analyze their nutrient content following the same procedure as for the litter before the start of the experiment. Humus in the containers were separated by treatment category, then mixed, sieved, and dried. The humus was re-analyzed following the same procedure as before the start of the experiment.

2.4.3 Statistical Analysis

R software version 3.6.0 was used to perform the analysis. Packages *ggplot2* (Wickham *et al.*, 2021) for data visualization, *dplyr* (Wickham *et al.*, 2022) for data manipulation, *nlme* (R Core Development Team, 2022) for analysis of the generalized linear models, and *multcomp* (Hothorn *et al.*, 2022) for a simultaneous inference. Data were submitted to the Shapiro–Wilk test to verify the normality of the variables, to test whether data followed a Gaussian distribution, and were submitted to the Bartlett test to verify variance homogeneity. Given that the difference was observed only between two groups of variables: “final dry root weight” and “initial pH at 2 cm”, they were analyzed with a generalized linear model (GLM) with adjustment of the covariance structure according to treatments when necessary. ANOVA test, then Tukey test, were used to analyze the differences between the treatments of humus, litter and amount of litter added in aerial variables of seedlings (e.g., stem height increment, stem weight gain and needle weight gain) and in seedling root variables (e.g., root growth and root weight gain), and also nutritional variables analyses, pH and moisture content. Aiming at a better analysis of the effect of the treatments of humus, litter and the amount of litter added on the development and growth of spruce seedlings, the increments (i.e., final measurements—initial measurements) were considered in the statistical tests, in addition to the final averages of growth and weight of the plants parts (Table S.2.1). Main and interaction effects between humus, litter, and amount of litter added were considered in the analyses.

2.5 Results

2.5.1 Leaf Litter and Humus Nutrients before Treatment

Chemical characteristics of humus and litter before starting the greenhouse treatment are presented in Table S.2.4. Humus from mixed stands and pure aspen had a lower C ratio compared to humus from pure spruce stands and nursery substrate. Regarding litter, the total C concentration was similarly high for PET, BOP, SAL, and BS litter types (494–519 g kg⁻¹), while AUR litter was significantly lower at 427 g kg⁻¹. Total N concentrations were highest in AUR, SAL, and BS litter (14–16 g kg⁻¹), while PET and BOP had lower but comparable concentrations. The C:N ratio was highest in PET and BOP litter (61 and 56, respectively), suggesting slower decomposition potential. AUR litter showed a significantly higher P concentration (1390 mg kg⁻¹) compared to the other litter types, which ranged from 740 to 860 mg kg⁻¹. Additionally, SAL and AUR litter types had very high K concentrations (9100 and 6900 mg kg⁻¹, respectively), while BS litter had a relatively low Ca concentration (8.4 mg kg⁻¹), whereas all other litter types were similarly lower, averaging around 20 mg kg⁻¹. AUR, SAL, and BOP litter types also had higher Mg concentrations (2230–3320 mg kg⁻¹), while BS had a notably lower concentration at 1130 mg kg⁻¹. BOP litter had a high Mn concentration (740 mg kg⁻¹), significantly higher than in other litter types. However, BS had the highest Cu concentration (70 mg kg⁻¹), and PET and BOP had higher Zn values (220 and 270 mg kg⁻¹, respectively) (Table S.2.4).

Considering the chemical characteristics of the humus, we note that nursery and aspen humus had higher total C concentrations (409 and 392 g kg⁻¹, respectively), while humus from mixed and spruce stands had significantly lower values (330–339 g kg⁻¹). However, aspen humus had the highest N concentration (15 g kg⁻¹), while nursery, mixed, and spruce humus showed progressively lower concentrations. Nursery humus had the highest available K concentration (1510 mg kg⁻¹), and aspen humus had the highest available P concentration (171 mg kg⁻¹) among humus types. Mixed and aspen humus exhibited similarly high Ca concentrations (7540–7970 mg kg⁻¹), whereas spruce and nursery humus had much lower values. Additionally, mixed

humus showed the highest Mg concentration (1610 mg kg^{-1}). In contrast, aspen humus had the highest Mn concentration (264 mg kg^{-1}), while spruce humus showed elevated Al and Fe concentrations (2500 and 1090 mg kg^{-1} , respectively), highlighting potential differences in mineral availability among humus types (Table S.2.4).

2.5.2 Seedling Development and Humus Characteristics

The analyses indicate the strongest effect from the humus treatment, followed by a significantly but smaller effect for the type of litter added, and no significant effect of litter amount added on seedling growth (Table S.2. 6). Although the triple interaction was significant between the treatments, the effect of amount of litter added had a very weak impact on seedling growth compared to humus amount and litter type (Figure 2.2). The pH variation measured at 2 cm depth was high, due to the proximity of the deposition of crushed litter on the soil surface, occasionally the amount of crushed litter added exceeded 2 cm of thickness, which caused some variability in the depth of pH measurement for each treatment class. The double interactions between Humus x Litter and Humus x Quantity illustrate how the different combinations of these factors influence seedling growth and soil characteristics, particularly in terms of root growth and moisture variation. For instance, the interaction between humus and litter proved significant for needle weight, indicating that the effect of litter type on leaf growth is modulated by the quality of the humus used. This interaction becomes even more important when considering the amount of litter added, confirming that the combined effects cannot be interpreted in isolation. Finally, we also observed that the interactions between Litter and Quantity were often non-significant, validating our initial hypothesis that the effect of litter quantity is less important compared to the other treatments. However, considering higher-order interactions remains relevant for capturing the full complexity of seedling responses to multiple treatments.

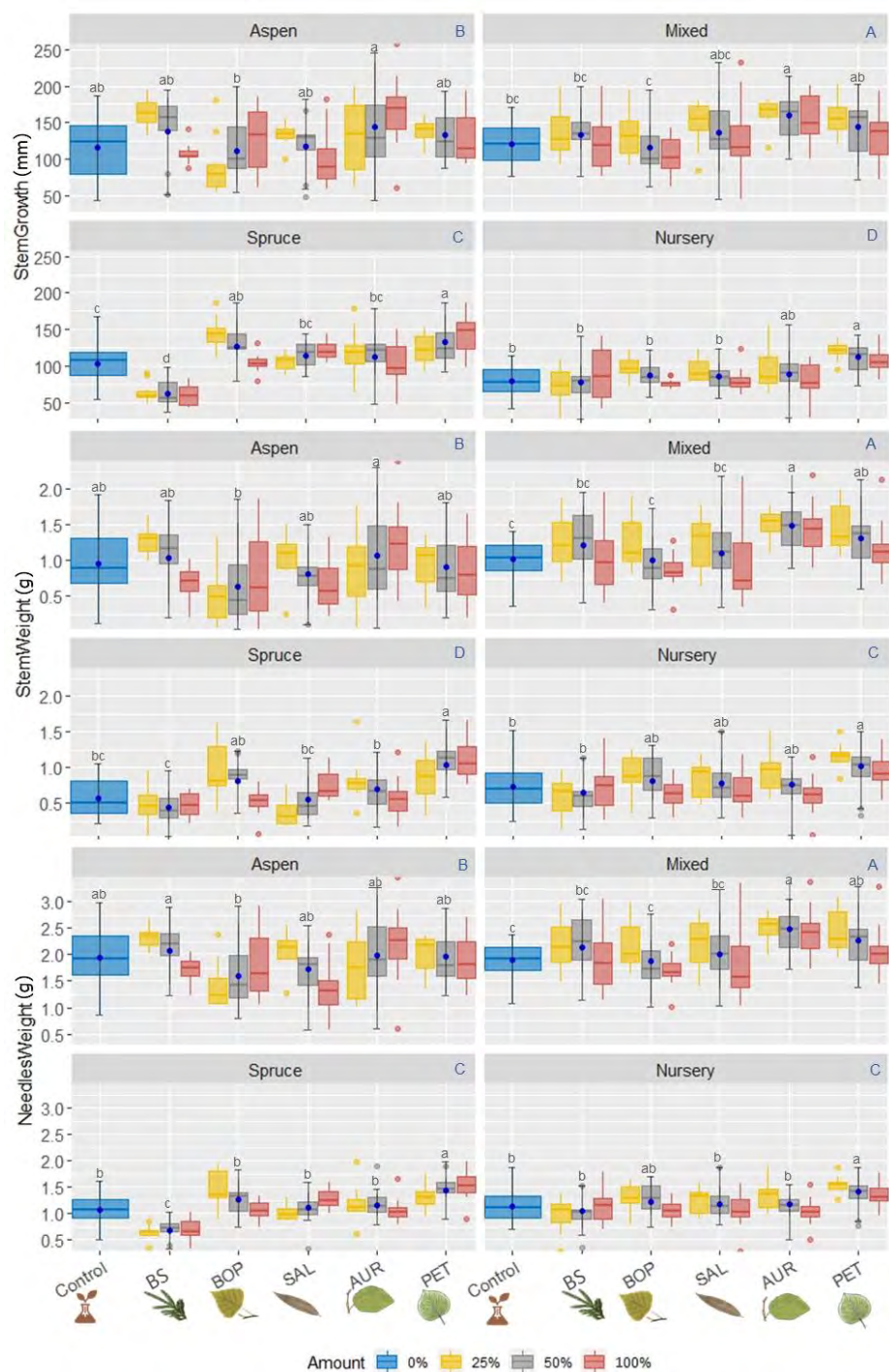


Figure 2.2. Boxplot of the aerial parts of black spruce seedling:

Figure 2.2: (Suite) The blue uppercase letters of each block of variables (i.e., StemGrowth, StemWeight and NeedlesWeight) correspond to multiple comparisons of treatments by means of Tukey test for the humus treatment (i.e., humus from pure stands of black spruce, humus from pure aspen stands, humus from mixed black spruce and aspen stands, and MRNF forest nursery soil). The black lowercase letters correspond to the Tukey test on different crushed leaf litter added to the surface of each humus treatment group, with their respective averages per litter group presented by the central circles of each group, and; the colored bars correspond to the percentage of litter addition/non-addition for each litter group. Different lowercase letter colors correspond to the type of litter added. control: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow, AUR: alder; PET: aspen.

2.5.3 Aerial Parts of spruce Seedlings

Humus treatments and some litter type treatments, with some different percent of addition, differed in stem growth response, needle weight and stem weight (Figure 2.2). Nonetheless, considering the humus treatment in general without addition of litter, there was a correlation between stem height growth gain and stem weight gain ($r = 0.76$, Pearson), stem height growth gain and needle weight gain ($r = 0.82$, Pearson), and needle weight and stem weight ($r = 0.88$, Pearson).

Regarding spruce seedlings stem height growth, considering only the 4 different types of humus (i.e., confounding the type of litter added and the amount of litter added), the seedlings that presented the best final heights were those grown in humus from pure stands of aspen and Mixed: 235 ± 44 and 239 ± 39 mm (mean $\pm$ SD), respectively, with increments of 116 ± 39 and 121 ± 25 mm, respectively, during the experiment. The second highest height growth was for seedlings grown in humus from pure spruce stands (final growth average 213 ± 34 mm; average increment 111 ± 26 mm). Seedlings grown in nursery substrate had a lower growth (201 ± 37 mm). The nursery substrate without added litter showed the least response in stem growth, with an average final stem height of 196 ± 25 mm and height increment of 80 ± 18 mm.

Similarly, average dry stem weight gain of seedlings was higher for humus treatments from mixed stands and pure stands of aspen (1.19 ± 0.41 and 0.90 ± 0.45 g, respectively) compared to the average stem weight gain of seedlings grown in pure spruce and nursery humus (0.68 ± 0.35 and 0.79 ± 0.32 g, respectively). AUR litter added at 25% and 50%, PET litter added at 25%, and BS litter added at 50% showed better effects in humus from Mixed stands with weight gain of 1.52 ± 0.20 , 1.50 ± 0.37 , 1.46 ± 0.36 , and 1.31 ± 0.34 g, respectively. In general, the average weight gain of seedling stems was greater for those grown in humus from Mixed stands with the addition of AUR litter (1.49 ± 0.32 g, considering all % AUR addition). Furthermore, when no litter was added, stem weight gain of seedlings showed the worse performance in pure spruce humus (0.56 ± 0.26 g) compared with pure aspen humus (0.96 ± 0.42 g) and Mixed (1.03 ± 0.27 g). PET litter also increased stem weight gain in general. It should be noted that for seedlings grown in aspen humus, the greatest weight gain was recorded with BS litter compared to the other litters.

In summary, the effect of humus treatment on aerial development of spruce seedlings was as follows: Mixed = aspen > spruce = Nursery (i.e., Control). The litter effect was more noticeable on poor humus than on rich humus (i.e., PET = AUR > BOP = SAL > BS = no addition). Nonetheless, considering only the effect of BS litter, aerial development of spruce seedlings was greater, when grown in humus from pure stands of aspen and humus from Mixed stands than humus from pure spruce stands and the nursery substrate.

2.5.4 Root development

Humus treatments also influenced seedling root length and weight. There was a difference between the addition and non-addition of litter: seedlings that received crushed litter showed greater root growth (Figure 2.3). There was a correlation between root weight increment and root elongation ($r = 0.82$, Pearson). Overall, humus treatments dominated root growth in length and litter treatments dominated root weight gain. Litter abundance had little effect and only in interaction with humus treatment. The results are described in more details below.

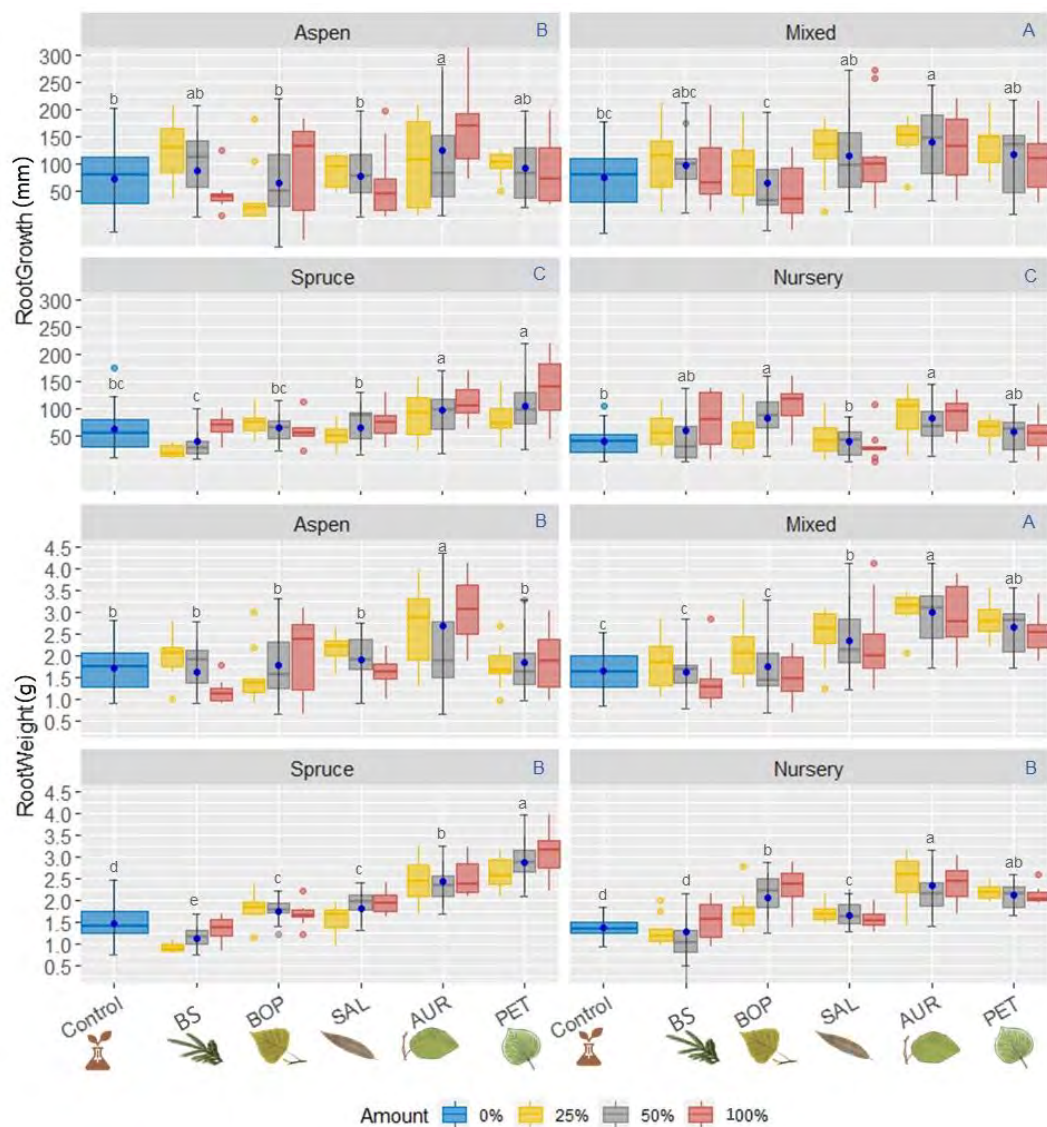


Figure 2.3. Boxplot of the underground parts of spruce seedlings: the blue uppercase letters of each block of variables (i.e., RootGrowth and RootWeight) correspond to multiple comparisons of treatments by means of Tukey test for the humus treatment;

Figure 2.3: (Suite) the black lowercase letters correspond to the Tukey test on different crushed leaf litter added to the surface of each humus treatment group, with their respective averages per litter group presented by the central circles of each group, and; the colored bars correspond to the percentage of litter addition/non-addition for each litter group. Different lowercase letter colors correspond to the type of litter added. Control: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow; AUR: alder; PET: aspen.

2.5.4.1 Root growth

There was significant differences in root elongation between humus treatments from Mixed stands and from pure aspen stands, considering main effects (i.e., increment of 101 ± 62 and 86 ± 45 mm—mean $\pm$ SD—respectively, $p = 0.024$), although there was no difference in the root length response of seedlings to pure spruce humus and from nursery soil (i.e., growth increment of 72 ± 46 and 59 ± 39 mm, respectively, $p = 0.27$). Therefore, with respect to the humus treatment, root growth follows the order: Mixed > aspen > spruce = Nursery. Addition of AUR and PET litters showed better performance in root elongation with the spruce humus substrate (i.e., growth increment 108 ± 55 and 108 ± 63 mm, respectively). For humus from Mixed stands, greater root length gain was found with AUR, PET and SAL litter addition (i.e., growth increment 139 ± 55 , 117 ± 59 and 116 ± 66 mm, respectively) than for aspen humus (i.e., 125 ± 54 mm, 92 ± 39 mm and 76 ± 27 mm). In general, AUR litter tended towards greater root growth. Considering only the no litter addition treatment (i.e., control), root elongation were: mixed = aspen > spruce > nursery (i.e., 74 ± 39 mm, 72 ± 41 mm, 60 ± 22 mm, and 38 ± 26 mm). For lower amounts of litter added (e.g., 25%), seedling root growth showed the worse performance in nursery and pure spruce humus, and for the latter, the root growth performance was even more reduced when BS litter was added. However, in pure aspen humus root length increase was observed even when adding BS litter. For moderate amounts of litter added (50%) in aspen humus, there was no significant difference in root elongation among litter types.

2.5.4.2 Root weight

Regarding root weight gain, considering only the litter treatment: AUR (2.61 ± 0.62 g) > PET (2.37 ± 0.61 g) > SAL (1.94 ± 0.54 g) > BOP (1.84 ± 0.56 g) > no addition (1.52 ± 0.42) > BS (1.49 ± 0.51) (mean $\pm$ SD). When no litter was added, root weight gain was not significantly different among aspen and Mixed humus (i.e., 1.74 ± 0.40 and 1.66 ± 0.41 , respectively), but it was greater than for seedlings grown in humus from spruce and nursery (i.e., 1.48 ± 0.37 and 1.37 ± 0.29 , respectively). Seedlings had the lowest root weight gain in pure spruce humus with the addition of lower or moderate amounts BS litter added (i.e., 25% and 50%, respectively). For the highest amounts of litter added there was no significant difference between root weight gain among the different humus types. For all seedlings grown in pure spruce humus, AUR and PET litter improved weight gain values more than the other litters. Furthermore, seedlings grown in humus from mixed and aspen stands with the addition of AUR litter had the highest weight gain (3 ± 0.31 and 2.68 ± 0.39 g, respectively).

2.5.5 Humus pH

Even though substrate pH showed different values among humus types, there was no significant difference in pH at the 8 cm depth level when compared before and after this experiment among the different humus treatments, litter types, and litter amounts added. However, there was a significant difference in pH at the 2 cm depth level among the different humus treatments, litter types and amounts added (i.e., averaged over all litter types: 0% = -0.39 ; 25% = 0.17 ; 50% = 0.05 and 100% addition = -0.06 (p -value < 0.05). The average pH values for each litter type, regardless of percentage and humus type, indicate that, overall, PET had the highest positive pH value (0.28), followed by SAL (0.18) and AUR (0.10). In contrast, BOP (-0.07), BS (-0.14), and the control (-0.40) had negative pH values, with the control showing the lowest mean pH across all treatments. No litter addition to humus had negative effect on humus pH at the end of experiment (-0.39 ± 0.13 , p -value < 0.05) (**Table 2.2**).

Table 2.2. Final pH changes over 150 days (measured at 2 cm depth from the surface every 25 days) $\pm$ SD according to humus category and rate of litter addition. Litter treatments include PET (aspen), AUR (alder), SAL (willow), BOP (white birch), BS (spruce), and a control (no litter addition) for each litter rate (25%, 50%, and 100%) across different humus categories (aspen, mixed, spruce, and nursery). Significant differences between litter categories are indicated by lowercase letters in parentheses.

Litter	n	% litter	aspen pH (2 cm)	mixed pH (2 cm)	spruce pH (2 cm)	nursery pH (2 cm)	
PET	10	25	0.19 $\pm$ 0.02	0.36 $\pm$ 0.03	0.48 $\pm$ 0.02	0.36 $\pm$ 0.02	(a)
	10	50	0.14 $\pm$ 0.02	0.18 $\pm$ 0.02	0.49 $\pm$ 0.03	0.31 $\pm$ 0.03	
	10	100	0.08 $\pm$ 0.02	0.09 $\pm$ 0.03	0.50 $\pm$ 0.02	0.19 $\pm$ 0.03	
AUR	10	25	0.04 $\pm$ 0.02	0.10 $\pm$ 0.03	0.17 $\pm$ 0.02	0.32 $\pm$ 0.03	(ab)
	10	50	0.15 $\pm$ 0.02	0.08 $\pm$ 0.02	0.16 $\pm$ 0.2	0.24 $\pm$ 0.02	
	10	100	0.39 $\pm$ 0.03	0.08 $\pm$ 0.02	-0.41 $\pm$ 0.03	-0.16 $\pm$ 0.03	
SAL	10	25	0.27 $\pm$ 0.02	0.16 $\pm$ 0.01	0.17 $\pm$ 0.03	0.28 $\pm$ 0.02	(a)
	10	50	0.11 $\pm$ 0.02	0.18 $\pm$ 0.01	0.19 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.03	
	10	100	0.09 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.26 $\pm$ 0.02	0.30 $\pm$ 0.04	
BOP	10	25	-0.20 $\pm$ 0.03	-0.08 $\pm$ 0.02	0.22 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.04	(b)
	10	50	-0.09 $\pm$ 0.04	0.13 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.02	-0.54 $\pm$ 0.03	
	10	100	-0.13 $\pm$ 0.03	0.07 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.02	-0.60 $\pm$ 0.02	
BS	10	25	0.35 $\pm$ 0.03	0.20 $\pm$ 0.02	-0.05 $\pm$ 0.02	-0.20 $\pm$ 0.01	(bc)
	10	50	0.02 $\pm$ 0.01	-0.15 $\pm$ 0.01	-0.22 $\pm$ 0.02	-0.48 $\pm$ 0.01	
	10	100	-0.05 $\pm$ 0.02	-0.22 $\pm$ 0.01	-0.35 $\pm$ 0.01	-0.51 $\pm$ 0.01	
Control	30	0	-0.24 $\pm$ 0.03	-0.55 $\pm$ 0.03	-0.23 $\pm$ 0.02	-0.56 $\pm$ 0.01	(c)

Our results indicate that aspen and mixed humus share higher final pH values, whereas nursery humus shows the lowest pH. Spruce humus falls in between these categories (**Table 2.3**). Considering the litter types, the highest pH values were found in the PET and AUR treatments, which generally showed elevated pH levels across all humus categories, with values ranging from 5.2 to 5.8. In contrast, the BS and control treatments consistently resulted in the lowest pH values, especially in the nursery and spruce categories. The overall average pH across all treatments was 5.0, with minimal variation between treatments for the mixed and aspen humus categories. Notably, the nursery category demonstrated the lowest pH values, suggesting a distinct response to the litter treatments in this category (**Table 2.3**).

Table 2.3. The final pH values (mean $\pm$ SD) of humus treatments (aspen, mixed, spruce, and nursery) with different litter types added (PET, AUR, SAL, BOP, and BS) are shown. Significant differences between average humus categories are indicated by lowercase letters in parentheses based on Tukey's test.

Treatments	aspen	mixed	spruce	nursery	total
PET	5.8 $\pm$ 0.1	5.6 $\pm$ 0.1	5.3 $\pm$ 0.1	4.1 $\pm$ 0.2	5.2 $\pm$ 0.6
AUR	5.5 $\pm$ 0.0	5.5 $\pm$ 0.1	5.2 $\pm$ 0.2	4.0 $\pm$ 0.1	5.1 $\pm$ 0.5
SAL	5.5 $\pm$ 0.1	5.5 $\pm$ 0.1	4.5 $\pm$ 0.2	4.1 $\pm$ 0.0	4.9 $\pm$ 0.5
BOP	5.5 $\pm$ 0.0	5.5 $\pm$ 0.0	4.8 $\pm$ 0.2	4.1 $\pm$ 0.2	5.0 $\pm$ 0.6
BS	5.4 $\pm$ 0.0	5.2 $\pm$ 0.0	4.5 $\pm$ 0.1	3.9 $\pm$ 0.1	4.7 $\pm$ 0.6
Control	5.4 $\pm$ 0.0	5.2 $\pm$ 0.1	4.5 $\pm$ 0.1	3.9 $\pm$ 0.0	4.8 $\pm$ 0.6
Average	5.6 $\pm$ 0.1 (a)	5.4 $\pm$ 0.2 (a)	4.8 $\pm$ 0.4 (ab)	4.0 $\pm$ 0.1 (b)	5.0 $\pm$ 0.6 (ab)

2.5.6 Humus Moisture Content

Moisture content measured at 2 cm depth fluctuated more compared to moisture at 8 cm, due to the added litter thickness that may have exceeded 2 cm in some litter treatments. Highest moisture contents remained higher deeper (i.e., the depth of 8 cm). At the depth of 8 cm, treatments with humus from pure aspen and Mixed stands had higher moisture retention (71 $\pm$ 14% and 69 $\pm$ 16%, respectively) compared to humus from pure spruce stands and nursery humus (65 $\pm$ 16% and 56 $\pm$ 12%, respectively). Substrate moisture content was proportional to the amount of litter

added to the substrate (i.e., 100% > 50% > 25% > 0 litter addition) to all humus treatments, except for BS needle addition, which did not increase substrate moisture as the other broadleaf leaf litters (**Figure 2.4**). In general, the type of litter added did not display a significant difference in the moisture response at 8 cm, except for BS needle litters, which maintained less moisture in the substrate compared to the other litter treatments.

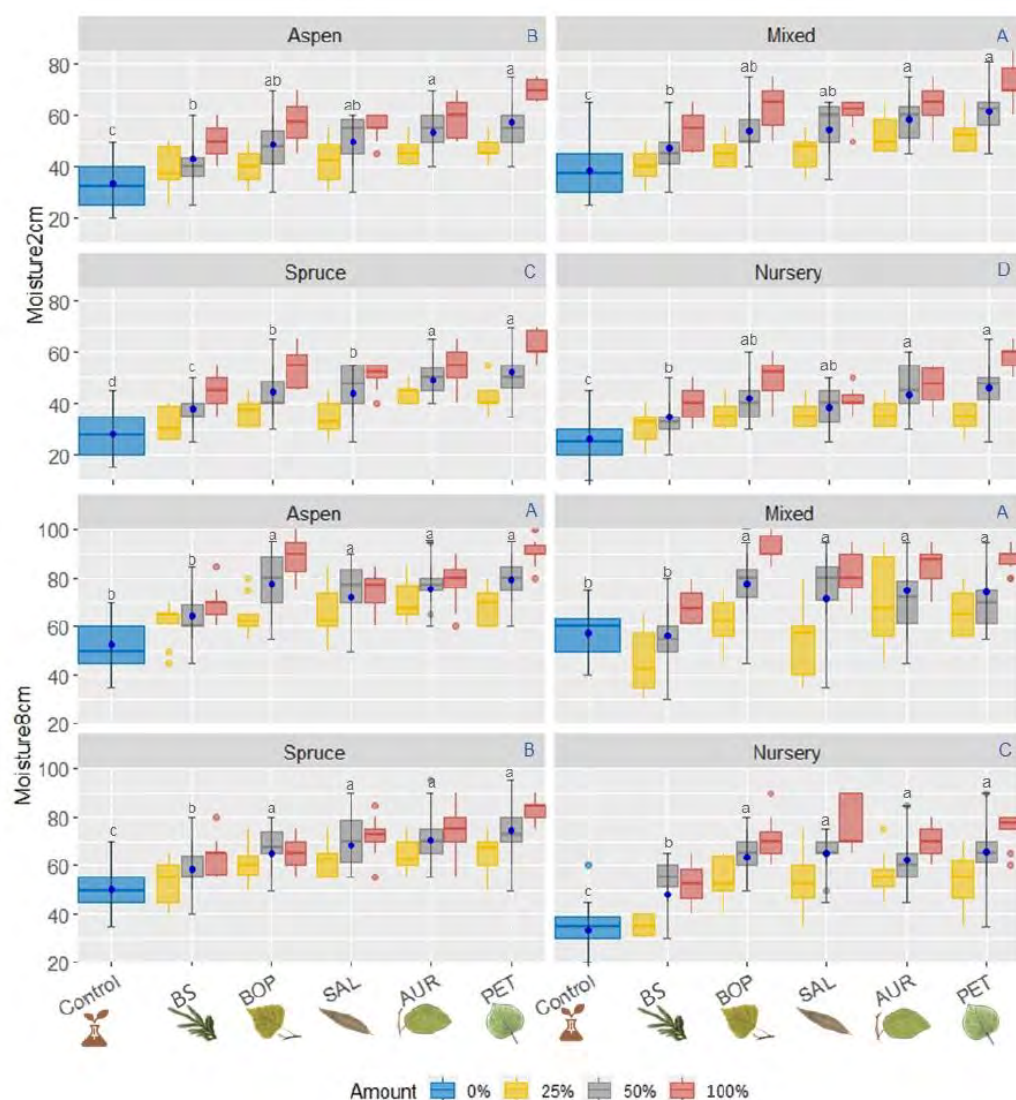


Figure 2.4. Moisture content of the spruce seedling substrates in relation with humus substrate treatment, litter type treatment, and amount of litter: the blue uppercase letters correspond to the test to each humus treatment (e.g., spruce, mixed, nursery soils and aspen); the black lowercase letters correspond to the test at different litter treatments (e.g., AUR, BOP, Control, BS, PET, SAL); and different colors lowercase letters correspond to the amount litter added on each humus treatment (e.g., no addition, 25%, 50% and 100%).

2.5.7 Foliage Nutrient Concentrations after Experiment

Higher seedling foliage N, P, and Ca concentrations were measured with humus from pure aspen and mixed stands (p -values ≤ 0.001). There was no significant difference in foliar K and Mg values among humus treatments (p -value = 0.72 and 0.58, respectively).

Table 2.4. Foliar concentrations of B. spruce seedlings grown in humus from different forest stands and topped with different litter types (mean $\pm$ SD from all litter amounts added). PET: T. aspen; AUR: Alder sp.; SAL: Willow sp; BOP: White birch; BS: B. spruce; Control: no addition.

Litter added	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Cu	Zn
(g kg ⁻¹)								
Aspen stand humus substrate								
Average	21.16 $\pm$ 3.65	2.24 $\pm$ 0.42	7.70 $\pm$ 0.85	11.89 $\pm$ 1.57	2.46 $\pm$ 0.21	1.40 $\pm$ 0.15	0.05 $\pm$ 0.01	0.16 $\pm$ 0.01
PET	23.27 $\pm$ 1.36	2.15 $\pm$ 0.33	7.97 $\pm$ 0.45	13.83 $\pm$ 0.86	2.36 $\pm$ 0.15	1.14 $\pm$ 0.05	0.05 $\pm$ 0.05	0.21 $\pm$ 0.04
AUR	23.63 $\pm$ 1.92	2.35 $\pm$ 0.12	8.40 $\pm$ 0.39	11.43 $\pm$ 0.78	2.58 $\pm$ 0.28	1.46 $\pm$ 0.01	0.05 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.04
SAL	17.43 $\pm$ 1.78	1.75 $\pm$ 0.09	6.33 $\pm$ 0.17	10.32 $\pm$ 0.25	2.55 $\pm$ 0.10	1.12 $\pm$ 0.03	0.06 $\pm$ 0.03	0.08 $\pm$ 0.01
BOP	16.70 $\pm$ 2.27	2.08 $\pm$ 0.31	7.67 $\pm$ 0.36	10.67 $\pm$ 0.65	2.36 $\pm$ 0.18	1.63 $\pm$ 0.72	0.05 $\pm$ 0.04	0.09 $\pm$ 0.02
BS	23.73 $\pm$ 2.09	2.64 $\pm$ 0.14	7.77 $\pm$ 0.74	12.33 $\pm$ 0.87	2.39 $\pm$ 0.15	1.62 $\pm$ 0.04	0.05 $\pm$ 0.01	0.24 $\pm$ 0.02
Control	24.30 $\pm$ 0.00	2.90 $\pm$ 0.00	8.80 $\pm$ 0.00	14.40 $\pm$ 0.00	2.68 $\pm$ 0.00	1.54 $\pm$ 0.00	0.05 $\pm$ 0.00	0.270 $\pm$ 0.00
Mixed stand humus substrate								
Average	17.93 $\pm$ 3.04	2.19 $\pm$ 0.24	8.07 $\pm$ 0.72	10.46 $\pm$ 0.90	2.20 $\pm$ 0.16	2.75 $\pm$ 0.44	0.04 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.01
PET	18.80 $\pm$ 1.40	2.41 $\pm$ 0.06	7.83 $\pm$ 0.28	10.90 $\pm$ 0.53	2.21 $\pm$ 0.12	2.14 $\pm$ 0.21	0.04 $\pm$ 0.01	0.15 $\pm$ 0.02
AUR	20.97 $\pm$ 1.92	2.44 $\pm$ 0.06	7.70 $\pm$ 0.51	11.00 $\pm$ 0.66	2.38 $\pm$ 0.16	2.78 $\pm$ 0.09	0.05 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.01
SAL	16.23 $\pm$ 2.03	2.11 $\pm$ 0.13	8.73 $\pm$ 0.58	9.61 $\pm$ 0.43	2.05 $\pm$ 0.07	2.81 $\pm$ 0.22	0.03 $\pm$ 0.06	0.11 $\pm$ 0.01
BOP	13.70 $\pm$ 0.11	2.20 $\pm$ 0.16	8.70 $\pm$ 0.64	9.90 $\pm$ 0.53	2.08 $\pm$ 0.09	2.71 $\pm$ 0.22	0.04 $\pm$ 0.00	0.12 $\pm$ 0.03
BS	19.83 $\pm$ 2.20	1.86 $\pm$ 0.07	7.30 $\pm$ 0.16	10.69 $\pm$ 1.21	2.23 $\pm$ 0.11	3.11 $\pm$ 0.48	0.04 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01
Control	18.20 $\pm$ 0.00	2.02 $\pm$ 0.00	8.40 $\pm$ 0.00	11.10 $\pm$ 0.00	2.34 $\pm$ 0.00	3.34 $\pm$ 0.00	0.05 $\pm$ 0.00	0.13 $\pm$ 0.00
Spruce stand humus substrate								
Average	14.93 $\pm$ 1.81	1.67 $\pm$ 0.21	7.91 $\pm$ 0.67	9.44 $\pm$ 0.96	2.16 $\pm$ 0.22	1.51 $\pm$ 0.78	0.06 $\pm$ 0.01	0.12 $\pm$ 0.01
PET	13.90 $\pm$ 0.70	1.65 $\pm$ 0.12	8.73 $\pm$ 0.40	9.91 $\pm$ 0.44	2.42 $\pm$ 0.24	1.17 $\pm$ 0.64	0.06 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.01
AUR	17.03 $\pm$ 1.52	1.88 $\pm$ 0.09	7.73 $\pm$ 0.66	10.39 $\pm$ 0.63	2.23 $\pm$ 0.08	2.34 $\pm$ 0.12	0.06 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.03
SAL	13.37 $\pm$ 0.91	1.47 $\pm$ 0.13	7.40 $\pm$ 0.37	8.25 $\pm$ 0.58	2.06 $\pm$ 0.03	0.67 $\pm$ 0.12	0.05 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.02
BOP	14.93 $\pm$ 0.54	1.70 $\pm$ 0.16	7.80 $\pm$ 0.72	9.89 $\pm$ 0.85	2.11 $\pm$ 0.21	2.10 $\pm$ 0.54	0.05 $\pm$ 0.01	0.13 $\pm$ 0.01

Table 2.5. (Suite) Foliar concentrations of B. spruce seedlings grown in humus from different forest stands and topped with different litter types (mean $\pm$ SD from all litter amounts added). PET: T. aspen; AUR: Alder sp.; SAL: Willow sp; BOP: White birch; BS: B. spruce; Control: no addition.

BS	15.97 $\pm$ 2.02	1.77 $\pm$ 0.26	7.83 $\pm$ 0.42	8.86 $\pm$ 0.38	1.93 $\pm$ 0.02	1.62 $\pm$ 0.67	0.06 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01
Control	13.30 $\pm$ 0.0	1.53 $\pm$ 0.00	8.10 $\pm$ 0.00	9.14 $\pm$ 0.00	2.37 $\pm$ 0.00	0.52 $\pm$ 0.00	0.05 $\pm$ 0.00	0.13 $\pm$ 0.00
Nursery substrate								
Average	10.49 $\pm$ 1.79	1.47 $\pm$ 0.19	8.44 $\pm$ 0.39	6.74 $\pm$ 0.57	2.09 $\pm$ 0.17	0.67 $\pm$ 0.04	0.05 $\pm$ 0.05	0.07 $\pm$ 0.01
PET	9.50 $\pm$ 0.58	1.36 $\pm$ 0.08	8.47 $\pm$ 0.16	6.32 $\pm$ 0.28	2.013 $\pm$ 0.13	0.55 $\pm$ 0.02	0.05 $\pm$ 0.02	0.06 $\pm$ 0.02
AUR	13.80 $\pm$ 1.74	1.40 $\pm$ 0.09	8.60 $\pm$ 0.35	7.30 $\pm$ 0.65	2.30 $\pm$ 0.12	0.79 $\pm$ 0.02	0.05 $\pm$ 0.04	0.08 $\pm$ 0.02
SAL	9.73 $\pm$ 0.40	1.43 $\pm$ 0.15	8.03 $\pm$ 0.26	6.55 $\pm$ 0.22	1.95 $\pm$ 0.16	0.46 $\pm$ 0.19	0.04 $\pm$ 0.05	0.07 $\pm$ 0.02
BOP	9.83 $\pm$ 0.29	1.67 $\pm$ 0.19	8.53 $\pm$ 0.13	6.89 $\pm$ 0.68	2.00 $\pm$ 0.21	0.99 $\pm$ 0.31	0.04 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.01
BS	9.732 $\pm$ 0.17	1.61 $\pm$ 0.16	8.83 $\pm$ 0.21	6.88 $\pm$ 0.87	2.19 $\pm$ 0.18	0.62 $\pm$ 0.38	0.05 $\pm$ 0.01	0.07 $\pm$ 0.01
Control	10.00 $\pm$ 0.00	1.17 $\pm$ 0.00	7.70 $\pm$ 0.00	6.15 $\pm$ 0.00	2.11 $\pm$ 0.00	0.43 $\pm$ 0.00	0.05 $\pm$ 0.00	0.05 $\pm$ 0.00
Average Total	16.13 $\pm$ 4.81	1.90 $\pm$ 0.39	8.03 $\pm$ 0.67	9.63 $\pm$ 2.18	2.23 $\pm$ 0.24	1.58 $\pm$ 0.81	0.05 $\pm$ 0.14	0.12 $\pm$ 0.00

2.5.8 Humus Substrate Composition at the End of Experiment

Humus from nurseries showed the highest averages C:N ratios were in (i.e., 70.35 ± 6.18 , mean $\pm$ SD), followed by humus from pure stands of spruce (i.e., 40.76 ± 5.96). The lowest mean values of the C:N ratio were for humus from pure stands of aspen (i.e., 25.17 ± 1.02) and mixed stands (27.70 ± 3.05). The mixed and pure stands of aspen had the highest concentrations of primary macronutrients (i.e., Mixed: N = 13.71 ± 1.24 g. Kg⁻¹, P = 50.88 ± 13.55 mg. Kg⁻¹, K = 181.63 ± 50.88 mg. Kg⁻¹; pure aspen: N = 12.14 g. Kg⁻¹, ± 1.79 , P = 51.06 ± 11.97 mg. Kg⁻¹, K = 209.21 ± 46.91 mg. Kg⁻¹). Nursery treatments had their average values lower than the other treatments with humus when they did not receive the addition of leaf litter (i.e., N = 6.68 ± 0.63 g. Kg⁻¹; P = 17.81 ± 13.59 mg. Kg⁻¹ and K = 141.94 ± 49.55 mg. Kg⁻¹). The highest final average concentrations of Ca and Mn were for humus from mixed stands (i.e., Ca = 7031.88 ± 366.29 mg. Kg⁻¹ and Mn = 58.75 ± 18.54 mg. Kg⁻¹), but the lowest Mg concentrations were for humus from pure stands of aspen (i.e., 894.63 ± 97.40 mg. Kg⁻¹). Furthermore, humus from mixed stands and pure aspen showed lower values for Cu (i.e., 5.56 ± 1.06 mg. Kg⁻¹ and 5.25 ± 0.90 mg. Kg⁻¹, respectively). However, the highest Al values were associated with humus from pure spruce and pure aspen stands (i.e., 1865.00 ± 186.18 mg. Kg⁻¹ and 1872 ± 598.88 mg. Kg⁻¹) (Table S.2. 6).

2.6 Discussion

This study demonstrated that the chemical composition of the litter of different tree species can contribute to the forest floor formation and chemical composition, which is consistent with many other studies, i.e., (Becker *et al.*, 2018 ; Berg et McClaugherty, 2020 ; Chomel *et al.*, 2016 ; Daněk *et al.*, 2022 ; Hansson *et al.*, 2011 ; Hojjati *et al.*, 2009 ; Likulunga *et al.*, 2021 ; Thelin *et al.*, 2002 ; Zeller *et al.*, 2019 ; Zhou *et al.*, 2020). However, in this research, litter influences could be observed in the long-term (i.e., by humus) and in the short-term (i.e., fertilization by crushed litter on humus, at different amounts, in 150 days of greenhouse experiment) with litter of distinct species. Furthermore, this humic composition, fertilized or not with crushed litter, influenced the development of spruce seedlings aerial and belowground parts.

2.6.1 Humus Type Effect

Our results showed a better developmental performance for spruce seedlings grown in humus from mixed stands and from pure aspen stands compared to humus from pure spruce stands and from nursery substrate. These results support our hypothesis that the humus provided by different stand compositions can influence the growth of spruce seedlings, since each humic composition has different physicochemical characteristics. The humus layer is of paramount importance in the storage and transmission of nutrients to plants (Rode, 1999), being an important factor of forest seedlings development (Nilsson *et al.*, 1999 ; Simard *et al.*, 1998), in addition to water availability (Berg, 2000 ; Kuuluvainen *et al.*, 1993 ; Oberhuber *et al.*, 2015 ; Sousa *et al.*, 2022 ; Wahl *et al.*, 2003) and other complex interactions (Henneb *et al.*, 2020 ; Liepe *et al.*, 2016). Complex interactions within the soil environment also significantly affect seedling growth. For instance, mutualistic relationships between soil microorganisms, such as mycorrhizal fungi and nitrogen-fixing bacteria, and plant roots enhance nutrient absorption, especially under nutrient-limited conditions. Additionally, the interaction between plant species and decomposer communities influences the breakdown of organic matter, which releases vital nutrients back into the soil. Furthermore, competition for resources within the plant community, both among seedlings and with surrounding vegetation (herbaceous plants, shrubs, and trees), impacts resource allocation and can either facilitate or hinder seedling development, depending on the specific ecological dynamics (Mason *et al.*, 2004; Pereira *et al.*, 2018).

The responses of the nutritional properties of humus from different stands, before and after greenhouse experiment, raised some questions, mainly in relation to macronutrients (i.e., N, P, K, Ca, Mg and S). It can be noted that the concentrations of primary macronutrients in the nursery substrate were higher than in the other humus treatments before starting the experiment and, when analyzed after 150 days of experiment, had their values lower than the other humus treatments when they received no addition of crushed litter. It is worth mentioning that nursery substrates usually receive artificial fertilization for greater seedling nutrition, but after this

experiment in greenhouse many nutrients from this nursery substrate may have been leached by everyday irrigation. Thus, humus from Mixed and pure aspen stands maintained higher concentrations of primary macronutrients throughout the greenhouse experiment for a same irrigation. Nonetheless, some secondary macronutrients (i.e., Mg and S) had a subtle increase in all humus at the end of the experiment, since S is a dominant anion in the leaching and retention process (De Vries *et al.*, 2007 ; Houle *et al.*, 2014). However, humus from Mixed and pure aspen stands remained with higher nutrient concentrations compared to humus from pure spruce stands and the nursery substrate, and the same was observed for the secondary macronutrient Ca, except for Mg and S. For the macronutrients Mg and S, the pure aspen humus presented slightly lower concentrations when compared to the other humus.

The highest concentrations of Al and Fe were found in humus from pure spruce stands, followed by humus from pure aspen stands. Humus from Mixed stands and the nursery substrate presented the lowest values of Fe and Al, before and after the experiment. Al concentration in humus is known to be controlled by acidity and is it an important indicator of the forest soil acidity status (Lindroos *et al.*, 2011). The negative effects of soil acidification, especially the depletion of major base cations and the liberation of Al^{3+} , are major challenges to plant growth and survival (Driscoll *et al.*, 2001). Base saturation (BS) was higher in humus from Mixed stands as compared to spruce humus and the nursery substrate. Commonly, BS increases with higher soil pH and the availability of Ca^{2+} , Mg^{2+} , and K^{+} . Metal mobility in soils is also pH dependent, which affects nutrient availability. At the end of the experiment, humus from mixed and pure aspen stands showed higher pH values than humus from pure spruce stands. This result aligns with findings by Hansson *et al.*, (2011) who observed higher pH in broadleaf stands compared to coniferous ones. Coniferous soils are commonly known to be more acidic (Adamczyk *et al.*, 2019 ; Jones Jr et Case, 1990 ; Killham, 1990).

2.6.2 Litter Type and Litter Addition Rate Effect

Although significant, the F values associated with the amount of litter added to humus treatments and type of litter treatments were among the lowest; in addition, the interactions between the amount of litter and other factors were not significant. Therefore, the amount of litter added effect was very weak compared to the other factors. For all these reasons, litter quantitative effects were not noticed for seedling growth variables. However, the amount of litter had a positive effect on substrate moisture. Thus, the finding in this study that different leaf litter species also have an effect, albeit relatively small, on aerial and underground development of spruce seedlings, supports our hypothesis that different leaf litter species have a certain effect on the development of spruce seedlings when added to different humus.

All leaf litter types added had a greater positive effect on humus moisture response at greater depth compared to BS needle litter. Furthermore, recent fallen (i.e., less decomposed) undecayed conifer needles have high tensile strength and relatively low moisture content (Kendrick, 1959). In addition, BS needles biomass collected in this study, for the same unit of area and for the same period, was relatively smaller compared to others leaf litter of broadleaf species (except SAL). Thus, moisture may also have interfered in the development of spruce seedlings in addition to the nutritional and physical properties of pure spruce humus. The analysis of the litter nutritional composition indicated that the highest C:N ratios at the beginning of the experiment were for the PET and BOP species and the lowest for AUR, thus indicating a greater decomposition rate of the AUR organic material, indicating certain facilitating effects as measured that litter accumulates and is involved in the humic composition (Urli *et al.*, 2020a). However, the highest pH values at the end of the experiment were associated with the addition of PET and AUR litter, a factor that also influenced the development of spruce seedlings. In addition, with regard to primary macronutrients (N, P, K), humus topped with PET and BOP litter showed the highest P and K values at the end of the experiment, although N concentrations showed considerable oscillations between the different litter treatments, a fact that may also have contributed to the growth performance of spruce seedlings. However, AUR and BOP

litter presented higher final Fe and Al concentrations in the different humus substrates, which may also indicate a tendency towards soil acidification (Giesler *et al.*, 2004 ; Lindroos *et al.*, 2011 ; Nikonov *et al.*, 2001).

2.6.3 Management Implications

The seedbed abundance modulates tree commercial species establishment, but it is strongly influenced by the composition of the forest floor (Caccia et Ballaré, 1998 ; Simard *et al.*, 2003). Therefore, the effect of management practices on the forest floor must be considered to maintain or improve the nutritional and physicochemical aspects of the forest humus. Along these lines, humus can often be managed for production optimization purposes, for instance, by adjusting litter composition or managing the mix of species to enhance nutrient cycling and improve soil structure and moisture retention (Prescott *et al.*, 2000 ; Simola, 2018 ; Wahl *et al.*, 2003). Thus, the results of this greenhouse experiment suggested that promoting mixed stands, which influence humus chemical composition, can increase seedling growth by enhancing the physicochemical composition of the forest floor (e.g., macronutrients, pH, and moisture). Consequently, when managing a forest for a coniferous vocation through precommercial cutting, a minimum proportion of broadleaved trees should be conserved. However, further research is needed to quantify this minimum proportion of broadleaved trees to maintain coniferous tree density at acceptable levels.

The coexistence of certain litter types such as alders and aspen can be nutritionally advantageous, being consistent with (Simard *et al.*, 2003), who evaluated the role of certain substrates and litter in the initial phase of conifers and showed that the survival of seeds and seedlings of coniferous species under aspen stands was higher compared to that located under coniferous stands. The predominance of aspen litter in forest stands develops a rich soil that favors the growth of herbaceous plants in the subsoil (Natalia *et al.*, 2008b), which influenced humus composition as in our experiment. Nonetheless, this study proved that not all types of leaf litter in different amounts have the same effect on the development of spruce seedlings and the ideal amount of leaf litter to optimize the growth and development of seedlings for each type

of humus remains unclear, suggesting further research to better understand these effects.

2.7 Conclusions

We demonstrated in this study that the long-term humus enrichment by broadleaf litters has a largely dominant effect, while the short-term effects of different broadleaf litters on forest soil are also significant. The long-term influence of leaf litter on the growth and development of spruce seedlings in different stands is largely mediated by the humic part of the forest floor, which consists of litter incorporated into the soil and decomposed over several years. This material, commonly known as humus, plays a crucial role in nutrient cycling and soil structure. That indicates the enrichment of leaf litter on humus continues over time, even though the greenhouse experiment took place over a short period. Despite these effects are not necessarily greater if the amount of broadleaf litters is increased, it does promote discussion for spruce-moss forest management to retain some broadleaf species for maximum nutritional benefit. This greenhouse experiment indicated the possibility of natural fertilization of the forest through the maintenance of broadleaf species to improve the development of spruce seedlings. Even if mixed stands can generate higher seedling productivity, due to the greater number of interactions between the species and their responses to the humus, the black spruce feathermoss regions are known for the predominance of the spruce specie, with a rare presence of broadleaf tree species. However, these rare presences seem to bring a productive advantage in some nutritional aspects. Thus, this is important for a management that aims not to lose the coniferous vocation of the stands and to be able to maintain some broadleaf species in their stands for nutritional complementarity. Finally, research efforts should be continued on the topic of mixed stands versus pure stands associated with forest plantations in the stand and landscape.

2.8 *Author Contributions:*

Conceptualization, M.D.N., R.O., M.B., A.L. and Y.B.; methodology and formal analysis, M.D.N.; supervision, R.O. and A.L.; writing—original draft preparation, M.D.N.; writing—review and editing, M.D.N., R.O., M.B., A.L. and Y.B.; funding acquisition, Y.B., A.L., M.B. and R.O. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

2.9 *Funding:*

This project was made possible with funding provided by NSERC (Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada): RDCPJ 478742-15, with Greenfirst Produits forestiers, the NSERC-UQAT-UQAM Chair in Sustainable Forest Management, in collaboration with the Direction de la recherche forestière (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MRNF): 000367-001; Mitacs Accelerate program R70992, and RYAM Forest Management.

2.10 *Data Availability Statement:*

The data presented in this study are available on request from the corresponding author.

2.11 *Acknowledgments:*

We thank M. Lambert for greenhouse assistance and N. Drouin for laboratory assistance. D. Charron for field assistance and logistics. E. Daigneault for field collaboration in collecting humus and litter. We thank also the Grandes-Piles tree nursery staff for providing the seedlings for the experiment, and the Laboratoire de chimie organique et inorganique of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs for the numerous laboratory analyses.

2.12 *Conflicts of Interest:*

The authors declare no conflict of interest.

CHAPITRE 3
RÔLE DE LA PROXIMITÉ DES ESSENCES FEUILLUES SUR LA COMPOSITION
DU SOUS-BOIS DES JEUNES PEUPLEMENTS DANS LES ZONES DE
PESSIÈRE À MOUSSE SENSIBLES À LA PALUDIFICATION

Maísa De Noronha ^{1,*}, Nicole J. Fenton¹, Alain Leduc ² et Yves Bergeron ^{1,2}

¹ Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada

² Centre d'étude de la Forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada

* Correspondence: maisadenoronha@uqat.ca

3.1 *Abstract*

In young black spruce-moss forests, paludification reduces productivity, challenging forestry. Conifer-broadleaf interactions may mitigate this, but early silvicultural practices often limit these effects. Through field surveys, we examined whether broadleaf presence influences understory composition, favoring herbaceous species while moderating sphagnum growth, potentially slowing paludification. We also explored whether broadleaf-to-spruce ratios affect the humic layer and forest productivity. Additionally, we assessed broadleaf influence on soil nutrients and black spruce growth. Our results show that pure conifer stands have lower understory diversity and more light-loving sphagnum, typical of older or paludified forests. Canopy opening was not the primary paludification trigger in young stands; instead, broadleaf litter played a key role in enriching humus. These findings confirm that early-stage broadleaf-conifer coexistence enhances plant diversity and soil quality, delaying paludification.

Keywords: Tree composition; understory diversification; aspen; black spruce; growth.

3.2 Résumé

Dans les jeunes pessières à mousses, la paludification réduit la productivité forestière, posant un défi pour l'industrie. L'interaction conifères-feuillus pourrait atténuer ce phénomène, mais les pratiques sylvicoles précoces limitent souvent cette mixité. À travers des inventaires de terrain, nous avons étudié si la présence des feuillus influence la composition du sous-bois, favorisant les espèces herbacées tout en modérant l'abondance des sphaignes de lumière, et si le ratio feuillus/conifères impacte la couche humique et la productivité forestière. Nous avons aussi analysé l'effet des feuillus sur la disponibilité des nutriments du sol et la croissance des épinettes noires. Nos résultats montrent que les peuplements uniquement conifériens présentent une diversité réduite du sous-bois et davantage de sphaignes de lumière, typiques des forêts plus âgées ou paludifiées. L'ouverture du couvert ne semble pas être le principal déclencheur de la paludification chez les jeunes peuplements ; la litière feuillue joue un rôle clé en enrichissant l'humus. Nos observations confirment que la coexistence précoce de feuillus et de conifères améliore la diversité végétale et la qualité des sols, retardant ainsi la paludification.

Mots clés: Mixité d'arbres; diversification du sous-bois; peuplier faux-tremble; jeunes pessières noires ; croissance.

3.3 Introduction

La forêt boréale est un écosystème complexe où la coexistence des conifères avec la présence sporadique de feuillus joue un rôle central dans la dynamique, la diversité et la productivité de cette forêt (Légaré et al. 2004, 2005a). Dans l'est du Canada les conifères, tels que l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) (EPN), le sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (SAB) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) (PIG), dominent souvent le paysage en raison de leur capacité à prospérer sous des sols acides et des températures froides (Fenton et al. 2005; Kuuluvainen and Gauthier 2018). Néanmoins, les feuillus, telles que le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) (BOP), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) (PET) et l'aulne rugueux (*Alnus rugosa* (Du Roi) RT Clausen) (AUR), colonisent les sols plus fertiles et complètent les niches écologiques des conifères (De Noronha et al. 2022). Ce mélange favorise la diversité du sous-bois, influençant le développement forestier et la composition humique des sols (Henneb et al. 2020), un facteur clé dans les forêts sensibles à la paludification (Légaré et al. 2005b).

La paludification entraîne une baisse de la productivité forestière, car les conditions du sol deviennent moins propices à la croissance des arbres (Lavoie et al. 2005b; Simard et al. 2007). Dans ces zones, la perte de productivité au fil du temps met en évidence des lacunes importantes dans notre compréhension des mécanismes qui contrôlent la productivité forestière. En particulier, en quoi les interactions entre les types de végétation (conifères et feuillus) influencent la vitesse et l'étendue de la paludification, et comment ces dynamiques affectent la capacité des forêts à se régénérer et à maintenir leur productivité à long terme.

Les pratiques sylvicoles, telles que l'éclaircie précommerciale (EPC), visent souvent à favoriser les essences de conifères en réduisant la compétition engendrée par les feuillus, ce qui risque de modifier la composition du sous-bois, la structure des sols, la luminosité. L'effet de ces interventions sur certaines espèces de sphaignes, en particulier les "sphaignes de lumière", qui favorisent la paludification pourrait s'avérer crucial (Brassard et al. 2011; Ghotsa Mekontchou et al. 2020).

Caractériser la composition du sous-bois et des strates muscinales le long d'un gradient d'enfeuillement permettrait de mieux comprendre comment la mixité du couvert peut influencer l'abondance des sphaignes de lumière et ainsi la productivité forestière dans les jeunes peuplements. Notre étude examine l'impact direct de cette mixité sur la composition du sous-bois dès les premières phases de développement forestier.

Cette approche contribue à élucider les mécanismes précoces qui influencent la productivité et la résilience des jeunes peuplements, notamment dans des conditions favorables à la paludification. En conséquence, nous émettons les hypothèses, que :

- i). Au sein d'un même jeune peuplement, la présence locale des feuillus influencera la composition du sous-bois en favorisant les espèces herbacées et en modérant l'abondance des sphaignes de lumière;
- ii). La proximité des tiges feuillues à celles d'épinettes pourrait avoir des effets sur les sols: en enrichissant le sol par la décomposition de leurs feuilles, l'abondance de feuillus peut améliorer la disponibilité des éléments nutritifs, favorisant ainsi la croissance des semis d'épinette et des autres espèces feuillues.

Afin de vérifier ces hypothèses, nous avons analysé la composition du sous-bois et des strates muscinales le long d'un gradient feuillus/épinettes, tout en évaluant l'influence des feuillus sur la disponibilité des éléments nutritifs et la présence des épinettes.

3.4 *Matériels et méthodes*

3.4.1 *Aire d'étude*

L'étude a été menée dans la pessière noire à mousses de l'Ouest, dans la région de la Plaine du Lac Matagami, dans les basses terres de l'Abitibi (Figure 3.1. A) (Blouin and Berger 2005). Des événements quaternaires, tels que la glaciation et les réavancées glaciaires, ont laissé des dépôts de limons et d'argile, favorisant la formation de tourbières et de forêts mal drainées (MELCCFP QC) (Figure 3.1. B). Le

nord de la zone présente des dépôts d'argile compactée par les glaciations (Payette and Rochefort 2001). La région est dominée par des peuplements d'épinettes, avec une présence réduite de feuillus comme le peuplier faux-tremble, dans des peuplements purs ou mélangés (**Figure 3.1. C**). Le climat est froid et modérément humide, avec une température annuelle moyenne entre 0,01°C et 2,2°C, un minimum en janvier entre -25,3°C et -22,6°C, et un maximum en juillet entre 22,6°C et 24°C. La précipitation annuelle moyenne est de 643 mm et la couverture neigeuse annuelle moyenne de 24 cm (Joutel QC).

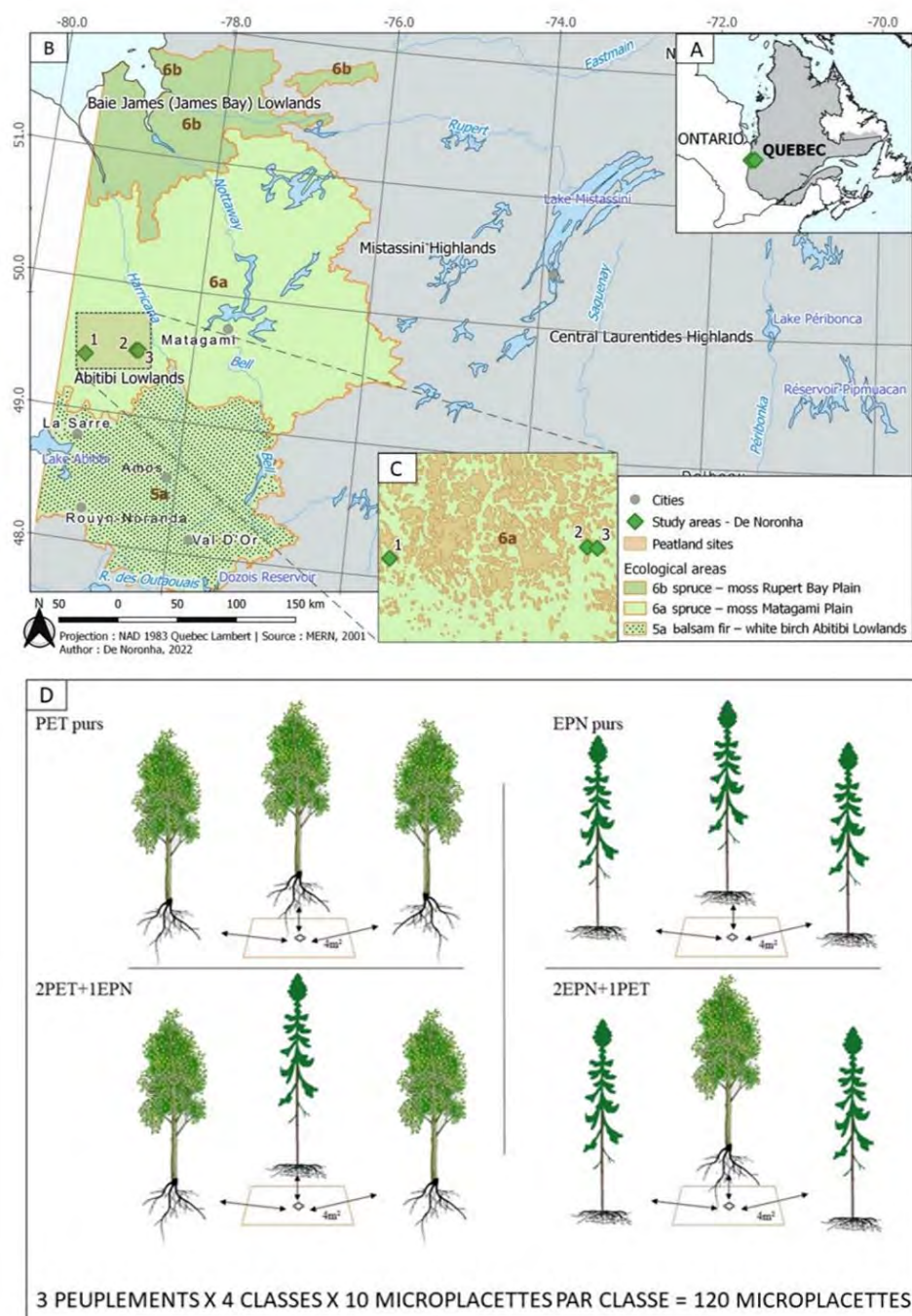


Figure 3.1. (A) Zones d'étude dans l'est du Canada, (B) Localisation des inventaires sur le terrain en fonction des régions écologiques de la forêt boréale d'épinette noire de l'ouest du Québec (1 : -79,249, 49,419 ; 2 : 78,665, 49,497),

Figure 3.1. (Suite) : (C) Trois zones distinctes avec de jeunes peuplements traités par EPC et sensibles au processus de paludification (De Noronha et al. 2022), (D) Schéma des classes de contexte de proximité selon les 3 arbres les plus proches du centre de micro-placettes.

3.4.2 Collecte des données

L'échantillonnage a été effectué en 2021 dans 3 peuplements distincts (**Figure 3.1. D**). Nous y avons sélectionné trois sites d'étude qui présentent seul type de couvert : résineux, équiennes avec présence de feuillus, entre 1,5 et 3 m de hauteur. Les trois peuplements avaient environ 35 ans (âges moyens mesurés par la méthode de carottage à l'aide d'une sonde Pressler). Les peuplements reposent sur un dépôt d'argile présentant une faible pente (Brais and Camiré 1992). Dans le premier peuplement la végétation d'origine y a subi une coupe totale en 1987 ainsi qu'une préparation de terrain par scarifiage et un reboisement en épinette noire en 1988, avec une éclaircie précommerciale en 2003 (Morin 2007). Le deuxième et le troisième peuplement, correspondent à de la régénération naturelle issue d'une coupe totale ayant eu lieu en 1986 avec une éclaircie précommerciale en 2003 (Morin 2007). Les peuplements sont dominés par l'épinette, mais incluent la présence de peupliers que couvrent des classes de drainage subhydrique à imparfait à mauvais, ils présentent globalement des conditions abiotiques similaires — pentes faibles et proximité de tourbières (De Noronha et al. 2022).

Sur chaque site, quatre contextes de proximité correspondant à divers degrés de mixité et de composition du couvert, ont été définis en fonction des trois arbres les plus proches du centre de chaque micro-placette : uniquement des épinettes (contexte proximal EPN purs), uniquement des trembles (contexte proximal PET purs), mixte à dominance EPN, ou mixte à dominance PET. Chacun de ces contextes de proximité a été répliqué à 10 reprises dans chacun des peuplements. Pour chaque micro-placette de 4 m², nous avons mesuré les éléments suivants : la composition du sous-bois en pourcentage de recouvrement des plantes (c.-à-d., les strates muscinales/sphaignes, les semis d'arbres et les plantes herbacées), le pourcentage

de litière présente dans les micro-placettes, la profondeur de la matière organique, les pH des sols organiques et minéraux, ainsi que l'ouverture de la canopée. Au total, nous avons échantillonné 120 micro-placettes, réparties parmi 3 peuplements, 4 contextes de proximité et 10 répliques par contexte (Figure 3.1. D).

Les composantes structurales des contextes de proximité (c.-à-d., essences feuillus/conifères, diamètre à hauteur de poitrine (DHP), hauteur, âge des arbres et distance du centre de la micro-placette) ont été mesurées pour évaluer l'effet de la mixité du couvert sur la structure des peuplements. Par ailleurs, la composition du sous-bois (c.-à-d., identification des espèces végétales, hauteur de la strate, pourcentage de couverture des espèces) a également été analysée. Le degré de fermeture du couvert (CC) a été mesuré à l'aide d'un densitomètre à couronne sphérique pour quantifier l'impact de la canopée sur la végétation du sous-bois.

Afin de caractériser les propriétés physico-chimiques des sols, nous avons mesuré le pH dans les sols minéraux et organiques, en plus, nous avons collecté un échantillon de sol organique au centre de chaque micro-parcelle échantillonnées sur les 3 sites. Pour chaque site, les échantillons de sols correspondant à chaque type de couvert ont été mélangés, tamisés et stockés pour des analyses chimiques (De Noronha et al. 2022). Le carbone total (C) et l'azote total (N) ont été mesurés par combustion sèche. Les éléments P, K, Ca, Mg, Mn, Cu, Zn, Al, Fe, Mo, Na, S échangeables et la capacité d'échange cationique (CEC) ont été déterminés par la méthode d'extraction Mehlich III. La saturation en bases (BS) a été calculée comme la somme des bases (Ca, Mg, K et Na) sur la CEC, réalisée par le Laboratoire de Chimie Organique et Inorganique du MRNF (De Noronha et al. 2022).

3.4.3 Analyses statistiques

Nous avons utilisé la version 4.2.3 du logiciel R pour effectuer les analyses (paquet ggplot2 ; Wickham et al., 2021) et pour la visualisation et la manipulation des données (paquet dplyr; Wickham et al., 2014). Nous avons calculé la moyenne et l'écart type de chacune des variables environnementales (c.-à-d., le % de recouvrement des

espèces du sous-bois; le % du recouvrement en litière; l'épaisseur de la matière organique; le pH des couches organiques et minérales et la fermeture de la canopée). En plus, nous avons comparé les moyennes de chaque variable environnementale entre les contextes proximaux (c.-à-d., PET, EPN, Mixte PET et Mixte EPN), à l'aide d'une analyse de variance à effets mixtes (ANOVA, Tukey), en utilisant le paquet lme4, version 1.1-35.1 (Bates et al. 2023) et le paquet Stats (Bolar 2019), respectivement. Les sites et les micro-placettes y constituaient les effets aléatoires.

3.4.3.1 Groupes fonctionnels du sous-bois

Pour vérifier l'influence du contexte proximal des arbres sur la diversité du sous-bois, nous avons identifié la macro-végétation des 120 micro-placettes jusqu'à l'espèce (seulement les bryophytes terricoles ont été identifiées). Un total de 69 espèces végétales a été réparti en 14 groupes fonctionnels différents (nombre d'espèces = Nb spp.) : semis et gaules des arbres conifères (Nb spp. = 2), semis et gaules des arbres feuillus (Nb spp. = 3), arbustes (Nb spp. = 2), bryophytes (Nb spp. = 4), graminées (Nb spp. = 1 - non identifié), ptéridophytes (Nb spp. = 8), sphaignes de lumière (Nb spp. = 3 : *Sphagnum squarrosum* Crome, *Sphagnum fuscum* (Shimp.) Klinggr et *Sphagnum magellanicum* Brid.), autres sphagnacées (Nb spp. = 12), autres herbacées (i.e., Nb spp. = 27, sauf éricacées), éricacées (Nb spp. = 4). Nous avons également compté les champignons (Nb spp. = 1 - non identifié), les lichens (Nb spp. = 1), ainsi que la litière de conifères (Nb spp. = 1) et la litière de feuillus (Nb spp. = 1) (Tableau S. 3. 1). Nous avons calculé la diversité α du sous-bois (i.e., diversité locale – α) pour chaque classe de proximité (ex., PET, EPN, Mixte PET, Mixte EPN), en utilisant l'indice de Shannon, Simpson et l'indice d'équitabilité de Pielou, ainsi que la diversité Rényi, avec le paquet Vegan, version 2.6-4 (Oksanen et al. 2022) (Informations complémentaires S. 3. 1).

3.4.3.2 Analyse des caractéristiques structurales des peuplements

Nous avons réalisé une ANOVA pour évaluer les différences entre les contextes de contextes proximaux (c'est-à-dire, PET; EPN; Mixte PET; Mixte EPN) en ce qui concerne à le DHP et la hauteur (H) des espèces d'arbres. Dans cette analyse, le

DHP et la hauteur sont considérés comme des variables dépendantes (réponse), permettant d'évaluer l'effet des contextes proximaux sur la croissance des arbres. Pour estimer l'influence du contexte proximal, on a utilisé un indice de compétition des arbres pour chaque classe du mélange :

$$Indice\ voisinage = \sum_j^n \left(\frac{DHP_j \times H_j}{Dist_j} \right)$$

DHP : la taille de la tige j

H : la hauteur de la tige j

$Dist$: la distance de la tige j au centre de chaque micro-placette

3.4.3.3 Analyse de la composition des communautés

Nous avons comparé les recouvrements du sous-bois entre les quatorze groupes fonctionnels à l'aide d'une analyse de variance à effets fixes (ANOVA). Lorsque nous avons trouvé des différences significatives ($p < 0,05$), nous avons réalisé un test de Tukey pour effectuer des comparaisons multiples entre les groupes, en respectant les conditions préalables requises pour ce type d'analyse (normalité des résidus et homogénéité des variances). Nous avons également évalué plusieurs aspects liés à la croissance des végétaux, incluant la productivité, mesurée par le DHP, la hauteur, ainsi que les âges moyennes de l'ensemble des arbres et des épinettes. Nous avons utilisé ces données pour analyser la relation entre la composition du sous-bois et la croissance des végétaux dans les différents contextes. Nous avons réalisé les ordinations des données sur la composition des espèces en utilisant la fonction `prcomp` du paquet `Stats` (R Core Development Team 2022) pour effectuer une analyse en composantes principales (ACP) sur les données transformées de Hellinger.

Nous avons identifié les espèces les plus influentes sur la composition du sous-bois à l'aide du paquet `factoextra` (Kassambara and Mundt 2020). Nous avons réalisé une analyse PERMANOVA en utilisant la fonction `adonis2` du paquet `Vegan` (Oksanen et

al. 2022) pour tester les différences significatives de la composition du sous-bois entre les différents contextes de fermeture de la canopée, de couverture en feuillus, d'épaisseur de l'horizon organique, et de pH des horizons organique et minéral.

3.5 *Résultat*

3.5.1 L'influence des contextes proximaux sur le DHP, la hauteur, l'indice de compétition et les caractéristiques structurales des peuplements

Les résultats ont révélé des différences significatives entre les contextes proximaux pour le DHP ($p < 0,001$), la hauteur ($p < 0,001$) et l'indice de compétition ($p < 0,001$). L'ANOVA a mis en évidence des effets marqués des contextes proximaux sur ces variables, et ces effets persistent même en tenant compte d'autres facteurs comme l'âge des arbres ou la composition du sol. Le test de Tukey a permis d'identifier les différences significatives entre les groupes (Tableau 3.1).

L'indice de compétition est significativement plus élevé dans le contexte mixte à dominance EPN (0,62) comparé aux peuplements purs d'épinette (EPN : 0,45), tandis que le contexte Mixte PET montre une compétition modérée (0,50) et inférieure à celle observée dans les peuplements purs de peupliers (PET : 0,58). La fermeture de la canopée ne varie pas statistiquement entre les contextes ($p = 0,071$), bien que les valeurs moyennes de fermeture du couvert suggèrent une tendance à une plus grande ouverture en EPN (48,5 % vs ~70 % ailleurs) (Tableau 3.1). Nos résultats démontrent que la proximité des feuillus module à la fois la croissance des épinettes, la compétition et les propriétés du sol. Les parcelles mixtes (e.g., Mixte PET) combinent une meilleure croissance des épinettes et un sol plus fertile, tandis que les parcelles pures d'épinettes souffrent d'une compétition accrue et d'une acidité élevée.

Nos résultats suggèrent que les épinettes en contexte Mixte PET présentent un DHP et une hauteur supérieure (+3,9 cm et +2,26 m vs EPN ; $p < 0,001$), soulignant un effet de facilitation en présence de feuillus. En revanche, les épinettes se développant en compagnie d'autres épinettes (EPN) montrent une croissance réduite, corrélée à une compétition intraspécifique accrue (indice = $0,62 \pm 0,06$; $p < 0,001$).

Tableau 3.1. Caractéristiques des contextes proximaux et leurs variables environnementales respectives, présentées sous forme de moyennes $\pm$ écart-type (SD). Les lettres entre parenthèses indiquent les différences significatives entre les contextes selon le test de Tukey ($p < 0,05$), qui a été réalisé suite à des résultats significatifs de l'ANOVA.

Variables	EPN	Mixte EPN	Mixte PET	PET
Distance (m)	1,86 $\pm$ 0,1 (a)	1,73 $\pm$ 0,1 (b)	1,77 $\pm$ 0,0 (ab)	1,71 $\pm$ 0,1 (b)
DHP épinettes (cm)	8,24 $\pm$ 3,8 (b)	9,02 $\pm$ 2,5 (ab)	12,01 $\pm$ 2,8 (a)	–
DHP peupliers (cm)	–	10,01 $\pm$ 1,7 (b)	11,53 $\pm$ 1,6 (a)	12,33 $\pm$ 3,8 (a)
Hauteur épinettes (m)	5,69 $\pm$ 2,0 (b)	6,98 $\pm$ 3,7 (ab)	8,13 $\pm$ 2,5 (a)	–
Indice de compétition	0,45 $\pm$ 0,05 (c)	0,62 $\pm$ 0,06 (a)	0,50 $\pm$ 0,04 (b)	0,58 $\pm$ 0,05 (ab)
Fermeture canopée (%)	48,48 $\pm$ 6,4 (n.s.)	69,41 $\pm$ 12,1 (n.s.)	72,92 $\pm$ 17,9 (n.s.)	70,55 $\pm$ 20,8 (n.s.)
pH sol organique	5,03 $\pm$ 3,1 (b)	5,65 $\pm$ 1,8 (a)	5,84 $\pm$ 1,9 (a)	5,83 $\pm$ 2,7 (a)

Pour tester les différences significatives de l'indice de compétition en fonction des groupes du contexte proximal, nous avons opté pour une analyse non paramétrique. Les boxplots ont été utilisés pour visualiser les données et ont montré des asymétries et des valeurs aberrantes, ce qui a conduit à l'abandon de l'ANOVA paramétrique. Le test de Shapiro-Wilk a confirmé que les résidus ne suivaient pas une distribution normale (p -value $< 0,001$). De plus, le test de Levene a montré que les variances entre les groupes étaient inégales (p -value $< 0,001$), invalidant l'utilisation de l'ANOVA. Par conséquent, nous avons utilisé le test de Kruskal-Wallis, qui a révélé des différences significatives entre les groupes (p -value = 5,131e-08). Suite à cela, un test de Dunn a été réalisé pour effectuer des comparaisons entre les groupes, avec ajustement des p -values via la méthode Benjamini-Hochberg pour contrôler le taux de fausses découvertes (Tableau 3.2).

Tableau 3.2. Résultats du test de Dunn pour les comparaisons de l'indice de compétition entre groupes, avec *p*-values ajustées selon la méthode de Benjamini-Hochberg.

Comparaison	Z-Score	P-value non ajustée (P.unadj)	P-value ajustée (P.adj)
Mixte EPN – Mixte PET	-1.4711	0.1413	0.1695
Mixte EPN – EPN purs	3.6517	0.0003	0.0005
Mixte PET – EPN purs	5.1045	< 0.0001	< 0.0001
Mixte EPN – PET purs	-1.5652	0.1175	0.1763
Mixte PET – PET purs	-0.1093	0.9129	0.9129
EPN purs – PET purs	-5.1561	< 0.0001	< 0.0001

Note : Z : Statistique du test de Dunn, qui mesure l'écart entre les médianes des groupes comparés ;

P.unadj : p-value non ajustée avant correction pour les comparaisons multiples ;

P.adj : p-value ajustée selon la méthode Benjamini-Hochberg.

3.5.2 Effets sur les sols

Le sol organique dans le contexte mixte présentait un rapport C/ N (Carbone : Azote) inférieur à celui du sol du contexte EPN. De plus, le sol organique des classes mixtes présentait une concentration en magnésium presque deux fois supérieure à celle de l'humus du contexte proximal EPN. De plus, le contexte EPN présentait des concentrations plus élevées d'Al et de Fe disponibles par rapport aux autres types de sols (Tableau S. 3. 2.). Le pH des sols organiques était comparable entre les contextes de proximité PET ($5,83 \pm 2,7$), Mixte PET ($5,84 \pm 1,9$) et Mixte EPN ($5,65 \pm 1,8$), mais significativement plus bas sous les EPN ($5,03 \pm 3,1$). La saturation en bases était plus élevée dans les sols organiques des contextes mixtes, étant également plus élevée dans le contexte PET par rapport au contexte EPN (Figure S. 3. 1).

3.5.3 Diversité

Nous avons constaté qu'il y avait un effet significatif entre la composition des communautés végétales du sous-bois et quatre variables environnementales (Tableau 3.3). En utilisant le paramètre de la diversité Rényi (c.-à-d., « le nombre effectif d'espèces ») on a caractérisé la diversité spécifique des 69 espèces du sous-bois (Tableau S. 3. 1, Figure S. 3. 2) groupé en 4 classes de proximité d'arbres (ex., PET, EPN, Mixte PET et Mixte EPN). Ainsi, il a été observé que les contextes proximaux d'arbres s'ordonnent selon, la diversité Shannon (1) comme suit : Mixte PET > Mixte EPN > PET > EPN et pour la diversité Simpson ($\alpha = 2$) : Mixte PET = Mixte EPN > PET > EPN (Tableau 3.4).

Tableau 3.3. Résultats de l'analyse PERMANOVA entre la composition des communautés végétales du sous-bois et les différentes variables environnementales.

Variables	DF	Somme des carres	R^2	F	p
% feuillus	1	0,815	0,0209	2,6702	0,006**
% couverture de la canopée	1	0,803	0,0206	2,6326	0,04*
Épaisseur de la couche organique	1	0,771	0,0198	2,5264	0,007**
pH sol organique	1	2,376	0,0609	7,7858	0,001***
pH sol minéral	1	0,387	0,0099	1,2669	0,249

Note : Différences significatives ($p > 0.0001$ ***, $p > 0.001$ **, $p > 0.05$)

Tableau 3.4. Indices de diversité de Shannon, Simpson et Pielou pour les quatre classes de composition des micro-placettes selon leur contexte proximal.

Classe	Nombre micro- placettes	Nombre espèces du sous- bois	Shannon	Simpson	Pielou
Mixte EPN	30	39	3,40	0,97	0,93
Mixte PET	30	40	3,43	0,97	0,93
EPN purs	30	30	3,20	0,95	0,94
PET purs	30	38	3,37	0,96	0,93
Total	120	48	3,69	0,97	0,95

Les contextes mixte EPN et mixte PET présentent une plus grande diversité en général, tant en termes de richesse que d'équilibre dans l'abondance des espèces. Le lieu EPN montre la richesse la plus faible et une communauté plus dominée par quelques espèces abondantes, tandis que PET présente une richesse d'espèces semblable à celle de Mixte EPN, mais avec une distribution d'abondance moins équilibrée. Ces variations dans la diversité et la structure des communautés végétales, mises en évidence par l'indice de diversité Rényi (Figure 3.2) reflètent probablement des différences dans les conditions écologiques propres à chaque contexte (Figure 3.3).

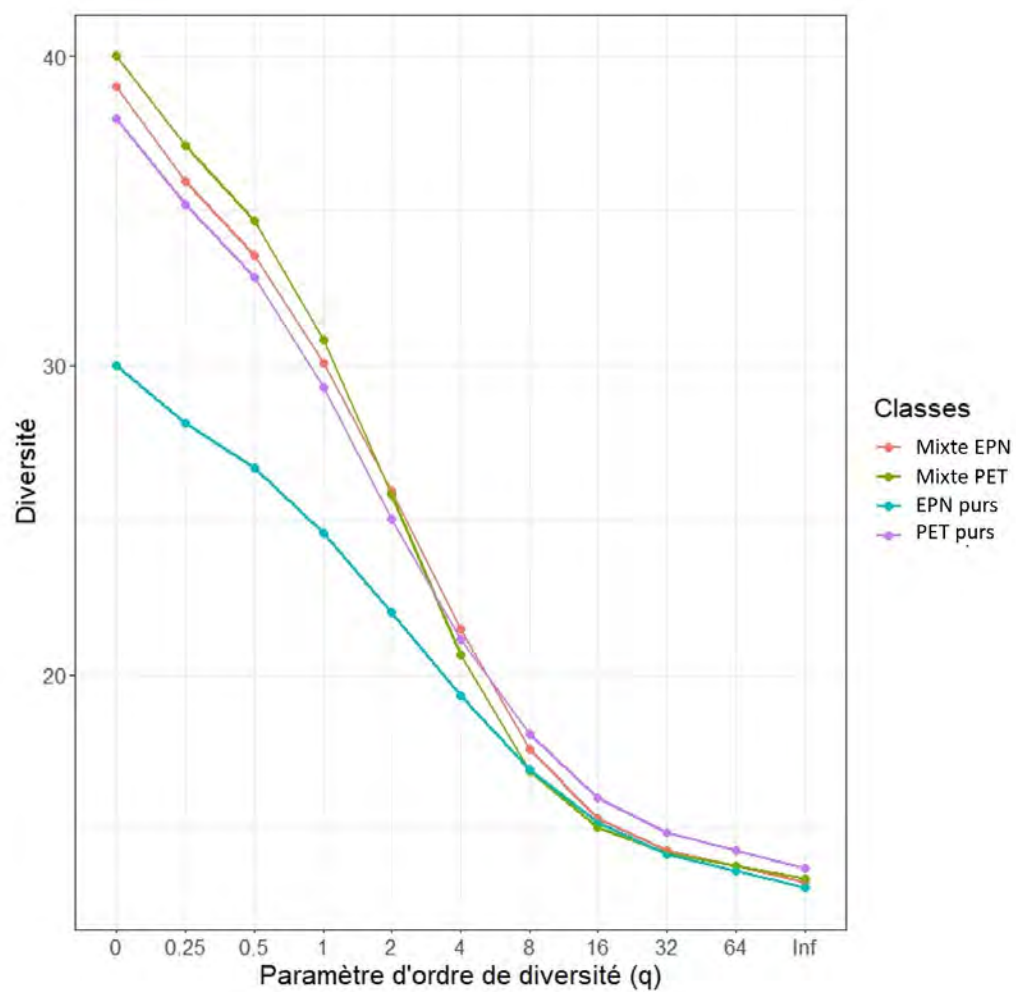


Figure 3.2. Indice de diversité de Rényi calculée pour quatre localisations différentes : Mixte EPN, Mixte PET, EPN et PET.

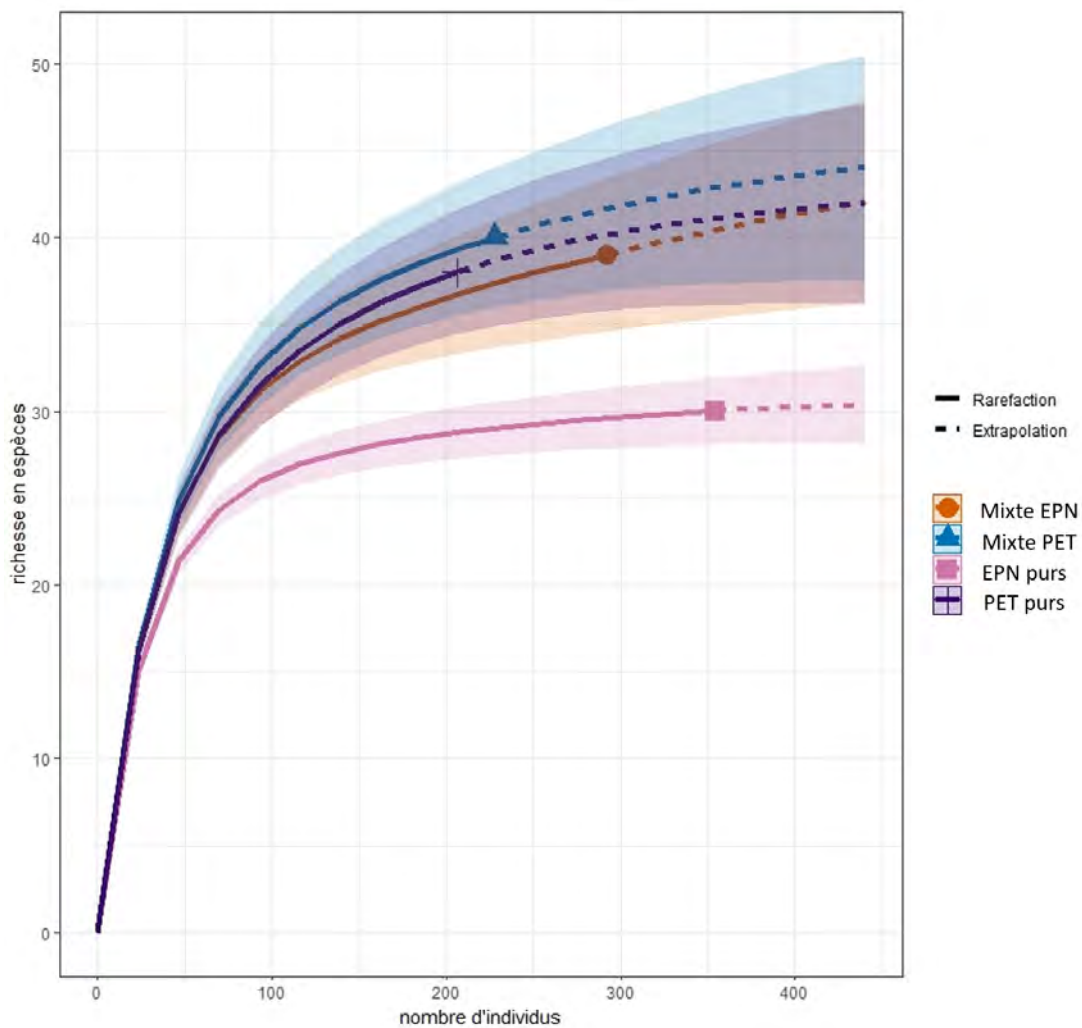


Figure 3.3. Courbe de raréfaction pour les différents contextes étudiés. La portion observée est représentée en trait continu et la courbe d'extrapolation en trait pointillé, la zone ombrée représente l'intervalle de confiance (95 %) basée sur une procédure de bootstrap avec 480 répliqués.

La valeur de la composante mesurée comme la dissimilarité de Simpson (Turnover - Remplacement) était plus élevée pour la comparaison entre les paires EPN – PET, (0,38), indiquant ainsi une plus grande différence dans la composition du sous-bois de cette paire, et moins marquée pour le PET – Mixte PET (0,08), indiquant une faible différence entre ces deux classes (Tableau 3.4). Néanmoins, la valeur de la composante mesurée en tant que fraction résultant de la dissimilarité de Sorensen (Nestedness - Imbrication) était similaire pour les paires du contexte proximal EPN avec Mixte PET et EPN avec Mixte EPN (0,17). En revanche, différente pour les paires du contexte proximal pour PET avec Mixte PET et PET avec Mixte EPN (0,01), indiquant ainsi une composition similaire du sous-bois entre elles. Ainsi, la valeur de la diversité globale, mesurée comme la dissimilarité de Sorensen était plus marquée entre PET - EPN (Figure 3.4).

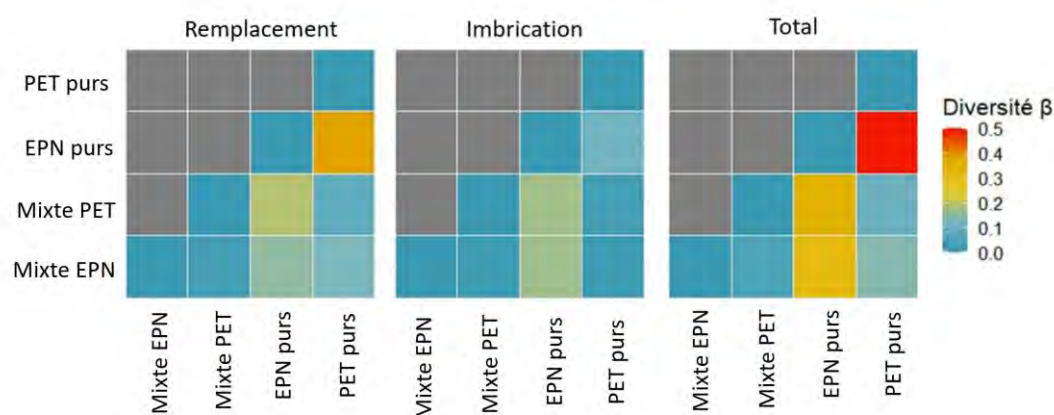


Figure 3.4. Composantes de la diversité β entre les classes de contexte proximal : Le « remplacement » indique un changement d'espèces du sous-bois entre deux classes, tandis que « l'imbrication » reflète une situation où les espèces d'une classe forment un sous-ensemble de celles d'une autre, plus riche en espèces.

3.5.4 Composition du sous-bois en fonction des contextes proximaux

Pour le contexte de proximité PET, les espèces caractéristiques sont : *Alnus rugosa* (Du Roi) RT Clausen, *Dicranium* sp., *Solidago gigantea* Ailton, *Acer spicatum* Lam., semis et gaules de *Populus tremuloides* Michx. (Figure 3.5). Pour le contexte EPN, les espèces du sous-bois les plus abondantes sont *Pleurozium schreberi* (Brid.), *Sphagnum squarrosum* Crome, *Sphagnum warnstorffii* Russow, *Sphagnum wulfianum* Girg., *Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow), *Ledum groenlandicum* Nutt., *Kalmia angustifolia* L., *Vaccinium angustifolium* Ailton., semis et gaules de *Picea mariana* (Mill.) BSP avec une présence bien marquée de *Sphagnum girgensohnii* Russow et *Sphagnum russowii* Warnst.

Pour le contexte Mixte PET, les espèces caractéristiques étaient *Fragaria* sp., *Equisetum* sp., *Ribes glandulosum* Grauer. Pour le contexte Mixte EPN, les espèces caractéristiques étaient *Pleurozium schreberi* (Brid.), *Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow), semis et gaulis de *Picea mariana* (Mill.) BSP (EPN), *Coptis groelandica* (Oeder), aussi observées dans les contextes EPN, en plus, d'*Alnus rugosa* (Du Roi) RT Clausen, aussi observée dans les contextes PET (Figure 3.5).

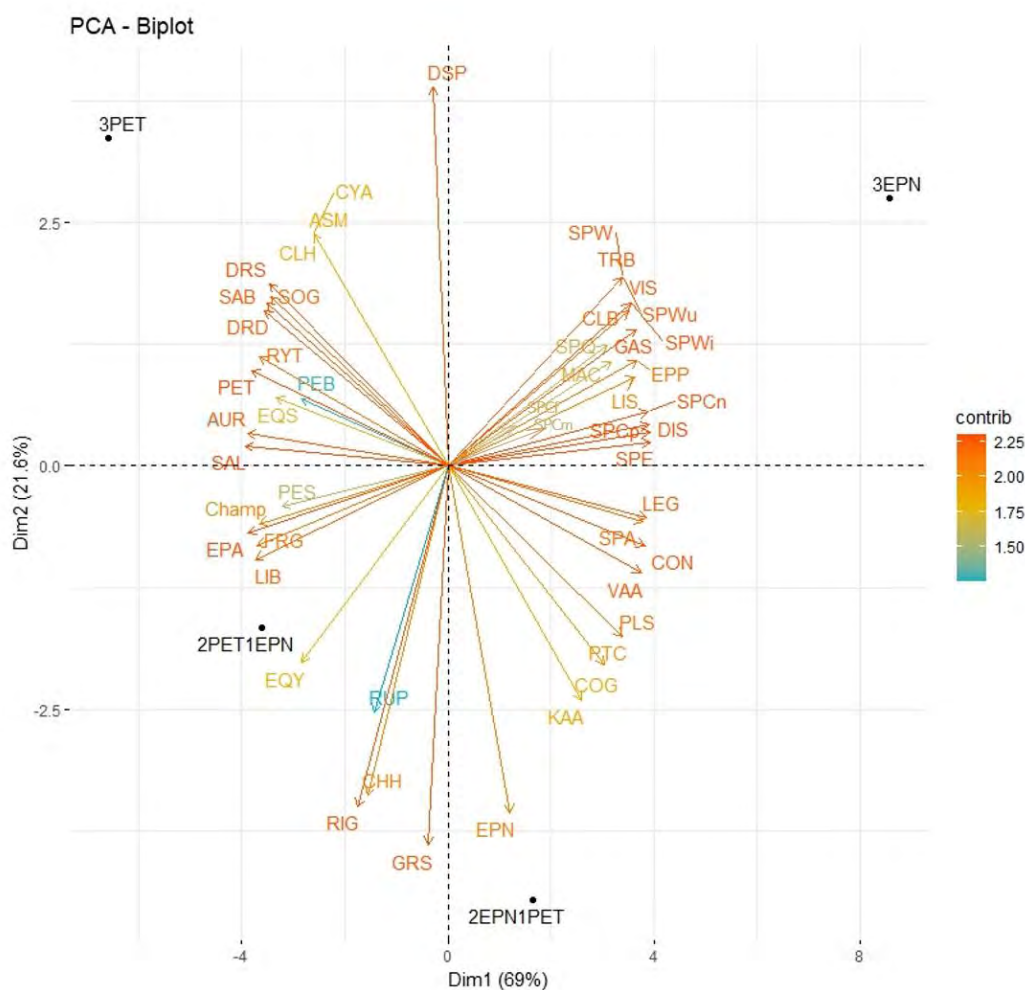


Figure 3.5. L'analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée pour étudier les relations entre le sous-bois et les contextes des trois arbres les plus proches. Les flèches qui se rapprochent les unes des autres indiquent une corrélation élevée, tandis que celles qui s'éloignent signalent une corrélation faible. De plus, les variables peuvent présenter des relations à la fois positives et négatives sur les différents axes, Dim1 et Dim2. L'axe Dim1 explique environ 69 % de la variabilité, tandis que l'axe Dim2 en explique environ 21 %. Voir l'annexe Tableau S. 3. 1. pour les codes.

Nous avons observé, parmi les semis et les gaules d'arbres des contextes proximaux de PET et Mixte PET, la présence de plantes et de gaules de peupliers faux-tremble, de bouleaux à papier, de sapins baumiers et d'épinette. En revanche, dans les contextes proximaux d'épinette pure, nous avons trouvé des semis et des gaules de sapin baumier et d'épinette noire. Concernant les pourcentages de litière feuillue dans les sous-bois, nous avons constaté les pourcentages suivants, par ordre décroissant : PET > Mixte PET > Mixte EPN > EPN (Tableau 3.1).

En ce qui concerne les groupes fonctionnels, dans le contexte proximal EPN, nous avons observé une présence prédominante des sphaignes (24 ± 6 % de sphaignes d'ombre et 7 ± 2 % de sphaignes de lumière) dans le sous-bois, avec une hauteur moyenne de 7 cm. La présence arbustive s'élevait à 29 ± 8 %, tandis que la litière de conifères représentait 28 ± 5 %, bien que ces deux derniers soient moins dominants que les sphaignes (Figure 3.6). Les éricacées étaient également significativement présentes, atteignant 22 ± 2 %. De plus, la présence de lichen était rare, ne dépassant pas 1 % (Figure 3.6).

Dans le contexte des peupliers, nous observons une présence marquée de la strate arbustive, qui représente 42 ± 4 % de la couverture, avec des arbustes d'une hauteur moyenne de 151 cm. De plus, il y a un recouvrement important de la litière de feuillus, atteignant 40 ± 5 %, avec une épaisseur moyenne de 3 cm. Les semis de feuillus, quant à eux, constituent 22 ± 6 % de la végétation, avec une hauteur moyenne de 138 cm. Les semis de conifères (16 ± 4 %) sont également présents, mais sont moins dominants (Figure 3.6).

Sous le couvert des contextes proximaux Mixte EPN, nous avons observé une présence significative d'arbustes (27 ± 7 %) et de litière de feuillus (25 ± 5 %) dans le sous-bois. Les semis de feuillus sont également bien représentés, atteignant 23 ± 6 %. En revanche, la litière de conifères (9 ± 4 %) est moins abondante que dans les autres classes (Figure 3.6).

Dans les zones couvertes par les contextes proximaux Mixte PET, la litière de feuillus est particulièrement abondante, représentant 43 ± 7 %, avec une hauteur moyenne de 7 cm. Les arbustes (29 ± 5 %) et les semis de feuillus (18 ± 5 %) sont également présents. De plus, nous notons une présence significative de semis de conifères (18 ± 9 %) et d'autres herbacés (17 ± 7 %) (Figure 3.6).

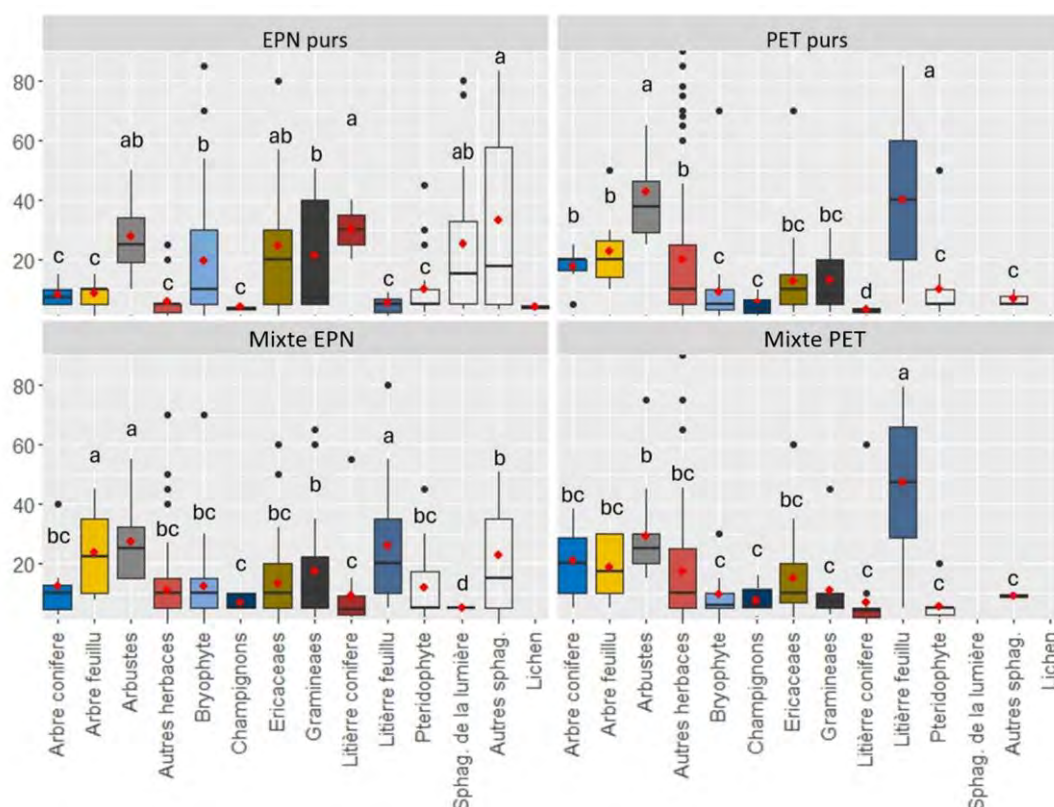


Figure 3.6. La boîte à moustaches illustre la répartition en pourcentage des communautés du sous-bois, classées selon les quatre contextes proximaux, au sein de quatorze groupes fonctionnels. Les pourcentages au niveau des micro-placettes, incluent les contrastes médians (lignes horizontales noires), les moyennes (cercles rouges) et les résultats du test de Tukey (lettres, $p < 0,05$). Les lettres minuscules indiquent les différences de pourcentage, selon les résultats du test de Tukey.

3.6 Discussion

3.6.1 Effet de la mixité de la canopée sur la composition et la diversité du sous-bois

Les processus écologiques dans les jeunes forêts boréales ne se déroulent pas de manière isolée, mais s'inscrivent dans un cadre de mémoire écologique où les conditions initiales et les interactions entre espèces influencent la trajectoire des écosystèmes après perturbation (Laquerre et al. 2011; Johnstone et al. 2016). Cette mémoire, ancrée dans des facteurs biotiques et abiotiques, joue un rôle clé dans la résilience des communautés végétales, notamment à travers les effets de la diversité des espèces arborescentes sur la composition du sous-bois. Dans notre étude, nous avons constaté que la proximité des trembles dans les micro-placettes favorisait une plus grande diversité de plantes vasculaires, contrastant avec les contextes dominés par les épinettes, où les bryophytes, particulièrement les sphaignes de lumière, étaient plus abondantes. Ainsi, notre travail confirme l'hypothèse selon laquelle la proportion de tiges feuillues par rapport aux épinettes noires influence la composition du sous-bois.

Smith *et al.*, (2008) ont examiné la corrélation entre la structure de la canopée et la diversité végétale au niveau du sol, soulignant que les trembles jouent un rôle significatif dans la promotion de la diversité des espèces. De même, Augusto *et al.*, (2003) ont montré que les espèces d'arbres influencent fortement la composition floristique du sous-bois et les conditions microclimatiques. Nos résultats corroborent ces observations, démontrant que les sols dominés par les feuillus présentaient une richesse en nutriments plus élevée et une acidité modérée, favorisant ainsi une flore herbacée plus diversifiée, notamment des espèces exigeantes en ressources. À l'inverse, les peuplements de conifères (ex., épinettes), tendent à favoriser des communautés végétales spécialisées adaptées aux stress environnementaux, comme l'établissement des sphaignes, des mousses et des éricacées (Fenton et al. 2005; De Noronha et al. 2022). Ainsi, les interactions entre les espèces dominantes et le sol façonnent la dynamique des sous-bois, dès les premières phases de

succession forestière. Cette hétérogénéité végétale au niveau du sous-bois contribue à la résilience des forêts boréales en créant des niches écologiques variées.

Notre recherche va au-delà en montrant que ces patrons de diversité et de composition se manifestent dès les premiers stades de développement forestier. Cette observation suggère que l'influence de la structure du couvert sur la diversité du sous-bois ne se limite pas aux forêts matures, mais qu'elle émerge tôt dans la succession forestière. Ainsi, les processus écologiques sous-jacents, comme la compétition pour les ressources et les interactions symbiotiques, influencent la diversité floristique dès les premières années suivant une perturbation (Messier et al. 1998a).

Dans les peuplements dominés par l'épinette, l'imbrication des communautés est plus marquée, favorisant une composition homogène et stable (Van Cleve and Viereck 1981). Notre étude a confirmé la présence accrue de sphaignes dans ces peuplements, tandis qu'elles étaient rares ou absentes dans les sites dominés par les feuillus. Les sites à dominance de peupliers affichaient une faible richesse en sphaignes, probablement en raison de leur incompatibilité avec la litière feuillue (Bartels et al. 2018), ainsi, l'hypothèse selon laquelle les feuillus limitent la paludification en favorisant la diversité herbacée et en modérant la croissance des sphaignes a été confirmée.

Nos résultats suggèrent que les peuplements purs d'épinette présentent des canopées plus ouvertes, indiquent que dans des peuplements jeunes sensibles à la paludification, la structure de la canopée évolue différemment, influencée par la diversité des espèces et les conditions d'humidité. Contrairement à plusieurs études antérieures (Messier et al. 1998b; Cavard et al. 2011; Randriamananjara et al. 2023; Rodríguez-Rodríguez et al. 2023a). Cette divergence peut s'expliquer par l'éclaircie précommerciale appliquée à nos peuplements, réduisant l'ombrage dans les sites résineux par rapport aux études portant sur des peuplements non traités et plus matures. Cavard *et al.*, (2011a), ont observé que, dans des forêts jeunes (20 à 60 ans), la différence de couverture de la canopée entre peuplements purs et mixtes est

généralement moins marquée. Cependant, ces travaux ne considéraient pas la paludification, un facteur clé dans notre étude.

3.6.2 Effet de la mixité de la canopée sur les sols

La présence de litière feuillue et son effet sur les propriétés physico-chimiques du sol créées des conditions plus favorables à l'implantation de plantes vasculaires que les forêts de conifères (Augusto et al. 2003, 2015; Barbier et al. 2008). Considérant que l'un des facteurs qui affectent le plus la diversité du sous-bois forestier est la qualité du sol et la disponibilité de substrats dans les micro-habitats variés (Haughian 2018), les sols riches favorisent le développement des plantes vasculaires tandis que les sols pauvres favorisent la prolifération des bryophytes. Donc, les forêts dominées par les épinettes présentent une faible disponibilité d'éléments nutritifs et des sols acides (De Noronha et al., 2022). En revanche, les sous-bois influencés par les feuillus présentent une plus grande disponibilité de nutriments et des apports plus importants de litière riche en éléments nutritifs (De Noronha et al. 2022; Rodríguez-Rodríguez et al. 2023b). De plus, les contextes de proximité feuillus présentant une présence accrue d'aulnes dans leur sous-bois, une espèce fixatrice d'azote qui contribue à la fertilité des sols (Forrester and Pretzsch 2015; Henttonen et al. 2024).

Notre hypothèse selon laquelle la proportion de tiges feuillues par rapport aux épinettes noires influence les caractéristiques des sols dans les susceptibles à la paludification a été confirmée. Les contextes plus homogènes d'épinette tendent à être dominés par les sphaignes, qui prospèrent dans des environnements acides et humides (Barbier et al. 2008). Cette dominance est en partie expliquée par la récalcitrance des aiguilles de conifères, qui, associée à un climat froid et à de faibles taux de décomposition, limite l'apport en nutriments et favorise l'accumulation de matière organique dans les sites dominés par les épinettes (Chomel et al. 2015). Ce déficit nutritionnel crée une boucle de rétroaction positive, où la pauvreté du sol défavorise la survie et l'établissement des trembles et des sapins, réduisant ainsi leur capacité à enrichir le sol par une litière plus facilement décomposable.

3.6.3 Effet de la mixité de la canopée sur la taille des arbres

Les contextes purs d'épinette présentait des diamètres plus faibles et des taux de compétition réduits, caractéristiques des zones sujettes à la paludification. En général, les peuplements à faible densité tendent à développer des diamètres plus importants, tandis que les peuplements plus denses montrent de plus faibles diamètres, mais des hauteurs plus élevées en raison de la compétition pour la lumière (Pretzsch, 2009). Les zones sensibles à la paludification sont connues pour une croissance en hauteur réduite (c'est-à-dire une perte de productivité du bois), due à l'accumulation de sphagnum sur le sol minéral, créant une épaisse couche de matière organique pouvant stocker de grandes quantités d'eau (Simard *et al.*, 2007b). Dans ces zones, les sols sont acides et ont une faible disponibilité de nutriments en raison de la faible décomposition de la matière organique (Lavoie *et al.*, 2005a). Ainsi, l'homogénéisation des peuplements par des traitements sylvicoles visant à éliminer les espèces feuillues afin de réduire la concurrence, pourrait s'avérer défavorable. Cette approche peut entraîner une réduction des niches écologiques, une augmentation de la couche de sphagnum et une perte de nutriments dans le sol.

Le mélange d'espèces peut entraîner une diminution de la compétition pour l'espace et une facilitation accrue au niveau nutritionnel (Cavard *et al.*, 2011a ; Légaré *et al.*, 2005b). Les productivités plus élevées observées peuvent résulter d'une amélioration des conditions physico-chimiques du sol (Smolander et Kitunen, 2011), ou une réduction de la compétition pour la lumière. Le mélange d'espèces de feuillus intolérants à l'ombre avec des conifères tolérants à l'ombre, comme l'épinette noire, peut accroître l'interception de la lumière grâce à différents points de compensation lumineuse et à une utilisation plus efficace de la lumière, ainsi qu'à la stratification potentielle du couvert forestier (Forrester et Pretzsch, 2015). De plus, le mélange d'espèces feuillues et de conifères peut diminuer la compétition par la différenciation des niches, ce qui pourrait améliorer la croissance des deux types d'arbres

3.6.4 Implications en aménagement forestier

Le tremble, lorsqu'il est présent avant la coupe, se régénère activement par drageonnement, s'étendant rapidement après les interventions sylvicoles (Laquerre et al. 2011). Cette dynamique modifie la structure post-coupe en limitant parfois l'expansion des sphaignes grâce à un apport accru de litière feuillue et à l'amélioration des conditions édaphiques. Intégrer cette capacité de régénération naturelle des feuillus dans les stratégies de gestion peut ainsi contribuer à freiner la paludification et à maintenir la productivité forestière.

Une gestion proactive du couvert dès les premiers stades de succession écologique est essentielle pour préserver la diversité floristique et prévenir les processus de paludification. À ce titre, Newton (2021), appelle à un changement de paradigme : dépasser la logique de rendement volumétrique fondée sur l'homogénéisation du couvert pour adopter une approche intégrée, tenant compte des services écosystémiques et des effets du changement climatique. Par exemple, dans les jeunes peuplements à dominance de tremble, les éclaircies précommerciales peuvent maintenir une diversité floristique qui limite les habitats homogènes propices à la paludification, tout en régulant mieux l'humidité du sol (Johnstone et al. 2016). Les stratégies de gestion doivent donc rester flexibles, appuyées par des modèles de simulation, pour répondre de manière proactive aux défis environnementaux tout en assurant une gestion durable des ressources forestières.

3.7 Conclusion

Cette étude visait à évaluer l'effet de la proximité entre jeunes feuillus et conifères sur la végétation du sous-bois dans des zones sujettes à la paludification, indépendamment de l'essence dominante du peuplement environnant. Il ressort que les contextes de cohabitation entre feuillus et conifères favorisent une régénération plus dynamique, comme en témoigne l'abondance accrue de semis de peuplier faux-tremble et d'épinette noire. Dans ces jeunes forêts la proximité des feuillus favorise une plus grande diversité d'espèces vasculaires, tandis que les peuplements d'épinettes pures abritent davantage de sphaignes et autres bryophytes. Ces

observations confirment l'importance de maintenir une diversité d'essences feuillues dès les premiers stades de succession forestière pour promouvoir la richesse floristique et limiter la paludification. Par ailleurs, les épinettes voisines des feuillus affichaient une meilleure croissance en diamètre, mettant en évidence les bénéfices des interactions entre espèces sur la résilience des écosystèmes. Il est donc crucial d'intégrer ces dynamiques dans la gestion forestière pour accroître la diversité et la productivité des forêts boréales sur des sites à risque de paludification. Enfin, cette recherche, l'une des rares à comparer les effets de la proximité de peupliers et d'épinettes dans différentes proportions, confirme que la composition du sous-bois et les caractéristiques des sols sont influencées par la structure du peuplement. Dans les pessières à mousses, où les éclaircies commerciales sont fréquentes, la préservation de certaines essences feuillues pourrait non seulement avoir une valeur économique, mais aussi enrichir le sol en nutriments et ralentir la paludification.

3.8 *Contributions des auteurs :*

Conceptualisation, M.D.N., A.L. et Y.B. ; méthodologie et analyse formelle, M.D.N.; supervision, A.L. ; rédaction – préparation du projet original, M.D.N. ; rédaction – révision et édition, M.D.N, A.L. et Y.B. ; acquisition de financement, Y.B., A.L. Tous les auteurs ont lu et accepté la version du manuscrit.

3.9 *Financement*

Ce projet a été rendu possible grâce au financement fourni par une subvention de recherche coopérative du CRSNG (Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada) : RDCPJ 478742-15, en collaboration avec la compagnie Chantiers Chibougamau Produits forestiers et le ministère des Ressources naturelles, des Forêts et des Parcs du Québec (MRNF). L'étude est une contribution de la Chaire industrielle en aménagement forestier durable (CAFD). J'ai également pu bénéficier d'une bourse en provenance de MITACS en collaboration avec la compagnie Greenfirst Produits forestiers.

3.10 Remerciements

Nous remercions D. Charron pour l'assistance sur le terrain et la logistique. E. Daigneault pour sa collaboration sur les inventaires sur le terrain. Nous remercions également le Laboratoire de chimie organique et inorganique Ministère des Ressources naturelles, des Forêts et des Parcs du Québec pour les nombreuses analyses en laboratoire et au Laboratoire de bryologie de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue pour l'identification des sphaignes.

3.11 Conflits d'intérêts

Les auteurs ne déclarent aucun conflit d'intérêts.

CHAPITRE 4

**LONG-TERM SILVICULTURAL STRATEGIES IN PALUDIFIED BOREAL
FORESTS: RETAINING BROADLEAF TREES ENHANCES YIELD AND ALTERS
STAND COMPOSITION COMPARED TO CONIFER MIXTURES AND PURE
STANDS**

Maísa De Noronha ^{1,*}, Martin Barrette ², Rock Ouimet ², Alain Leduc ³ and Yves Bergeron ^{1, 3}

¹ Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada

³ Direction de la Recherche Forestière, Ministère des Ressources Naturelles et Forêts, Québec, QC, Canada

² Centre d'étude de la Forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada

* Correspondence: maisadenoronha@uqat.ca

4.1 Abstract

This study examines how silvicultural treatments (Precommercial thinning – PCT, commercial thinning – CT, and Careful logging with protection of advance growth and soils – CLAGS) affect productivity in young black spruce (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) stands vulnerable to paludification (organic layer accumulation impairing growth). Focusing on canopy composition, we tested whether reducing tree density and diversity lowers productivity by disrupting niche complementarity. Our results revealed mixed broadleaf-spruce stands had the highest basal area increment (BAI), followed by mixed conifer-spruce, while pure spruce showed the lowest BAI. Retention of broadleaf trees enhanced total productivity, underscoring species diversity's role in mitigating paludification. Silvicultural treatments exerted long-term effects, with BAI variations persisting for over 20 years. This research highlights the interplay between initial stand composition, treatments, and environmental factors in shaping productivity. Mixed stands leveraged niche complementarity, improving resource partitioning and soil functionality, whereas pure spruce stands suffered from homogeneous competition and organic buildup. Findings emphasize managing understory composition and tree diversity to optimize productivity in paludified boreal forests. This research provides actionable insights for forest managers balancing timber production and ecosystem health regions prone to paludification, advocating for adaptive strategies that prioritize mixed species stands and targeted thinning to sustain long-term yield and resilience.

Keywords: Understory; tree composition; black spruce; peatland; precommercial thinning; commercial thinning; harvest with advance regeneration protection .

4.2 Résumé

Cette étude examine comment les traitements sylvicoles (éclaircie précommerciale – EPC, éclaircie commerciale – EC, et coupe avec protection de la haute régénération et des sols – CPHRS) influencent la productivité des jeunes peuplements d'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) vulnérables à la paludification (accumulation de matière organique nuisant à la croissance). En nous concentrant sur la composition du couvert forestier, nous avons testé si la réduction de la densité et de la diversité des arbres diminue la productivité en perturbant la complémentarité des niches. Nos résultats ont révélé que les peuplements mixtes feuillus-épinette affichaient le plus fort accroissement de surface terrière (AST), suivis des peuplements mixtes de conifères-épinette, tandis que les peuplements purs d'épinette présentaient le plus faible AST. Le maintien des feuillus a accru la productivité totale, soulignant le rôle de la diversité des espèces dans l'atténuation de la paludification. Les traitements sylvicoles ont eu des effets à long terme, les variations d'AST perdurant pendant plus de 20 ans. Cette recherche met en lumière l'interaction entre la composition initiale du peuplement, les traitements appliqués et les facteurs environnementaux dans la détermination de la productivité. Les peuplements mixtes ont bénéficié de la complémentarité des niches, améliorant le partage des ressources et la fonctionnalité des sols, tandis que les peuplements purs d'épinette ont souffert de la compétition homogène et de l'accumulation organique. Les résultats soulignent l'importance de gérer la composition du sous-bois et la diversité des essences pour optimiser la productivité dans les forêts boréales paludifiées. Cette étude offre des pistes concrètes pour les gestionnaires forestiers conciliant production de bois et santé des écosystèmes dans les régions sujettes à la paludification, en préconisant des stratégies adaptatives favorisant les peuplements mixtes et les éclaircies ciblées pour maintenir la productivité et la résilience à long terme.

Mots-clés : Sous-bois ; mixité du couvert ; épinette noire ; tourbière ; éclaircie précommerciale ; éclaircie commerciale ; coupe avec protection de la haute régénération et des sols.

4.3 Introduction

Boreal forests, spanning vast regions of the Northern Hemisphere, are vital for global timber production and carbon sequestration (Jobidon et al., 2015). However, these ecosystems face paludification, a natural process where organic layers (e.g., decomposed feather mosses and sphagnum) accumulate, insulating the mineral soil (Fenton et al., 2005a; Lavoie et al., 2007; Simard et al., 2009). This phenomenon predominates in cold, poorly drained soils, such as eastern Canada's Clay Belt (Mansuy et al., 2018; Valeria et al., 2007), directly reducing productivity of black spruce, a keystone forest species (Filion and Begin, 1998; Lavoie et al., 2005; Roy Proulx et al., 2021). Paludification is typically accompanied by canopy opening in mature forests (Boudreault et al., 2002; Fenton and Bergeron, 2006) and shifts in understory herbaceous and bryophyte communities (Bergeron and Fenton, 2012; Fenton and Bergeron, 2008).

Historically, clearcutting has dominated these regions, partially mimicking natural disturbances like wildfires but failing to replicate post-fire ecological processes such as nutrient cycling and microbial regeneration (Bergeron et al., 2006; Groot, 2002). Consequently, even-aged stand development has exacerbated paludification, compromising long-term productivity (Lafleur et al., 2018a; Thiffault et al., 2013). To address these challenges, partial harvesting techniques like precommercial thinning (PCT) and commercial thinning (CT) have been widely adopted to reduce tree competition and promote the growth of high-value individuals (Fleming et al., 2005; Wotherspoon et al., 2022). However, their effectiveness in paludified stands, particularly in pure black spruce stands on organic soils, remains inconsistent, with studies reporting limited gains in basal area increment (Légaré et al., 2004; Leroy et al., 2016). While mixed broadleaf-conifer stands show potential to mitigate paludification through niche complementarity (Ara et al., 2022; Champagne et al., 2022; Grondin and Cimon, 2003; Huuskonen et al., 2021; Maleki et al., 2020; Raymond et al., 2023; Wagle et al., 2022), the interaction between silvicultural treatments and species composition in young, paludification-prone forests remains poorly understood (Huuskonen et al., 2021; Wagle et al., 2022).

Several studies have examined the impact of various silvicultural treatments on forest productivity in areas sensitive to paludification (Thiffault and Pinno, 2021; Moussaoui et al., 2020; Lafleur et al., 2018b, 2016; Henneb et al., 2015; Thiffault et al., 2013). However, only a few studies have specifically addressed the combined effects of these two factors (e.g., silvicultural treatments and canopy mixity) (Ara et al., 2022; Champagne et al., 2022; Grondin and Cimon, 2003; Huuskonen et al., 2021; Maleki et al., 2020; Raymond et al., 2023; Wagle et al., 2022), particularly in young stands that are prone to paludification or in already paludified regions, where these dynamics remain less understood.

This study examines how three silvicultural treatments (PCT, CT and CLAGS), influence productivity in young black spruce stands, comparing pure and mixed compositions. Additionally, we investigated how understory composition (e.g., sphagnum, feather moss, ericaceous shrubs, and other herbaceous than ericaceous) mediated tree growth under different soil moisture regimes (hydric, sub-hydric). We tested two hypotheses: (1) Reducing tree density and species mixity will decrease niche complementarity, resulting in smaller-than-expected gains in basal area increment, particularly in paludified soils; and (2) Retention of broadleaf species in mixed stands will mitigate the negative impacts of sphagnum dominance on black spruce growth by altering understory competition and soil moisture dynamics.

4.4 *Materials and Methods*

4.4.1 *Study Area*

The study area is located in the Clay Belt in western Quebec of Canada (Government of Canada, 2002), classified by the Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec (MRNF) as ecological regions 5b (i.e., balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) - white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), Abitibi Lowlands), 6a (i.e., black spruce - moss, Matagami Plain), 6b (i.e., black spruce - moss, Rupert Bay Plain) and 6c (i.e., black spruce - moss, Opémisca Plain) (Figure 4.1). The region is dominated by stands of black spruce, but trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) is a common

occurrence, growing in pure or mixed stands with black spruce. The region is classified as a cool and moderately humid climate, the average annual temperature is 0.1 °C, with the coldest month average being -25.3 °C and the hottest month average being 22.6 °C (Joutel, QC).

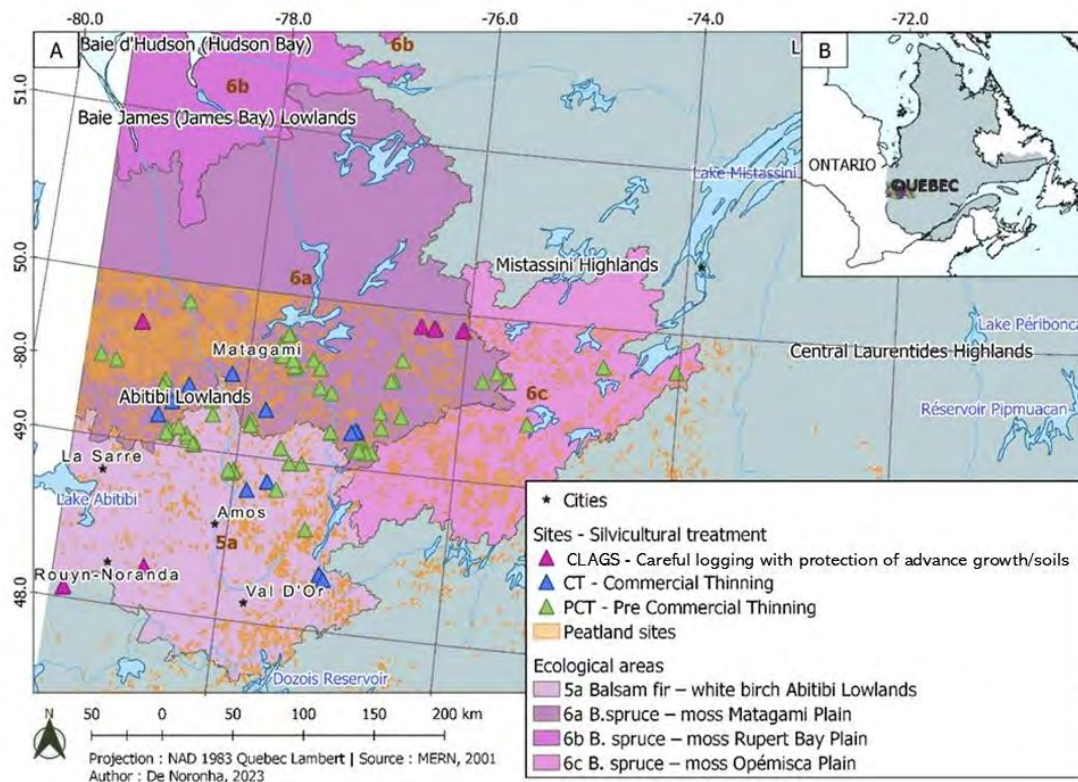


Figure 4.1. A: Location and spatial distribution of stands, treated and control, filtered for this study according to the different silvicultural treatments (i.e., CT, PCT and GLAGS), within the ecological regions where the stands are located, close to peatland sites. B: Location of study area in eastern Canada.

4.4.2 Stand selection

Data retained were forest stands prone to the paludification process, with soil moisture regimes classified as sub-hydric or hydric in the study area (MRNF, 2016), from the permanent plot network of the MRNF silvicultural database (**Table 4.1**). Stand were

composed mainly with black spruce, aspen, paper birch, jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), and balsam fir.

The understory species were divided into 4 groups: Sphagnum, Feather Moss, Ericaceous and Other Herbaceous and was classified using Quebec's eco-region guides (Blouin and Berger, 2005a, 2005b, 2002). Stands were categorized by composition: Mixed - BC (broadleaf-black spruce), Mixed - CC (coniferous-black spruce), and PBS (pure black spruce). Analyses considered soil moisture (hydric/sub-hydric), treatment type (CT, PCT, CLAGS), and species mixture (**Table 4.1**), focusing on basal area increment (BAI) and understory plant distribution (ericaceous, herbs, sphagnum, bryophytes).

4.4.3 Silvicultural treatments

Data retained were CT removes defective/low-value trees (in 20 - 50 - year-old stands) to optimize growth of dominant trees, reducing density to 700 - 1,500 stems/ha (**Table 4.1**). Treatment intensity (**Table 4.1**) varied across stands, ranging from 10% to 52% basal area removal (mean: 14.6% $\pm$ 11.2). This variability reflected adaptive adjustments to initial stand structure (e.g., spacing uniformity) and management priorities (e.g., favoring high-quality timber). Harvested trees provided economic returns, balancing ecological and commercial goals. Treated plots (400 m² radius, n = 48) were located 150 m from untreated controls (n = 48). Trees >9 cm DBH were inventoried post-thinning; saplings (1.1–9.1 cm DBH) were counted in 100 m² subplots. Four regeneration quadrats (8 m from center) tracked understory dynamics.

PCT targets young stands (10 - 20 years), thinning non-merchantable saplings to 2,000 – 2,500 stems/ha. Intensity of stem removal ranged from 28% to 49% (mean: 38.5% $\pm$ 9.3) (**Table 4.1**), adjusted based on initial stand density and species composition (e.g., preferential retention of black spruce). Unlike CT, removed trees were not harvested. The treatment followed MRNF standards with 2 m spacing between merchantable trees (>9 cm DBH). Nested 400 m²/100 m² plots (n = 12)

categorized trees by species and DBH class (≤ 9 cm: 0 – 8 cm classes; > 9 cm: 10 – 24 cm), with associated untreated controls ($n = 12$).

CLAGS harvests mature trees (≥ 50 years) while protecting understory regeneration (saplings > 60 cm tall) to ensure natural reforestation. Intensity variability (**Table 4.1**) arose from site-specific retention strategies (e.g., higher retention in hydric soils to stabilize organic layers). This approach maintains biodiversity and future timber potential. Treated plots ($n = 18$, 400 m²) used initial 5-year data as controls due to the absence of reference plots. Protocols mirrored CT/PCT for comparability.

CT plots (1997 – 2001) were measured periodically (2002 - 2016); PCT plots (1995 – 1998) remeasured every 5 years. CLAGS plots (2000 - 2008) and all others underwent pre-/post-treatment and 5 - year post-felling monitoring, with some tracked for ≤ 25 years. Data derive from Quebec MRNF's forest management system.

Table 4.1. Initial stand characteristics (mean $\pm$ standard error) for silvicultural treatments: Careful logging with protection of advance growth and soils (CLAGS), Commercial Thinning (CT), and Precommercial Thinning (PCT), across control and treated plots.

CLAGS	Treatment	Control			Treated		
	Number of stands	18			18		
	Dominant tree species (%)	<i>Picea mariana</i> (61±3); <i>Betula papyrifera</i> (22±2); <i>Abies balsamea</i> (6±3)			<i>Picea mariana</i> (51±8); <i>Abies balsamea</i> (25±4); <i>Betula papyrifera</i> (9±5)		
	Treatment/ thinning intensity (%)	78.6±17.2*					
	Initial basal area (m². ha ⁻¹)	16.71±1.02			8.91±0.73		
	Initial density (stems. ha ⁻¹)	2747±366			2429±261		
	Initial DBH (cm)	8.79±0.98			6.83±2.03		
	Initial height (m)	3.72±2.60			3.47±1.78		
	Average study trees age (years)	84.63±10.7			63.9±17.51		
	Sub-category mixed species	BC	CC	PBS	BC	CC	PBS
Dominant tree species cover to each sub-category mixed species (%)	<i>Betula papyrifera</i> (22±6); <i>Picea mariana</i> (50±5)	<i>Abies balsamea</i> (15±7); <i>Picea mariana</i> (79±6)	<i>Picea mariana</i> (97±3)	<i>Betula papyrifera</i> (14±5); <i>Picea mariana</i> (39±8)	<i>Abies balsamea</i> (31±9); <i>Picea mariana</i> (57±5)	<i>Picea mariana</i> (95±6)	
CT	Treatment	Control			Treated		
	Number of stands	48			48		
	Dominant tree species	<i>Picea mariana</i> (77±4); <i>Abies balsamea</i> (8±3); <i>Populus tremuloides</i> (8±4)			<i>Picea mariana</i> (74±6); <i>Abies balsamea</i> (12±4); <i>Betula papyrifera</i> (4±2)		
	Treatment/ thinning intensity (%)	14.61±11.2					
	Initial basal area (m². ha ⁻¹)	12.26±9.21			8.75±8.11		
	Initial density (stems. ha ⁻¹)	2612±274			1429±305		
	Initial DBH (cm)	9.73±3.03			14.78±3.73		
	Initial height (m)	9.63±5.84			15.34±3.61		
Average study trees age (years)	49.50±13.69			79.72±8.66			

Table 4.2. Initial stand characteristics (mean $\pm$ standard error) for silvicultural treatments: Careful logging with protection of advanced soils (CLAGS), Commercial Thinning (CT), and Precommercial Thinning (PCT), across control and treated plots (*Suite*).

PCT	Sub-category mixed species	BC	CC	PBS	BC	CC	PBS
		<i>Populus tremuloides</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Picea mariana</i>	<i>Betula</i>	<i>Picea mariana</i>	<i>Picea mariana</i>
	Dominant tree species to each	(7±4);	(19±6);	(95±5)	<i>papyrifera</i> (7±3);	(77±5);	(97±3)
	sub-category mixed species (%)	<i>Picea mariana</i>	<i>Picea mariana</i>		<i>Picea mariana</i>	<i>Abies balsamea</i>	
		(79±7)	(73±5)		(72±6)	(8±3)	
	Treatment	Control			Treated		
	Number of stands	12			12		
	Dominant tree species	<i>Picea mariana</i> (46±6); <i>Abies balsamea</i> (18±3); <i>Populus tremuloides</i> (14±4)			<i>Picea mariana</i> (56±7); <i>Abies balsamea</i> (17±4); <i>Populus tremuloides</i> (6±4)		
	Treatment/ thinning intensity (%)	38.47±9.3					
	Initial basal area (m². ha ⁻¹)	14.09±5.73			9.76±4.12		
Initial density (stems. ha ⁻¹)	4.276±319			1.531±224			
Initial DBH (cm)	6.48±0.97			8.97±1.18			
Initial height (m)	5.10±1.74			5.38±2.22			
Average study trees age (years)	28.05±6.20			33.33±8.58			
Sub-category mixed species	BC	CC	PBS	BC	CC	PBS	
	<i>Populus balsamifera</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Picea mariana</i>	<i>Populus</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Picea mariana</i>	
Dominant tree species to each	(10±3); <i>Picea</i>	(26±12); <i>Picea</i>	(95±4)	<i>tremuloides</i> (12±3);	(15±3); <i>Picea</i>	(97±2)	
sub-category mixed species (%)	<i>mariana</i> (40±11)	<i>mariana</i> (46±5)		<i>Picea mariana</i>	<i>mariana</i> (77±5)		
				(44±6)			

Note: For CLAGS, the first measurement was designated as the control due to the absence of untreated plots.

4.4.4 Statistical analysis

Data retained were All statistical analyses were conducted in R software (version 4.2.3). For data visualization we utilized ggplot2 (Wickham et al., 2021), while for data manipulation we employed dplyr (Wickham et al., 2014). Generalized linear models (GLMs) were fitted using nlme (Pinheiro et al., 2023), with model selection guided by corrected Akaike information criteria (AICc) via multcomp (Hothorn et al., 2008) and AICcmodavg (Mazerolle, 2023). Exploratory data analysis and multiple correspondence analysis (MCA) were performed using FactoMineR (Husson et al., 2023) and factoextra (Kassambara and Mundt, 2020). Temporal variations in means were assessed via one-way ANOVA with Tukey's post-hoc tests using the Stats package (Bolar, 2019). Mixed-effects models were implemented using lme4 (Bates et al., 2023) and Bayesian analyses were conducted with brms (Bürkner et al., 2024) to evaluate treatment effects on understory vegetation (ericaceous, sphagnum, bryophytes, and non-ericaceous herbaceous species).

Silvicultural treatments (Control, PCT, CT, CLAGS) were coded as unordered categorical factors to avoid implying hierarchical relationships. For example, PCT prioritizes early density reduction, while CLAGS focuses on regeneration protection. To test niche complementarity, we compared productivity across stand compositions: mixed broadleaf-spruce (BC), mixed conifer-spruce (CC), and pure spruce (PBS). Higher productivity in BC/CC stands would indicate resource partitioning (e.g., light stratification, nutrient cycling via diverse litter). Temporal variations in understory cover (sphagnum, feather moss, ericaceous, and non-ericaceous herbs) were assessed for normality (Shapiro-Wilk test) and homogeneity of variances (Bartlett test). Significant differences ($p < 0.05$) were further tested via ANOVA and Tukey's post-hoc tests, with plots paired by soil moisture regime (hydric/sub-hydric), species mixture (BC/CC/PBS), and time since treatment (5 – 25 years).

To verify if the hypothesis that the reduction in number of trees and mixture of forest cover through different silvicultural treatments in young forest stands lead to a decrease in stand productivity over time, we calculated a temporal Basal Area

Increment Index (I_{BAI}), i.e., the difference between the treated BAI and control BAI over time. Thus, I_{BAI} was calculated by first computing the basal area increment (BAI) over time from successive measurements of basal area (BAT), and then comparing BAI values between treated and control plots :

$$I_{BAI} = \frac{BAI_{treated} - BAI_{control}}{BAI_{control}}$$

If $I_{BAI} < 0$, the silvicultural treatment resulted in a reduction in basal area compared to the control at a given time, indicating a short-term decrease in stand productivity; if $I_{BAI} = 0$, the treatment had no measurable effect on basal area relative to the control; and if $I_{BAI} > 0$, the treatment led to an increase in basal area increment compared to the control, suggesting improved growth rates. However, it is important to note that silvicultural treatments, such as thinning, initially reduce basal area by removing trees. The positive effects of these treatments on growth rates may only compensate for this reduction over the long term, as remaining trees benefit from increased resource availability (e.g., light, nutrients, water).

To evaluate niche complementarity, the mechanism by which mixed stands enhance productivity through resource partitioning, we conducted parallel analyses of total stand productivity (all species) and black spruce-specific growth. Mixed broadleaf-spruce (BC) and conifer-spruce (CC) stands were compared to pure spruce (PBS) to test for complementary resource use (e.g., light stratification, nutrient cycling via diverse litter). Statistical models (**Table 4.3**) explicitly linked productivity to niche dynamics. The range of intensities within each treatment (PCT, CT, CLAGS) allowed intensity to be modeled as a continuous variable in statistical analyses (see **Table 4.3** Models 1, 3, 6). This approach captured nonlinear effects (e.g., diminishing returns of high-intensity thinning) and complemented categorical treatment effects.

Table 4.3. Explanatory variables and models tested to explain stand productivity characteristics after silvicultural treatment.

Model	Response	Explanatory Variables
<i>I_BAI total</i>		
1	I_BAI total	treatment type ¹ + intensity + understory ² + tree mixture ³
2	I_BAI total	tree mixture
3	I_BAI total	treatment type + intensity
4	I_BAI total	tree mixture + soil moisture
5	I_BAI total	treatment type + tree mixture
6	I_BAI total	treatment type + soil moisture
7	I_BAI total	treatment type × tree mixture + soil moisture
<i>I_BAI spruce</i>		
1	I_BAI spruce	treatment_type + intensity + understory + tree_mixture
2	I_BAI spruce	tree_mixture
3	I_BAI spruce	treatment type + intensity
4	I_BAI spruce	tree_mixture + soil_moisture
5	I_BAI spruce	treatment_type + tree_mixture
6	I_BAI spruce	treatment_type + soil_moisture
7	I_BAI spruce	treatment_type × understory + intensity

Note: Treatment type¹ = Categorical variable with four levels: Control, PCT, CT, CLAGS

Understory² = bryophytes, ericaceous, sphagnum and other herbaceous plants except ericaceous.

Tree mixture³ = BC, CC, PBS.

4.5 Results

4.5.1 Short- and long-term effects of silvicultural treatments on stand productivity across forest composition

Differences in basal area increment (BAI) among silvicultural treatments were assessed at the first and last measurement periods to determine both short- and long-term effects, spanning over 25 years. According to the ANOVA results (Table S. 4. 1), there were significant effects of silvicultural treatment ($p < 0.05$), species mixture ($p < 0.001$), soil moisture regime ($p < 0.001$), and treatment (control vs. treated) ($p < 0.001$) on five-year BAI. Additionally, significant interactions were found between silviculture and species mixture ($p < 0.001$), and between silviculture and treatment ($p < 0.05$), while other interactions were either marginal or non-significant (Table S. 4. 1). Specifically, significant differences in initial and final BAI were found for black spruce mixed with conifers under CLAGS in sub-hydric conditions, under commercial thinning (CT) in hydric conditions, and under precommercial thinning (PCT) in both hydric and sub-hydric regimes ($p < 0.05$). Similarly, black spruce in mixed broadleaf stands had significantly different BAI trends compared to both pure black spruce and black spruce mixed with conifers in response to PCT in both moisture regimes ($p < 0.05$; Table S. 4. 1).

Moreover, commercial thinning applied to black spruce mixed with conifers led to significant BAI variation over time in both hydric and sub-hydric regimes, while CLAGS had significant effects only in sub-hydric conditions ($p < 0.05$). In pure black spruce stands, all treatments except CLAGS in hydric conditions produced significant differences in BAI over time ($p < 0.05$). When analyzing five-year average BAI across all stand types, the highest overall productivity was observed in mixed broadleaf–black spruce stands ($6.06 \pm 1.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in control; $5.90 \pm 1.1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in treated), followed by black spruce mixed with conifers (5.38 ± 1.8 control; 5.02 ± 0.92 treated) and pure black spruce (Table S. 4. 1). Focusing solely on the black spruce component, the pattern remained: the highest mean BAI was observed in broadleaf - spruce mixtures ($4.19 \pm 0.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in control; 3.66 ± 0.7 in treated), followed by spruce - conifer mixtures (4.57 ± 0.6 control; 3.60 ± 0.5 treated) and pure black spruce stands ($3.64 \pm$

0.7 control; 3.59 ± 0.56 treated; Table S. 4. 1). These findings emphasize the long-term productivity benefits of maintaining a broadleaf component in boreal mixedwood systems.

Precommercial thinning (PCT) significantly increased the total basal area increment (BAI) by 15% compared to control stands (5.49 ± 1.0 vs. $4.77 \pm 0.8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; $p < 0.01$). Similarly, commercial thinning (CT) led to a 10% increase in BAI (5.29 ± 0.9 vs. $4.77 \pm 0.8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; $p < 0.05$; Table 4.4 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). In contrast, logging with protection of advance growth and soils did not significantly affect productivity (4.69 ± 1.2 vs. $4.77 \pm 0.8 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; $p = 0.12$). Overall, control stands exhibited slightly higher BAI ($5.25 \pm 1.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) than treated stands ($5.19 \pm 1.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) in hydric regimes, though the difference was not statistically significant. However, in sub-hydric regimes, treated stands outperformed control stands (5.34 ± 0.8 vs. $5.24 \pm 0.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; Table 4.4), indicating better response to thinning under improved drainage conditions. Focusing on black spruce, the highest BAI was observed under careful logging with protection of advance growth and soils ($4.25 \pm 0.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), followed by PCT (3.67 ± 0.8) and CT (3.52 ± 0.8). However, control stands still maintained slightly higher black spruce BAI overall (4.36 ± 0.5 vs. $4.11 \pm 0.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). In hydric soils, black spruce BAI was lower in treated stands (3.64 ± 0.3) compared to controls ($4.36 \pm 0.5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), suggesting a negative impact of interventions under poorly drained conditions. No notable differences were observed in sub-hydric regimes (treated: 3.64 ± 0.7 vs. control: $3.62 \pm 0.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$; Table 4.4).

Table 4.4. Final averages $\pm$ SD of increment in basal areas ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{five-years}$) for the two levels of mensuration (i.e., total general trees/ stands and only black spruce/ stands), distributed for the different silvicultural treatments.

BAI ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{five-years} \pm \text{SE}$)	i. Total Basal Area						ii. Black spruce Basal Area					
Silvicultural Treatments	CLAGS*		CT		PCT		CLAGS*		CT		PCT	
Drainage	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric
Control Stands												
Mixed broadleaf + spruce	6.66 $\pm$ 1.0	6.04 $\pm$ 0.9	5.18 $\pm$ 0.6	5.90 $\pm$ 1.5	5.22 $\pm$ 0.6	7.08 $\pm$ 1.5	5.37 $\pm$ 0.3	4.14 $\pm$ 0.9	3.76 $\pm$ 1.0	3.61 $\pm$ 0.4	3.90 $\pm$ 0.4	4.36 $\pm$ 1.0
Mixed various conifers + black spruce	6.36 $\pm$ 0.9	5.86 $\pm$ 2.0	4.42 $\pm$ 0.5	5.44 $\pm$ 0.8	4.13 $\pm$ 0.9	4.83 $\pm$ 0.8	5.74 $\pm$ 0.2	4.23 $\pm$ 0.5	3.19 $\pm$ 0.7	4.30 $\pm$ 0.8	3.63 $\pm$ 0.4	4.33 $\pm$ 0.9
Pure spruce	8.16 $\pm$ 2.0	8.36 $\pm$ 2.0	4.72 $\pm$ 1.1	5.81 $\pm$ 1.0	4.77 $\pm$ 0.6	5.40 $\pm$ 0.9	3.35 $\pm$ 0.3	5.33 $\pm$ 0.7	3.36 $\pm$ 0.5	3.96 $\pm$ 0.6	3.36 $\pm$ 0.7	3.68 $\pm$ 0.7
Average control stands	7.07 $\pm$ 1.3	6.75 $\pm$ 1.1	4.77 $\pm$ 0.8	5.72 $\pm$ 1.1	4.71 $\pm$ 0.7	5.77 $\pm$ 1.1	5.15 $\pm$ 0.3	4.57 $\pm$ 0.7	3.44 $\pm$ 0.8	3.95 $\pm$ 0.6	3.63 $\pm$ 0.5	3.79 $\pm$ 0.9
Average control hydric:sub-hydric	6.91 $\pm$ 1.2		5.25 $\pm$ 1.0		5.24 $\pm$ 0.9		4.36 $\pm$ 0.5		3.69 $\pm$ 0.7		3.62 $\pm$ 0.7	
Treated stands												
Mixed broadleaf + spruce	3.99 $\pm$ 1.0	4.87 $\pm$ 0.8	5.38 $\pm$ 0.5	6.78 $\pm$ 1.3	6.56 $\pm$ 1 .0	7.87 $\pm$ 1.2	2.75 $\pm$ 0.4	4.16 $\pm$ 0.3	3.11 $\pm$ 1.4	3.64 $\pm$ 0.8	3.30 $\pm$ 0.4	4.41 $\pm$ 1.0
Mixed various conifers + black spruce	5.28 $\pm$ 0.8	3.87 $\pm$ 0.9	4.16 $\pm$ 0.5	5.63 $\pm$ 1.0	5.17 $\pm$ 0.5	6.05 $\pm$ 1.8	4.79 $\pm$ 0.3	3.63 $\pm$ 0.5	2.50 $\pm$ 0.8	3.66 $\pm$ 0.4	2.25 $\pm$ 0.8	4.71 $\pm$ 0.9
Pure spruce	6.83 $\pm$ 1.9	6.33 $\pm$ 0.7	4.73 $\pm$ 0.9	5.36 $\pm$ 0.9	4.11 $\pm$ 0.6	4.64 $\pm$ 0.7	3.89 $\pm$ 0.3	3.39 $\pm$ 0.3	3.22 $\pm$ 1.0	4.05 $\pm$ 0.5	2.01 $\pm$ 0.4	4.14 $\pm$ 0.7
Average treated stands	5.37 $\pm$ 1.3	5.02 $\pm$ 0.8	4.76 $\pm$ 0.7	5.92 $\pm$ 1.0	5.28 $\pm$ 0.7	6.19 $\pm$ 1.3	3.81 $\pm$ 0.3	3.73 $\pm$ 0.4	2.94 $\pm$ 1.0	3.78 $\pm$ 0.6	2.52 $\pm$ 0.6	4.42 $\pm$ 0.8
Average treated hydric:sub-hydric	5.19 $\pm$ 1.0		5.34 $\pm$ 0.8		5.74 $\pm$ 1.0		3.64 $\pm$ 0.3		3.36 $\pm$ 0.8		3.64 $\pm$ 0.7	
Average total geral	6.60 $\pm$ 1.3	5.89 $\pm$ 1.0	4.77 $\pm$ 0.8	5.82 $\pm$ 1.1	5.01 $\pm$ 0.7	5.98 $\pm$ 1.3	4.48 $\pm$ 0.3	4.16 $\pm$ 0.5	3.19 $\pm$ 0.9	4.05 $\pm$ 0.6	3.16 $\pm$ 0.6	4.11 $\pm$ 0.9
Average total treated:control with hydric:sub-hydric	4.69 $\pm$ 1.2		5.29 $\pm$ 0.9		5.49 $\pm$ 1.0		4.25 $\pm$ 0.4		3.52 $\pm$ 0.8		3.67 $\pm$ 0.8	

4.5.2 How silvicultural treatment, understory, and stand composition explain long-term wood productivity

Based on the results from the model selection analysis, the two best models explaining the relative total basal area increment (I_BAI_total) were Model 5 (treatment type + tree mixture) and Model 7 (treatment type $\times$ tree mixture + soil moisture), which together accounted for 93% of the cumulative AICc weight (**Table 4.5**). Model 5, with an AICc of 22.10 and a weight of 0.62, emerged as the best-fitting model. It revealed that both treatment type and tree mixture had strong explanatory power for long-term productivity. While individual parameter estimates are not provided, the relative model weights suggest that PCT and CT likely contributed positively to stand productivity in comparison to control and CLAGS treatments.

Tree mixture (BC, CC, PBS) further modulated these responses. The inclusion of treatment type as a four-class variable captured nuanced treatment-specific effects, such as the superior performance of PCT in mixed broadleaf–spruce stands (BC) compared to careful logging with protection of advance growth and soils or commercial thinning. Model 7, which tested the interaction between treatment type and tree mixture composition and soil moisture, had strong support ($\Delta\text{AICc} = 1.40$, weight = 0.31). This interaction model revealed that treatment effects depend on stand composition and drainage conditions (**Table 4.5**).

Simpler models, such as Model 2 (tree mixture alone, $\Delta\text{AICc} = 3.70$, weight = 0.07), had limited explanatory power, emphasizing that silvicultural treatment type cannot be ignored in productivity analyses. Complex models incorporating intensity or understory composition, such as Model 1 (treatment type + intensity + understory + tree mixture, $\Delta\text{AICc} = 18.00$, weight = 0), performed poorly, suggesting that treatment intensity and understory variables are secondary to the combined effects of treatment identity and species mixture in explaining long-term productivity (**Table 4.5**).

For I_BAI_spruce, Model 4 (treatment type + tree mixture) was the best-supported model (AICc = 23.80, weight = 0.58), underscoring that black spruce growth is maximized in certain mixed stand conditions under specific treatments. Model 6 (treatment type × understory + intensity, $\Delta\text{AICc} = 1.40$, weight = 0.28) ranked second, highlighting that treatment effects on spruce growth are modulated by understory dynamics (**Table 4.5**).

Table 4.5. Differences in AICc compared with the best model ($\Delta AICc$), and weights of the models used to explain stand characteristics 25 years after treatment.

Models tested	Response	Explanatory Variables	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	Cum.Wt
<i>I_BAI total</i>						
5	I_BAI total	treatment_type + tree_mixture	22.10	0.00	0.62	0.62
7	I_BAI total	treatment_type × tree_mixture + soil_moisture	23.50	1.40	0.31	0.93
2	I_BAI total	tree_mixture	25.80	3.70	0.07	1.00
3	I_BAI total	treatment_type + intensity	34.20	12.10	0.00	1.00
4	I_BAI total	tree_mixture + soil_moisture	36.90	14.80	0.00	1.00
1	I_BAI total	treatment_type + intensity + understory + tree_mixture	40.10	18.00	0.00	1.00
6	I_BAI total	treatment_type + soil_moisture (drenagem)	41.50	19.40	0.00	1.00
<i>I_BAI spruce</i>						
4	I_BAI spruce	treatment_type + tree_mixture	23.80	0.00	0.58	0.58
6	I_BAI spruce	treatment_type × understory + intensity	25.20	1.40	0.28	0.86
2	I_BAI spruce	tree_mixture	27.50	3.70	0.10	0.96
1	I_BAI spruce	treatment_type + intensity + understory + tree_mixture	28.90	5.10	0.02	0.98
3	I_BAI spruce	treatment_type + intensity	29.80	6.00	0.02	1.00
7	I_BAI spruce	tree_mixture + soil_moisture	32.10	8.30	0.00	1.00
5	I_BAI spruce	treatment_type + soil_moisture	34.50	10.70	0.00	1.00

4.5.3 Understory associated with stand characteristics

PCT reduced sphagnum cover in mixed broadleaf-spruce stands by -5.42% compared to the control ($p < 0.01$), while CT and CLAGS had lesser effects (-4.31%, $p < 0.01$; -3.47%, $p < 0.05$, respectively). Feather moss cover followed a similar trend, declining most under PCT (-2.17%, $p < 0.05$) (Table 4.6). However, they showed no significant change in the cover of ericaceous or other herbaceous species when comparing treated stands to untreated ones (Table 4.6). The sub-hydric soil moisture regime had a substantial impact on understory compared to the hydric soil moisture regime, with significantly lower sphagnum cover (-26.98% ***) in mixed broadleaf with black spruce stands, lower feather moss cover (-16.54% ***), but higher ericaceous species cover (+14.34% **), with no significant effect on other herbaceous species.

The number of years after treatment also exhibited significant impacts on understory composition, decreasing sphagnum cover in mixed broadleaf with black spruce stands (-11.55% ***), feather moss cover (-7.30% ***) and ericaceous species cover (-5.26% **), while increasing other herbaceous species cover (+2.62% *) (Table 4.6).

In black spruce mixed with conifer stands, silvicultural treatments did not significantly alter sphagnum or ericaceous cover, but reduced feather moss (-4.31%**, $p < 0.01$) and non-ericaceous herbaceous cover (-3.20%, $p < 0.05$). (Table 4.6). Sub-hydric soil regime in these stands was associated with 28.50% lower ericaceous cover compared to hydric regime ($p = 0.01$), though soil moisture had no effect on other understory components. Over time, sphagnum (+4.50%, $p = 0.05$) and ericaceous cover (+4.81%, $p = 0.01$) increased, while feather moss and herbaceous species remained unaffected ($p \geq 0.05$). In PBS stands, the various silvicultural treatments decreased sphagnum cover (-3.47%) and increased other herbaceous cover (+1.23%), while showing no significant effect on feather moss or ericaceous cover (Table 4.6).

Soil moisture regime had no significant impact on sphagnum or other herbaceous cover, but PBS stands under the sub-hydric regime had significantly lower feather moss cover (-16.71%). Time after treatment showed significant increases in

sphagnum (+4.06%) and ericaceous species (+2.28%) cover, but a significant decrease in other herbaceous species cover (-4.0%).

Table 4.6. Stand mixture effect on the understory cover of four types, by soil moisture regime and measurement period.

Sites	Explanatory Variables	Sphagnum	Feather Moss	Ericaceous	Other Herbaceous
BC (broadleaf + spruce)	Treatment (vs. Control)				
	PCT	-5.42 **	-2.17 *	-1.63 n.s.	0.41 n.s.
	CT	-4.31 **	-3.20 *	-2.87 n.s.	-2.46 *
	HARP	-3.47 *	2.16 n.s.	1.23 *	2.86 n.s.
	Sub-hydric soil moisture	-26.98 ***	-16.54 ***	14.34 **	2.67 n.s.
	Years after treatment	-11.55 ***	-7.30 ***	-5.26 **	2.62 *
CC (conifers + spruce)	Treatment (vs. Control)				
	PCT	-4.31 **	-3.20 *	-2.87 n.s.	-2.46 *
	CT	-5.42 **	-2.17 *	-1.63 n.s.	0.41 n.s.
	HARP	-3.47 *	2.16 n.s.	1.23 *	2.86 n.s.
	Sub-hydric soil moisture	-4.65 n.s.	4.89 n.s.	-28.50 ***	-2.83 *
	Years after treatment	4.50 ***	2.48 n.s.	4.81 *	-2.01 *
PBS (pure spruce)	Treatment (vs. Control)				
	PCT	-5.42 **	-2.17 *	-1.63 n.s.	0.41 n.s.
	CT	-4.31 **	-3.20 *	-2.87 n.s.	-2.46 *
	HARP	-3.47 *	2.16 n.s.	1.23 *	2.86 n.s.
	Sub-hydric soil moisture	-9.26 n.s.	-16.71 *	2.64 n.s.	1.87 n.s.
	Years after treatment	4.06 *	0.74 n.s.	2.28 **	-4.0 **

Note: *p*-values were estimated following the model: %understory cover~ silvicultural treatment + mixed tree category by site + soil moisture regime + years after silvicultural treatment. The coefficients that are significantly different are indicated by star (i.e., * *p*-value < 0.05; ** *p*-value < 0.01* ; *** *p*-value < 0.001, and; n.s. not significant).

In PBS stands, the feather moss understory cover maintained a relatively stable presence over the 25-year period of observation, showing only minor fluctuations. Also, sphagnum cover exhibited a stable increase trend after treatment (+4.06%), indicating a steady environment that supports their growth (Table 4.6). On the opposite, other herbaceous plant cover decreased over 25 years after silvicultural treatments (-4.0%, $p = 0.05$). The ericaceous cover tended to increase after one or the other treatment (+2.28%, $p = 0.05$).

4.6 Discussion

4.6.1 Initial conditions' importance in treatment effect

This research underscores the importance of species mixture in stands prone to paludification, where mixed compositions exhibited higher gains in basal area compared to pure spruce stands. While pure spruce stands may struggle with paludification-driven productivity limitations, our findings align with studies emphasizing that mixed-species systems enhance niche complementarity, resource partitioning, and organic layer regulation, thereby improving spruce growth (Légaré et al., 2004; Man and Greenway, 2013; Man and Lieffers, 1999). However, this does not negate observations from other systems, such as pure aspen stands, which can achieve high biomass yields under optimal conditions (Cavard et al., 2011b). Notably, such contrasts highlight ecosystem-specific dynamics: pure aspen stands thrive in well-drained, nutrient-rich soils, whereas poorly drained spruce systems benefit from mixed compositions to counter organic layer accumulation. In our study, significant differences in BAI were observed, immediately post-treatment and over 20 years.

Silvicultural treatments applied to black spruce-conifer mixtures (CLAGS in sub-hydric, CT in hydric, and PCT in both hydric/sub-hydric regimes) significantly influenced basal area increment (BAI). Similarly, BAI differences were observed in black spruce-broadleaf mixtures under PCT (hydric/sub-hydric) and black spruce-conifer mixtures under CT (hydric/sub-hydric) and CLAGS (sub-hydric). These results highlight how silvicultural strategies variably affect stand BAI depending on species composition. Mixed broadleaf-spruce stands showed the highest five-year BAI, followed by conifer-

spruce mixtures and pure spruce stands, aligning with studies emphasizing species diversity as a driver of spruce growth (Ara et al., 2022; Légaré et al., 2005a, 2004; Man and Greenway, 2013).

Our analysis **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**demonstrated that long-term productivity trends were best explained by the interaction between treatment type and tree mixture. For instance, PCT strongly benefited mixed broadleaf-spruce stands (BC) through niche complementarity (e.g., enhanced nutrient cycling via broadleaf litter), while CLAGS had negligible effects on pure spruce stands despite reducing sphagnum cover, likely due to competition from herbaceous species. These results align with (Légaré et al., 2005b), who emphasized that treatment efficacy in stands prone to paludification depends on pre-existing stand composition.

Overall, BAI dynamics in paludification-prone forests depend on complex interactions between silvicultural interventions, species mixtures, and environmental factors. Treatments like PCT and CT showed context-dependent benefits, whereas CLAGS's limited impact in pure stands underscores the need for tailored approaches. Additionally, ecological memory, how pre-harvest conditions influence post-treatment outcomes, varied across interventions. Site preparation techniques (e.g., (Fenton et al., 2005a), that mitigate paludification could enhance management strategies, particularly when combined with understory species monitoring to sustain ecosystem resilience and productivity.

4.6.2 How silviculture changes the balance between competition and facilitation

This study provides valuable insights into the impact of silvicultural treatments on understory composition in young stands in poorly drained, paludification-prone areas. These early-stage forests are especially vulnerable to organic matter accumulation, a hallmark of paludification that contributes to soil insulation, reduced aeration, and inhibited growth. By evaluating early responses to treatments like commercial thinning, precommercial thinning, and total harvest with advance regeneration protection, this study offers a critical understanding of how silvicultural interventions influence

understory dynamics in conditions that promote forest floor organic buildup, ultimately affecting long-term productivity.

Integrating findings from studies examining species mixtures and silvicultural treatment interactions on understory dynamics offers a richer understanding of ecosystem function in these settings (Boan et al., 2011; Cavard et al., 2011a; Klinka et al., 2001; Thiffault et al., 2013). Our study specifically revealed that pure black spruce and black spruce mixed with other conifer species maintained or increased sphagnum, feather moss, and ericaceous cover over time. In contrast, black spruce mixed with broadleaf trees showed a decrease in these understory species, as well as a gradual reduction of non-ericaceous herbaceous cover in both pure black spruce and black spruce mixed with conifers stands. These findings align with research suggesting that conifer-broadleaf interactions in spruce-moss forests have distinct influences on understory composition, with poorly drained and paludifying conditions amplify these effects (De Noronha et al., 2022; Fenton et al., 2005b; Légaré et al., 2005a; Rodríguez-Rodríguez et al., 2023).

The negative coefficients for sphagnum and ericaceous cover under silvicultural treatments reflect a suppression of these paludification-promoting species relative to untreated controls. This reduction is critical in poorly drained stands, as sphagnum and ericaceous shrubs exacerbate organic layer accumulation (Fenton et al., 2005c). Conversely, the positive association between treatments and non-ericaceous herbs suggests that human interventions create microenvironments favoring species that support nutrient cycling—a mechanism previously observed in mixed boreal stands (Cavard et al., 2011a). By interpreting coefficients as deviations from the control baseline, we found that treatments rebalance understory composition toward functionally beneficial species.

Understory responses were context dependent. Initial post-treatment declines in sphagnum (all stands) were followed by recovery in pure spruce and spruce-conifer stands, reflecting resilience. Non-ericaceous herbs, initially suppressed, later surpassed control levels, suggesting adaptive responses to reduced competition.

These patterns mirror dynamics in older non-paludified stands (Augusto *et al.*, 2003 ; Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2023a), but are amplified in young, poorly drained systems.

Our research uniquely emphasizes young black spruce stands on poorly drained soils, an ecosystem context that is largely underrepresented in current literature. This focus is particularly relevant, as these stands display heightened sensitivity to paludification, leading to distinct understory dynamics and growth recovery patterns following silvicultural treatments. Our findings show that the increase in herbaceous cover after intervention not only reflects a redistribution of resources within the understory but also drives specific microenvironmental shifts that are crucial in these paludifying systems. Unique to these stands, broadleaf-conifer mixtures created microenvironments that supported non-ericaceous herbs, enhancing nutrient cycling and soil functionality, contrasting with outcomes in mature forests (Salemaa *et al.*, 2023). Thus, our study contributes novel insights into the management and ecological dynamics of young paludified stands, underscoring the importance of tailored strategies for these sensitive boreal environments.

4.6.3 Implication for forest management

Spruce stand productivity in paludified systems is tightly linked to understory composition. Non-ericaceous herbaceous species enhance basal area increment (BAI) by improving soil aeration and nutrient cycling, whereas ericaceous dominance suppresses growth via forest floor organic layer accumulation (Fenton *et al.*, 2005c). Mixed broadleaf-spruce stand growth outperforming pure spruce stands can be explained by niche complementarity: broadleaf litter boosts nutrient availability, spruce optimizes light capture, and non-ericaceous herbs enhance belowground nutrient retention (Cavard *et al.*, 2011b). In contrast, pure spruce stands lack functional diversity, favoring ericaceous-sphagnum dominance that exacerbates paludification. Conversely, ericaceous cover showed a significant negative association with BAI, supporting the hypothesis that these species may exert a suppressive effect on black spruce growth.

Our research also indicated that the gradual recovery of moss species, such as sphagnum and feather moss, following silvicultural interventions, is crucial for long-term ecological functionality. These mosses are known to retain soil moisture, particularly in areas vulnerable to paludification (Fenton et al., 2007). According to (Thiffault et al., 2013), these mosses play an essential role in forming organic layers that support a stable understory ecology, while also encouraging the presence of other species that compete with ericaceous plants, contributing to a more balanced understory dynamic. Silvicultural interventions (e.g., CT, PCT) can mitigate these dynamics by reducing ericaceous cover and promoting non-ericaceous herbs. Thinning disrupts organic layer buildup, fostering soil-mineral connectivity and nutrient cycling. Concurrently, adaptive management should prioritize monitoring understory recovery (e.g., sphagnum resilience) and climate-driven paludification risks. Long-term strategies must balance suppressing ericaceous species with fostering herbaceous diversity to sustain productivity.

4.7 Conclusions

This research provides novel insights into silvicultural practices for young, paludification-prone stands, emphasizing the importance of early intervention to mitigate organic layer accumulation and enhance forest productivity. By analyzing interactions between tree species mixtures, silvicultural treatments, and understory dynamics, we demonstrate that mixed-species compositions, particularly broadleaf-spruce and spruce-conifer stands, significantly boost basal area increment (BAI) compared to pure spruce stands. These benefits arise from niche complementarity, where diverse tree species and understory plants partition resources (light, nutrients, moisture), fostering a functional ecosystem that counters paludification. A critical finding is the dual role of understory composition: ericaceous shrubs and sphagnum mosses at >50% cover suppress spruce growth by exacerbating organic layer buildup, while non-ericaceous herbs and bryophytes enhance productivity by improving soil functionality. Silvicultural strategies applied during early stand development, such as thinning or mixed-species planting, can modulate these dynamics, promoting understory diversity that aligns with long-term productivity goals. For forest managers,

these results underscore the value of prioritizing mixed-species stands and adaptive silviculture to balance understory composition. By curbing ericaceous dominance and fostering herbaceous diversity, practitioners can disrupt paludification feedbacks, ensuring resilient and productive boreal forests in sensitive ecological contexts. This approach not only addresses immediate productivity challenges but also equips ecosystems to adapt to future climatic shifts.

4.8. Author Contributions

Conceptualization, M.D.N., R.O., M.B., A.L. and Y.B.; methodology and formal analysis, M.D.N.; supervision, R.O. and A.L.; writing—original draft preparation, M.D.N.; writing—review and editing, M.D.N., R.O., M.B., A.L. and Y.B.; funding acquisition, Y.B., A.L., M.B. and R.O. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

4.9. Funding

This project was made possible with funding provided by NSERC (Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada): RDCPJ 478742-15, with Chantiers Chibougamau Produits forestiers, the NSERC-UQAT-UQAM Chair in Sustainable Forest Management, in collaboration with the Direction de la recherche forestière du Ministère des Ressources naturelles et des Forêts (MRNF): 000367-001; Mitacs Accelerate program R70992, and RYAM Forest Management.

4.10. Data Availability Statement:

The data presented in this study are available on request from the corresponding author.

4.11. Acknowledgments

We thank S. Tremblay and M. Barrette for providing the database and support with data information. Also, D. Charron for field assistance and logistics.

4.12. Conflicts of Interest

The authors declare no conflict of interest.

CHAPITRE 5 : CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans cette étude, nous avons constaté que les éclaircies pré-commerciales ou d'autres traitements sylvicoles qui privilégient l'élimination des rares espèces feuillues dans les peuplements dominés par les conifères, particulièrement dans les zones sensibles au processus de paludification, doivent être évités et révisés. Il est crucial de planifier ces interventions avec une attention particulière à la conservation des espèces feuillues dans les pessières à mousses. En effet, l'élimination totale des espèces feuillues lors des traitements sylvicoles ne garantit pas une productivité forestière optimale, du fait de l'augmentation des sphaignes et de l'épaississement de la couche organique du sol. En préservant les espèces feuillues dans les pessières à mousses, celles-ci contribuent significativement à l'enrichissement du sol par leur litière décomposée, favorisant ainsi une meilleure disponibilité en nutriments pour des espèces telles que les épinettes noires. Cette approche non seulement améliore la qualité du sol, mais soutient également la biodiversité végétale en permettant aux plantes du sous-bois de prospérer dans des conditions plus favorables.

Dans l'introduction générale, nous avons passé en revue les nombreuses relations impliquées dans les mécanismes expliquant les effets de la mixité des espèces d'arbres sur la productivité forestière, à la fois à l'échelle planétaire et spécifique à la forêt boréale. De plus, nous avons exposé les effets de la mixité qui peuvent résulter en une plus grande productivité, en raison du nombre accru d'interactions entre les espèces. On a souligné que la causalité apparente peut découler d'une simple corrélation entre la diversité et la productivité, cette corrélation étant liée à une plus grande probabilité de trouver une essence productive au sein des forêts diversifiées.

Au deuxième chapitre, nous avons analysé les aspects nutritionnels des sols dans des peuplements purs de conifères, de feuillus et mixtes, ainsi que leurs liens directs avec la croissance des semis d'épinette noire. Nous avons démontré que la litière de peuplement mixte enrichissait le sol, favorisant ainsi le développement des semis d'épinette noire par rapport aux sols provenant de peuplements purs de conifères.

Nous avons confirmé notre hypothèse selon laquelle les humus provenant de différentes mixités de peuplements peuvent influencer la croissance des semis d'épinettes, chaque composition humique ayant des caractéristiques physico-chimiques distinctes. Nous avons souligné l'importance capitale de la couche d'humus dans le stockage et la transmission des nutriments aux plantes, en plus de la disponibilité en eau et d'autres interactions complexes.

Les réponses des propriétés nutritionnelles de l'humus provenant de différents peuplements, avant et après l'expérience en serre, ont soulevé plusieurs interrogations, notamment concernant les macronutriments. Nous avons observé que les concentrations de macronutriments primaires dans le substrat témoin utilisé en pépinière étaient initialement plus élevées que dans les autres types d'humus, mais qu'après 150 jours, ces concentrations devenaient inférieures. Cette variation pourrait être liée au lessivage des nutriments du substrat témoin, causé par l'irrigation quotidienne, tandis que les humus des peuplements mixtes et des peuplements purs de tremble ont maintenu des concentrations plus élevées de macronutriments.

Le substrat témoin, couramment utilisé dans l'industrie des pépinières pour optimiser la croissance des semis, présente une composition standardisée en nutriments, principalement en azote, phosphore et potassium, afin d'assurer un développement rapide et uniforme des jeunes plants. Pour justifier davantage la composition de ce substrat, il serait pertinent de se référer à des recherches sur la composition optimale en nutriments pour les cultures de pépinière. En effet, la concentration des macronutriments dans les substrats est essentielle à la réussite des cultures, en particulier pour les espèces forestières. Ces travaux soulignent l'importance de l'azote, du phosphore et du potassium pour favoriser la croissance des semis et expliquent pourquoi les substrats utilisés en pépinière présentent des concentrations relativement élevées de ces éléments.

Nous avons également constaté que les concentrations les plus élevées d'Al et de Fe se retrouvaient dans les humus des peuplements purs d'épinettes, suivis de ceux des peuplements purs de tremble, tandis que ceux des peuplements mixtes et du substrat

témoin affichaient les valeurs les plus faibles. Ces résultats soulignent l'influence de la composition du peuplement sur la qualité de l'humus et les défis liés à l'acidification du sol dans les peuplements de conifères. En outre, nous avons souligné que l'effet de l'ajout de litière sur l'humus est significatif, bien que relativement mineur par rapport à d'autres facteurs. L'ajout de litière a un effet positif sur l'humidité du substrat et influence également le développement des semis d'épinettes, confirmant notre hypothèse selon laquelle différents types de litière ont un certain effet sur le développement des semis lorsqu'ils sont ajoutés à différents humus.

Ces résultats suggèrent que la promotion de peuplements mixtes peut améliorer la croissance des semis en influençant la composition physico-chimique du sol forestier. Cependant, des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer la proportion optimale de feuillus à maintenir pour conserver une densité d'arbres résineux acceptable et pour mieux comprendre les effets des différents types de litière sur le développement des semis.

Dans le troisième chapitre, nous avons mis en évidence les relations positives entre la coexistence des épinettes noires et des feuillus dans les peuplements présentant des signes précoces de paludification. Ces signes incluent des conditions de mauvais drainage, une acidification des sols et la présence de sphaignes de lumière. La présence de feuillus était associée à une couche organique plus fine et à une diversité végétale accrue, incluant la présence d'autres plantes du sous-bois (à l'exception des éricacées). En revanche, la présence exclusive d'épinettes noires était liée à une couche organique plus épaisse et à une plus grande présence de sphaignes de lumière. Ces résultats soulignent l'influence de la composition du peuplement sur la dynamique du sol et de la végétation, ainsi que les premières étapes du processus de paludification, affectant la structure et la fonction des écosystèmes forestiers.

Nous avons aussi constaté que la composition des plantes herbacées du sous-bois était plus élevée sous des placettes de trembles par rapport aux placettes où les épinettes noires étaient dominantes. De plus, la composition des communautés présentait des différences notables au sein de chaque environnement, notamment

entre ceux avec la présence de trembles et ceux avec la présence d'épinettes noires. Ces observations suggéraient que la composition du sous-bois pouvait être influencée par la proximité des différents types d'arbres. De plus, cette recherche a mis en lumière des résultats révélateurs et originaux pour le domaine de la gestion des jeunes forêts sensibles à la paludification par rapport à d'autres études portant sur la fermeture de la canopée des peuplements forestiers plus âgés.

Les résultats de ce quatrième chapitre soulignent également l'impact significatif des traitements sylvicoles dans les premières étapes de la formation de la forêt sur la dynamique du sous-bois et sur le rendement de ces forêts. Après la mise en œuvre des traitements sylvicoles, une réduction initiale significative de la proportion de sphaignes a été observée sur tous les sites. Cependant, au fil du temps, la composition des sphaignes a montré peu de différences entre les parcelles ayant reçu des traitements sylvicoles et celles qui n'en ont pas reçu, notamment dans le cas des peuplements mixtes d'épinette noire avec d'autres conifères et des peuplements purs d'épinette noire, ce qui pourrait indiquer les premiers stades de la paludification. Cette tendance suggère que, malgré les interventions sylvicoles initiales, le rétablissement des sphaignes et de conditions similaires dans le sous-bois de ces peuplements pourrait progressivement réduire l'aération du sol et augmenter les niveaux d'humidité, favorisant ainsi un environnement propice à la paludification au fil du temps.

La proportion de plantes herbacées non-éricacées a connu une forte baisse immédiatement après les traitements sylvicoles, mais a augmenté progressivement au fil des ans, dépassant même en proportion des parcelles témoins non traitées. En revanche, les parcelles de peuplements mixtes d'épinette noire avec d'autres conifères et les peuplements d'épinettes noires pures ont montré une diminution des herbacées du sous-bois. Alors que les parcelles d'épinette noire pures présentaient une présence substantielle de sphaignes et de plantes éricacées dans le sous-bois, les parcelles mixtes d'arbres à feuillus et de conifères affichaient une présence plus élevée d'autres plantes herbacées, montrant la grande influence de la maintenance des arbres feuillus et d'autres conifères après traitement sylvicole sur les signes précoces liés au sous-bois dans les zones tendant à la paludification. En plus, des

mélanges d'espèces feuillues avec les épinettes et d'épinettes avec d'autres conifères augmentent généralement l'incrément de l'aire basale, illustrant les avantages des interactions accrues entre les espèces d'arbres dans les premières phases de formation de la forêt. Cette observation suggère que les interventions sylvicoles peuvent avoir un effet positif sur la dynamique du sous-bois, notamment en réduisant l'impact des sphaignes et en favorisant la croissance d'autres types de végétation, contribuant ainsi à contrer activement la paludification. Cette capacité d'action proactive, directement influencée par les choix sylvicoles, constitue un élément central qui renforce le message du troisième chapitre.

Nous avons montré que la mixité du couvert avait un effet positif sur l'augmentation de la taille des arbres, avec les peuplements mixtes composés de différentes espèces de feuillus avec d'épinettes noires présentant la plus grande augmentation du BAI, suivis par les peuplements mixtes d'autres espèces de conifères avec de l'épinette noire. Globalement, ces résultats ont mis en évidence l'interaction complexe entre les traitements sylvicoles, la composition des espèces et les facteurs environnementaux sur la productivité du bois dans l'écosystème boréal, sensible au processus de paludification.

Nous y avons observé une tendance générale à une augmentation ou au maintien du couvert des sphaignes, des mousses et des espèces éricacées dans les peuplements purs d'épinettes ainsi que dans les peuplements mixtes d'épinettes avec d'autres conifères. En revanche, les peuplements mixtes d'arbres feuillus avec des épinettes ont montré un déclin du pourcentage de mousses et d'espèces éricacées au fil du temps. Parallèlement, une réduction des autres espèces herbacées, à l'exception des plantes éricacées, a été observée dans les peuplements d'épinettes et les peuplements mixtes d'épinette avec d'autres conifères au fil du temps.

Ces changements dans la composition du sous-bois soulignent l'impact direct des traitements sylvicoles sur la dynamique de la végétation au sein de niches écologiques spécifiques dans les premiers états de la formation de la forêt. Comprendre ces dynamiques est essentiel pour guider les stratégies de gestion forestière visant à

améliorer la biodiversité, renforcer la résilience des écosystèmes et optimiser la productivité dans les écosystèmes forestiers soumis à des perturbations telles que la paludification.

5.1 Limitations de l'étude et perspectives de travaux de recherche futures

Cette étude a permis d'évaluer l'influence des différentes proportions de feuillus et de conifères sur les propriétés physico-chimiques du sol, ainsi que sur la composition végétale du sous-bois, en lien avec le rendement des jeunes peuplements d'épinettes noires, dans des régions bioclimatiques vulnérables à la paludification. Elle a également permis d'identifier les premiers indices de ce processus dans ces peuplements forestiers jeunes, apportant ainsi des informations importantes sur les dynamiques écologiques de ces écosystèmes et leur réponse aux variations de la composition floristique. Cette étude présente plusieurs limitations qu'il est important de reconnaître afin de guider les recherches futures:

5.1.1 L'expérience en serre

Bien que notre deuxième chapitre, qui porte sur une expérience en serre, ait apporté des contributions significatives à la compréhension des interactions entre la litière, l'humus et la croissance des semis d'épinette noire dans les forêts boréales, certaines limites doivent être soulignées. Premièrement, l'expérimentation a été réalisée en serre, ce qui a permis un contrôle rigoureux des conditions environnementales, mais limite la généralisation des résultats aux conditions naturelles en forêt. Les variables comme la température, l'humidité et la luminosité peuvent différer considérablement entre un environnement contrôlé et le terrain, ce qui pourrait influencer la réponse des semis à la composition de la litière et de l'humus. Ainsi, les résultats obtenus doivent être interprétés avec prudence lorsqu'il s'agit de les appliquer à des situations de terrain plus complexes, notamment en contexte de paludification où les variations microclimatiques et la dynamique hydrique jouent un rôle crucial. Deuxièmement, les types de litière utilisés dans cette étude étaient limités à certaines espèces caractéristiques des forêts boréales (comme l'aulne rugueux, le tremble, le bouleau à

papier, les saules et les aiguilles des épinettes). Bien que ces choix aient été pertinents pour l'écosystème étudié, d'autres espèces feuillues ou conifériennes présentes dans les forêts boréales n'ont pas été incluses, ce qui limite la compréhension globale de l'impact de la diversité spécifique de la litière sur le développement des semis d'épinette noire. En outre, la période d'observation en serre, bien qu'elle ait permis d'observer des tendances claires dans le développement des semis, reste relativement courte pour évaluer les effets à moyen terme de la litière et de l'humus sur la croissance des plantes d'intérêt commercial. Des études supplémentaires seraient nécessaires pour vérifier si les effets observés persistent, diminuent ou s'intensifient sur une période plus longue. Enfin, cette étude se concentre sur un nombre limité de paramètres de croissance et de propriétés du sol (comme la biomasse, la hauteur, le taux de survie, le pH, l'humidité, la disponibilité des nutriments). D'autres aspects, tels que les interactions avec la microfaune du sol, la dynamique des communautés microbiennes ou l'impact sur d'autres processus écologiques comme la compétition interspécifique ou la facilitation, n'ont pas été abordés. Ces éléments pourraient pourtant jouer un rôle clé dans la compréhension des mécanismes sous-jacents aux interactions entre litière, humus et croissance des semis.

5.1.2 L'étude sur les inventaires sur le terrain

Dans cette deuxième partie de notre recherche, nous avons exploré l'influence des interactions entre les conifères et les feuillus sur la paludification dans les jeunes pessières noires, en nous concentrant particulièrement sur la dynamique du sous-bois. Bien que nos résultats aient apporté des éléments clés pour mieux comprendre comment les feuillus, tels que le peuplier faux tremble, peuvent modérer la paludification, plusieurs limitations doivent être prises en compte pour bien cerner les implications de nos observations. Nous nous sommes focalisés sur des jeunes peuplements en phase de paludification précoce, ce qui limite la possibilité de généraliser ces conclusions à des forêts matures ou à des peuplements déjà fortement paludifiés. Les dynamiques écologiques et les interactions entre les espèces végétales peuvent évoluer de manière significative avec le temps, ce qui

pourrait modifier l'impact des feuillus sur la paludification. De plus, notre étude a principalement reposé sur des inventaires sur le terrain. Bien que cela soit pertinent pour observer des tendances naturelles, cela ne permet pas un contrôle strict des variables environnementales. Des conditions telles que les variations climatiques saisonnières, les différences locales de microtopographie ou d'humidité du sol ont pu influencer les résultats, rendant difficile l'isolement des effets spécifiques de la composition floristique. En outre, bien que nous ayons mis en avant l'importance de la composition floristique et de la présence de feuillus, le nombre d'espèces considérées reste limité. Nous avons principalement abordé le peuplier faux-tremble et les épinettes dans des contextes proximaux, ce qui restreint notre compréhension de l'effet d'autres espèces feuillues ou conifériennes non étudiées, mais présentes dans ces écosystèmes. En élargissant la gamme d'espèces testées, notamment celles qui n'ont pas de valeur commerciale directe, mais qui jouent un rôle écologique, nous pourrions obtenir une vision plus complète des interactions végétales et de leurs impacts sur la paludification. Enfin, nous avons centré notre étude sur certains paramètres du sous-bois et des propriétés physico-chimiques du sol, comme la diversité végétale, la présence de sphaignes de lumière et les nutriments. D'autres aspects, comme l'activité microbienne, les interactions avec la faune du sol ou la résilience écologique face aux perturbations naturelles (telles que les incendies ou les épidémies d'insectes) n'ont pas été inclus. Ces éléments peuvent pourtant jouer un rôle déterminant dans la dynamique de la paludification à long terme et devraient être explorés dans des recherches futures pour une approche plus globale des mécanismes sous-jacents.

5.1.3 L'étude basée sur les bases des données couvrant une trentaine d'années

Dans cette partie de notre étude, nous avons exploré l'influence des différents traitements sylvicoles sur le rendement des jeunes peuplements forestiers sujets à la paludification, en nous concentrant sur les effets de la diversité et de la composition des espèces. Bien que nos résultats aient fourni des informations importantes pour comprendre la manière dont les pratiques de gestion forestière influencent la productivité des forêts en contexte de paludification, plusieurs limitations doivent être

prises en considération pour bien interpréter ces conclusions. Tout d'abord, notre recherche s'est focalisée sur un nombre limité de traitements sylvicoles, principalement l'éclaircie précommerciale, l'éclaircie commerciale et la coupe avec protection de la haute régénération et des sols. Bien que ces pratiques soient courantes et adaptées aux conditions locales, elles ne représentent qu'une partie des méthodes de gestion possibles. D'autres techniques, comme la coupe progressive ou les interventions favorisant des espèces non commerciales, n'ont pas été évaluées. Cette sélection restreinte limite la portée de nos conclusions quant à l'efficacité d'une gamme plus large de pratiques sylvicoles pour gérer la paludification. De plus, les peuplements étudiés étaient principalement composés d'épinette noire en mélange avec quelques espèces feuillues et conifériennes. Bien que ces configurations reflètent les conditions forestières typiques des régions sujettes à la paludification, elles ne permettent pas de généraliser nos résultats à d'autres types de forêts boréales ou de conditions environnementales. Les interactions spécifiques entre les espèces, en particulier dans des contextes où des feuillus moins courants ou d'autres conifères pourraient jouer un rôle, n'ont pas été pleinement explorées. L'étude a également été conduite sur une période d'observation relativement limitée, avec un suivi des effets des traitements sylvicoles allant jusqu'à une trentaine d'années. Si cela permet d'observer des tendances à moyen terme, des dynamiques écologiques importantes pourraient émerger sur des périodes plus longues. Par exemple, les processus de paludification et les interactions entre la composition des espèces peuvent évoluer sur des décennies. Une observation sur une période plus longue serait donc nécessaire pour mieux comprendre les impacts des traitements sylvicoles sur la paludification à long terme. Par ailleurs, notre étude a principalement examiné des paramètres de rendement liés à la surface terrière, en mettant en évidence les effets des mélanges d'espèces sur la productivité du bois. Bien que cela soit pertinent pour la gestion forestière, d'autres aspects écologiques n'ont pas été abordés en profondeur, comme l'évolution de la biodiversité du sous-bois plus précisément, la santé des sols, ou les interactions avec la faune locale. Ces éléments, pourtant cruciaux pour la résilience des écosystèmes forestiers, nécessiteraient des recherches complémentaires pour une compréhension plus complète des impacts des

pratiques sylvicoles. En plus, les conditions environnementales spécifiques des sites étudiés, incluant les caractéristiques du sol, la topographie locale et les variations climatiques, peuvent avoir influencé nos résultats. Ces facteurs, bien qu'intégrés dans l'analyse, varient d'une région à l'autre, ce qui limite la transférabilité des conclusions à d'autres contextes géographiques ou à des régions boréales présentant des caractéristiques différentes. Ces limitations soulignent l'importance de poursuivre les recherches, en diversifiant les méthodes sylvicoles étudiées, en intégrant des suivis à plus long terme, et en élargissant le spectre des paramètres écologiques pris en compte pour mieux comprendre et gérer la paludification dans les forêts boréales.

ANNEXE A

Informations supplémentaires du Chapitre 2 - Article 1

Table S.2.1. Final averages $\pm$ SD of growth and weight of spruce seedling parts: cntrl: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow; AUR: alder; PET: aspen.

Explanatory variables				Response variable – B.spruce plants							
Humus	Litter	<i>n</i>	% litter	Increment Stem length (mm)	Increment Root length (mm)	Increment pH (2cm)	final weight root (g)	final weight stems (g)	final weight needles (g)	%final moisture (2cm)	%final moisture(8cm)
T. aspen	PET	10	25	138 $\pm$ 15	99 $\pm$ 24	0.19 $\pm$ 0.02	1,7758 $\pm$ 0.60	0,9439 $\pm$ 0.34	2,0171 $\pm$ 0.35	48 $\pm$ 5	68 $\pm$ 7
		10	50	133 $\pm$ 33	91 $\pm$ 59	0.14 $\pm$ 0.02	1,8501 $\pm$ 0.46	0,9154 $\pm$ 0.19	1,9545 $\pm$ 0.52	56 $\pm$ 6	80 $\pm$ 6
		10	100	129 $\pm$ 33	86 $\pm$ 57	0.08 $\pm$ 0.02	1,9290 $\pm$ 0.49	0,8611 $\pm$ 0.27	1,8991 $\pm$ 0.45	70 $\pm$ 5	93 $\pm$ 7
	AUR	10	25	132 $\pm$ 50	103 $\pm$ 78	0.04 $\pm$ 0.02	2,6780 $\pm$ 0.91	0,9195 $\pm$ 0.32	1,8093 $\pm$ 0.72	46 $\pm$ 3	71 $\pm$ 8
		10	50	136 $\pm$ 60	108 $\pm$ 91	0.15 $\pm$ 0.02	2,3257 $\pm$ 0.96	1,0611 $\pm$ 0.25	1,9759 $\pm$ 0.66	55 $\pm$ 6	78 $\pm$ 8
		10	100	166 $\pm$ 50	166 $\pm$ 70	0.39 $\pm$ 0.03	3,0418 $\pm$ 0.72	1,2222 $\pm$ 0.19	2,1814 $\pm$ 0.52	60 $\pm$ 8	78 $\pm$ 9
	BOP	10	25	90 $\pm$ 38	40 $\pm$ 25	-0.20 $\pm$ 0.03	1,5092 $\pm$ 0.60	0,5006 $\pm$ 0.38	1,4246 $\pm$ 0.42	41 $\pm$ 6	64 $\pm$ 8
		10	50	117 $\pm$ 42	68 $\pm$ 59	-0.09 $\pm$ 0.04	1,8052 $\pm$ 0.79	0,6486 $\pm$ 0.15	1,5977 $\pm$ 0.57	48 $\pm$ 6	80 $\pm$ 13
		10	100	128 $\pm$ 44	90 $\pm$ 33	-0.13 $\pm$ 0.03	2,0257 $\pm$ 0.84	0,7441 $\pm$ 0.19	1,7797 $\pm$ 0.21	58 $\pm$ 7	90 $\pm$ 8
	SAL	10	25	134 $\pm$ 16	88 $\pm$ 28	0.27 $\pm$ 0.02	2,1683 $\pm$ 0.31	1,0468 $\pm$ 0.21	2,0885 $\pm$ 0.34	42 $\pm$ 7	67 $\pm$ 10
		10	50	117 $\pm$ 33	78 $\pm$ 44	0.11 $\pm$ 0.02	1,9747 $\pm$ 0.53	0,7372 $\pm$ 0.20	1,6999 $\pm$ 0.40	52 $\pm$ 7	76 $\pm$ 10
		10	100	103 $\pm$ 40	64 $\pm$ 22	0.09 $\pm$ 0.01	1,6260 $\pm$ 0.47	0,6516 $\pm$ 0.20	1,4017 $\pm$ 0.22	56 $\pm$ 5	75 $\pm$ 7
	BS	10	25	164 $\pm$ 18	125 $\pm$ 51	0.35 $\pm$ 0.03	1,9812 $\pm$ 0.45	1,2893 $\pm$ 0.21	2,3360 $\pm$ 0.20B	39 $\pm$ 6	62 $\pm$ 8
		10	50	144 $\pm$ 42	112 $\pm$ 58	0.02 $\pm$ 0.01	1,7706 $\pm$ 0.46	1,1191 $\pm$ 0.27	2,1623 $\pm$ 0.39	41 $\pm$ 5	64 $\pm$ 7
		10	100	107 $\pm$ 14	43 $\pm$ 30	-0.05 $\pm$ 0.02	1,1823 $\pm$ 0.25	0,6815 $\pm$ 0.15	1,7158 $\pm$ 0.24	50 $\pm$ 7	69 $\pm$ 8
	Cntl	30	30	116 $\pm$ 39	73 $\pm$ 25	-0.24 $\pm$ 0.03	1,7372 $\pm$ 0.49	0,9632 $\pm$ 0.26	1,9425 $\pm$ 0.52	34 $\pm$ 9	53 $\pm$ 10
B. spruce	PET	10	25	124 $\pm$ 20	81 $\pm$ 38	0.48 $\pm$ 0.02	2,6232 $\pm$ 0.33	0,8564 $\pm$ 0.33	1,3084 $\pm$ 0.24	43 $\pm$ 5	66 $\pm$ 8
		10	50	128 $\pm$ 22	95 $\pm$ 41	0.49 $\pm$ 0.03	2,8657 $\pm$ 0.38	1,1202 $\pm$ 0.51	1,5095 $\pm$ 0.17	52 $\pm$ 5	76 $\pm$ 10
		10	100	145 $\pm$ 26	140 $\pm$ 55	0.50 $\pm$ 0.02	3,1099 $\pm$ 0.48	1,1167 $\pm$ 0.44	1,5257 $\pm$ 0.29	63 $\pm$ 4	83 $\pm$ 5
	AUR	10	25	119 $\pm$ 31	89 $\pm$ 43	0.17 $\pm$ 0.02	2,4396 $\pm$ 0.47	0,8220 $\pm$ 0.33	1,2014 $\pm$ 0.28	44 $\pm$ 8	65 $\pm$ 6
		10	50	118 $\pm$ 17	90 $\pm$ 41	0.16 $\pm$ 0.2	2,3564 $\pm$ 0.34	0,6755 $\pm$ 0.56	1,2137 $\pm$ 0.33	49 $\pm$ 7	73 $\pm$ 11
		10	100	101 $\pm$ 33	114 $\pm$ 32	-0.41 $\pm$ 0.03	2,5277 $\pm$ 0.49	0,5784 $\pm$ 0.51	1,0724 $\pm$ 0.26	55 $\pm$ 5	75 $\pm$ 9
	BOP	10	25	145 $\pm$ 21	74 $\pm$ 21	0.22 $\pm$ 0.01	1,8196 $\pm$ 0.30	0,9575 $\pm$ 0.50	1,4674 $\pm$ 0.34	37 $\pm$ 7	61 $\pm$ 7
		10	50	133 $\pm$ 16	60 $\pm$ 20	0.11 $\pm$ 0.02	1,7779 $\pm$ 0.28	0,9356 $\pm$ 0.38	1,2450 $\pm$ 0.24	43 $\pm$ 7	69 $\pm$ 7
		10	100	104 $\pm$ 13	58 $\pm$ 21	0.07 $\pm$ 0.02	1,6801 $\pm$ 0.28	0,5140 $\pm$ 0.48	1,0642 $\pm$ 0.19	54 $\pm$ 8	66 $\pm$ 7

Table S.2.2. (Suite) Final averages $\pm$ SD of growth and weight of spruce seedling parts: cntrl: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow; AUR: alder; PET: aspen.

Explanatory variables				Response variable – B.spruce plants							
Humus	Litter	<i>n</i>	% <i>litter</i>	Increment Stem length (mm)	Increment Root length (mm)	crementpH (2cm)	final weight root (g)	final weight stems (g)	final weigth needles (g)	%final moisture (2cm)	%final moisture(8cm)
B. spruce	SAL	10	25	105±11	49±21	0.17±0.03	1,5836±0.28	0,3858±0.34	1,0328±0.16	35±8	63±8
		10	50	115±17	72±30	0.19±0.01	1,8965±0.29	0,5116±0.32	1,0614±0.28	47±7	71±7
		10	100	122±13	76±30	0.26±0.02	1,9533±0.27	0,7377±0.36	1,2785±0.17	51±5	72±8
	BS	10	25	64±13	21±11	-0.05±0.02	0,9235±0.26	0,4557±0.19	0,6434±0.13	32±8	53±8
		10	50	63±19	30±17	-0.22±0.02	1,1308±0.10	0,4120±0.39	0,7268±0.16	37±8	59±7
		10	100	60±14	66±22	-0.35±0.01	1,3449±0.20	0,4666±0.23	0,6985±0.20	45±5	64±7
	Cntrl	30	30	104±29	61±38	-0.23±0.02	1,4846±0.38	0,5607±0.43	1,0746±0.27	28±9	50±9
	PET	10	25	158±25	136±44	0.36±0.03	2,6632±0.38	1,3138±0.33	2,2616±0.42	62±6	75±9
		10	50	143±37	109±69	0.18±0.02	2,8319±0.71	1,4547±0.36	2,4372±0.45	53±7	66±7
10		100	134±39	105±61	0.09±0.03	2,5931±0.69	1,3023±0.39	2,2473±0.49	61±8	70±5	
Mixed	AUR	10	25	164±18	146±35	0.10±0.03	3,0787±0.40	1,5214±0.20	2,5205±0.41	53±7	70±8
		10	50	162±33	142±63	0.08±0.02	3,0299±0.59	1,4974±0.37	2,4906±0.25	59±6	70±9
		10	100	155±32	128±63	0.08±0.02	2,8919±0.48	1,4661±0.17	2,4516±0.49	65±7	85±7
	BOP	30	25	134±32	92±56	-0.08±0.02	2,1129±0.62	1,2481±0.35	2,1796±0.44	46±6	62±11
		10	50	110±23	53±63	0.13±0.01	1,6343±0.45	0,9151±0.29	1,7645±0.36	53±6	79±8
		10	100	105±25	49±20	0.07±0.01	1,5506±0.49	0,8572±0.25	1,6923±0.31	64±8	93±5
	SAL	10	25	148±30	124±52	0.16±0.01	2,4872±0.58	1,2405±0.36	2,2252±0.45	46±7	54±15
		10	50	134±36	106±63	0.18±0.01	2,2873±0.62	1,1270±0.34	2,0287±0.43	57±7	79±8
		10	100	129±53	117±60	0.10±0.01	2,3060±0.87	0,9351±0.25	1,8011±0.38	61±5	82±10
BS	10	25	137±32	107±60	0.20±0.02	1,8295±0.55	1,2854±0.39	2,2262±0.49	41±6	45±12	
	10	50	138±18	98±36	-0.15±0.01	1,6866±0.62	1,3059±0.34	2,2517±0.42	46±5	56±6	
	10	100	123±38	85±29	-0.22±0.01	1,4293±0.56	1,0530±0.46	1,9364±0.58	55±8	68±7	
Cntrl	30	30	121±25	75±21	-0.55±0.03	1,6580±0.43	1,0176±0.26	1,8923±0.32	39±10	58±9	

Table S.2.3. (Suite) Final averages $\pm$ SD of growth and weight of spruce seedling parts: cntrl: no litter addition; BS: spruce; BOP: white birch; SAL: willow; AUR: alder; PET: aspen.

Explanatory variables				Response variable – B.spruce plants							
Humus	Litter	<i>n</i>	% <i>litter</i>	Increment Stem length (mm)	Increment Root length (mm)	crementpH (2cm)	final weight root (g)	final weight stems (g)	final weighth needles (g)	%final moisture (2cm)	%final moisture(8cm)
Nursery	PET	10	25	120±12	61±23	0.36±0.02	2,1974±0.17	1,1639±0.16	1,5536±0.15	35±5	54±9
		10	50	111±20	55±29	0.31±0.03	2,0997±0.28	0,9529±0.34	1,3566±0.32	47±5	68±7
		10	100	106±18	54±29	0.19±0.03	2,1076±0.19	0,9424±0.27	1,3467±0.26	58±5	75±10
	AUR	10	25	96±29	88±42	0.32±0.03	2,4907±0.52	0,9404±0.28	1,3450±0.26	36±5	57±8
		10	50	91±17	70±36	0.24±0.02	2,1653±0.46	0,7367±0.13	1,1547±0.12	48±9	61±11
		10	100	88±28	88±32	-0.16±0.03	2,3699±0.42	0,6105±0.28	1,0369±0.26	47±7	70±8
	BOP	10	25	97±15	55±34	0.15±0.04	1,7423±0.60	0,9096±0.26	1,3162±0.24	36±5	55±8
		10	50	86±16	87±36	-0.54±0.03	2,1778±0.79	0,9026±0.26	1,3096±0.24	41±5	65±8
		30	100	77±6	104±28	-0.60±0.02	2,2632±0.84	0,6327±0.18	1,0576±0.17	50±7	71±14
	SAL	10	25	95±16	45±31	0.28±0.02	1,7193±0.31	0,8434±0.26	1,2544±0.24	36±5	53±11
		10	50	82±14	38±26	0.01±0.03	1,6992±0.53	0,8119±0.29	1,2249±0.27	39±8	66±7
		10	100	80±18	32±27	-0.30±0.04	1,5695±0.37	0,6604±0.26	1,0392±0.33	41±4	77±11
	BS	10	25	74±23	62±34	-0.20±0.01	1,2978±0.45	0,5923±0.26	0,9780±0.32	32±6	36±4
		10	50	73±17	40±35	-0.48±0.01	1,0140±0.46	0,5863±0.22	0,9679±0.28	33±5	56±8
		10	100	88±35	80±49	-0.51±0.01	1,5666±0.25	0,7671±0.27	1,1831±0.34	40±7	53±6
	Cntrl	30	30	80±18	39±26	-0.56±0.01	1,3704±0.49	0,7250±0.32	1,1438±0.29	26±9	34±8

Table S.2.4. Chemical characteristics of humus and litter before the start of the greenhouse experiment: A. litter addition treatments, where PET = aspen; BOP = white birch; SAL = willow; AUR = alder; BS = black spruce; B. humus composition treatments from soils derived from pure aspen stands, mixed aspen-spruce stands, pure spruce stands, and nursery soils. Tukey's test was performed to assess significant differences in each chemical property within each group of litter and humus compositions ($p < 0.05$). Different letters in parentheses represent statistically distinct groups; values sharing the same letter are not significantly different.

Nutrient	Unit	A. Litter					B. Humus			
		PET	BOP	SAL	AUR	BS	aspen	mixed	spruce	nursery
C tot	g kg ⁻¹	512 (a)	519 (a)	494 (a)	427 (b)	508 (a)	392 (a)	330 (b)	339 (b)	409 (a)
N tot	g kg ⁻¹	8.4 (b)	9.2 (b)	14 (a)	16 (a)	15 (a)	15 (a)	9 (b)	8 (bc)	6 (c)
C:N		61 (a)	56 (a)	35 (b)	26 (c)	34 (b)	26 (c)	34 (bc)	41 (b)	66 (a)
Concentration		Total					Available (MehlichIII)			
P	mg kg ⁻¹	800 (b)	850 (b)	740 (b)	1390 (a)	860 (b)	171 (a)	52 (bc)	38 (c)	125 (b)
K	mg kg ⁻¹	2000 (b)	1700 (b)	9100 (a)	6900 (a)	700 (c)	701 (b)	304 (c)	399 (b)	1510 (a)
Ca	mg kg ⁻¹	20.1 (a)	14.2 (b)	20.8 (a)	22 (a)	8.4 (c)	7540 (a)	7970 (a)	3530 (b)	2180 (c)
Mg	mg kg ⁻¹	1500 (b)	2230 (a)	2520 (a)	3320 (a)	1130 (c)	1130 (b)	1610 (a)	881 (c)	1320 (b)
Mn	mg kg ⁻¹	110 (b)	740 (a)	100 (b)	210 (b)	120 (b)	264 (a)	68 (b)	40 (c)	30 (c)
Cu	mg kg ⁻¹	<20 (b)	<20 (b)	<20 (b)	40 (ab)	70 (a)	2 (b)	3 (b)	<1 (c)	10 (a)
Zn	mg kg ⁻¹	220 (a)	270 (a)	180 (b)	160 (b)	60 (c)	67 (a)	12 (c)	20 (c)	55 (a)
Al	mg kg ⁻¹	100 (b)	100 (b)	200 (b)	3800 (a)	1200 (b)	1410 (a)	1980 (b)	2500 (a)	484 (d)
Fe	mg kg ⁻¹	100 (c)	100 (c)	500 (b)	2300 (a)	1100 (ab)	636 (a)	979 (b)	1090 (b)	628 (a)
Na	mg kg ⁻¹						20 (a)	54 (b)	38 (c)	185 (d)
S	mg kg ⁻¹						125 (a)	64 (b)	24 (c)	71 (d)
CEC	cmol(+) kg ⁻¹						152 (a)	128 (b)	131 (b)	155 (a)
BS	%						32 (a)	42 (b)	19 (c)	17 (d)

Table S.2.5. ANOVA summary A. black spruce seedling development (e.g., stem growth, stem weight, needle weight and root weight gains, root growth and root weight gain). B. Humus characteristics (e.g., pH change and humus moisture) after 150 days of growth.

A.	Sources of variation	Stem growth				Weight stem			Weight needles			Root growth			Root weight		
		<i>Df_{num}</i>	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value
	Humus	3	231 775	85.1	<0.001	26.16	71.303	<0.001	130.86	276.7	<0.0001	174771	23.916	<0.0001	13.39	17.17	<0.001
	Litter	5	77191	17.0	<0.001	7.89	12.909	<0.001	9.36	11.89	<0.0001	204676	16.805	<0.0001	127.18	97.86	<0.001
	Amount	2	9479	5.2	0.005	1.83	7.502	<0.001	2.41	7.65	<0.0001	6335	1.300	0.2731	0.37	0.70	0.496
	Humus x Litter	15	104210	7.6	<0.001	10.53	5.742	<0.0001	15.47	6.54	<0.0001	133455	3.652	<0.0001	32.56	8.35	<0.001
	Humus x Amount	6	3810	0.7	0.649	0.80	1.089	0.368	1.30	1.37	0.2242	35783	2.448	0.0239	4.51	2.89	0.009
	Litter x Amount	8	2848	0.4	0.925	0.38	0.384	0.929	0.75	0.600	0.7818	11806	0.606	0.7734	1.97	0.95	0.475
	Humus x Litter x Amount	24	53971	2.5	<0.001	7.19	2.450	<0.001	8.23	2.18	0.0010	106217	1.817	0.0102	12.57	2.01	0.003
B.		Diff. pH (2cm)				Diff. pH (8cm)			Moisture (2cm)			Moisture (8cm)					
		<i>Df_{num}</i>	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value	<i>Df_{den}</i>	F-value	p-value			
	Humus	3	4.73	27.0	<0.001	9.38	20.608	<0.001	19957	127.0	<0.001	21415	84.3	<0.001			
	Litter	5	33.81	115.9	<0.001	3.54	4.664	<0.001	40257	153.8	<0.001	60584	142.1	<0.001			
	Amount	2	5.15	44.1	<0.001	0.15	0.479	0.612	21610	206.3	<0.001	28387	167.6	<0.001			
	Humus x Litter	15	9.15	10.5	<0.001	5.63	2.486	0.002	442	0.6	0.924	5538	4.3	<0.001			
	Humus x Amount	6	2.13	6.1	<0.001	0.99	1.090	0.367	222	0.7	0.644	2769	5.4	<0.001			
	Litter x Amount	8	1.21	2.6	0.009	1.28	1.057	0.391	2051	4.9	<0.001	1787	2.6	0.001			
	Humus x Litter x Amount	24	5.41	3.9	<0.001	4.82	1.325	0.138	648	0.5	0.974	3854	1.9	0.006			

Df_{num}, numerator degrees of freedom

Df_{den}, denominator degrees of freedom

Table S.2. 6. Humus substrate composition at the end of experiment as a function of litter type added and litter addition rate : Aspen.

<i>Litter</i>		PET			AUR			BOP			SAL			BS		Control	
<i>% added</i>	Unit	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	0
<i>C tot</i>	g kg-1	350	349	346	305	282	270	272	271	284	243	248	256	353	343	351	354
<i>N tot</i>	g kg-1	14,4	14,1	13,9	12,4	11,4	11,3	10,2	10,0	10,3	9,7	10,3	10,3	13,9	13,9	14,0	14,1
<i>C:N</i>	g kg-1	24,3	24,8	24,9	24,6	24,7	23,9	26,7	27,1	27,6	25,1	24,1	24,9	25,4	24,7	25,1	25,1
<i>pH</i>		5,79	5,78	5,91	5,59	5,50	5,51	5,46	5,58	5,53	5,50	5,42	5,64	5,41	5,44	5,42	5,41
<i>P</i>	mg kg-1	63	69	69	55	41	34	38	47	44	35	36	47	56	64	63	56
<i>K</i>	mg kg-1	231	290	307	195	184	192	185	192	208	138	152	175	197	237	283	182
<i>Ca</i>	mg kg-1	7450	7390	7600	5880	5140	4600	4630	4700	4570	4060	4270	4490	6820	6790	7140	7110
<i>Mg</i>	mg kg-1	1030	1040	1090	828	823	796	851	924	888	770	764	788	916	896	968	942
<i>Mn</i>	mg kg-1	86	85	84	72	46	27	36	56	60	21	24	25	112	99	93	86
<i>Cu</i>	mg kg-1	6	5	6	4	5	4	6	7	6	4	5	6	5	4	5	6
<i>Zn</i>	mg kg-1	86	86	95	56	33	17	25	34	36	9	13	19	73	78	80	83
<i>Al</i>	mg kg-1	1270	1240	1140	1890	2370	2620	2410	2410	2240	2520	2580	2400	1170	1220	1240	1240
<i>Fe</i>	mg kg-1	699	706	662	669	637	649	587	575	552	606	604	566	616	649	665	658
<i>Mo</i>	mg kg-1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>Na</i>	mg kg-1	216	216	213	182	178	198	206	190	184	177	191	158	261	249	258	250
<i>B</i>	mg kg-1	< 1	< 1	1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>S</i>	mg kg-1	90	170	121	79	100	97	75	104	75	104	109	88	110	122	135	126

Table S.2. 7. Humus substrate composition at the end of experiment as a function of litter type added and litter addition rate : Mixed.

<i>Litter</i>		PET			AUR			BOP			SAL			BS			Control
<i>% added</i>	Unit	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	0
<i>C tot</i>	g kg ⁻¹	372	375	386	388	368	363	371	385	399	364	371	378	373	381	370	375
<i>N tot</i>	g kg ⁻¹	11,6	11,4	11,3	12,4	14,1	15,1	14,1	14,1	13,7	14,3	14,5	14,7	14,6	14,6	14,2	14,7
<i>C:N</i>	g kg ⁻¹	32,1	32,9	34,2	31,3	26,1	24,0	26,3	27,3	29,1	25,5	25,6	25,7	25,5	26,1	26,1	25,5
<i>pH</i>		5,38	5,65	5,63	5,57	5,48	5,42	5,45	5,42	5,49	5,38	5,37	5,59	5,18	5,13	5,19	5,22
<i>P</i>	mg kg ⁻¹	63	55	69	49	39	35	48	54	89	35	41	57	42	51	42	45
<i>K</i>	mg kg ⁻¹	149	186	267	158	161	163	151	190	307	114	129	176	157	236	136	226
<i>Ca</i>	mg kg ⁻¹	6860	7520	6730	7210	7120	7320	6540	6700	6120	6980	7240	7510	7380	6940	7310	7030
<i>Mg</i>	mg kg ⁻¹	1130	1290	1150	1240	1150	1090	1080	1150	1190	1100	1130	1210	1190	1150	1220	1170
<i>Mn</i>	mg kg ⁻¹	71	47	58	49	45	65	63	69	122	44	44	45	57	59	48	54
<i>Cu</i>	mg kg ⁻¹	6	7	6	8	6	5	6	6	6	5	5	6	5	4	4	4
<i>Zn</i>	mg kg ⁻¹	43	42	45	38	29	29	31	36	61	24	25	37	20	19	20	22
<i>Al</i>	mg kg ⁻¹	1230	1240	1050	1260	1480	1510	1410	1410	1130	1590	1690	1480	1830	1660	1830	1780
<i>Fe</i>	mg kg ⁻¹	500	491	462	498	666	724	708	706	628	751	791	742	849	796	827	831
<i>Mo</i>	mg kg ⁻¹	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>Na</i>	mg kg ⁻¹	256	267	224	227	250	286	234	244	189	258	278	256	298	309	293	279
<i>B</i>	mg kg ⁻¹	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>S</i>	mg kg ⁻¹	132	129	129	79	78	119	80	100	52	84	87	102	157	181	192	170

Table S.2. 8. Humus substrate composition at the end of experiment as a function of litter type added and litter addition rate : Spruce.

<i>Litter</i>		PET			AUR			BOP			SAL			BS		Control	
<i>% added</i>	Unit	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	0
<i>C tot</i>	g kg-1	371	393	396	370	390	379	399	411	450	423	427	406	415	423	419	422
<i>N tot</i>	g kg-1	11,9	10,2	10,2	11,4	11,5	12,6	10,1	10,1	9,8	10,0	9,0	9,2	9,2	9,0	9,0	8,7
<i>C:N</i>	g kg-1	31,2	38,5	38,8	32,5	33,9	30,1	39,5	40,7	45,9	42,3	47,4	44,1	45,1	47,0	46,6	48,5
<i>pH</i>		5,45	5,06	5,25	5,19	5,00	5,39	4,99	4,91	4,57	4,57	4,66	4,40	4,59	4,36	4,42	4,49
<i>P</i>	mg kg-1	41	33	52	22	27	27	31	66	117	47	26	28	34	30	34	23
<i>K</i>	mg kg-1	240	176	446	168	211	217	220	340	455	273	197	203	220	243	312	159
<i>Ca</i>	mg kg-1	7240	4110	7420	7110	6700	6580	6250	5870	4830	5740	4740	5310	5270	4180	4470	4650
<i>Mg</i>	mg kg-1	1220	718	1480	1280	1220	1190	1250	1230	1150	1110	1000	1070	1050	922	927	1010
<i>Mn</i>	mg kg-1	61	36	65	39	55	45	66	109	131	19	17	27	22	21	26	12
<i>Cu</i>	mg kg-1	8	5	9	7	8	9	8	7	8	9	9	9	8	7	8	11
<i>Zn</i>	mg kg-1	58	28	55	37	49	52	61	61	85	71	79	57	66	68	79	63
<i>Al</i>	mg kg-1	1770	1460	2000	2190	2100	1790	2010	1900	1550	1760	1860	2000	2040	1760	1800	1850
<i>Fe</i>	mg kg-1	760	682	761	844	811	680	762	761	613	684	690	770	774	661	682	735
<i>Mo</i>	mg kg-1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>Na</i>	mg kg-1	233	163	310	345	386	283	355	333	336	391	467	412	410	458	429	414
<i>B</i>	mg kg-1	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	2	1
<i>S</i>	mg kg-1	110	74	147	198	216	123	172	176	187	139	207	188	171	222	185	201

Table S.2. 9. Humus substrate composition at the end of experiment as a function of litter type added and litter addition rate : Nursery.

<i>Litter</i>		PET			AUR			BOP			SAL			BS		Control	
<i>% added</i>	Unit	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	25	50	100	0
<i>C tot</i>	g kg ⁻¹	464	459	472	464	463	455	470	479	472	460	465	461	468	469	474	456
<i>N tot</i>	g kg ⁻¹	6,2	6,2	6,6	6,6	7,2	8,4	6,5	6,7	7,1	6,1	6,7	7,6	6,2	6,3	6,7	5,7
<i>C:N</i>	g kg ⁻¹	74,8	74,0	71,5	70,3	64,3	54,2	72,3	71,5	66,5	75,4	69,4	60,7	75,5	74,4	70,7	80,0
<i>pH</i>		3,85	4,16	4,22	3,97	3,91	4,13	4,00	4,12	4,21	4,05	4,06	4,05	3,87	3,92	3,96	3,93
<i>P</i>	mg kg ⁻¹	13	20	18	9	11	14	18	23	58	10	15	44	8	9	9	6
<i>K</i>	mg kg ⁻¹	113	180	149	115	124	124	138	170	291	90	110	162	92	169	169	75
<i>Ca</i>	mg kg ⁻¹	2660	3290	3610	2630	2560	3530	2700	3100	3330	2720	3100	3630	2100	2150	2240	2020
<i>Mg</i>	mg kg ⁻¹	1560	1540	1480	1480	1400	1340	1640	1660	1660	1620	1550	1380	1310	1390	1320	1500
<i>Mn</i>	mg kg ⁻¹	16	20	18	18	26	38	57	63	105	13	18	21	11	19	26	13
<i>Cu</i>	mg kg ⁻¹	9	13	14	10	7	10	8	9	7	10	11	10	9	9	10	7
<i>Zn</i>	mg kg ⁻¹	62	79	39	47	46	52	85	79	94	60	63	83	32	25	39	22
<i>Al</i>	mg kg ⁻¹	492	428	400	527	533	572	477	460	398	524	474	355	435	485	434	505
<i>Fe</i>	mg kg ⁻¹	628	599	614	639	628	573	757	605	556	768	670	515	583	615	582	685
<i>Mo</i>	mg kg ⁻¹	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
<i>Na</i>	mg kg ⁻¹	467	326	318	413	441	369	415	344	320	428	400	350	374	415	371	392
<i>B</i>	mg kg ⁻¹	1	< 1	1	< 1	< 1	1	< 1	< 1	1	< 1	< 1	1	1	1	1	1
<i>S</i>	mg kg ⁻¹	190	79	79	109	134	109	126	98	81	117	128	134	109	164	128	111

ANNEXE B**Informations supplémentaires du Chapitre 3 - Article 2**

Tableau S. 3. 1. Liste des espèces et leurs abréviations respectives, présentes dans l'ensemble des 120 micro-placettes de sous-bois inventoriées.

Nom - latin	Abreviation	Groupe
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	SAB	Arbre conifère
<i>Acer spicatum</i> Lam.	ERE	Arbustes
<i>Alnus rugosa</i> (Du Roi) RT Clausen	AUR	Arbustes
<i>Aster macrophyllus</i> L.	ASM	Autres herbacées
<i>Betula papyrifera</i> Marsh	BOP	Arbre feuillu
<i>Champignon</i> sp.	CHAMP.	Champignon
<i>Chiogenes hispidula</i> (L.) Torr. & A. Gray	CHH	Éricacées
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	CLT	Lichen
<i>Claytonia caroliniana</i> Michx.	CLC	Autres herbacées
<i>Clintonia borealis</i> (Aiton) Raf.	CLB	Autres herbacées
<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fernald	COG	Autres herbacées
<i>Cornus canadensis</i> L.	CON	Autres herbacées
<i>Cypripedium acaule</i> Aiton	CYA	Autres herbacées
<i>Dicranum</i> sp.	DIS	Bryophyte
<i>Drosera</i> sp.	DRO	Ptéridophyte
<i>Dryopteris disjuncta</i> (Rupr.)	DRD	Ptéridophyte
<i>Dryopteris phegopteris</i> (L.) C. Chr.	DRP	Ptéridophyte
<i>Dryopteris spinulosa</i> (O.F. Müll.) Watt	DRS	Ptéridophyte
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	EPA	Autres herbacées
<i>Equisetum</i> sp.	EQS	Ptéridophyte
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	EQY	Ptéridophyte
<i>Fragaria</i> sp.	FRG	Autres herbacées
<i>Galium</i> sp.	GAS	Autres herbacées
<i>Geum macrophyllum</i> Willd.	GEM	Autres herbacées
<i>Gramineae</i> sp.	GRS	Autres herbacées
<i>Hypericum ellipticum</i> Hook	HYE	Autres herbacées
<i>Hypericum marylandicum</i> Biroli	HYM	Autres herbacées
<i>Kalmia angustifolia</i> L.	KAA	Éricacées
<i>Ledum groenlandicum</i> Nutt.	LEG	Éricacées
<i>Linnaea borealis</i> L.	LIB	Autres herbacées
<i>Lycopodium obscurum</i> L.	LYO	Ptéridophyte
<i>Lycopodium</i> sp.	LYS	Ptéridophyte
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.	MAC	Autres herbacées
<i>Malaxis unifolia</i> Michx.	MAU	Autres herbacées

<i>Nemopanthus mucronatus</i> (L.) Loes.	NEM	Autres herbacées
<i>Petasites palmatus</i> (Ailton) A. Gray	PES	Autres herbacées
<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP	EPN	Arbre conifère
<i>Pilosella aurantiaca</i> (Fox and Cubs)	HIS	Autres herbacées
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	PTC	Bryophyte
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.)	PLS	Bryophyte
<i>Populus balsamifera</i> L.	PEB	Arbre feuillus
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	PET	Arbre feuillus
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.)	RYT	Bryophyte
<i>Ribes glandulosum</i> Grauer	RIG	Autres herbacées
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	ROA	Autres herbacées
<i>Rubus pubescens</i> Raf.	RUP	Autres herbacées
<i>Salix</i> sp.	SAL	Arbustes
<i>Smilacina trifolia</i> (L.) Desf.	SMT	Autres herbacées
<i>Solidago gigantea</i> Ailton	SOG	Autres herbacées
<i>Solidago</i> sp.	SOS	Autres herbacées
<i>Sorbus americana</i> Marshall	SOA	Arbres feuillus
<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow)	SPA	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	SPCp	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen	SPCn	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum fuscum</i> (Shimp.) Klinggr	SPCf	Sphagnum de lumière
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	SPA	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum jensenii</i> H. Lindb.	SPJ	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	SPCm	Sphagnum de lumière
<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	SPP	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson	SPRb	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	SPRs	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum</i> sp.	SPE	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	SPSq	Sphagnum de lumière
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	SPW	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum wilfii</i> H.A. Crum	SPWI	Autres sphagnacées
<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.	SPWU	Autres sphagnacées
<i>Trientalis borealis</i> Raf.	TRB	Autres herbacées
<i>Vaccinium angustifolium</i> Ailton	VAA	Éricacées
<i>Viola</i> sp.	VIS	Autres herbacées

Tableau S. 3. 2. Caractéristiques chimiques des sols organiques provenant des différentes compositions arborescentes (De Noronha et al. 2022).

Nutriment	Unité	Sols organique		
		PET	Mélange (PET+EPN)	EPN
C total	g kg ⁻¹	392	330	339
N total	g kg ⁻¹	15	9	8
C:N		26	34	41
Concentration		Avalable (MehlichIII)		
P	mg kg ⁻¹	171	52	38
K	mg kg ⁻¹	701	304	399
Ca	mg kg ⁻¹	7540	7970	3530
Mg	mg kg ⁻¹	1130	1610	881
Mn	mg kg ⁻¹	264	68	40
Cu	mg kg ⁻¹	2	3	<1
Zn	mg kg ⁻¹	67	12	20
Al	mg kg ⁻¹	1410	1980	2500
Fe	mg kg ⁻¹	636	979	1090
Na	mg kg ⁻¹	20	54	38
S	mg kg ⁻¹	125	64	24
CEC	cmol(+) kg ⁻¹	152	128	131
BS	%	32	42	19

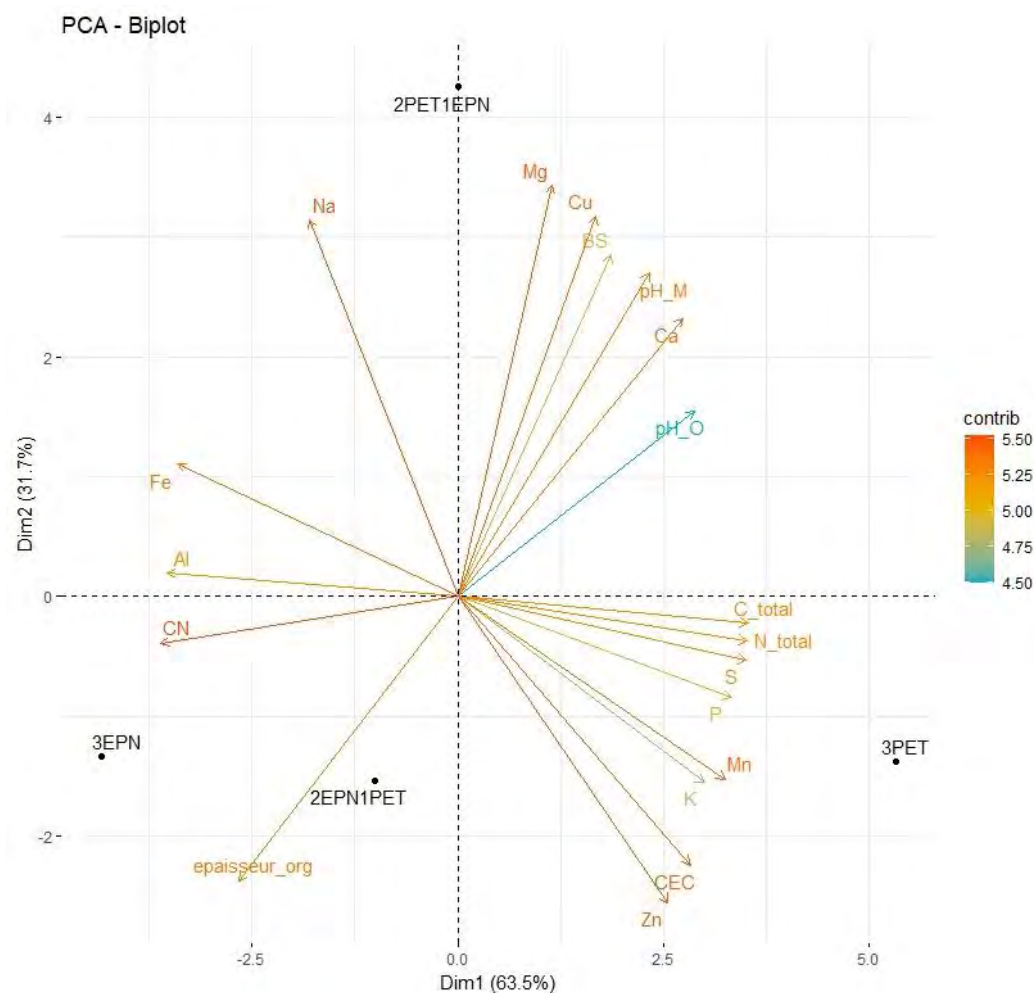


Figure S. 3. 1. Analyse en Composantes Principales (ACP) entre les aspects physico-chimiques du sol et ces respectives contextes proximaux respectifs.

La dimension 1 explique environ 64 % de la variabilité, tandis que la dimension 2 explique environ 32 % de la variabilité.

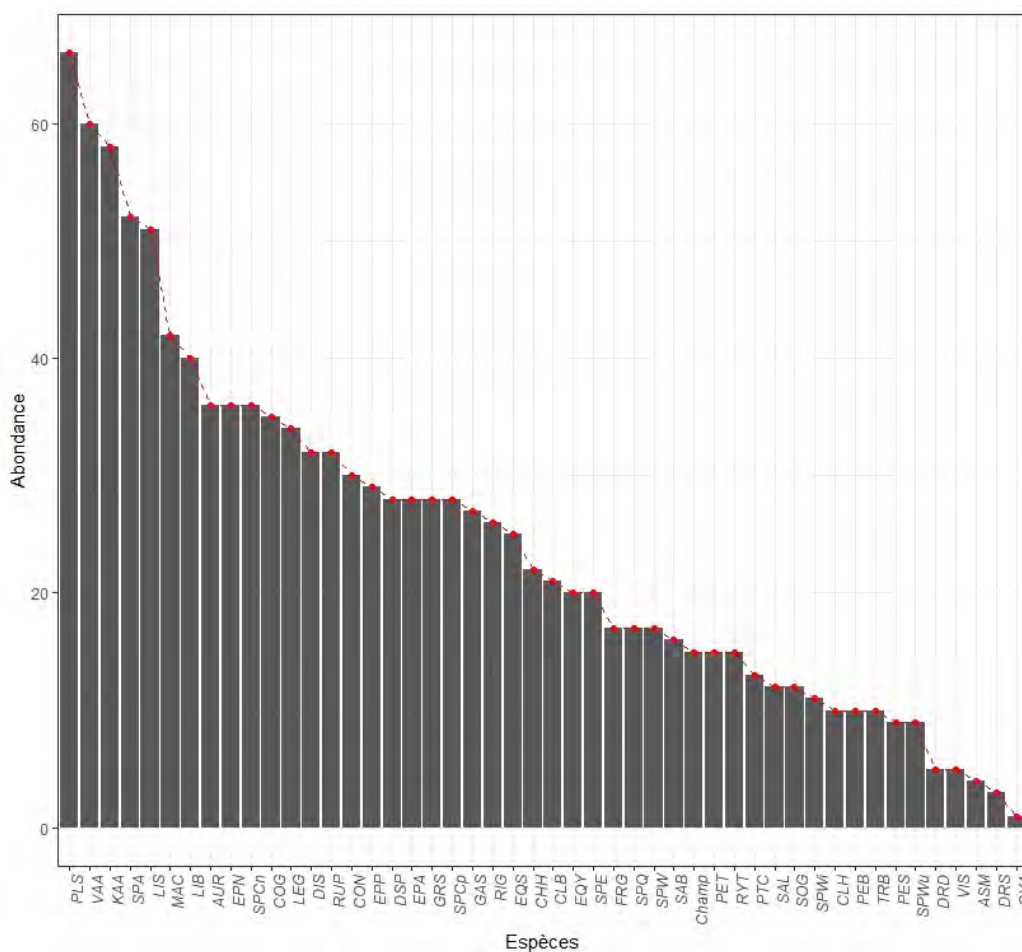


Figure S. 3. 2. Courbe d'abondance totale des espèces du sous-bois échantillonnées dans les 120 microplacettes, soit du nombre total d'échantillons inventoriés. Sur l'ensemble des 120 micro-placettes, les espèces les plus abondantes étaient *Pleurozium schreberi* (Brid.), *Kalmia angustifolia* L., *Vaccinium angustifolium* Ailton et *Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow). Les codes d'espèces se trouvent Tableau A 1.

Informations complémentaires S. 3. 1

La diversité alpha (c.-à-d., diversité locale – α) a été calculée pour chaque classe de proximité (par ex., PET, EPN, Mixte PET, Mixte EPN) en utilisant plusieurs indices. L'indice de Shannon quantifie la diversité en tenant compte à la fois du nombre d'espèces (richesse) et de leur répartition, donnant une importance aux espèces les plus rares. L'indice de Simpson, quant à lui, pondère davantage les espèces dominantes, représentant ainsi la probabilité que deux individus choisis au hasard appartiennent à la même espèce. L'indice d'équitabilité de Pielou évalue la distribution uniforme des espèces, indiquant à quel point elles sont réparties de façon égale dans le sous-bois. Enfin, le Paramètre de Hill nous informe que pour $\alpha = 0$, la diversité équivaut simplement à la richesse en espèces, pour α tendant vers 1, elle se rapproche de l'indice de Shannon, pour $\alpha = 2$ elle est similaire à l'inverse de l'indice de Simpson ($1/D$), et pour $\alpha = \infty$, elle est équivalente à l'indice de Berger-Parker, qui reflète la dominance des espèces les plus abondantes. Pour une valeur $\alpha = \text{Inf}$ (infini ∞), la valeur de diversité est équivalente à l'indice de Berger-Parker (i.e., la dominance des espèces les plus abondantes). Nous avons aussi utilisé les valeurs de dissimilarité de Bray-Curtis pour comparer les différents contextes proximaux avec le paquet Vegan (Oksanen et al. 2022). Les différences de diversité α entre les contextes proximaux ont été comparées en utilisant des comparaisons de moyennes marginales estimées. Chaque contexte a été comparé et les courbes de raréfaction et d'extrapolation ont été calculées à l'aide du paquet iNEXT, version 3.0.0 (Hsieh and Chao 2022) et forcast, version 1.0.0 (Emily Robinson 2019). Nous avons cumulé les recouvrements de chaque espèce pour dresser un diagramme rang/abondance avec les paquets tidyverse (Wickham and RStudio 2023), iNEXT version 3.0.0 (Hsieh and Chao 2022) et forcast, version 1.0.0 (Emily Robinson 2019). Nous avons réalisé l'analyse en ACP des espèces du sous-bois et des contextes de proximité avec le paquet Vegan (Oksanen et al. 2022). Afin de calculer la diversité- β entre les contextes de proximité, nous avons utilisé la fonction beta.multi du paquet betapart (Baselga et al. 2023)

ANNEXE C
Informations supplémentaires du Chapitre 4 - Article 3

Table S. 4. 1. ANOVA testing the effects of silvicultural treatment, species mixture, treatment (control vs. treated), and soil moisture regime on five-year basal area increment (BAI; m² ha⁻¹). The BAI used here represents the average increment measured over the first and last intervals available in the dataset (i.e., between time 1 and time 2, and between time 4 and time 5, approximately 0–5 and 20–25 years after treatment).

Sources of variation	BAI five-years		F-value	p-value	Signif.
	<i>Df. num</i>	<i>Df. den</i>			
Silvicultural treatment	3	29.9	5.82	<0.05	*
Tree Species mixture	2	484.1	72.73	<0.001	***
Soil moisture regime	1	103.7	31.16	<0.001	***
Treatment (control / treated)	1	14.9	4.49	<0.001	***
Silviculture x species mixture	4	83.6	6.28	<0.001	***
Silviculture: x soil moisture regime	2	3.5	0.506	< 0.59	.
Species mixture x soil moisture regime	2	21.8	3.27	< 0.05	*
Silviculture x treatment	2	22.7	3.41	< 0.05	*
Species mixture x treatment	2	19.9	2.98	<0.59	
Soil moisture regime x treatment	1	0.1	0.042	0.83	

Df num. numerator degrees of freedom

Df den. denominator degrees of freedom

Table S. 4. 2. Final averages $\pm$ SD of increment in basal areas ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, five-years) for the two levels of mensuration (i.e., total general trees/ stands and only black spruce/ stands), distributed for the different silvicultural treatments.

BAI ($\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, five-years $\pm$ SE)	iii. Total Basal Area						iv. Black spruce Basal Area					
Silvicultural Treatments	HARP*		CT		PCT		HARP*		CT		PCT	
Drainage	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric	Hydric	Sub-Hydric
Control Stands												
Mixed broadleaf + spruce	6.66 $\pm$ 1.0	6.04 $\pm$ 0.9	5.18 $\pm$ 0.6	5.90 $\pm$ 1.5	5.22 $\pm$ 0.6	7.08 $\pm$ 1.5	5.37 $\pm$ 0.3	4.14 $\pm$ 0.9	3.76 $\pm$ 1.0	3.61 $\pm$ 0.4	3.90 $\pm$ 0.4	4.36 $\pm$ 1.0
Mixed various conifers + black spruce	6.36 $\pm$ 0.9	5.86 $\pm$ 2.0	4.42 $\pm$ 0.5	5.44 $\pm$ 0.8	4.13 $\pm$ 0.9	4.83 $\pm$ 0.8	5.74 $\pm$ 0.2	4.23 $\pm$ 0.5	3.19 $\pm$ 0.7	4.30 $\pm$ 0.8	3.63 $\pm$ 0.4	4.33 $\pm$ 0.9
Pure spruce	8.16 $\pm$ 2.0	8.36 $\pm$ 2.0	4.72 $\pm$ 1.1	5.81 $\pm$ 1.0	4.77 $\pm$ 0.6	5.40 $\pm$ 0.9	3.35 $\pm$ 0.3	5.33 $\pm$ 0.7	3.36 $\pm$ 0.5	3.96 $\pm$ 0.6	3.36 $\pm$ 0.7	3.68 $\pm$ 0.7
Average control stands	7.07 $\pm$ 1.3	6.75 $\pm$ 1.1	4.77 $\pm$ 0.8	5.72 $\pm$ 1.1	4.71 $\pm$ 0.7	5.77 $\pm$ 1.1	5.15 $\pm$ 0.3	4.57 $\pm$ 0.7	3.44 $\pm$ 0.8	3.95 $\pm$ 0.6	3.63 $\pm$ 0.5	3.79 $\pm$ 0.9
Average control hydric:sub-hydric	6.91 $\pm$ 1.2		5.25 $\pm$ 1.0		5.24 $\pm$ 0.9		4.36 $\pm$ 0.5		3.69 $\pm$ 0.7		3.62 $\pm$ 0.7	
Treated stands												
Mixed broadleaf + spruce	3.99 $\pm$ 1.0	4.87 $\pm$ 0.8	5.38 $\pm$ 0.5	6.78 $\pm$ 1.3	6.56 $\pm$ 1 .0	7.87 $\pm$ 1.2	2.75 $\pm$ 0.4	4.16 $\pm$ 0.3	3.11 $\pm$ 1.4	3.64 $\pm$ 0.8	3.30 $\pm$ 0.4	4.41 $\pm$ 1.0
Mixed various conifers + black spruce	5.28 $\pm$ 0.8	3.87 $\pm$ 0.9	4.16 $\pm$ 0.5	5.63 $\pm$ 1.0	5.17 $\pm$ 0.5	6.05 $\pm$ 1.8	4.79 $\pm$ 0.3	3.63 $\pm$ 0.5	2.50 $\pm$ 0.8	3.66 $\pm$ 0.4	2.25 $\pm$ 0.8	4.71 $\pm$ 0.9
Pure spruce	6.83 $\pm$ 1.9	6.33 $\pm$ 0.7	4.73 $\pm$ 0.9	5.36 $\pm$ 0.9	4.11 $\pm$ 0.6	4.64 $\pm$ 0.7	3.89 $\pm$ 0.3	3.39 $\pm$ 0.3	3.22 $\pm$ 1.0	4.05 $\pm$ 0.5	2.01 $\pm$ 0.4	4.14 $\pm$ 0.7
Average treated stands	5.37 $\pm$ 1.3	5.02 $\pm$ 0.8	4.76 $\pm$ 0.7	5.92 $\pm$ 1.0	5.28 $\pm$ 0.7	6.19 $\pm$ 1.3	3.81 $\pm$ 0.3	3.73 $\pm$ 0.4	2.94 $\pm$ 1.0	3.78 $\pm$ 0.6	2.52 $\pm$ 0.6	4.42 $\pm$ 0.8
Average treated hydric:sub-hydric	5.19 $\pm$ 1.0		5.34 $\pm$ 0.8		5.74 $\pm$ 1.0		3.64 $\pm$ 0.3		3.36 $\pm$ 0.8		3.64 $\pm$ 0.7	
Average total geral	6.60 $\pm$ 1.3	5.89 $\pm$ 1.0	4.77 $\pm$ 0.8	5.82 $\pm$ 1.1	5.01 $\pm$ 0.7	5.98 $\pm$ 1.3	4.48 $\pm$ 0.3	4.16 $\pm$ 0.5	3.19 $\pm$ 0.9	4.05 $\pm$ 0.6	3.16 $\pm$ 0.6	4.11 $\pm$ 0.9
Average total treated:control with hydric:sub-hydric	4.69 $\pm$ 1.2		5.29 $\pm$ 0.9		5.49 $\pm$ 1.0		4.25 $\pm$ 0.4		3.52 $\pm$ 0.8		3.67 $\pm$ 0.8	

RÉFÉRENCES

- Adamczyk, B., Sietiö, O.-M., Straková, P., Prommer, J., Wild, B., Hagner, M., Pihlatie, M., Fritze, H., Richter, A. et Heinonsalo, J. (2019). Plant roots increase both decomposition and stable organic matter formation in boreal forest soil. *Nature Communications*, 10(1), 1-9.
- Ali, A., Sanaei, A., Li, M., Asadi Nalivan, O., Pour, M. J., Valipour, A., Karami, J., Aminpour, M., Kaboli, H. et Askari, Y. (2020). Big-trees – Energy mechanism underlies forest diversity and aboveground biomass. *Forest Ecology and Management*, 461, 117968. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117968>
- Altinmazis-Kondylis, A., Muessig, K., Meredieu, C., Jactel, H., Augusto, L., Fanin, N. et Bakker, M. R. (2020). Effect of tree mixtures and water availability on belowground complementarity of fine roots of birch and pine planted on sandy podzol. *Plant and Soil*, 457(1), 437-455. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04741-8>
- Anyomi, K. A., Neary, B., Chen, J. et Mayor, S. J. (2022). A critical review of successional dynamics in boreal forests of North America. *Environmental Reviews*, 30(4), 563-594. <https://doi.org/10.1139/er-2021-0106>
- Ara, M., Felton, A. M., Holmström, E., Petersson, L., Berglund, M., Johansson, U. et Nilsson, U. (2022). Pre-commercial thinning in Norway spruce-birch mixed stands can provide abundant forage for ungulates without losing volume production. *Forest Ecology and Management*, 520, 120364.

Asplund, J., Hustoft, E., Nybakken, L., Ohlson, M. et Lie, M. H. (2018). Litter impair spruce seedling emergence in beech forests: a litter manipulation experiment. *Scandinavian journal of forest research*, 33(4), 332-337.

Augusto, L., Achat, D., Boulanger, V., Canteloup, D., Landmann, G., Legout, A., Meredieu, C., Plomion, C., Pousse, N. et Ranger, J. (2014). Intensification des itinéraires sylvicoles et des récoltes: implication pour la durabilité des systèmes. *Innovations Agronomiques*, 41, 13-30.

Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C. et Ranger, J. (2015a). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 90(2), 444-466.

Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C. et Ranger, J. (2015b). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 90(2), 444-466. <https://doi.org/10.1111/brv.12119>

Augusto, L., Dupouey, J.-L. et Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60(8), 823-831.

Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q. et Rapp, M. (2000). Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science*, 57(4), 313-324. <https://doi.org/10.1051/forest:2000122>

- Barbier, S., Gosselin, F. et Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management*, 254(1), 1-15.
- Barry, K. E., Mommer, L., van Ruijven, J., Wirth, C., Wright, A. J., Bai, Y., Connolly, J., De Deyn, G. B., de Kroon, H. et Isbell, F. (2019). The future of complementarity: disentangling causes from consequences. *Trends in ecology & evolution*, 34(2), 167-180.
- Bartels, S. F., Macdonald, S. E., Johnson, D., Caners, R. T. et Spence, J. R. (2018). Bryophyte abundance, diversity and composition after retention harvest in boreal mixedwood forest. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 947-957. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12999>
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., Bortoli, J. D., Leprieux, F., Logez, M., Martinez-Santalla, S., Martin-Devasa, R., Gomez-Rodriguez, C., Crujeiras, R. M. et Henriques-Silva, R. (2023, 13 mars). *betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components* (version 1.6). <https://cran.r-project.org/web/packages/betapart/index.html>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker [aut, B., cre, Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P., Fox, J., Bauer, A., simulate.formula), P. N. K. (shared copyright on et Tanaka, E. (2023, 5 novembre). *lme4: Linear Mixed-Effects Models using « Eigen » and S4* (version 1.1-35.1). <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>

- Becker, H., Aosaar, J., Varik, M., Morozov, G., Aun, K., Mander, Ü., Soosaar, K. et Uri, V. (2018). Annual net nitrogen mineralization and litter flux in well-drained downy birch, Norway spruce and Scots pine forest ecosystems. *Silva Fennica*, 52(4).
- Berg, B. (2000). Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest ecology and Management*, 133(1-2), 13-22.
- Berg, B., Laskowski, R. et Santo, A. V. (2000). Estimated nitrogen concentrations in humus based on initial nitrogen concentrations in foliar litter: a synthesis. XII. Long-term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany*, 77(12), 1712-1722.
- Berg, B. et McClaugherty, C. (2020). Climate Gradients. Substrate Quality versus Climate and their Interactions. Dans *Plant Litter* (p. 165-187). Springer.
- Berger, A. L. et Puettmann, K. J. (2000). Overstory Composition and Stand Structure Influence Herbaceous Plant Diversity in the Mixed Aspen Forest of Northern Minnesota. *The American Midland Naturalist*, 143(1), 111-125.
[https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2000\)143\[0111:OCASSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2000)143[0111:OCASSI]2.0.CO;2)
- Bergeron, Y. (2000). Species and Stand Dynamics in the Mixed Woods of Quebec's Southern Boreal Forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1500:SASDIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:SASDIT]2.0.CO;2)

- Bergeron, Y., Chen, H. Y., Kenkel, N. C., Leduc, A. L. et Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics: ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(2), 202-213.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C. R., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, È., Leduc, A., Goff, H. L. et Lesieur, D. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian journal of forest research*, 36(11), 2737-2744.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et Lecomte, N. (2007). Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 326-337.
- Bergeron, Y. et Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited: old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: stand-and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle*, 75(1), 49-54.
- Bergeron, Y., Irulappa Pillai Vijayakumar, D. B., Ouzennou, H., Raulier, F., Leduc, A. et Gauthier, S. (2017). Projections of future forest age class structure under the influence of fire and harvesting: implications for forest management in the

boreal forest of eastern Canada. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90(4), 485-495.

Beringer, J., Lynch, A. H., Chapin, F. S., Mack, M. et Bonan, G. B. (2001). The Representation of Arctic Soils in the Land Surface Model: The Importance of Mosses. *Journal of Climate*, 14(15), 3324-3335. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014<3324:TROASI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<3324:TROASI>2.0.CO;2)

Billings, W. D. (1952). The Environmental Complex in Relation to Plant Growth and Distribution. *The Quarterly Review of Biology*, 27(3), 251-265.
<http://www.jstor.org/stable/2813531>

Binks, O., Finnigan, J., Coughlin, I., Disney, M., Calders, K., Burt, A., Vicari, M. B., da Costa, A. L., Mencuccini, M. et Meir, P. (2020). Canopy wetness in the Eastern Amazon. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108250.

Blouin, J. et Berger, J.-P. (2002). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 5a – Plaine de l'Abitibi*. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.

Blouin, J. et Berger, J.-P. (2005a). *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 6a - Plaine du lac Matagami et 6b - Plaine de la baie de Rupert*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.
<https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/regions-ecologiques-6a-plaine-lac-matagami-6b-plaine-baie-rupert/>

Blouin, J. et Berger, J.-P. (2005b). *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 6c – Plaine du lac Opémisca, 6d - Coteaux du lac Assinica, 6e – Coteaux de la rivière Nestaocano, 6f – Coteaux du lac Mistassini et 6g – Coteaux du lac Manouane*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/regions-ecologiques-6c-6d-6e-6f-6g/>

Boan, J. J., McLaren, B. E. et Malcolm, J. R. (2011). Influence of post-harvest silviculture on understory vegetation: implications for forage in a multi-ungulate system. *Forest Ecology and Management*, 262(9), 1704-1712.

Bolar, K. (2019, 1^{er} avril). *STAT: Interactive Document for Working with Basic Statistical Analysis* (version 0.1.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/STAT/index.html>

Bondeau, A., Kicklighter, D. W., Kaduk, J. et Intercomparison, T. P. O. T. P. N. M. (1999). Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): importance of vegetation structure on seasonal NPP estimates. *Global Change Biology*, 5(S1), 35-45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00005.x>

Bongers, F. J. (2020). Functional-structural plant models to boost understanding of complementarity in light capture and use in mixed-species forests. *Basic and Applied Ecology*.

Bos, M. M., Steffan-Dewenter, I. et Tscharntke, T. (2007). The contribution of cacao agroforests to the conservation of lower canopy ant and beetle diversity in Indonesia. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2429-2444.

Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. (2002). Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(6), 1080-1093.

Brais, S. et Camiré, C. (1992). Keys for soil moisture regime evaluation for northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(5), 718-724. <https://doi.org/10.1139/x92-096>

Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Bergeron, Y. et Paré, D. (2011). Differences in fine root productivity between mixed - and single - species stands. *Functional Ecology*, 25(1), 238-246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01769.x>

Brassard, B. W., Chen, H. Y. H., Cavard, X., Laganière, J., Reich, P. B., Bergeron, Y., Paré, D. et Yuan, Z. (2013). Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology*, 101(1), 210-219. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12023>

Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. et Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, 18(3), 119-125.

- Bulleri, F., Bruno, J. F. et Benedetti-Cecchi, L. (2008). Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biol*, 6(6), e162.
- Bürkner, P.-C., Gabry, J., Weber, S., Johnson, A., Modrak, M., Badr, H. S., Weber, F., Vehtari, A., Ben-Shachar, M. S., Rabel, H., Mills, S. C., Wild, S. et Popov, V. (2024, 20 mars). *brms: Bayesian Regression Models using « Stan »* (version 2.21.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/brms/index.html>
- Caccia, F. D. et Ballaré, C. L. (1998). Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(5), 683-692.
- Cadotte, M. W. (2013). Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(22), 8996-9000.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349. <https://doi.org/10.1007/BF02912621>
- Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer.

- Campbell, G. S. et Norman, J. M. (1989). The description and measurement of plant canopy structure. Dans *Plant canopies: their growth, form and function* (vol. 31, p. 1-19). Cambridge University Press Cambridge.
- Canada, N. R. (2014, 25 août). *The State of Canada's Forests Annual Report*. Natural Resources Canada. <https://natural-resources.canada.ca/our-natural-resources/forests/state-canadas-forests-report/16496>
- Carmona, C. P., de Bello, F., Azcárate, F. M., Mason, N. W. et Peco, B. (2019). Trait hierarchies and intraspecific variability drive competitive interactions in Mediterranean annual plants. *Journal of Ecology*, 107(5), 2078-2089.
- Caselli, M., Urretavizcaya, M. F., Loguercio, G. Á., Contardi, L., Gianolini, S. et Defossé, G. E. (2020). Effects of canopy cover and neighboring vegetation on the early development of planted *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* in north Patagonian degraded forests. *Forest Ecology and Management*, 479, 118543.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. et Paré, D. (2011a). Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understorey: mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *Journal of Vegetation Science*, 22(6), 1105-1119.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y., Paré, D., Laganière, J. et Brassard, B. (2011b). Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11), 1683-1695.

- Chamagne, J., Tanadini, M., Frank, D., Matula, R., Paine, C. T., Philipson, C. D., Svátek, M., Turnbull, L. A., Volařík, D. et Hector, A. (2017). Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 71-79.
- Champagne, E., Dumais, D. et Raymond, P. (2022). Precommercial thinning increased diameter growth while maintaining mixedwood stands composition, 15 years after treatment. *Canadian Journal of Forest Research*, (ja).
- Chávez, V. et Macdonald, S. E. (2012). Partitioning vascular understory diversity in mixedwood boreal forests: The importance of mixed canopies for diversity conservation. *Forest Ecology and Management*, 271, 19-26.
- Chen, H. Y., Klinka, K., Mathey, A.-H., Wang, X., Varga, P. et Chourmouzis, C. (2003). Are mixed-species stands more productive than single-species stands: an empirical test of three forest types in British Columbia and Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(7), 1227-1237. <https://doi.org/10.1139/x03-048>
- Cheng, J., Shi, X., Fan, P., Zhou, X., Sheng, J. et Zhang, Y. (2020). Relationship of species diversity between overstory trees and understory herbs along the environmental gradients in the Tianshan Wild Fruit Forests, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 12(4), 618-629. <https://doi.org/10.1007/s40333-020-0055-0>

- Chipman, S. J. et Johnson, E. A. (2002). Understory vascular plant species diversity in the mixedwood boreal forest of western Canada. *Ecological Applications*, 12(2), 588-601.
- Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., DesRochers, A. et Baldy, V. (2015). Home Field Advantage of Litter Decomposition in Pure and Mixed Plantations Under Boreal Climate. *Ecosystems*, 18(6), 1014-1028.
<https://doi.org/10.1007/s10021-015-9880-y>
- Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., DesRochers, A. et Baldy, V. (2016). Effect of mixing herbaceous litter with tree litters on decomposition and N release in boreal plantations. *Plant and Soil*, 398(1), 229-241.
- Coelho de Souza, F., Dexter, K. G., Phillips, O. L., Pennington, R. T., Neves, D., Sullivan, M. J. P., Alvarez-Davila, E., Alves, Á., Amaral, I., Andrade, A., Aragao, L. E. O. C., Araujo-Murakami, A., Arets, E. J. M. M., Arroyo, L., C, G. A. A., Bánki, O., Baraloto, C., Barroso, J. G., Boot, R. G. A., ... Baker, T. R. (2019). Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. *Nature Ecology & Evolution*, 3(12), 1754-1761.
<https://doi.org/10.1038/s41559-019-1007-y>
- Comeau, P. G. (2002). Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *Journal of Ecosystems and Management*, 1(2).
- Comeau, P. G. et Thomas, K. D. (1996). *Silviculture of temperate and boreal broadleaf-conifer mixtures. Land management handbook No. 36.*

- Costa, L. J. da. (2009). *Diversidade de espécies, diversidade funcional e estoque de biomassa no sub-bosque de florestas nativas e monoculturas arbóreas*.
- Crispo, M., Jean, M., Fenton, N. J., Leduc, A. et Bergeron, Y. (2021). Factors explaining the composition and diversity of vascular plant understories along a transcontinental gradient in the Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 32(4), e13058. <https://doi.org/10.1111/jvs.13058>
- Daněk, P., Šamonil, P. et Hort, L. (2022). Forest floor alteration by canopy trees and soil wetness drive regeneration of a spruce-beech forest. *Forest Ecology and Management*, 504, 119802.
- De Noronha, M., Ouimet, R., Barrette, M., Leduc, A. et Bergeron, Y. (2022). Influence of Leaf Litter and Humus Composition on the Development of Black Spruce Seedlings: A Greenhouse Experimentation. *Forests*, 13(11), 1832.
- De Vries, W., Van der Salm, C., Reinds, G. J. et Erisman, J. W. (2007). Element fluxes through European forest ecosystems and their relationships with stand and site characteristics. *Environmental Pollution*, 148(2), 501-513.
- Del Río, M., Schütze, G. et Pretzsch, H. (2014). Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16(1), 166-176.
- Dhôte, J.-F. (2005). Implication of forest diversity in resistance to strong winds. Dans *Forest diversity and function* (p. 291-307). Springer.

- Drever, C. R., Peterson, G., Messier, C., Bergeron, Y. et Flannigan, M. (2006). Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9), 2285-2299.
- Driscoll, C. T., Lawrence, G. B., Bulger, A. J., Butler, T. J., Cronan, C. S., Eagar, C., Lambert, K. F., Likens, G. E., Stoddard, J. L. et Weathers, K. C. (2001). Acidic Deposition in the Northeastern United States: Sources and Inputs, Ecosystem Effects, and Management Strategies: The effects of acidic deposition in the northeastern United States include the acidification of soil and water, which stresses terrestrial and aquatic biota. *BioScience*, 51(3), 180-198.
- Durette, M.-N. (2017a). *Dynamique forestière des peuplements de peuplier faux-tremble et d'épinette noire de la région de la plaine du lac Matagami (Québec, Canada)*.
- Durette, M.-N. (2017b). *Dynamique forestière des peuplements de peuplier faux-tremble et d'épinette noire de la région de la plaine du lac Matagami (Québec, Canada)*. <https://library-archives.canada.ca/eng/services/services-libraries/theses/Pages/item.aspx?idNumber=1132090429>
- Emily Robinson. (2019, 1^{er} mai). *Ordering by frequency* (version 1.0.0.). <https://cran.r-project.org/web/packages/forcats/vignettes/forcats.html>
- Evans, J. et Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen

partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755-767.

Ewers, B. E., Gower, S. T., Bond - Lamberty, B. et Wang, C. K. (2005). Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell & Environment*, 28(5), 660-678. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01312.x>

Farooq, T. H., Chen, X., Shakoor, A., Li, Y., Wang, J., Rashid, M. H. U., Kumar, U. et Yan, W. (2021). Unraveling the influence of land-use change on $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and soil nutritional status in coniferous, broadleaved, and mixed forests in southern china: a field investigation. *Plants*, 10(8), 1499.

Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A. M., Roberge, J.-M., Ranius, T., Ahlström, M., Bergh, J., Björkman, C. et Boberg, J. (2016). Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio*, 45(2), 124-139.

Felton, A., Sonesson, J., Nilsson, U., Lämås, T., Lundmark, T., Nordin, A., Ranius, T. et Roberge, J.-M. (2017). Varying rotation lengths in northern production forests: Implications for habitats provided by retention and production trees. *Ambio*, 46(3), 324-334.

Fenton, N. et Bergeron, Y. (2011a). Dynamic old-growth forests? A case study of boreal black spruce forest bryophytes. *Silva Fennica*, 45(5), 983-994.

- Fenton, N. et Bergeron, Y. (2011b). Dynamic old-growth forests? A case study of boreal black spruce forest bryophytes. *Silva Fennica*, 45(5), 983-994.
- Fenton, N. J. et Bergeron, Y. (2006a). Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science*, 17(1), 65-76.
- Fenton, N. J. et Bergeron, Y. (2006b). Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science*, 17(1), 65-76.
- Fenton, N. J. et Bergeron, Y. (2008). Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological conservation*, 141(5), 1389-1399.
- Fenton, N. J. F. J., Béland, C. B., DeBlois, S. D. B. et Bergeron, Y. B. (2007). Sphagnum establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests. *Botany*, world. <https://doi.org/10.1139/b06-148>
- Fenton, N. J., Imbeau, L., Work, T., Jacobs, J., Bescond, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. (2013). Lessons learned from 12 years of ecological research on partial cuts in black spruce forests of northwestern Québec. *The Forestry Chronicle*, 89(3), 350-359.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. et Bergeron, Y. (2005a). Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and

management implications. *Forest Ecology and Management*, 213, 151-159.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.017>

Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. et Bergeron, Y. (2005b). Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, 213(1-3), 151-159.

Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S. et Bergeron, Y. (2005c). Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*, 213(1-3), 151-159.

Filion, L. et Begin, Y. (1998). Recent paludification of kettle holes on the central isjands of Lake Bienville, northern Quebec, Canada. *The Holocene*, 8(1), 91-96.

Fleming, R. L., Mossa, D. S. et Marek, G. T. (2005). Upland black spruce stand development 17 years after cleaning and precommercial thinning. *The forestry chronicle*, 81(1), 31-41.

Flexas, J. et Carriquí, M. (2020). Photosynthesis and photosynthetic efficiencies along the terrestrial plant's phylogeny: Lessons for improving crop photosynthesis. *The Plant Journal*, 101(4), 964-978.

- Forrester, D. I. et Albrecht, A. T. (2014). Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *Forest Ecology and Management*, 328, 94-102.
- Forrester, D. I. et Bauhus, J. (2016). A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports*, 2(1), 45-61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Forrester, D. I., Kohnle, U., Albrecht, A. T. et Bauhus, J. (2013). Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest ecology and management*, 304, 233-242.
- Forrester, D. I. et Pretzsch, H. (2015). Tamm Review: On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 356, 41-53.
- Fourrier, A., Bouchard, M. et Pothier, D. (2015). Effects of canopy composition and disturbance type on understorey plant assembly in boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1225-1237. <https://doi.org/10.1111/jvs.12323>
- Fradette, J. (2014a). *Effet de la proximité des feuillus sur la croissance de l'épinette noire et de l'épinette blanche dans un contexte de plantation: le dégagement est-il toujours souhaitable?* [PhD Thesis, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue].

Fradette, J. (2014b). *Effet de la proximité des feuillus sur la croissance de l'épinette noire et de l'épinette blanche dans un contexte de plantation: le dégagement est-il toujours souhaitable?* [PhD Thesis, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue].

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M. C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C. D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J. et Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4(1), 1340. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>

Ghotsa Mekontchou, C., Houle, D., Bergeron, Y. et Drobyshev, I. (2020a). Contrasting root system structure and belowground interactions between black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx) in boreal mixedwoods of eastern Canada. *Forests*, 11(2), 127.

Ghotsa Mekontchou, C., Houle, D., Bergeron, Y. et Drobyshev, I. (2020b). Contrasting root system structure and belowground interactions between black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx) in boreal mixedwoods of eastern Canada. *Forests*, 11(2), 127.

Giesler, R., Satoh, F., Ilstedt, U. et Nordgren, A. (2004). Microbially available phosphorus in boreal forests: effects of aluminum and iron accumulation in the humus layer. *Ecosystems*, 7(2), 208-217.

Gottschall, F., Davids, S., Newiger-Dous, T. E., Auge, H., Cesarz, S. et Eisenhauer, N. (2019). Tree species identity determines wood decomposition via microclimatic effects. *Ecology and evolution*, 9(21), 12113-12127.

Goulden, M. L., Wofsy, S. C., Harden, J. W., Trumbore, S. E., Crill, P. M., Gower, S. T., Fries, T., Daube, B. C., Fan, S.-M., Sutton, D. J., Bazzaz, A. et Munger, J. W. (1998). Sensitivity of Boreal Forest Carbon Balance to Soil Thaw. *Science*, 279(5348), 214-217. <https://doi.org/10.1126/science.279.5348.214>

Gouvernement du Québec. (2015). Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier. *Chapitre A-18.1*.

Government of Canada, P. S. and P. C. (2002, 1^{er} juillet). *Weather of the growing season in the Clay Belt of Western Quebec and Northern Ontario / [by] P. Derwine. : A43-1234/1965E-PDF - Government of Canada Publications - Canada.ca*. <https://publications.gc.ca/site/eng/9.700498/publication.html>

Grace, J. (2012). *Perspectives on plant competition*. Elsevier.

Gravel, D., Gounand, I. et Mouquet, N. (2009). Le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes. *Ciência y Ambiente*, 39, 63-83.

Grondin, P. et Cimon, A. (2003a). *Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière*, 216.

Grondin, P. et Cimon, A. (2003b). *Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière.*

Groot, A. (2002). Is uneven-aged silviculture applicable to peatland black spruce (*Picea mariana*) in Ontario, Canada? *Forestry*, 75(4), 437-442.

Gundersen, P., Sevel, L., Christiansen, J. R., Vesterdal, L., Hansen, K. et Bastrup-Birk, A. (2009). Do indicators of nitrogen retention and leaching differ between coniferous and broadleaved forests in Denmark? *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1137-1146.

Haase, J., Castagneyrol, B., Cornelissen, J. H. C., Ghazoul, J., Kattge, J., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Morath, S. et Jactel, H. (2015). Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos*, 124(12), 1674-1685.

Hansson, K., Olsson, B. A., Olsson, M., Johansson, U. et Kleja, D. B. (2011). Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden. *Forest Ecology and Management*, 262(3), 522-530.

Hantsch, L., Bien, S., Radatz, S., Braun, U., Auge, H. et Bruehlheide, H. (2014). Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation. *Journal of Ecology*, 102(6), 1673-1687.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12317>

- Harper, K. A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et De Grandpré, L. (2005). Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 206(1-3), 293-306.
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2003). Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews*, 11(S1), S79-S98.
- Hart, S. A. et Chen, H. Y. (2006). Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(4), 381-397.
- Haughian, S. R. (2018). Short-term effects of alternative thinning treatments on the richness, abundance and composition of epixylic bryophytes, lichens, and vascular plants in conifer plantations at microhabitat and stand scales. *Forest Ecology and Management*, 415, 106-117.
- He, Q., Bertness, M. D. et Altieri, A. H. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology letters*, 16(5), 695-706.
- Henneb, M., Thiffault, N. et Valeria, O. (2020). Regional climate, edaphic conditions and establishment substrates interact to influence initial growth of black spruce and jack pine planted in the boreal forest. *Forests*, 11(2), 139.

- Henneb, M., Valeria, O., Fenton, N. J., Thiffault, N. et Bergeron, Y. (2015). Mechanical site preparation: Key to microsite creation success on Clay Belt paludified sites. *The Forestry Chronicle*, 91(2), 187-196.
- Henttonen, H. M., Smolander, A. et Mäkinen, H. (2024). Consequences of tree species mixture for growth and damage based on large-scale inventory data in Finland. *Forest Ecology and Management*, 556, 121752.
- Hoeber, S., Fransson, P., Weih, M. et Manzoni, S. (2020). Leaf litter quality coupled to *Salix* variety drives litter decomposition more than stand diversity or climate. *Plant and Soil*, 453(1), 313-328. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04606-0>
- Hojjati, S. M., Hagen-Thorn, A. et Lamersdorf, N. P. (2009). Canopy composition as a measure to identify patterns of nutrient input in a mixed European beech and Norway spruce forest in central Europe. *European Journal of Forest Research*, 128(1), 13-25.
- Holzapfel, C. et Mahall, B. E. (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80(5), 1747-1761.
- Hossner, L. R. (1996). Dissolution for total elemental analysis. *Methods of soil analysis: part 3 chemical methods*, 5, 49-64.

Hothorn, T., Bretz, F. et Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363.
<https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A. et Scheibe, S. (2022, 4 janvier). *multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models* (version 1.4-18). <https://CRAN.R-project.org/package=multcomp>

Houle, D., Marty, C., Duchesne, L. et Gagnon, C. (2014). Humus layer is the main locus of secondary SO₄ production in boreal forests. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 126, 18-29.

Hsieh, T. C. et Chao, K. H. M. and A. (2022, 29 août). *iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity* (version 3.0.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/iNEXT/index.html>

Husson, F., Josse, J., Le, S. et Mazet, J. (2023, 27 mars). *FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining* (version 2.8). <https://cran.r-project.org/web/packages/FactoMineR/index.html>

Huuskonen, S., Domisch, T., Finér, L., Hantula, J., Hynynen, J., Matala, J., Miina, J., Neuvonen, S., Nevalainen, S. et Niemistö, P. (2021). What is the potential for replacing monocultures with mixed-species stands to enhance ecosystem services in boreal forests in Fennoscandia? *Forest ecology and management*, 479, 118558.

- Isbell, F., Adler, P. R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D. K., Liebman, M., Polley, H. W., Quijas, S. et Scherer - Lorenzen, M. (2017). Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology*, 105(4), 871-879.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Ishii, H., Azuma, W. et Nabeshima, E. (2013). The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological research*, 28(2), 191-198.
- Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J. R., Koricheva, J., Meurisse, N. et Brockerhoff, E. G. (2017). Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports*, 3(3), 223-243.
<https://doi.org/10.1007/s40725-017-0064-1>
- Jaillard, B., Deleporte, P., Loreau, M. et Violle, C. (2018). A combinatorial analysis using observational data identifies species that govern ecosystem functioning. *PloS one*, 13(8), e0201135.
- Jean, M., Alexander, H. D., Mack, M. C. et Johnstone, J. F. (2017). Patterns of bryophyte succession in a 160-year chronosequence in deciduous and coniferous forests of boreal Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(8), 1021-1032.

- Jean, M., Holland-Moritz, H., Melvin, A. M., Johnstone, J. F. et Mack, M. C. (2020a). Experimental assessment of tree canopy and leaf litter controls on the microbiome and nitrogen fixation rates of two boreal mosses. *New Phytologist*, 227(5), 1335-1349.
- Jean, M., Melvin, A. M., Mack, M. C. et Johnstone, J. F. (2020b). Broadleaf litter controls feather moss growth in black spruce and birch forests of interior Alaska. *Ecosystems*, 23(1), 18-33.
- Jin, Y.-S., Hu, Y.-K., Wang, J., Liu, D.-D., Lin, Y.-H., Liu, G., Zhang, Y.-H. et Zhou, Z.-Q. (2019). Diversity of Understory Communities in Boreal Forests: Influences of Forest Type, Latitude, and Spatial Scale. *Forests*, 10(11), 1003. <https://doi.org/10.3390/f10111003>
- Jobidon, R. (1995). Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. Revue de littérature. *Mémoire de recherche forestière*.
- Jobidon, R., Bergeron, Y., Robitaille, A., Raulier, F., Gauthier, S., Imbeau, L., Saucier, J.-P. et Boudreault, C. (2015). A biophysical approach to delineate a northern limit to commercial forestry: the case of Quebec's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(5), 515-528.
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L., Schoennagel, T. et Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological

memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>

Jones Jr, J. B. et Case, V. W. (1990). Sampling, handling, and analyzing plant tissue samples. *Soil testing and plant analysis*, 3, 389-427.

Jourdan, M., Kunstler, G. et Morin, X. (2020). How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. *Journal of Ecology*, 108(2), 666-677. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13294>

Joutel, Q. (QC). *Sommaire des normales climatiques 1981-2010 - Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques*. <https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/sommaire.asp?cle=7093376>

Kassambara, A. et Mundt, F. (2020, 1^{er} avril). *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses* (version 1.0.7). <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html>

Kelty, M. J. (2006). The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, 233(2), 195-204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.011>

Kendrick, W. B. (1959). The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. *Canadian Journal of Botany*, 37(5), 907-912.

Kennedy, C. M., Lonsdorf, E., Neel, M. C., Williams, N. M., Ricketts, T. H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A. L. et Cariveau, D. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology letters*, 16(5), 584-599.

Killham, K. (1990). Nitrification in coniferous forest soils. *Plant and soil*, 128(1), 31-44.

Klimova, N. V., Chernova, N. A. et Art'em Nikolaevich Nikiforov, A. G. (2020). The features of paludification of the secondary birch forests in the South of the Vasyugan plain. *Biology*, 13(1), 25-43.

Klinka, K., Kayahara, G. J., Krestov, P., Qian, H. et Chourmouzis, C. (2001a). *Vegetation and soil nutrient properties of Black spruce and Trembling aspen ecosystems in the boreal black and white spruce zone.*
<https://open.library.ubc.ca/soa/cIRcle/collections/52383/items/1.0107284>

Klinka, K., Kayahara, G. J., Krestov, P., Qian, H. et Chourmouzis, C. (2001b). *Vegetation and soil nutrient properties of Black spruce and Trembling aspen ecosystems in the boreal black and white spruce zone.*
<https://open.library.ubc.ca/soa/cIRcle/collections/52383/items/1.0107284>

Klinka, K., Qian, H., Krestov, P. et Chourmouzis, C. (2001c). *Species diversity and floristic relationships of the understory vegetation in black spruce and trembling aspen stands in the boreal forest of British Columbia.*
<https://open.library.ubc.ca/soa/cIRcle/collections/52383/items/1.0107281>

Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B. et Mosandl, R. (2008). Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European journal of forest research*, 127(2), 89-101.

Kohyama, T., Suzuki, E., Partomihardjo, T. et Yamada, T. (2001). Dynamic steady state of patch - mosaic tree size structure of a mixed dipterocarp forest regulated by local crowding. *Ecological Research*, 16(1), 85-98.
<https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00374.x>

Kristensen, H. L., Gundersen, P., Callesen, I. et Reinds, G. J. (2004). Throughfall nitrogen deposition has different impacts on soil solution nitrate concentration in European coniferous and deciduous forests. *Ecosystems*, 7(2), 180-192.

Kumar, P., Chen, H. Y., Searle, E. B. et Shahi, C. (2018). Dynamics of understorey biomass, production and turnover associated with long-term overstorey succession in boreal forest of Canada. *Forest ecology and management*, 427, 152-161.

Kuuluvainen, T. et Gauthier, S. (2018). Young and old forest in the boreal: critical stages of ecosystem dynamics and management under global change. *Forest Ecosystems*, 5(1), 1-15.

Kuuluvainen, T., Hokkanen, T. J., Järvinen, E. et Pukkala, T. (1993). Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation–soil system. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(10), 2101-2109.

Laamrani, A., Valeria, O., Chehbouni, A. et Bergeron, Y. (2020a). Analysis of the Effect of Climate Warming on Paludification Processes: Will Soil Conditions Limit the Adaptation of Northern Boreal Forests to Climate Change? A Synthesis. *Forests*, 11(11), 1176. <https://doi.org/10.3390/f11111176>

Laamrani, A., Valeria, O., Chehbouni, A. et Bergeron, Y. (2020b). Analysis of the effect of climate warming on paludification processes: will soil conditions limit the adaptation of northern boreal forests to climate change? A synthesis. *Forests*, 11(11), 1176.

Laclau, J.-P. (1997). *Dynamique d'incorporation des éléments minéraux majeurs (N, P, K, Ca, Mg) dans une futaie d'Eucalyptus au Congo* [PhD Thesis, INA-PG].

Lafleur, B., Fenton, N. J., Simard, M., Leduc, A., Paré, D., Valeria, O. et Bergeron, Y. (2018a). Ecosystem management in paludified boreal forests: enhancing wood production, biodiversity, and carbon sequestration at the landscape level. *Forest Ecosystems*, 5(1), 1-14.

Lafleur, B., Fenton, N. J., Simard, M., Leduc, A., Paré, D., Valeria, O. et Bergeron, Y. (2018b). Ecosystem management in paludified boreal forests: enhancing wood production, biodiversity, and carbon sequestration at the landscape level. *Forest Ecosystems*, 5(1), 1-14.

Lafleur, B., Fenton, N., Paré, D., Simard, M. et Bergeron, Y. (2010). Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of

black spruce regeneration in the boreal forested peatlands of eastern Canada. *Silva Fennica*, 44(5), 799-813.

Lafleur, B., Renard, S., Leroy, C., Fenton, N. J., Simard, M., Gauthier, S., Paré, D., Leduc, A., Thiffault, N. et Bergeron, Y. (2016). Silviculture to sustain productivity in black spruce paludified forests. *Forest Ecology and Management*, 375, 172-181.

Lähde, E., Laiho, O. et Norokorpi, Y. (1999). Diversity-oriented silviculture in the Boreal Zone of Europe. *Forest Ecology and Management*, 118(1), 223-243.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00504-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00504-0)

Laquerre, S., Leduc, A. et Harvey, B. D. (2009). Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Écoscience*, 16(4), 483-491. <https://doi.org/10.2980/16-4-3252>

Larsen, J. B. (1995). Ecological stability of forests and sustainable silviculture. *Forest ecology and management*, 73(1-3), 85-96.

Lavoie, M., Harper, K., Paré, D. et Bergeron, Y. (2007a). Spatial pattern in the organic layer and tree growth: A case study from regenerating *Picea mariana* stands prone to paludification. *Journal of Vegetation Science*, 18(2), 213-222.

- Lavoie, M., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005a). Impact of global change and forest management on carbon sequestration in northern forested peatlands. *Environmental Reviews*, 13(4), 199-240. <https://doi.org/10.1139/a05-014>
- Lavoie, M., Paré, D. et Bergeron, Y. (2007b). Quality of growth substrates of post-disturbed lowland black spruce sites for black spruce (*Picea mariana*) seedling growth. *New Forests*, 33(2), 207-216. <https://doi.org/10.1007/s11056-006-9024-5>
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. et Taylor, K. (2005b). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental Reviews*, 13(2), 21-50. <https://doi.org/10.1139/a05-006>
- Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A. et Taylor, K. (2005c). Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environmental reviews*, 13(2), 21-50.
- Lavorel, S. et Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Légaré, S., Bergeron, Y., Leduc, A. et Paré, D. (2001). Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 79(9), 1019-1027.

Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2004a). The responses of black spruce growth to an increased proportion of aspen in mixed stands. *Canadian Journal of Forest Research*, Ottawa, Canada. <https://doi.org/10.1139/x03-251>

Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2004b). The responses of black spruce growth to an increased proportion of aspen in mixed stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 405-416.

Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005a). Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil*, 275(1-2), 207-220.

Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005b). Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil*, 275(1-2), 207-220.

Lengyel, S., Mester, B., Szabolcs, M., Szepesváry, C., Szabó, G., Polyák, L., Boros, Z., Mizsei, E., Málnás, K. et Mérő, T. O. (2020). Restoration for variability: emergence of the habitat diversity paradigm in terrestrial ecosystem restoration. *Restoration Ecology*, 28(5), 1087-1099.

Lenière, A. et Houle, G. (2006). Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *Forest Ecology and Management*, 231(1-3), 94-104.

- Leroy, C., Leduc, A., Thiffault, N. et Bergeron, Y. (2016). Forest productivity after careful logging and fire in black spruce stands of the Canadian Clay Belt. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(6), 783-793.
- Levia, D. F. et Herwitz, S. R. (2005). Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena*, 64(1), 117-137.
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.-D., McGuire, A. D., Bozzato, F. et Pretzsch, H. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309).
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F. et Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian journal of forest research*, 29(6), 796-811.
- Liepe, K. J., Hamann, A., Smets, P., Fitzpatrick, C. R. et Aitken, S. N. (2016). Adaptation of lodgepole pine and interior spruce to climate: implications for reforestation in a warming world. *Evolutionary applications*, 9(2), 409-419.
- Likulunga, L. E., Pérez, C. A. R., Schneider, D., Daniel, R. et Polle, A. (2021). Forest tree species composition and abiotic site conditions drive soil fungal communities and functional groups. *bioRxiv*.

- Lindén, M. et Agestam, E. (2003). Increment and yield in mixed and monoculture stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* based on an experiment in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 18(2), 155-162.
- Lindroos, A.-J., Derome, J., Derome, K. et Smolander, A. (2011). *The effect of Scots pine, Norway spruce and silver birch on the chemical composition of stand throughfall and upper soil percolation water in northern Finland*.
- Liu, T.-Y., Lin, K.-C., Vadeboncoeur, M. A., Chen, M.-Z., Huang, M.-Y. et Lin, T.-C. (2015). Understorey plant community and light availability in conifer plantations and natural hardwood forests in Taiwan. *Applied Vegetation Science*, 18(4), 591-602.
- Liu, Z., Jin, G. et Qi, Y. (2012). Estimate of leaf area index in an old-growth mixed broadleaved-Korean pine forest in northeastern China. *PloS one*, 7(3), e32155.
- Loreau, M. et Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76.
- Loreau, M., Naeem, S. et Inchausti, P. (2002). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press.
- Luo, Y., McIntire, E. J. B., Boisvenue, C., Nikiema, P. P. et Chen, H. Y. H. (2020). Climatic change only stimulated growth for trees under weak competition in

central boreal forests. *Journal of Ecology*, 108(1), 36-46.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13228>

MacLean, D. A., Amos-Binks, L., Adams, G., Pelletier, G. et Villard, M.-A. (2010).

Héritage du Réseau de gestion durable des forêts en matière de recherche.

Maestre, F. T., Valladares, F. et Reynolds, J. F. (2005). Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93(4), 748-757.

Magnan, G., Le Stum-Boivin, É., Garneau, M., Grondin, P., Fenton, N. et Bergeron, Y. (2019). Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach. *Boreas*, 48(1), 131-146.

Maleki, K., Nguema Allogo, F. et Lafleur, B. (2020). Natural regeneration following partial and clear-cut harvesting in mature aspen-jack pine stands in eastern Canada. *Forests*, 11(7), 741.

Man, R. et Greenway, K. J. (2013). Effects of soil moisture and species composition on growth and productivity of trembling aspen and white spruce in planted mixtures: 5-year results. *New Forests*, 44(1), 23-38.

<https://doi.org/10.1007/s11056-011-9297-1>

- Man, R. et Lieffers, V. J. (1999). Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? *The Forestry Chronicle*, 75(3), 505-513. <https://doi.org/10.5558/tfc75505-3>
- Mansuy, N., Valeria, O., Laamrani, A., Fenton, N., Guindon, L., Bergeron, Y., Beaudoin, A. et Légaré, S. (2018). Digital mapping of paludification in soils under black spruce forests of eastern Canada. *Geoderma Regional*, 15, e00194.
- Martin, R. E., Asner, G. P., Bentley, L. P., Shenkin, A., Salinas, N., Huaypar, K. Q., Pillco, M. M., Ccori Álvarez, F. D., Enquist, B. J., Diaz, S. et Malhi, Y. (2020). Covariance of Sun and Shade Leaf Traits Along a Tropical Forest Elevation Gradient. *Frontiers in Plant Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01810>
- Mason, W. L., Edwards, C. et Hale, S. E. (2004). Survival and early seedling growth of conifers with different shade tolerance in a Sitka spruce spacing trial and relationship to understorey light climate. *Silva fennica*, 38(4), 357-370.
- Mazerolle, M. J. (2023, 20 mars). *AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c)* (version 2.3-2). <https://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/index.html>
- MELCCFP, Q. (QC). *Description des provinces naturelles - Province F - Basses-terres de l'Abitibi et de la baie James.*

https://www.environnement.gouv.qc.ca/biodiversite/aires_protegees/province/s/partie4f.htm

Messier, C., Parent, S. et Bergeron, Y. (1998a). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.
<https://doi.org/10.2307/3237266>

Messier, C., Parent, S. et Bergeron, Y. (1998b). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520.
<https://doi.org/10.2307/3237266>

Messier, C., Tittler, R., Kneeshaw, D. D., Gélinas, N., Paquette, A., Berninger, K., Rheault, H., Meek, P. et Beaulieu, N. (2009). TRIAD zoning in Quebec: Experiences and results after 5 years. *The forestry chronicle*, 85(6), 885-896.

Mestre, L., Toro-Manríquez, M., Soler, R., Huertas-Herrera, A., Martínez-Pastur, G. et Lencinas, M. V. (2017). The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. *Forest ecosystems*, 4(1), 1-13.

MFFP, M. des F., de la Faune et des Parcs. (2021). *L'aménagement écosystémique : au cœur de la gestion des forêts*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. <https://mffp.gouv.qc.ca/les-forets/amenagement->

[durable-forets/lamenagement-ecosystemique-au-coeur-de-la-gestion-des-forets/](#)

Mori, A. S. (2018). Environmental controls on the causes and functional consequences of tree species diversity. *Journal of Ecology*, 106(1), 113-125. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12851>

Morin, É. (2007). *Effet du peuplier faux-tremble (populus tremuloides michx) sur la croissance de l'épinette noire (picea mariana (mill.) BSP) et sur la composition, le recouvrement et la diversité des espèces de la strate de sous-bois dans de jeunes pessières* [PhD Thesis, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue; Université du Québec à Montréal]. <https://depositum.uqat.ca/id/eprint/121/>

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. et Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, 14(12), 1211-1219.

Morsing, J., Kepfer-Rojas, S., Baastrup-Spohr, L., Rodriguez, A. L. et Raulund-Rasmussen, K. (2020). Litter legacy after spruce plantation removal hampers initial vegetation establishment. *Basic and Applied Ecology*, 42, 4-14.

Moussaoui, L., Leduc, A., Girona, M. M., Bélisle, A. C., Lafleur, B., Fenton, N. J. et Bergeron, Y. (2020). Success factors for experimental partial harvesting in unmanaged boreal forest: 10-year stand yield results. *Forests*, 11(11), 1199.

- MRNF, Q., CA. (2016). Les niveaux supérieurs du système hiérarchie de classification écologique du Québec.
mffp.gouv.qc.ca/forets/inventaire/inventaire-systeme.jsp, 13.
- Nadrowski, K., Wirth, C. et Scherer-Lorenzen, M. (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1), 75-79. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.02.003>
- Nagati, M. (s. d.). *Effet du couvert végétal et des microorganismes sur l'établissement du sapin en forêt boréale*, 160.
- Nakashizuka, T. et Kohyama, T. (1995). The significance of the asymmetric effect of crowding for coexistence in a mixed temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 509-516. <https://doi.org/10.2307/3236349>
- Natalia, S., Lieffers, V. J. et Landhäusser, S. M. (2008a). Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science*, 19(2), 253-260. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18367>
- Natalia, S., Lieffers, V. J. et Landhäusser, S. M. (2008b). Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: implication for forest floor development. *Journal of vegetation science*, 19(2), 253-260.
- National Forestry Database, C. C. of F. M. (2023). *Harvest Statistics*. Récupéré le le 18 octobre 2023 de <http://nfdp.ccfm.org/en/index.php>

Natural Regions | *The Canadian Encyclopedia*. (s. d.). Récupéré le 21 novembre 2023 de <https://www.thecanadianencyclopedia.ca/en/article/natural-regions>

Nave, L. E., Gough, C. M., Perry, C. H., Hofmeister, K. L., Le Moine, J. M., Domke, G. M., Swanston, C. W. et Nadelhoffer, K. J. (2017). Physiographic factors underlie rates of biomass production during succession in Great Lakes forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, 397, 157-173.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.040>

Newton, P. F. (2021). Stand density management diagrams: modelling approaches, variants, and exemplification of their potential utility in crop planning. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(2), 236-256.
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0289>

Niinemets, Ü., Kull, O. et Tenhunen, J. D. (1998). An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree physiology*, 18(10), 681-696.

Nikonov, V. V., Lukina, N. V., Polyanskaya, L. M. et Panikova, A. N. (2001). Distribution of microorganisms in the Al–Fe–humus podzols of natural and anthropogenically impacted boreal spruce forests. *Microbiology*, 70(3), 319-328.

Nilsson, M.-C., Wardle, D. A. et Dahlberg, A. (1999). Effects of plant litter species composition and diversity on the boreal forest plant-soil system. *Oikos*, 16-26.

Oberhuber, W., Hammerle, A. et Kofler, W. (2015). Tree water status and growth of saplings and mature Norway spruce (*Picea abies*) at a dry distribution limit. *Frontiers in Plant Science*, 6, 703.

Oboite, F. O. et Comeau, P. G. (2020). The interactive effect of competition and climate on growth of boreal tree species in western Canada and Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, world. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0319>

Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2022, 11 octobre). *vegan: Community Ecology Package* (version 2.6-4). <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>

Ouimet, R., Duchesne, L. et Tremblay, S. (2021). Long-term soil fertility and site productivity in stem-only and whole-tree harvested stands in Boreal Forest of Quebec (Canada). *Forests*, 12(5), 583.

Pacé, M., Barrette, M., Fenton, N. J., Paré, D. et Bergeron, Y. (2017a). Ground-layer composition may limit the positive impact of precommercial thinning on boreal stand productivity. *Forest Science*, 63(6), 559-568.

Pacé, M., Barrette, M., Fenton, N. J., Paré, D. et Bergeron, Y. (2017b). Ground-layer composition may limit the positive impact of precommercial thinning on boreal stand productivity. *Forest Science*, 63(6), 559-568.

Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L. et Jackson, R. B. (2013). The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 593-622.

Paquette, A., Joly, S. et Messier, C. (2015). Explaining forest productivity using tree functional traits and phylogenetic information: two sides of the same coin over evolutionary scale? *Ecology and Evolution*, 5(9), 1774-1783.

Paquette, A. et Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 170-180.

Payette, S. et Rochefort, L. (2001a). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses Université Laval.

Payette, S. et Rochefort, L. (2001b). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses Université Laval. [https://books.google.com/books?hl=pt-PT&lr=&id=faAi0SlcZYEC&oi=fnd&pg=PA159&dq=Payette,+S.,+%26+Rochefort,+L.+\(2001\).+%C3%89cologie+des+tourbi%C3%A8res+du+Qu%C3%A9bec-Labrador.+Presses+Universit%C3%A9+Laval.+&ots=-q-SNBzfv8&sig=Nbue0dZ1f4sBl_6LsBziZabhP9g](https://books.google.com/books?hl=pt-PT&lr=&id=faAi0SlcZYEC&oi=fnd&pg=PA159&dq=Payette,+S.,+%26+Rochefort,+L.+(2001).+%C3%89cologie+des+tourbi%C3%A8res+du+Qu%C3%A9bec-Labrador.+Presses+Universit%C3%A9+Laval.+&ots=-q-SNBzfv8&sig=Nbue0dZ1f4sBl_6LsBziZabhP9g)

- Paż-Dyderska, S., Dyderski, M. K., Szwaczka, P., Brzezicha, M., Bigos, K. et Jagodziński, A. M. (2020). Leaf Traits and Aboveground Biomass Variability of Forest Understory Herbaceous Plant Species. *Ecosystems*, 23(3), 555-569. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00421-6>
- Pereira, M. A., Gonçalves, D. S., Souza, P. A. de, Lucena, F. R., Silva, R. R. da et Brondani, G. E. (2018). Luminosity levels affect the initial seedlings growth and nutrient accumulation in *Khaya senegalensis* A. Juss. *Cerne*, 24, 344-351.
- Peterson, C. J. et Facelli, J. M. (1992). Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. *American Journal of Botany*, 79(11), 1209-1216.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B. et Ranke, J. (2023). *Package nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (version 3.1-162). <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>
- Popma, J., Bongers, F. et Werger, M. J. A. (1992). Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos*, 207-214.
- Potvin, C. et Gotelli, N. J. (2008). Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology letters*, 11(3), 217-223.

- Power, H. et Auger, I. (2019). Utilisation du modèle Artémis pour développer une méthode de simulation du changement de productivité des forêts associé aux changements climatiques. *MFFP Québec*, 1(18), 15.
- Prescott, C. E. (1997). Effects of clearcutting and alternative silvicultural systems on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a coastal montane coniferous forest. *Forest Ecology and Management*, 95(3), 253-260.
- Prescott, C. E., Zabek, L. M., Staley, C. L. et Kabzems, R. (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(11), 1742-1750.
- Pretzsch, H. (2005). Diversity and productivity in forests: evidence from long-term experimental plots. Dans *Forest diversity and function* (p. 41-64). Springer.
- Pretzsch, H. (2009). *Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4>
- Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251-264. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027>
- Priputina, I. V., Frolova, G. G., Shanin, V. N., Myakshina, T. N. et Grabarnik, P. Y. (2020). Spatial Distribution of Organic Matter and Nitrogen in the Entic

Podzols of the Prioksko-Terrasnyi Reserve and Its Relationship with the Structure of Forest Phytocenoses. *Eurasian Soil Science*, 53(8), 1021-1032.

Qian, H., Klinka, K., Økland, R. H., Krestov, P. et Kayahara, G. J. (2003). Understorey vegetation in boreal *Picea mariana* and *Populus tremuloides* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 173-184.

R Core Development Team, R. A. L. and E. for S. Computing. V. R. F. for S. Computing. (2022). *R Core Development Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: <https://www.r-project.org/>*

Randriamananjara, M. A., Fenton, N. J. et DesRochers, A. (2023). How does understory vegetation diversity and composition differ between monocultures and mixed plantations of hybrid poplar and spruce? *Forest Ecology and Management*, 549, 121434.

Raymond, P., Löf, M., Comeau, P., Rytter, L., Girona, M. M. et Puettmann, K. J. (2023). Silviculture of Mixed-Species and Structurally Complex Boreal Stands. Dans *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (p. 403-416). Springer.

Reich, P. B., Walters, M. B. et Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 13730-13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>

- Reicis, K., Bradley, R. L., Joanisse, G., Houle, D., Tremblay, S., Barrette, M. et Wotherspoon, A. (2020a). Pre-commercial thinning enhances competitive traits of boreal ericaceous shrubs and reduces soil fertility. *Forest Ecology and Management*, 458, 117801.
- Reicis, K., Bradley, R. L., Joanisse, G., Houle, D., Tremblay, S., Barrette, M. et Wotherspoon, A. (2020b). Pre-commercial thinning enhances competitive traits of boreal ericaceous shrubs and reduces soil fertility. *Forest Ecology and Management*, 458, 117801.
- Riegel, G. M., Miller, R. F. et Krueger, W. C. (1995). The Effects of Aboveground and Belowground Competition on Understory Species Composition in a *Pinus densiflora* Forest. *Forest Science*, 41(4), 864-889.
- Rincón, E. et Huante, P. (1993). Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees*, 7(4), 202-207.
- Rinnan, R., Michelsen, A. et Jonasson, S. (2008). Effects of litter addition and warming on soil carbon, nutrient pools and microbial communities in a subarctic heath ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 39(3), 271-281.
- Rode, M. W. (1999). The interaction between organic layer and forest growth and forest development on former heathland. *Forest ecology and management*, 114(1), 117-127.

- Rodríguez-Rodríguez, J. C., Bergeron, Y., Kembel, S. W. et Fenton, N. J. (2022a). Dominance of coniferous and broadleaved trees drives bacterial associations with boreal feather mosses. *bioRxiv*.
- Rodríguez-Rodríguez, J. C., Bergeron, Y., Kembel, S. W. et Fenton, N. J. (2022b). Dominance of coniferous and broadleaved trees drives bacterial associations with boreal feather mosses. *Environmental microbiology*, 24(8), 3517-3528.
- Rodríguez-Rodríguez, J. C., Fenton, N. J., Kembel, S. W., Mestre, E., Jean, M. et Bergeron, Y. (2023a). Drivers of contrasting boreal understory vegetation in coniferous and broadleaf deciduous alternative states. *Ecological Monographs*, 93(3), e1587.
- Rodríguez-Rodríguez, J. C., Fenton, N. J., Kembel, S. W., Mestre, E., Jean, M. et Bergeron, Y. (2023b). Factors Driving Changes in Plant Understory Communities Between Coniferous and Broadleaf Deciduous Boreal Forests. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 104(4), 1-6.
- Roy Proulx, S., Jutras, S., Leduc, A., Mazerolle, M. J., Fenton, N. J. et Bergeron, Y. (2021). Partial Harvest in Paludified Black Spruce Stand: Short-Term Effects on Water Table and Variation in Stem Diameter. *Forests*, 12(3), 271.
- Saetre, P. (1999). Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed spruce-birch stand. *Ecography*, 22(2), 183-192.

- Sala, E. et Graham, M. H. (2002). Community-wide distribution of predator–prey interaction strength in kelp forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(6), 3678-3683.
- Salemaa, M., Hotanen, J.-P., Oksanen, J., Tonteri, T. et Merilä, P. (2023). Broadleaved trees enhance biodiversity of the understorey vegetation in boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 546, 121357.
- Schaffhauser, A., Payette, S., Garneau, M. et Robert, É. C. (2017). Soil paludification and *Sphagnum* bog initiation: the influence of indurated podzolic soil and fire. *Boreas*, 46(3), 428-441.
<https://doi.org/10.1111/bor.12200>
- Scheibe, A., Steffens, C., Seven, J., Jacob, A., Hertel, D., Leuschner, C. et Gleixner, G. (2015). Effects of tree identity dominate over tree diversity on the soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 81, 219-227.
- Schmidt, K. (1994). *Development of a precommercial thinning guide for black spruce*. University of New Brunswick.
- Schmitt, S., Maréchaux, I., Chave, J., Fischer, F. J., Piponiot, C., Traissac, S. et Hérault, B. (2020). Functional diversity improves tropical forest resilience: Insights from a long-term virtual experiment. *Journal of Ecology*, 108(3), 831-843. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13320>

- Searle, E. B. et Chen, H. Y. (2020). Complementarity effects are strengthened by competition intensity and global environmental change in the central boreal forests of Canada. *Ecology Letters*, 23(1), 79-87.
- Simard, M., Bernier, P. Y., Bergeron, Y., Pare, D. et Guérine, L. (2009a). Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Canadian journal of forest research*, 39(3), 546-552.
- Simard, M., Bernier, P. Y., Bergeron, Y., Pare, D. et Guérine, L. (2009b). Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Canadian journal of forest research*, 39(3), 546-552.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y. et Paré, D. (2007a). Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications*, 17(6), 1619-1637.
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y. et Paré, D. (2007b). FOREST PRODUCTIVITY DECLINE CAUSED BY SUCCESSIONAL PALUDIFICATION OF BOREAL SOILS. *Ecological Applications*, 17(6), 1619-1637. <https://doi.org/10.1890/06-1795.1>
- Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P. Y. et Paré, D. (2008). Un aménagement écosystémique de la pessière du nord de la ceinture d'argile québécoise. Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (p. 568).

Presses de l'Université du Québec Québec.

https://books.google.com/books?hl=pt-PT&lr=&id=UblyIAP9EVwC&oi=fnd&pg=PA269&dq=racine+feuillues+paludification&ots=arpS_WQlw3&sig=1zuxK_47n1qGh7hrZxF7pIIHKl0

Simard, M.-J., Bergeron, Y. et Sirois, L. (1998). Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation science*, 9(4), 575-582.

Simard, M.-J., Bergeron, Y. et Sirois, L. (2003). Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4), 672-681.

Simard, M.-J., Bergeron, Y. et Sirois, L. (2011). Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, Ottawa, Canada. <https://doi.org/10.1139/x02-204>

Simola, H. (2018). Persistent carbon loss from the humus layer of tilled boreal forest soil. *European Journal of Soil Science*, 69(2), 303-314.

Smith, K. J., Keeton, W. S., Twery, M. J. et Tobi, D. R. (2008). Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern hardwood–conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1303-1318.
<https://doi.org/10.1139/X07-236>

Smith, T. M., Smith, T. M., Shugart, H. H. et Woodward, F. I. (1997). *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press.

Smolander, A. et Kitunen, V. (2011). Comparison of tree species effects on microbial C and N transformations and dissolved organic matter properties in the organic layer of boreal forests. *Applied soil ecology*, 49, 224-233.

Sousa, T. R., Schiatti, J., Ribeiro, I. O., Emílio, T., Fernández, R. H., ter Steege, H., Castilho, C. V., Esquivel-Muelbert, A., Baker, T. et Pontes-Lopes, A. (2022). Water table depth modulates productivity and biomass across Amazonian forests. *Global Ecology and Biogeography*.

Souza, G. M., Balmant, B. D., Vítolo, H. F., Gomes, K. B. P., Florentino, T. M., Catuchi, T. A. et Vieira, W. de L. (2009). Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham.(Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. *Acta Botanica Brasilica*, 23(2), 474-485.

Spiecker, H. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67(1), 55-65. [https://doi.org/10.1016/S0301-4797\(02\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0301-4797(02)00188-3)

Splawinski, T. B., Drobyshev, I., Gauthier, S., Bergeron, Y., Greene, D. F. et Thiffault, N. (2017). Precommercial thinning of *Picea mariana* and *Pinus*

banksiana: impact of treatment timing and competitors on growth response.
Forest Science, 63(1), 62-70.

Staaf, H. (1982). Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *ACTA OECOL., OECOL. PLANT.*, 3(2), 161-170.

Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities Positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend.
BioScience, 51(3), 235-246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)

Sterba, H., Dirnberger, G. et Ritter, T. (2018). The Contribution of Forest Structure to Complementarity in Mixed Stands of Norway Spruce (*Picea abies* L. Karst) and European Larch (*Larix decidua* Mill.). *Forests*, 9(7), 410.

Storch, I., Penner, J., Asbeck, T., Basile, M., Bauhus, J., Braunisch, V., Dormann, C. F., Frey, J., Gärtner, S. et Hanewinkel, M. (2020). Evaluating the effectiveness of retention forestry to enhance biodiversity in production forests of Central Europe using an interdisciplinary, multi - scale approach.
Ecology and evolution, 10(3), 1489-1509.

- Tamm, C. O. (1991). Nitrogen-limited and nitrogen-depleted terrestrial ecosystems: ecological characteristics. Dans *Nitrogen in terrestrial ecosystems* (p. 34-49). Springer.
- Tanner, W. et Beevers, H. (1990). Does transpiration have an essential function in long-distance ion transport in plants? *Plant, Cell & Environment*, 13(8), 745-750.
- Teshome, M., Asfaw, Z. et Mohammed, M. (2020). *Diversity Influences Tree Aboveground Carbon Stocks Through Functional Diversity and Functional Dominance in the Dry Evergreen Afromontane Forest of Hararghe Highland, Southeast Ethiopia*.
- Thelin, G., Rosengren, U., Callesen, I. et Ingerslev, M. (2002). The nutrient status of Norway spruce in pure and in mixed-species stands. *Forest Ecology and Management*, 160(1-3), 115-125.
- Thiffault, N., Fenton, N. J., Munson, A. D., Hébert, F., Fournier, R. A., Valeria, O., Bradley, R. L., Bergeron, Y., Grondin, P. et Paré, D. (2013). Managing understory vegetation for maintaining productivity in black spruce forests: a synthesis within a multi-scale research model. *Forests*, 4(3), 613-631.
- Thiffault, N. et Pinno, B. D. Enhancing Forest Productivity, Value, and Health through Silviculture in a Changing World. *Forests*. MDPI. 2021.

- Thom, D. et Keeton, W. S. (2019). Stand structure drives disparities in carbon storage in northern hardwood-conifer forests. *Forest Ecology and Management*, 442, 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.053>
- Thoms, C., Gattinger, A., Jacob, M., Thomas, F. M. et Gleixner, G. (2010). Direct and indirect effects of tree diversity drive soil microbial diversity in temperate deciduous forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(9), 1558-1565.
- Thorpe, H. C. et Thomas, S. C. (2007). Partial harvesting in the Canadian boreal: success will depend on stand dynamic responses. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 319-325.
- Tran, T. S. et Simard, R. R. (1993). Mehlich III-extractable elements. *Soil sampling and methods of analysis*, 43, 49.
- Trettin, C. C., Jurgensen, M. F., Gale, M. R. et McLaughlin, J. W. (1995). Soil carbon in northern forested wetlands: Impacts of silvicultural practices. *Carbon forms and functions in forest soils*, 437-461.
- Turetsky, M. R., Abbott, B. W., Jones, M. C., Anthony, K. W., Olefeldt, D., Schuur, E. A. G., Grosse, G., Kuhry, P., Hugelius, G., Koven, C., Lawrence, D. M., Gibson, C., Sannel, A. B. K. et McGuire, A. D. (2020). Carbon release through abrupt permafrost thaw. *Nature Geoscience*, 13(2), 138-143. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0526-0>

Urli, M., Thiffault, N., Houle, D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2020a). Role of green alder in boreal conifer growth: competitor or facilitator? *Facets*, 5(1), 166-181.

Urli, M., Thiffault, N., Houle, D., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2020b). Role of green alder in boreal conifer growth: competitor or facilitator? *FACETS*, 5(1), 166-181. <https://doi.org/10.1139/facets-2019-0064>

Uselman, S. M., Qualls, R. G. et Lilienfein, J. (2012). Quality of soluble organic C, N, and P produced by different types and species of litter: Root litter versus leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 54, 57-67.

Valeria, O., Mansuy, N., Laamrani, A., Fenton, N. et Bergeron, Y. (2007). Regional predictive mapping of paludification black spruce forests in the north eastern Canada using remote sensing and statistical modeling. Dans *Proceedings Book 7th edition of the International Scientific Conference ForestSAT 2016* (vol. 23, p. 159).

Van Cleve, K. et Viereck, L. A. (1981). Forest Succession in Relation to Nutrient Cycling in the Boreal Forest of Alaska. Dans D. C. West, H. H. Shugart et D. B. Botkin (dir.), *Forest Succession* (p. 185-211). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5950-3_13

Vandermeer, J. H. (1992). *The Ecology of Intercropping*. Cambridge University Press.

- Vanguelova, E. I. et Pitman, R. M. (2019). Nutrient and carbon cycling along nitrogen deposition gradients in broadleaf and conifer forest stands in the east of England. *Forest Ecology and Management*, 447, 180-194.
- Vesterdal, L., Schmidt, I. K., Callesen, I., Nilsson, L. O. et Gundersen, P. (2008). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255(1), 35-48.
- Viereck, L. A., Dyrness, C. T., Cleve, K. V. et Foote, M. J. (1983). Vegetation, soils, and forest productivity in selected forest types in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(5), 703-720.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. et Trasobares, A. (2013). Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PloS one*, 8(2), e53530.
- Vilà, M. et Sardans, J. (1999). Plant competition in Mediterranean-type vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10(2), 281-294.
- Vincent, M., Krause, C. et Koubaa, A. (2011). Variation in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) wood quality after thinning. *Annals of forest science*, 68, 1115-1125.
- Wagle, B. H., Weiskittel, A. R., Kizha, A. R., Berrill, J.-P., D'Amato, A. W. et Marshall, D. (2022). Long-term influence of commercial thinning on stand

structure and yield with/without pre-commercial thinning of spruce-fir in northern Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 522, 120453.

Wahl, N. A., Bens, O., Schäfer, B. et Hüttl, R. F. (2003). Impact of changes in land-use management on soil hydraulic properties: hydraulic conductivity, water repellency and water retention. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts a/B/C*, 28(33-36), 1377-1387.

Waide, R. B., Willig, M. R., Steiner, C. F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. I., Juday, G. P. et Parmenter, R. (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual review of Ecology and Systematics*, 30(1), 257-300.

Wang, G., Kenkel, N., Morin, H., Matthias, L., Macdonald, S. E., Kneeshaw, D., Groot, A., Messier, C. et Ruel, J.-C. (2003). *Differential growth and mortality of advance regeneration across the Canadian boreal forest*.
<https://era.library.ualberta.ca/items/7a4d1162-dce6-428b-8f45-dbd883e64e29/download/e06def57-46bc-4498-9077-bcef254293de>

Wang, Q., Wang, S. et Huang, Y. (2008). Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 1210-1218.

- Wang, Y., Law, R. et Pak, B. (2009). A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. *Biogeosciences Discussions*, 7. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2261-2010>
- War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S. et Sharma, H. C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant signaling & behavior*, 7(10), 1306-1320.
- Wardle, D. A. (1999). Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 403-407.
- Wickham, H., Francois, R., Henry, L. et Müller, K. (2014). Package dplyr. Dans *useR! Conference*.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K. et RStudio. (2022, 8 février). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (version 1.0.8). <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Wickham, H. et RStudio. (2023, 22 février). *tidyverse: Easily Install and Load the « Tidyverse »* (version 2.0.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/tidyverse/index.html>
- Wickham, H., Winston, C. et Lionel, H. (2021). *ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics — ggplot2-package*. <https://ggplot2.tidyverse.org/reference/ggplot2-package.html>

- Wieder, W. R., Cleveland, C. C. et Townsend, A. R. (2008). Tropical tree species composition affects the oxidation of dissolved organic matter from litter. *Biogeochemistry*, 88(2), 127-138.
- Williams, L. J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C. et Reich, P. B. (2017). Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 1-7.
- Wojciechowska, N., Marzec-Schmidt, K., Kalembe, E. M., Ludwików, A. et Bagniewska-Zadworna, A. (2020). Seasonal senescence of leaves and roots of *Populus trichocarpa*—is the scenario the same or different? *Tree Physiology*, 40(8), 987-1000. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa019>
- Wojciechowska, N., Sobieszczuk-Nowicka, E. et Bagniewska-Zadworna, A. (2018). Plant organ senescence—regulation by manifold pathways. *Plant Biology*, 20(2), 167-181.
- Wotherspoon, A., Bradley, R. L., Houle, D., Tremblay, S., Barrette, M. et Reicis, K. (2020). Mechanisms by which pre-commercial thinning increases black spruce growth in different climates and soil types. *Forests*, 11(5), 599.
- Wright, A. J., Wardle, D. A., Callaway, R. et Gaxiola, A. (2017). The overlooked role of facilitation in biodiversity experiments. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(5), 383-390.

- Wu, W., Zhou, X., Wen, Y., Zhu, H., You, Y., Qin, Z., Li, Y., Huang, X., Yan, L. et Li, H. (2019). Coniferous-broadleaf mixture increases soil microbial biomass and functions accompanied by improved stand biomass and litter production in subtropical China. *Forests*, 10(10), 879.
- Wyka, T. P., Oleksyn, J., Żytkowiak, R., Karolewski, P., Jagodziński, A. M. et Reich, P. B. (2012). Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species. *Oecologia*, 170(1), 11-24.
- Yamasaki, S. H., Fyles, J. W. et Titus, B. D. (2011). Interactions among *Kalmia angustifolia*, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedlings in two boreal Newfoundland plantations of contrasting fertility. *Canadian Journal of Forest Research*, Ottawa, Canada.
<https://doi.org/10.1139/x02-119>
- Yi, S., Woo, M. et Arain, A. (2007). Impacts of peat and vegetation on permafrost degradation under climate warming. *Geophysical Research Letters*.
<https://doi.org/10.1029/2007GL030550>
- Yu, M. et Sun, O. J. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 300, 14-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.039>

- Zeller, B., Legout, A., Bienaimé, S., Gratia, B., Santenoise, P., Bonnaud, P. et Ranger, J. (2019). Douglas fir stimulates nitrification in French forest soils. *Scientific reports*, 9(1), 1-11.
- Zeng, R. et Mallik, A. (2006). Selected Ectomycorrhizal Fungi of Black Spruce (*Picea mariana*) can Detoxify Phenolic Compounds of *Kalmia angustifolia*. *Journal of chemical ecology*, 32, 1473-89. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9063-6>
- Zhang, K., Wu, H., Li, M., Yan, Z., Li, Y., Wang, J., Zhang, X., Yan, L. et Kang, X. (2020). Magnitude and Edaphic Controls of Nitrous Oxide Fluxes in Natural Forests at Different Scales. *Forests*, 11(3), 251. <https://doi.org/10.3390/f11030251>
- Zhang, X., Wang, B. et Liu, Z. (2019). Impacts of plant secondary metabolites from conifer litter on the decomposition of *Populus purdomii* litter. *Journal of Forestry Research*, 30(6), 2237-2245.
- Zhao, D., Borders, B., Wilson, M. et Rathbun, S. L. (2006). Modeling neighborhood effects on the growth and survival of individual trees in a natural temperate species-rich forest. *Ecological Modelling*, 196(1), 90-102. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.002>
- Zhou, S., Butenschoen, O., Barantal, S., Handa, I. T., Makkonen, M., Vos, V., Aerts, R., Berg, M. P., McKie, B. et Van Ruijven, J. (2020). Decomposition of leaf litter mixtures across biomes: The role of litter identity, diversity and soil fauna. *Journal of Ecology*, 108(6), 2283-2297.

