

Université de Montréal

**Effets d'un réchauffement artificiel sur la respiration des sols d'une érablière des
Laurentides**

Par
Sharlène Laberge

Département de géographie
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade M. Sc.
en Géographie

Mai 2023

© Sharlène Laberge, 2023

Ce mémoire intitulé

**Effets d'un réchauffement artificiel sur la respiration des sols d'une érablière des
Laurentides**

Présenté par
Sharlène Laberge

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Oliver Sonnentag
Président-rapporteur

Nicolas Bélanger
Directeur de recherche

Jérôme Laganière
Membre du jury

Résumé

La respiration du sol (R_s) en milieu forestier est influencée par les conditions hydroclimatiques du sol ainsi que par la composition en espèces et la qualité de la litière. La hausse des températures et les changements dans les patrons de précipitation, attendus en contexte de changements climatiques, ont donc un fort potentiel de modifier R_s et ainsi, la concentration de CO_2 atmosphérique. En ce sens, ce projet de recherche visait tout d'abord à étudier l'effet d'un réchauffement et d'un assèchement artificiels des sols sur R_s , puis à évaluer si la réponse des sols au chauffage allait varier selon le type de couvert forestier. Nous avons échantillonné le flux gazeux des sols sur deux ans dans trois peuplements d'une forêt tempérée décidue à sa limite nordique. Les résultats ont démontré une faible accentuation de R_s en réponse au chauffage, mais seulement jusqu'à un seuil de température du sol d'environ $15^\circ C$ à partir duquel l'effet positif du chauffage s'estompe, voire s'inverse. Cependant, cette tendance n'était pas systématique puisque les trois peuplements ont démontré une sensibilité différente au chauffage, l'érablière à hêtre étant beaucoup plus sensible que la forêt mixte et l'érablière à bouleau. Ce qui était toutefois commun aux trois peuplements, c'est l'affaiblissement de l'influence de la température sur R_s passé le seuil de $15^\circ C$. Outre la température du sol, l'intégration d'autres variables, comme la teneur en eau, l'activité ionique en N, P et Ca de la solution de sol et la présence de conifères au modèle cherchant à expliquer la variabilité de R_s , n'a pas augmenté la puissance explicative du modèle, et ce pour aucun des traitements ou des peuplements. Les résultats de cette étude suggèrent néanmoins un élément intéressant, soit le plafonnement potentiel de R_s malgré la hausse des températures. Ceci apporte un questionnement quant à la magnitude de la rétroaction positive entre le cycle du carbone terrestre et le système climatique.

Mots-clés : Forêt tempérée, flux de CO_2 , respiration du sol, température du sol, assèchement, couvert forestier.

Abstract

Forest soil respiration (R_s) is driven by soil hydroclimatic conditions as well as species composition and litter quality. Rising temperatures and changes in precipitation patterns, expected in the context of climate change, therefore have a strong potential to modify R_s and thus the concentration of atmospheric CO_2 . This research aimed to study the effect of artificial heating and drying of soils on R_s , and to assess whether the response of soils to heating would vary according to the type of forest cover. We sampled soil gas flux over two years in three stands of a temperate deciduous forest at its northern edge. The results demonstrated a weak accentuation of R_s in response to heating, but only up to a soil temperature threshold of about $15^\circ C$, where the positive heating effect decreases or is even reversed. However, this trend was not systematic since the three stands demonstrated a different sensitivity to heating, the maple-beech forest being much more sensitive than the mixed forest and the maple-birch forest. Yet, what was common to the three stands was the decrease of the influence of temperature on R_s above the threshold of $15^\circ C$. In addition to soil temperature, the integration of other variables, such as water content, ionic activity in N, P and Ca of the soil solution and the presence of conifers in the model seeking to explain the variability of R_s , did not increase the explanatory power of the model for any of the treatments or stands. The results of this study highlight a potential capping of R_s despite the increase in temperatures. They bring questions regarding the magnitude of the positive feedback between the terrestrial carbon cycle and the climate system.

Keywords: Temperate forest, CO_2 flux, soil respiration, soil temperature, drying, forest cover.

Table des matières

Résumé.....	1
Abstract.....	2
Liste des abréviations.....	8
Remerciements.....	9
Introduction générale.....	10
Chapitre 1. Revue de littérature.....	13
1. Température du sol.....	13
1.1 Mesure de la sensibilité des sols.....	13
1.2 Covariance avec d'autres facteurs.....	14
1.3 Mise en lumière d'un patron commun.....	15
2. Teneur en eau.....	19
2.1 Effets sur l'activité microbienne.....	21
2.2 Effets sur l'activité racinaire.....	22
3. Composition en espèces.....	24
3.1 Modification du pH du sol.....	25
3.2 Microclimat.....	26
3.3 Activité des communautés microbiennes.....	27
3.4 Réponse de la respiration des sols.....	27
Objectifs et hypothèses.....	31
Chapitre 2. Article scientifique.....	32
Résumé.....	32
Introduction.....	33
Méthodologie.....	35
Site d'étude.....	35
Dispositif expérimental.....	36
Méthodes de terrain et de laboratoire.....	43
Analyse des données.....	45
Résultats.....	46
Température du sol.....	46
Potentiel hydrique, activité ionique de la solution de sol et présence de conifères.....	54

Discussion.....	57
Effet du chauffage sur R_s	57
Effets de la hausse artificielle des températures.....	57
Effets de l'assèchement et de la disponibilité en nutriments.....	58
Effets du type de peuplement sur la réponse des sols au chauffage.....	61
Érablière à hêtre : la forêt la plus sensible au chauffage artificiel du sol.....	62
Effet du chauffage artificiel du sol peu apparent dans la forêt mixte.....	65
Conclusion.....	66
Chapitre 3. Discussion générale.....	68
Retour sur les résultats.....	68
Retombées du projet de recherche.....	69
Conclusion générale.....	72
Références.....	73
Annexes.....	81

Liste des figures

Figure I. Cycle global du carbone en date de 2016	11
Figure II. Relation exponentielle entre les taux d'émission de CO ₂ et la température du sol à une profondeur de 10 cm.....	13
Figure III. Taux d'émission annuel de CO ₂ du sol dans les parcelles chauffées et des parcelles contrôles en forêt tempérée (Forêt Harvard, Massachusetts) pour la période d'avril à novembre de 1991 à 2000.....	16
Figure IV. Variation saisonnière de la teneur en eau, de la température et de la respiration du sol en forêt tempérée mixte (Forêt Harvard) en 1995 et 1996	20
Figure 1. Localisation de la Station de biologie des Laurentides et limite nordique de la forêt tempérée décidue.....	36
Figure 2. Positionnement topographique des huit blocs sélectionnés.....	37
Figure 3. Composantes de chacune des parcelles de 3m x 3m.....	39
Figure 4. Variations saisonnières de la température du sol de mai à octobre 2022 pour les parcelles chauffées et les parcelles témoins des trois peuplements ainsi que la différence de température moyenne entre les traitements.....	40
Figure 5. Variations saisonnières du potentiel hydrique des parcelles chauffées et des témoins spatiaux de tous les peuplements confondus de mai à novembre 2022.....	42
Figure 6. Variations saisonnières du potentiel hydrique de la forêt mixte (jaune), l'érablière à bouleau (orange) et l'érablière à hêtre (bleu) pour les témoins spatiaux (A) et les parcelles chauffées (B) de mai à novembre 2022.....	42
Figure 7. Démonstration de l'échantillonnage du flux gazeux.....	43
Figure 8. Passeur d'échantillons de type SAM (A), pompe pour le vide (B) et analyseur de gaz isotopique G2201-i (C).....	44
Figure 9. Paire de sondes PRS composée d'une sonde d'anions (orange) et d'une sonde de cations (mauve).....	45
Figure 10. Variations saisonnières de R _s pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux en 2021 et 2022.....	47
Figure 11. Relation exponentielle entre la température du sol et la respiration du sol (R _s) pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux (2021 et 2022) pour les trois peuplements.....	48

Figure 12. Relation exponentielle entre la température du sol et la respiration du sol (R_s) pour les témoins temporels de 2019 et 2020 et pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux de 2021 et 2022 de la forêt mixte (A), l'érablière à bouleau (B) et l'érablière à hêtre (C).....49

Figure 13. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans l'érablière à bouleau du bloc 2.....51

Figure 14. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans l'érablière à hêtre du bloc 5.....52

Figure 15. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans la forêt mixte du bloc 7.....52

Figure 16. Activité en NH_4-N dans la solution de sol des parcelles chauffées (rouge) et les témoins spatiaux (bleu) des blocs 1, 4 et 7 de la forêt mixte mesurée sur une période de 5 semaines à l'été 2022.....56

Liste des tableaux

Tableau I. Taux moyen de respiration du sol pour différents types d'écosystème.....	24
Tableau II. Respiration racinaire (R_{root}) et microbienne (R_{h}) en forêt tempérée décidue et leur contribution à la respiration totale du sol.....	30
Tableau 1. Contribution des espèces d'arbre principales à la masse totale de litière dans chacun des blocs et classification des blocs selon le type de forêt.....	38
Tableau 2. Composition chimique des sols des trois peuplements.....	38
Tableau 3. Paramètres et valeurs de Q_{10} des modèles de régression exponentielle simple entre la température du sol et la respiration du sol pour chacun des traitements dans chacun des peuplements en 2021 et 2022.....	50
Tableau 4. Point de bascule à la baisse de R_s (seuil) induit par le chauffage artificiel du sol pour chacun des blocs.....	53
Tableau 5. Résultats des modèles de régression exponentielle de R_s à une variable (i.e. température du sol) pour les intervalles de 0 à 15°C et 15 à 25°C pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux de chacun des blocs en 2021 et 2022.....	54
Tableau 6. Résultats des modèles de régression exponentielle de R_s à une variable (i.e. température du sol) et des modèles de régression linéaire à deux variables (i.e. température et potentiel hydrique du sol) pour chacun des blocs en 2021 et 2022.....	55
Tableau 7. Flux énergétique de la lumière naturelle qui atteint le sol, flux énergétique total (incluant le flux énergétique des câbles chauffants) et contribution du flux énergétique des câbles chauffants au flux énergétique total pour chaque peuplement.....	64

Liste des abréviations

AVOVA : Analyse de variance

C : Carbone

Ca: Calcium

CH₄ : Méthane

CO₂: Dioxyde de carbone

ETP : Évapotranspiration

Fe : Fer

K : Potassium

LAI : *Leaf area index* (indice de surface foliaire)

Mg : Magnésium

N: Azote

NH₄: Ammonium

NO₃: Nitrate

NPP: *Net primary production* (production primaire nette)

P: Phosphore

Q₁₀ : Coefficient de la relation exponentielle entre la respiration des sols et la température, multiplié par 10

R_a : Respiration autotrophe

R_h : Respiration hétérotrophe

R_s : Respiration du sol

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Nicolas Bélanger, qui m'a guidé dans les deux dernières années. Merci de m'avoir donné l'opportunité de participer à ce projet et surtout, merci pour ta disponibilité, ton temps et tes précieux conseils. Je tiens aussi à remercier les professionnels de recherche du laboratoire, Joannie et Simon, et les stagiaires, Maude, Joseph, William et Jeanne, qui m'ont prêté main-forte pour l'échantillonnage et appuyée dans la réalisation de mon projet. Merci à Blandine Courcot pour ton aide dans l'analyse des données et la production de figures. Finalement, j'aimerais remercier toute l'équipe de la Station de biologie des Laurentides qui nous a accueillis, logés, nourris et grandement divertis durant les deux étés de terrain.

Introduction générale

À l'échelle globale, les projections climatiques suggèrent une augmentation d'au moins 1,5°C des températures d'ici la fin du siècle ainsi qu'un changement dans les patrons de précipitation, marqué par une baisse de l'activité hydrologique pour certaines régions et une hausse pour d'autres (Collins et al., 2013). En raison de ces changements dans les conditions climatiques, les projections indiquent aussi une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques extrêmes comme les sécheresses (Seneviratne et al., 2012). Pour l'est du Canada, on suggère une hausse des précipitations annuelles à l'horizon 2081-2100, mais cette hausse ne sera pas répartie de manière uniforme entre les saisons. Les précipitations augmenteront en hiver et au printemps, mais resteront sensiblement les mêmes, voire diminueront, en été et en automne. En conséquence, les projections de l'humidité du sol indiquent des conditions de plus en plus sèches durant la période estivale au Québec (Ouranos, 2015).

Les écosystèmes forestiers sont grandement impactés par les changements climatiques qui induisent des modifications à la fois structurelles et fonctionnelles. Puisque chaque espèce répond différemment aux conditions climatiques changeantes, on observe des changements dans la composition en espèces des forêts. De plus, l'aire de répartition des écosystèmes forestiers se trouve aussi modifiée puisque les espèces cherchent à suivre les conditions de température et d'humidité qui leur sont optimales, autrement dit, leur niche environnementale (Kramer et al., 2000). En raison des déclin et modifications au sein des écosystèmes forestiers, on observe une transition actuelle et potentielle du rôle des forêts, de puits à sources de carbone. En effet, certaines parties de la forêt amazonienne et boréale agissent maintenant comme sources de carbone, en raison de l'augmentation des feux de forêt, des sécheresses et des épidémies d'insectes (Gatti et al., 2021; Zhao et al., 2021), ce qui porte à nous questionner sur le rôle futur d'autres types de forêt comme la forêt tempérée. Cette transition met en lumière le risque de rétroaction positive entre le cycle de carbone terrestre et le système climatique, puisqu'une augmentation de la respiration des forêts pourrait accélérer le réchauffement. L'ampleur de cette rétroaction demeure inconnue et incomprise, d'où l'importance des études qui simulent les effets des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers (Melillo et al., 2017).

Les sols sont une composante importante du cycle du carbone global (Figure I) puisqu'ils représentent la plus grande réserve de carbone terrestre et sont à l'origine du deuxième flux de CO₂ le plus important après la photosynthèse par les plantes (Schlesinger, 2020). La respiration du sol, soit les émissions de CO₂ produites à la surface du sol, est composée de la respiration autotrophe (R_a) et hétérotrophe (R_h). La respiration autotrophe est celle du système racinaire et de la rhizosphère, alors que la respiration hétérotrophe est celle des communautés du sol qui décomposent la matière organique (Hanson et al., 2000). La contribution de chacune de ces deux composantes à la respiration totale varie selon le type de forêt. En forêt tempérée décidue, on estime que la composante hétérotrophe est responsable de 25 à 35% de la respiration totale (Bélanger et al., 2021). Le flux de CO₂ du sol est principalement influencé par les conditions hydroclimatiques du sol, soit la température et la teneur en eau, mais aussi par des facteurs secondaires, comme la composition en espèces et la position sur le versant, qui influencent les conditions hydroclimatiques (Raich et Schlesinger, 1992; Raich et Tifekciogul., 2000; Schlesinger et Andrews, 2000).

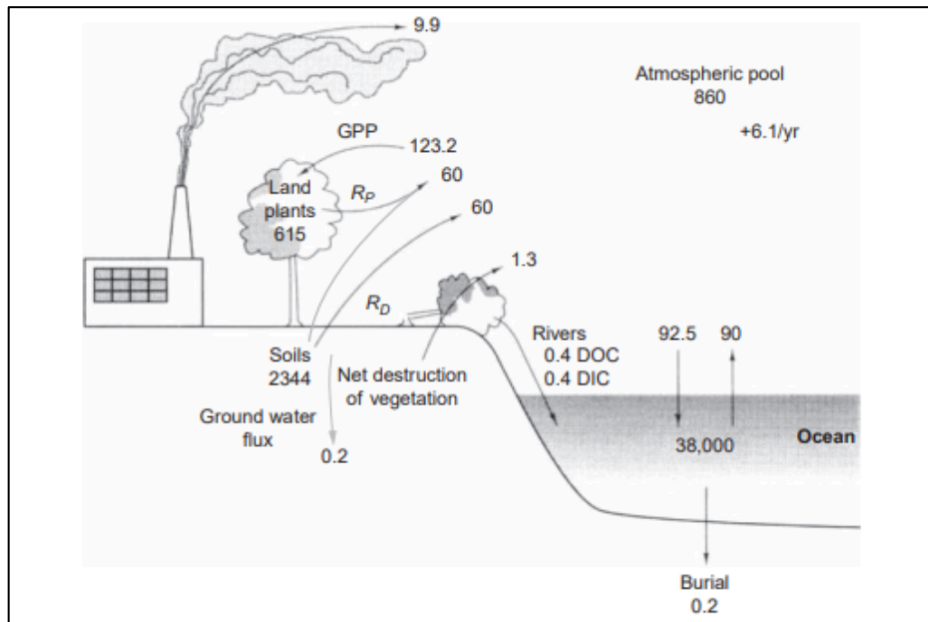


Figure I. Cycle global du carbone en date de 2016. Les réservoirs sont exprimés en 10¹⁵gC et les flux en 10¹⁵gC/année. Tirée de Schlesinger (2020).

En contexte de changements climatiques, les écosystèmes forestiers semblent devenir des sources nettes de CO₂, ce qui porte à se questionner sur le rôle de la respiration des sols. Est-ce qu'elle va s'accélérer et contribuer à la transition du rôle des forêts ou ralentir et compenser la baisse de séquestration de carbone par la végétation ? À l'échelle de la forêt tempérée décidue du sud du Québec, l'influence des conditions hydroclimatiques du sol et de la composition en espèces sur la respiration des sols, souligne une problématique importante. La hausse des températures, la baisse de la disponibilité en eau et les changements dans la composition en espèces, attendus avec les changements climatiques, ont un fort potentiel de modifier les flux de CO₂ du sol et ainsi modifier la concentration de CO₂ atmosphérique. En ce sens, l'objectif de ce projet de recherche était d'étudier les effets potentiels des changements climatiques sur la respiration des sols d'une forêt tempérée décidue à sa limite nordique. L'objectif général était divisé en deux objectifs spécifiques, le premier étant d'étudier l'effet d'un réchauffement et d'un assèchement artificiels des sols sur leurs flux de CO₂, et le deuxième d'étudier si la réponse des sols au réchauffement et à l'assèchement diffère selon le type de couvert forestier.

Chapitre 1. Revue de littérature

1. Température du sol

La température du sol est la variable qui explique le mieux les variations spatio-temporelles de la respiration des sols (Raich et Schlesinger, 1992). Sauf pour certains types d'écosystème comme les déserts, une hausse des températures induit une hausse de la respiration du sol (Schlesinger et Andrews, 2000). Plus spécifiquement, la relation entre la température du sol et le flux de CO₂ est curvilinéaire et positive (Figure II), comme l'ont démontré plusieurs études qui se sont attardées à l'influence de la température sur la respiration des sols en forêt tempérée (Bélangier et al, 2021; Boone et al., 1998; Davidson et al., 1998; Epron et al., 1999; Melillo et al., 2017).

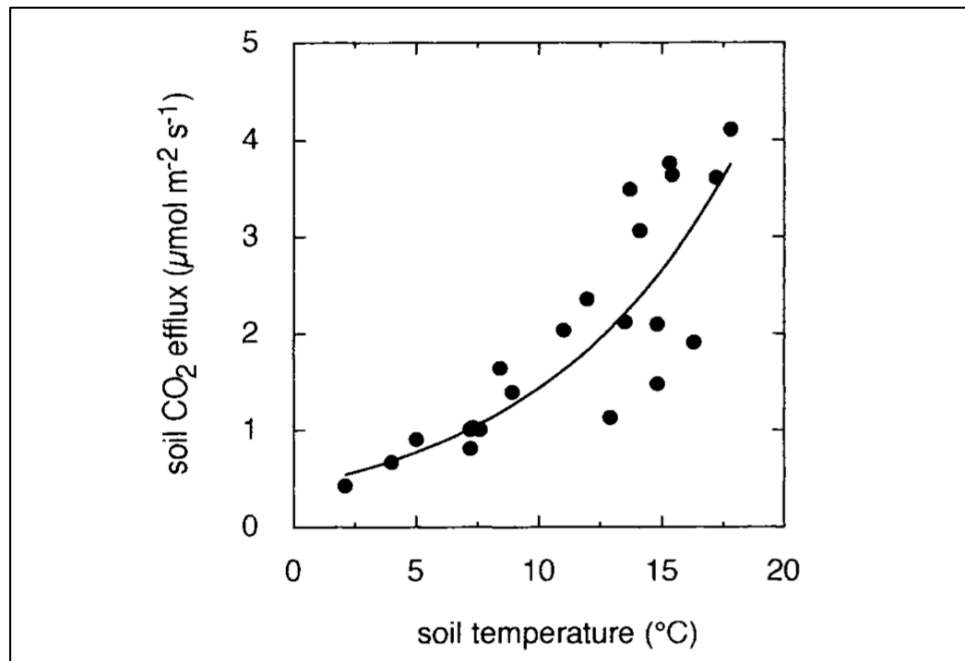


Figure II. Relation exponentielle entre les taux d'émission de CO₂ et la température du sol à une profondeur de 10 cm. Tirée de Epron et al. (1999).

1.1 Mesure de la sensibilité des sols

La sensibilité des sols à la température est généralement décrite par la valeur de Q₁₀, soit le coefficient de la relation exponentielle entre la respiration des sols et la température, multiplié par 10 (Boone et al., 1998). La valeur de Q₁₀ varie selon le type d'écosystème puisque les différentes composantes de la respiration du sol, soit le système racinaire ainsi que les organismes hétérotrophes, ne démontrent pas la même sensibilité à

la température. Dans une étude menée en forêt tempérée décidue du Massachusetts aux États-Unis, Boone et al., (1998) ont étudié la contribution relative de la respiration autotrophe et hétérotrophe à la respiration totale. Les résultats ont démontré que les variations de la respiration des sols en période de croissance sont principalement modulées par la réponse de l'activité racinaire aux changements de température du sol. Ces résultats appuient l'estimation selon laquelle la respiration hétérotrophe en forêt tempérée est responsable de 25 à 35% de la respiration totale (Bélanger et al., 2021), ce qui représente une plus faible contribution que la respiration autotrophe.

1.2 Covariance avec d'autres facteurs

Les variations spatio-temporelles de la respiration des sols peuvent être expliquées en grande partie par les changements de température. Cependant, les variations saisonnières de la respiration des sols dans les écosystèmes marqués par une saisonnalité ne sont pas uniquement attribuables aux changements de température. À certains moments de l'année, la relation entre la température et la respiration du sol cache une covariance avec l'humidité du sol et la phénologie (Curiel Yuste et al., 2004; Davidson et al., 1998). Dans une étude menée en forêt tempérée mixte, Curiel Yuste et al. (2004) ont mesuré la respiration des sols sous trois types de couvert forestier, soit sous couvert de feuillus, de conifères et mixte. Les résultats ont démontré que le Q_{10} saisonnier était plus grand sous couvert de feuillus que sous couvert de conifères. Toutefois, puisque les conditions de température et d'humidité du sol étaient similaires entre les sites, la différence de Q_{10} saisonnier ne reflète pas uniquement les variations de température, mais aussi les différences phénologiques entre les feuillus et les conifères. Selon les auteurs, le Q_{10} saisonnier plus important sous couvert de feuillus concorde avec le fait que la respiration des sols est fortement corrélée avec les changements de surface foliaire, qui sont plus marqués chez les feuillus que chez les conifères.

Davidson et al., (1998) ont mené une étude similaire, mais dont l'objectif était cette fois d'étudier la covariance entre la température et la teneur en eau du sol. Ils ont mesuré la respiration du sol à travers un gradient de teneur en eau, passant de sols très bien drainés à très peu drainés. En incluant les données de tous les sites, la relation exponentielle entre la température du sol et le flux de CO_2 permettait d'expliquer 80% de la variation du flux.

Toutefois, le Q_{10} variait grandement d'un site à l'autre, allant de 3,4 à 5,6. Étant donné que les conditions de température sont semblables entre les sites, les auteurs croient que la différence de Q_{10} peut être en partie expliquée par la classe de drainage du sol qui influence la teneur en eau et ainsi le flux de CO_2 .

1.3 Mise en lumière d'un patron commun

Sur le long terme, la relation entre la température du sol et la respiration du sol serait toutefois cyclique, avec des périodes d'augmentation du flux de CO_2 en réponse à la hausse de température, mais aussi des périodes de diminution ou de retour à la normale. C'est ce qu'ont démontré Melillo et al. (2017) lors d'une étude menée en forêt tempérée sur une période de 26 ans. Le réchauffement artificiel des sols de $5^\circ C$ a résulté en quatre phases distinctes en termes d'émission de CO_2 . Les phases I et III sont marquées par un flux de CO_2 plus important dans les parcelles chauffées que dans les parcelles contrôles, alors que c'est l'inverse pour les phases II et IV. La majorité des études qui se sont attardées à la relation entre la température du sol et la respiration du sol en milieu forestier mettent en lumière ce patron temporel commun, soit la hausse éphémère du flux de CO_2 dans les premières années du réchauffement artificiel, suivi d'un retour graduel vers les taux initiaux (Figure III). Pour expliquer ce phénomène, plusieurs facteurs sont soulevés, comme l'acclimatation thermique des microorganismes, l'appauvrissement des sols en carbone labile et l'assèchement induit par le réchauffement.

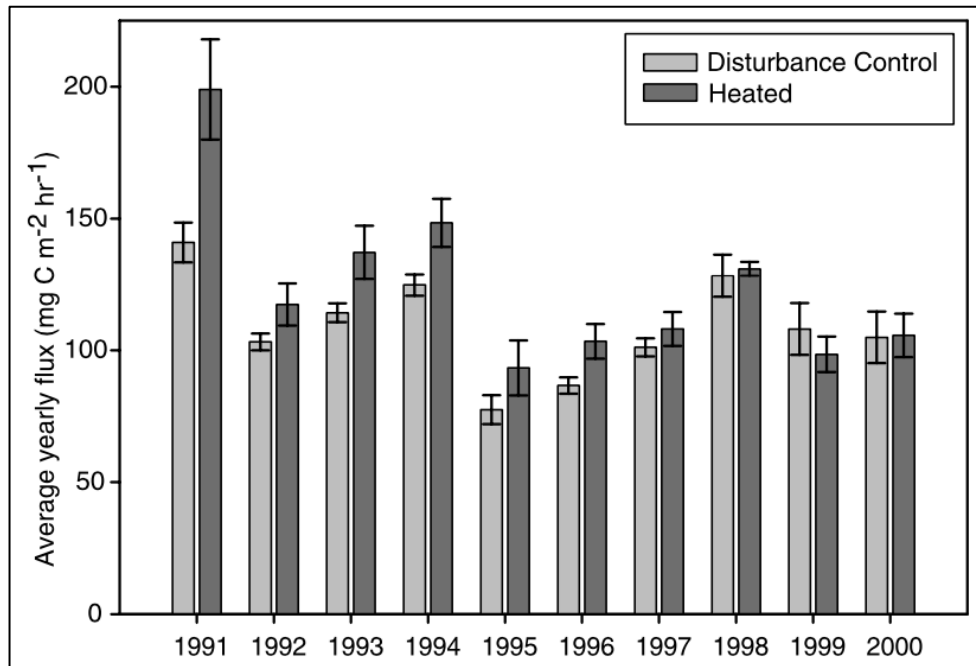


Figure III. Taux d'émission annuel de CO₂ du sol dans les parcelles chauffées et des parcelles contrôles en forêt tempérée (Forêt Harvard, Massachusetts) pour la période d'avril à novembre de 1991 à 2000. Tirée de Melillo et al. (2002).

Le phénomène d'acclimatation thermique est défini par Knorr et al., (2005) comme « a gradual adaptation of living organisms or assemblages to changing environmental conditions : in this case, a change in the temperature sensitivity of soil microbial metabolism ». Ainsi, le retour graduel du flux de CO₂ vers des valeurs pré-réchauffement après les premières années de réchauffement pourrait s'expliquer par l'adaptation des microorganismes du sol à la hausse des températures. L'activité microbienne est stimulée par la hausse des températures (Meng et al., 2020), ce qui explique la hausse de la respiration microbienne dans les premières années de réchauffement. Après un certain temps, la sensibilité des microorganismes à la hausse des températures diminue graduellement, ce qui se traduit par un retour au taux de décomposition de la matière organique initiale et par le fait même au taux de respiration initial. Le phénomène d'acclimatation thermique a entre autres été soulevé par Bradford et al. (2008) et Melillo et al. (2017) pour expliquer les résultats obtenus. Dans le cas de l'étude de Melillo et al. (2017) en forêt tempérée, l'acclimatation thermique du sol a été observée sur les 26 ans de réchauffement artificiel, avec une alternance entre des périodes de hausse de la respiration

pour les parcelles chauffées et des périodes de retour à des valeurs de flux de CO₂ semblables à celles des parcelles non chauffées. Toutefois, la pertinence du phénomène d'acclimatation thermique pour expliquer la baisse graduelle de la sensibilité des microorganismes au réchauffement est parfois remise en question puisqu'il pourrait comprendre l'effet d'autres facteurs. En effet, les résultats de l'étude menée par Bradford et al. (2008), sur le même site que Melillo et al. (2017), ont démontré que l'augmentation éphémère du flux de CO₂ est attribuable à l'effet conjoint de l'acclimatation thermique des microorganismes, de la réduction de la biomasse microbienne et de l'appauvrissement des sols en carbone labile, des facteurs dont les effets sont difficilement dissociables.

Pour démontrer l'influence du carbone sur la hausse transitoire de la respiration des sols en réponse au réchauffement, Kirschbaum (2004) a créé un modèle simple intégrant deux types de réservoirs de carbone, soit à renouvellement rapide et lent. L'auteur a entre autres utilisé les données de l'étude de Strömgen (2001), menée en forêt boréale de Suède, dans laquelle le flux de CO₂ des parcelles chauffées était plus bas que celui des parcelles non chauffées pour une même température. Dans son article, Strömgen (2001) a soulevé le processus d'acclimatation thermique pour expliquer ce patron. Toutefois, à l'aide de son modèle, Kirschbaum (2004) a démontré que ce n'est pas l'acclimatation thermique qui est en jeu, mais plutôt la réduction de la taille de la réserve de carbone à décomposition rapide de 60% entre 1995 et 2000. Plus précisément, après la première année de réchauffement de 5°C, la taille de la réserve totale de carbone du sol a diminué de 3%, une perte qui provient majoritairement de la réserve de carbone à décomposition rapide.

Ainsi, l'appauvrissement graduel du carbone labile dans le sol pourrait aussi expliquer la réponse éphémère de la respiration des sols au réchauffement artificiel. Selon Knorr et al. (2005), il faut prendre en compte le temps de renouvellement des différentes réserves de carbone organique dans le sol, qui va de moins de 1 an à plus de 6×10^3 ans. La litière produite par la végétation contribue entre autres à la réserve de carbone à décomposition rapide puisqu'elle est décomposée en l'espace de quelques mois à quelques années (Kirschbaum, 2004). Lorsqu'on réchauffe le sol, la hausse des températures stimule l'activité microbienne et accélère le taux de décomposition du carbone, mais si l'apport de matière organique sous forme de litière demeure constant, alors le sol s'appauvrit en substrat facilement décomposable. Une fois la réserve de carbone labile épuisée, la

respiration du sol retourne graduellement aux valeurs initiales puisque la réserve de carbone non labile répond faiblement au réchauffement pour l'échelle de temps étudiée (Knorr et al. 2005). Toutefois, lorsque le phénomène est étudié sur une plus longue échelle de temps, la phase de retour aux valeurs initiales est parfois suivie par une phase d'augmentation de la respiration du sol, comme c'est le cas pour l'étude de Melillo et al. (2017). En effet, la phase II de l'étude, marquée par un retour à des valeurs de flux de CO₂ semblables entre les parcelles chauffées et les parcelles contrôles, est suivie par une période de hausse du flux de CO₂ (phase III). Puisque le réchauffement du sol engendre à la fois une diminution du carbone labile et une augmentation des besoins en nutriments chez les communautés microbiennes, ces dernières s'adaptent aux nouvelles conditions de substrat du sol en sécrétant davantage d'enzymes oxydatives pour puiser dans la réserve de carbone organique récalcitrant (Meng et al., 2020). Plus précisément, les microbes hétérotrophes du sol, soit les bactéries et les champignons, produisent des enzymes extracellulaires qui permettent de décomposer les éléments récalcitrants de la matière organique comme la cellulose et la lignine (A'Bear et al., 2014). Cette adaptation permet aux communautés microbiennes d'augmenter la disponibilité en carbone dans le sol, ce qui engendre une hausse du taux de décomposition de la matière organique et ainsi une hausse de la respiration du sol (Meng et al., 2020). La température exerce donc un impact indirect sur la respiration du sol en modifiant la physiologie des microorganismes du sol, comme la vitesse de réaction dont dépend le taux de décomposition de la matière organique. Il est toutefois important de souligner que la vitesse de réaction ne dépend pas seulement de la température, mais aussi de l'énergie d'activation (E_a). Par exemple, certaines enzymes sécrétées jouent un rôle de catalyseur et permettent d'augmenter la vitesse de réaction microbienne (Leifeld et von Lützow, 2014).

Outre l'adaptation des communautés microbiennes et les changements dans le substrat du sol, il est aussi important de considérer l'influence du réchauffement du sol sur la croissance et la productivité végétale. La méta-analyse par Lu et al. (2013), sur la réponse du cycle du carbone au réchauffement expérimental, souligne l'accélération de la croissance des plantes en raison d'une plus grande disponibilité en azote dans le sol sous des températures plus élevées. Ceci se traduit par une accélération de la perte de litière par 6.8%, tous écosystèmes confondus, mais particulièrement importante en milieu forestier.

Dans le cas où la hausse de l'apport de litière au sol compense pour la hausse du taux de décomposition de la matière organique, alors l'épuisement de la réserve de carbone à renouvellement rapide pourrait être moins marqué. Cependant, plusieurs facteurs doivent être considérés comme le type de sol, le type de végétation et les conditions hydriques.

2. Teneur en eau

La température du sol est la variable qui exerce le plus grand contrôle sur la respiration des sols, mais la sensibilité des sols aux changements de température varie dans le temps et cache parfois une covariance avec l'humidité du sol. En effet, la teneur en eau du sol devient un facteur limitant en période de sécheresse (Davidson et al., 1998; Cisneros-Dozal et al., 2007). L'assèchement du sol induit par le réchauffement artificiel est ainsi proposé par certains auteurs pour expliquer la baisse graduelle de la sensibilité du sol à la hausse des températures. En condition de disponibilité en eau suffisante dans le sol, la respiration du sol et la teneur en eau sont négativement corrélées, ce qui veut dire que lorsque la teneur en eau augmente, la respiration tend à diminuer. En automne et en hiver, puisque le sol devient plus froid et humide, il devient donc difficile de dissocier l'effet de la baisse de la température de l'effet de la hausse de l'humidité sur la respiration du sol. Dans ces conditions, la valeur Q_{10} inclut non seulement la sensibilité du sol à la température, mais aussi la relation négative entre la teneur en eau et la respiration du sol (Davidson et al., 1998). En période de stress hydrique toutefois, la respiration des sols est positivement corrélée à la teneur en eau, ce qui signifie qu'une baisse de l'eau disponible dans le sol induit une baisse de la respiration du sol. Dans ce cas-ci, le sol est moins sensible à la hausse des températures, donc la respiration des sols tend à diminuer même si la température continue d'augmenter (Davidson et al., 1998). Cette tendance est illustrée par l'étude de Davidson et al. (1998) décrite précédemment concernant la puissance des fonctions de température et de teneur en eau du sol pour prédire la respiration du sol. Pour la période d'échantillonnage, soit de 1995 à 1996, le flux de CO_2 mesuré correspond au flux prédit en fonction de la température, sauf durant la période de sécheresse de 1995 où le flux mesuré ne suit plus la fonction de température, mais plutôt celle qui inclut à la fois l'effet de la température et de la teneur en eau du sol (Figure IV). En période de stress

hydrique, l'intégration de la teneur en eau aux modèles de prédiction de la respiration des sols augmente donc la puissance explicative.

La relation variable entre la teneur en eau et la respiration des sols selon les conditions hydriques peut s'expliquer par l'influence de l'humidité du sol à la fois sur la respiration hétérotrophe et autotrophe. En effet, la teneur en eau du sol contrôle autant l'activité microbienne que l'activité racinaire.

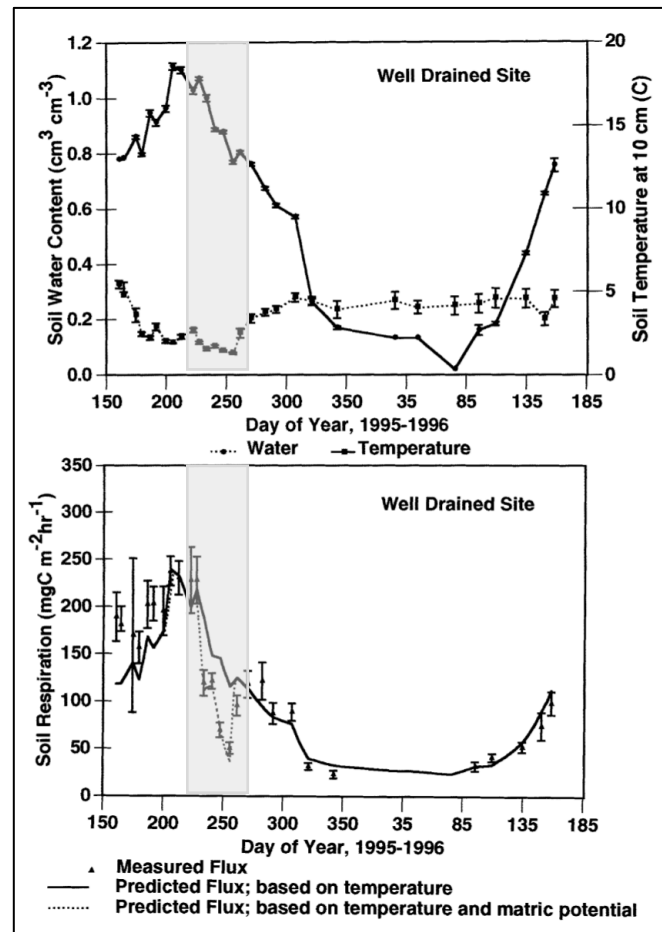


Figure IV. Variation saisonnière de la teneur en eau, de la température et de la respiration du sol en forêt tempérée mixte (Forêt Harvard) en 1995 et 1996. Adaptée de Davidson et al. (1998). La région en gris correspond à la période de sécheresse de l'été 1995 et donc au moment où le flux de CO_2 mesuré suit la fonction qui inclut la température et la teneur en eau plutôt que la fonction qui inclut seulement la température du sol.

2.1 Effets sur l'activité microbienne

Le taux de décomposition de la matière organique par les microorganismes dépend de la température, de l'humidité et de la composition chimique de la litière. L'augmentation des températures induit une hausse exponentielle de l'activité microbienne et ainsi de la décomposition de la litière. Toutefois, la relation entre l'activité microbienne et l'humidité du sol est plus complexe puisque l'activité microbienne semble maximale à l'intérieur d'un certain intervalle de teneur en eau du sol (Schlesinger, 2020). Lorsque la teneur en eau du sol est soit très faible ou très élevée, la décomposition de la matière organique par les communautés microbiennes peut être limitée ou même inhibée (Borken et al., 2005). La disponibilité en eau dans le sol influence en effet le taux de diffusion des microbes et des enzymes, ce qui affecte l'activité enzymatique et ainsi la décomposition de la matière organique (Meng et al., 2020). L'effet net du réchauffement des sols sur la respiration dépend donc de la balance entre l'effet de la hausse des températures et l'effet de la baisse de l'humidité du sol ainsi que des conditions hydriques initiales (Wang et al., 2021). En condition de stress hydrique, une hausse de la température pourrait engendrer une baisse de la respiration du sol puisqu'on assèche un sol qui est déjà sec. À l'inverse, en condition de teneur en eau trop importante, la hausse de la température pourrait stimuler la respiration du sol puisque l'assèchement induit par le réchauffement permet de se rapprocher de l'optimal de teneur en eau pour l'activité microbienne (Davidson et al., 1998; Schlesinger 2020).

Ce concept d'optimal de teneur en eau est mis en lumière dans la méta-analyse de Liu et al., (2016) concernant la réponse des sols aux différents régimes de précipitation. Les résultats de cette synthèse démontrent que la respiration du sol est plus sensible à la hausse des précipitations en milieu aride et à la baisse des précipitations en milieu humide. On peut supposer que dans les régions arides, la teneur en eau se trouve sous le seuil optimal pour l'activité microbienne, c'est pourquoi un évènement de pluie stimule la décomposition. L'inverse survient dans les régions humides où la teneur en eau est déjà suffisante, voire trop élevée. Même si cette méta-analyse ne prend pas en compte l'effet de la température, elle illustre l'effet conjoint des conditions hydriques initiales et du régime de précipitation sur la respiration des sols. De plus, une étude menée par Cisneros-Dozal (2007) en forêt tempérée décidue du Tennessee a démontré que l'augmentation de la

respiration du sol à la suite d'un évènement de pluie suivant une période de sécheresse était en grande partie attribuable à l'augmentation de la respiration hétérotrophe. La respiration hétérotrophe est en effet passée de 6 ± 3 mg C/m²/h durant une période de sécheresse à 37 ± 3 mg C/m²/h après l'ajout d'eau dans le sol. La contribution de la respiration hétérotrophe à la respiration totale est ainsi passée de $5 \pm 2\%$ à $37 \pm 8\%$. Cette sensibilité de l'activité microbienne aux changements de disponibilité en eau illustre bien le fait qu'en forêt tempérée, l'humidité du sol contrôle fortement l'activité microbienne (Aerts, 2006).

2.2 Effets sur l'activité racinaire

Contrairement à l'activité microbienne, l'activité racinaire peut être moins sensible aux sécheresses en raison de traits et stratégies qui permettent aux arbres de faire face à une période de stress hydrique. Philips et al. (2016) présentent une synthèse des caractéristiques physiques et biologiques souterraines qui influencent la sensibilité des arbres à la sécheresse en forêt tempérée. Par souterrain, on entend les traits et dynamiques racinaires et les interactions entre racines et microorganismes du sol qui favorisent l'accès aux réserves d'eau et au transport.

Au niveau de la morphologie des racines, les espèces d'arbre qui ont un réseau racinaire dense composé de racines de faible diamètre sont généralement moins sensibles à un stress hydrique puisque la surface racinaire en contact avec l'eau du sol est plus grande (Comas et al., 2013). De plus, chez certaines espèces d'arbres, la production racinaire augmente au début d'une période de sécheresse, plus précisément la production de racines fines et profondes, ce qui permet une meilleure accessibilité aux réserves d'eau en profondeur (Hendrick et Pregitzer, 1996). Toutefois, la réponse du système racinaire aux sécheresses varie grandement d'une espèce à l'autre. Par exemple, la réponse du chêne rouvre (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) à un stress hydrique est d'aller puiser dans les réserves d'eau profondes alors que le réseau racinaire du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) change peu indépendamment des conditions hydriques du sol (Philips et al., 2016).

Outre les caractéristiques physiques du réseau racinaire, les associations symbiotiques avec des mycorhizes, soit des champignons en symbiose avec les racines (Smith and Read, 2008), représentent une autre stratégie qui permet aux arbres de diminuer leur sensibilité à la sécheresse (Mohan et al., 2014). Grâce à la production d'une structure

filamenteuse dans le sol, les mycorhizes augmentent l'absorption et le transport de l'eau, ce qui permet de limiter les impacts d'un stress hydrique sur l'activité racinaire et sur la croissance des arbres. Bref, les espèces d'arbres qui sont dotés d'un système racinaire avec une large surface d'absorption et d'une colonisation mycorhizienne importante peuvent plus facilement maintenir leur activité physiologique durant une sécheresse (Philips et al., 2016).

Par contre, une étude menée par D'Orangeville et al. (2018) a démontré que les facteurs qui influencent le plus la sensibilité aux sécheresses en forêt tempérée d'Amérique du Nord sont le moment où la sécheresse survient et l'évapotranspiration potentielle (ETP) plutôt que les caractéristiques racinaires. Les résultats de cette étude ont démontré que la réduction de la croissance des arbres en réponse à une sécheresse était plus marquée lorsque celle-ci survient au début de la saison de croissance, soit en mai, juin et juillet. Cette observation peut être expliquée par le fait qu'en forêt tempérée, le taux de croissance des arbres est maximal en juin, soit la période de l'année où les journées sont les plus longues (Rossi et al., 2006). De plus, cette sensibilité serait encore plus importante pour les espèces des régions plus chaudes et sèches où la demande atmosphérique en vapeur d'eau est plus grande. La réponse de l'activité racinaire à une période de sécheresse dépend donc d'une multitude de facteurs qui sont à la fois liés aux caractéristiques de l'espèce d'arbre, mais aussi au contexte environnemental.

Il est donc important de considérer la différence de sensibilité de la respiration autotrophe (R_a) et hétérotrophe (R_h) à l'assèchement du sol. Dans la méta-analyse regroupant des études de réchauffement artificiel menées dans divers types d'écosystème, Wang et al. (2014) démontrent qu'après quelques années, l'assèchement induit par le réchauffement inhibe l'effet positif de la hausse des températures sur la respiration totale. Toutefois, la composante hétérotrophe et la composante autotrophe répondent différemment au traitement. Pour l'ensemble des études, R_h a augmenté en moyenne de 21%, et cette augmentation est restée stable pour toute la durée de l'étude, alors que R_a ne subit aucun changement dans les premières années puis commence à diminuer. Selon les auteurs, le retour des valeurs de flux de CO_2 à des valeurs initiales après quelques années de réchauffement serait dû à une baisse de la respiration racinaire en raison de l'assèchement du sol plutôt qu'à l'acclimatation thermique des microorganismes. Ceci

démontre l'importance de prendre en compte les deux composantes de la respiration du sol lorsqu'on étudie l'effet du réchauffement sur la respiration totale. En milieu forestier toutefois, R_h et R_a augmentent généralement tous les deux en réponse à la hausse des températures. Les auteurs suggèrent que l'augmentation de R_a s'expliquerait par le fait que les sites forestiers étudiés ne sont pas en condition de stress hydrique. Ainsi, l'assèchement du sol induit par le réchauffement n'est pas assez marqué pour qu'il y ait un effet sur R_a . Une baisse de la respiration racinaire pourrait toutefois être observée après plusieurs années de réchauffement artificiel.

3. Composition en espèces

La température et la teneur en eau sont les principales variables qui contrôlent la respiration des sols, mais la végétation influence aussi le flux de CO_2 en modifiant les propriétés chimiques, physiques et biologiques du sol. En effet, à l'échelle globale, la respiration du sol varie significativement d'un écosystème à l'autre (Tableau I), ce qui souligne l'importance du type de végétation pour expliquer la variation spatiale de la respiration du sol (Raich et Tufekciogul, 2000).

Tableau I. Taux moyen de respiration du sol pour différents types d'écosystème. Tiré de Raich et Schlesinger (1992).

Vegetation type	Soil respiration rate ($gC/m^2/yr$) (mean \pm S.E.)	<i>n</i>
Tundra	60 \pm 6	11
Boreal forests and woodlands	322 \pm 31	16
Temperate grasslands	442 \pm 78	9
Temperate coniferous forests	681 \pm 95	23
Temperate deciduous forests*	647 \pm 51	29
Mediterranean woodlands and heath	713 \pm 88	13
Croplands, fields, etc.	544 \pm 80	26
Desert scrub	224 \pm 38	3
Tropical savannas and grasslands	629 \pm 53	9
Tropical dry forests	673 \pm 134	4
Tropical moist forests	1260 \pm 57	10
Northern bogs and mires	94 \pm 16	12
Marshes	413 \pm 76	6

La composition en espèces d'un peuplement influence la qualité de la litière, mais aussi le taux de décomposition de cette litière. Le ratio C:N est en quelques sortes utilisé comme proxy du taux de décomposition de la litière puisqu'une litière avec un haut taux de décomposition aura un ratio C:N plus bas qu'une litière avec un plus bas taux de décomposition (Augusto et al., 2002). En comparant la litière sous différentes espèces d'arbre, on remarque que ce taux est généralement plus élevé sous couvert de conifères, comme l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) H. Karst) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), que sous couvert de feuillus. Cette variation du taux de décomposition dépend de plusieurs facteurs comme le pH du sol, le microclimat et l'activité microbienne, tous des paramètres modifiés par le type de couvert forestier.

3.1 Modification du pH du sol

Les arbres peuvent acidifier le sol de quatre façons, soit par l'augmentation de la quantité d'anions ou d'acides, par l'augmentation du taux de protonation ou par l'accumulation d'humus fortement acide (Binkley, 1995). On pense par exemple à la minéralisation incomplète de la matière organique qui libère des protons et acidifie le sol ou à la nitrification qui peut accentuer l'acidité d'un sol par le lessivage de nitrates (Augusto et al., 2002). Selon la compilation des résultats d'études par Augusto et al. (2002), le pH du sol sous couvert de conifères, comme l'épinette de Norvège et le pin sylvestre, était significativement plus faible que sous couvert de feuillus, comme le hêtre commun, le chêne rouvre et le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.). L'effet acidifiant des conifères sur le sol serait entre autres dû à une litière plus acide, à une plus grande capacité d'interception des dépositions atmosphériques potentiellement acides et à un microclimat qui accentue l'acidité du sol (Augusto et al., 2002; Collin et al., 2017a). Les résultats de l'étude menée par Collin et al. (2017a) sur trois sites dans le sud du Québec illustrent l'effet acidifiant sous couvert de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Les auteurs cherchaient à déterminer si la concentration en nutriments des feuilles de pousses d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) était influencée par la présence de sapin baumier. Ils ont conclu que plus le sapin baumier était abondant dans un peuplement, moins les pousses d'érable à sucre étaient en santé en raison d'un pH du sol plus bas qui induit une moins bonne mobilité et disponibilité des nutriments nécessaires, comme le Mg et le Ca. Ces

résultats démontrent que certaines espèces d'arbre créent des conditions de pH du sol qui sont défavorables à d'autres espèces, ce qui augmente la compétition interspèce.

3.2 Microclimat

La décomposition de la matière organique étant principalement influencée par l'activité microbienne, qui elle est régulée par la température et l'humidité (Swift et al., 1979), les espèces d'arbres influencent le taux de décomposition de la litière en créant un microclimat sous leur couvert. La quantité de lumière qui traverse la canopée explique en partie la température du sol et est négativement corrélée à l'indice de surface foliaire, autrement dit, à la densité de la canopée (Augusto et al., 2002). C'est en effet ce qui a été démontré par deux études menées sur des espèces en forêt tempérée au Wisconsin et en Nouvelle-Angleterre dans lesquelles la transmission de la lumière était plus faible sous couvert de conifères que sous couvert de feuillus en raison de leur indice de surface foliaire plus élevé (Bolstad et Gower, 1990; Canham et al., 1994). Logiquement, on peut supposer que les peuplements composés d'espèces d'arbre ayant un couvert plus dense risquent d'avoir un effet refroidissant sur le sol puisque la transmission de la lumière est plus faible. Pour ce qui est des micro-conditions d'humidité induites par la végétation, elles dépendent de la capacité d'interception des précipitations par les arbres, qui elle varie selon la densité du peuplement, la composition en espèces, la position sur le versant et le temps de l'année (Bélanger et al., 2019). Les conifères ont une plus grande capacité d'interception des précipitations que les espèces décidues en raison de leur plus grande surface foliaire et la persistante de leur feuillage à travers l'année (Bélanger et al., 2019), ce qui induit une humidité du sol plus faible à leurs pieds. Dans leur article concernant l'effet de la diversité en espèces sur le taux de décomposition pour six types de forêt en Europe, Joly et al. (2017) soulignent l'importance de prendre en compte le microclimat pour mieux comprendre ce qui contrôle la décomposition de la matière organique, puisque les conditions de température et d'humidité locales diffèrent souvent du macroclimat de la région. En effet, dans cette étude, les différences macro-climatiques à l'échelle du continent européen n'avaient que peu d'effet sur le taux de décomposition de la cellulose.

3.3 Activité des communautés microbiennes

Les communautés de bactéries et de champignons présentes dans le sol sont fortement influencées par la composition du couvert forestier (Augusto et al., 2002) et influencent à leur tour la décomposition de la matière organique et la transformation des nutriments (Binkley, 1995). L'activité des microorganismes du sol est optimale dans un certain intervalle de température et d'humidité (Coûteaux et al., 1995), c'est pourquoi le microclimat engendré par les espèces d'arbre influence le taux de décomposition de la litière. L'activité microbienne semble aussi dépendre de l'acidité du sol puisque la littérature analysée par Binkley et Giardina (1998) suggère que le taux de décomposition de la matière organique sous couvert de conifères tend à être plus faible en raison de la litière récalcitrante qui réduit l'activité microbienne. Bref, la modification du pH et du microclimat du sol par les espèces d'arbre, comme élaboré précédemment, influence l'activité microbienne et ainsi le taux de décomposition de la litière. Une étude menée par Bélanger et al. (2019) sur quatre sites du domaine bioclimatique de l'étable à sucre au Québec illustre bien l'interrelation entre ces trois facteurs. Les auteurs ont étudié le taux de décomposition des feuilles d'érable à sucre à travers un gradient de peuplements allant d'un couvert de feuillus à un couvert dominé par les conifères, en passant par une forêt mélangée. Les résultats ont montré que la litière d'érable à sucre se décompose plus rapidement sous couvert de feuillus que sous couvert de conifères. D'après leurs données, cette différence serait en partie attribuable à l'effet acidifiant de la litière de conifère et à la température du sol plus basse, mais plus fortement à la plus faible teneur en eau du sol en raison d'une plus grande interception des précipitations par les conifères que par les feuillus. Le manque d'eau dans le sol limite l'activité microbienne et ainsi la décomposition de la litière d'érable à sucre. L'humidité du sol est en effet le facteur le plus important pour expliquer le taux de décomposition de la matière organique en forêt tempérée (Aerts, 2006).

3.4 Réponse de la respiration du sol

L'influence du type de végétation sur la respiration du sol est synthétisée par Raich et Tufekciogul (2000) dans une méta-analyse qui concerne principalement l'effet de la production de la litière et de la productivité végétale. Les auteurs ont rassemblé les données de quatre types de biome à l'échelle globale, soit les forêts, les prairies, les terres cultivées

et les espaces sans végétation, puis les ont comparées pour comprendre comment la végétation contrôle la respiration. La compilation des données a démontré qu'en forêt mature, la quantité de litière produite est positivement corrélée à la respiration du sol. Outre la quantité de litière produite, la productivité primaire nette (NPP), autrement dit le taux de croissance des plantes (Schlesinger, 2020), est également positivement corrélée à la respiration du sol, comme le démontre la synthèse par Raich et Schlesinger (1992) concernant l'influence de la végétation et du climat sur la respiration du sol. Les auteurs de ces deux synthèses de la littérature concluent que la végétation influence la respiration hétérotrophe en contrôlant le carbone disponible pour les organismes du sol. Considérant que le carbone est l'élément qui stimule l'activité métabolique du sol, plus la productivité primaire et la production de la litière sont importantes, plus l'activité des organismes et conséquemment la composante hétérotrophe de la respiration du sol le seront aussi (Raich et Schlesinger, 1992; Raich et Tufekciogul, 2000).

Étant donné que la température du sol et la teneur en eau sont les deux principales variables qui contrôlent la respiration du sol (Davidson et al., 1998 ; Melillo et al., 2017 ; Raich et Schlesinger, 1992 ; Subke et Bahn, 2010), le microclimat engendré par la composition en espèces d'un peuplement a un effet sur le taux de respiration du sol. Contrairement à la productivité végétale qui agit directement sur la respiration hétérotrophe, les espèces influencent indirectement le flux de CO₂ en modifiant les conditions hydroclimatiques locales. Bélanger et al. (2021) se sont attardés à cette relation en comparant le taux de respiration du sol entre un couvert dominé par le sapin baumier, un couvert de feuillus et un couvert de feuillus dominé par le hêtre à grandes feuilles dans une forêt du domaine de l'érable à sucre. Les résultats de cette étude ont démontré un flux 21% plus élevé sous couvert de sapin baumier que sous couvert de feuillus et un flux 11% plus faible en peuplement de feuillus à dominance de hêtre. Selon les auteurs, le plus faible taux de respiration du sol en présence de hêtre serait expliqué par une canopée plus dense et donc une plus faible transmission de la lumière, ce qui modifie les conditions de température et d'humidité. La température du sol était en effet plus faible dans les peuplements de hêtre et l'humidité plus élevée, ce qui peut potentiellement limiter l'activité des microorganismes dans le sol et ainsi la respiration hétérotrophe.

Tout comme la respiration hétérotrophe, la composante autotrophe de la respiration du sol est aussi influencée par la composition en espèces d'un peuplement puisqu'elle provient de la respiration des racines, qui elle varie d'une espèce à l'autre et d'un écosystème à l'autre. Généralement, la respiration racinaire inclut la respiration des racines, mais aussi celle des champignons mycorhiziens et de tout autre organisme vivant sur les racines, bref de tous les processus qui ont lieu dans la rhizosphère (Ben-Noah et Friedman, 2018). Curiel Yuste et al. (2004) ont étudié la relation entre la respiration du sol et les changements saisonniers du feuillage chez certains conifères et feuillus de la forêt tempérée mixte. En se basant sur le fait que la caducité du feuillage de certaines espèces d'arbre se reflète sur le patron saisonnier de l'activité racinaire, les auteurs ont supposé que le changement saisonnier de la respiration du sol serait contrôlé par le changement saisonnier de la surface foliaire d'un peuplement. Les résultats de cette étude ont en effet démontré une corrélation positive entre la saisonnalité de l'indice de surface foliaire (LAI) et la saisonnalité de la respiration du sol, autant chez les espèces de feuillus que de conifères. Selon les auteurs, cette relation positive pourrait être expliquée par le fait que la respiration racinaire dépend de la translocation de photosynthates de la partie aérienne des arbres vers les racines et que la photosynthate est produit à travers l'activité photosynthétique. Ainsi, puisque le taux de photosynthèse diminue en hiver chez les feuillus en raison de la perte de leur feuillage, la respiration racinaire diminue aussi. Pour ce qui est des conifères, la saisonnalité de l'activité photosynthétique est moins marquée en raison de la persistance de leur feuillage, ce qui induit une respiration racinaire plus constante, mais tout autant corrélée à la surface foliaire.

Dans l'étude de Bélanger et al. (2021) décrite précédemment, le haut taux de respiration du sol sous couvert dominé par le sapin baumier allait en contradiction avec l'hypothèse initiale des auteurs selon laquelle le flux de CO₂ serait plus faible en peuplement de conifères que de feuillus en raison d'un taux de décomposition plus faible. Les auteurs supposent que cette différence serait attribuable à une plus grande contribution de la respiration racinaire (R_a) à la respiration totale du sol (Tableau II). En effet, à la Station de biologie des Laurentides où a eu lieu l'étude, le sapin baumier se trouve au sud de son aire de répartition, ce qui induit une plus grande activité photosynthétique que chez l'érable à sucre, qui lui se trouve à la limite nordique de son aire de répartition. Cette

hypothèse est appuyée par les résultats qui indiquent que la respiration racinaire contribue à environ 50% de la respiration totale sous couvert dominé par le sapin baumier, alors que cette contribution est de 20% seulement sous couvert de feuillus. Bref, la respiration hétérotrophe demeure plus faible chez les conifères que chez les feuillus en raison de l'activité microbienne limitée par la litière récalcitrante, mais la respiration racinaire compense en étant plus importante chez le sapin baumier que chez l'érable à sucre.

Tableau II. Respiration racinaire (R_{root}) et microbienne (R_h) en forêt tempérée décidue et leur contribution à respiration totale du sol. Tiré de Bélanger et al. (2021).

Forest type	Respiration flux ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ y}^{-1}$)		Contribution (%) to R_s		
	R_h	R_{root}	R_h	Root	S.E.
Hardwood-beech stands	296 (\pm 35.7)	103 (\pm 27.6)b	74.3a	25.7b	5.56
Hardwoods	331 (\pm 1.76)	84.5 (\pm 30.3)b	80.1a	19.9b	5.75
Mixedwoods	262 (\pm 24.2)	282 (\pm 25.7)a	48.2b	51.8a	2.26

Objectifs et hypothèses

L'objectif général de ce projet de recherche était d'étudier les effets potentiels des changements climatiques sur la respiration des sols d'une forêt tempérée décidue à sa limite nordique. L'objectif général était divisé en deux objectifs spécifiques, le premier étant d'étudier l'effet d'un réchauffement et d'un assèchement artificiels des sols sur leurs taux d'émission de CO₂. À partir des résultats des études antérieures, nous sous-tendions l'hypothèse que le réchauffement et l'assèchement mèneraient à une augmentation du flux de CO₂, sauf durant la période la plus chaude de l'été où les stress hydriques peuvent limiter, voire inhiber, la respiration des sols.

Le deuxième objectif spécifique était d'étudier l'effet du type de couvert forestier sur les taux d'émission de CO₂ des sols à la suite du réchauffement et de l'assèchement. À partir d'observations à la station dans les années passées, nous sous-tendions l'hypothèse que durant la période la plus chaude de l'été, le flux de CO₂ sous les couverts de conifères (principalement des sapinières) serait moindre que sous les couverts de feuillus en raison d'une litière plus susceptible à un assèchement, ce qui peut diminuer considérablement la composante hétérotrophe de la respiration du sol. Toutefois, il faut prendre en compte le contexte dans lequel on se trouve. Par exemple, à la limite nordique de la forêt tempérée décidue, le sapin baumier se trouve au sud de son aire de répartition. Ce sont des conditions hydroclimatiques qui semblent favoriser l'activité racinaire et de ce fait la respiration autotrophe. Dans ce cas-là, la baisse de la respiration hétérotrophe pourrait être compensée par la hausse de la respiration autotrophe. Aussi, le flux de CO₂ du sol pourrait être moins impacté par le stress hydrique sous les canopées plus denses, comme celle composée de hêtre. En effet, un couvert plus dense laisse moins passer la lumière, ce qui limite l'évaporation de l'eau du sol.

Chapitre 2. Article scientifique

Effets d'un réchauffement artificiel sur la respiration des sols d'une érablière des Laurentides

Résumé

L'objectif de ce projet était d'étudier les effets d'un réchauffement et d'un assèchement artificiels du sol sur R_s dans une érablière à la limite nordique de la forêt tempérée décidue du Québec et d'évaluer si la réponse des sols différerait selon le type de couvert forestier. Nous avons mesuré R_s durant la période sans neige de 2021 et 2022 dans 32 parcelles réparties dans trois peuplements, dont la moitié était réchauffée artificiellement d'environ 2°C par des câbles chauffants enfouis dans le sol à 10-12 cm de profondeur. Les régressions exponentielles entre R_s et la température du sol ont démontré une accentuation de R_s en réponse au chauffage, mais seulement jusqu'à un certain seuil de température à partir duquel l'effet du chauffage s'estompe, voire diminue R_s . Cette tendance varie d'un peuplement à l'autre, l'érablière à hêtre étant plus sensible au chauffage que la forêt mixte et l'érablière à bouleau. Outre la température du sol, l'intégration d'autres variables, comme la teneur en eau, l'activité ionique en N, P et Ca, de la solution de sol et la présence de conifères au modèle cherchant à expliquer la variabilité de R_s , n'a augmenté la puissance explicative du modèle, et ce pour aucun des traitements ou des peuplements. Cette étude souligne un plafonnement potentiel de R_s malgré la hausse des températures, ce qui suggère une atténuation possible de l'ampleur de la boucle de rétroaction positive entre le système climatique et le cycle du carbone terrestre.

Mots-clés : Forêt tempérée, flux de CO₂, respiration du sol, température du sol, assèchement, couvert forestier.

Introduction

Les sols sont une composante importante du cycle global du carbone puisqu'ils représentent la plus grande réserve de carbone terrestre et sont à l'origine du deuxième flux de CO₂ le plus important après la photosynthèse par les plantes (Schlesinger, 2020). La respiration du sol (R_s) est composée de la respiration autotrophe (R_a), soit celle du système racinaire et de la rhizosphère, et de la respiration hétérotrophe (R_h), soit celle des communautés du sol qui décomposent la matière organique (Hanson et al., 2000). La respiration du sol est principalement influencée par les conditions hydroclimatiques du sol, soit la température et la teneur en eau, mais aussi par des facteurs secondaires, comme la composition en espèces et la position sur le versant, qui influencent les conditions hydroclimatiques (Raich et Schlesinger, 1992 ; Raich et Tufekciogul, 2000 ; Schlesinger et Andrews, 2000).

La température du sol est la variable qui explique le mieux les variations spatio-temporelles de R_s (Raich et Schlesinger, 1992). Sauf pour certains types d'écosystème comme les déserts, une hausse des températures induit une hausse de R_s (Schlesinger et Andrews, 2000). Plus spécifiquement, la relation entre la température du sol et R_s est curvilinéaire et positive, comme l'ont démontré plusieurs études qui se sont attardées à l'influence de la température sur R_s en forêt tempérée (Bélanger et al., 2021 ; Boone et al., 1998 ; Davidson et al., 1998 ; Epron et al., 1999 ; Melillo et al., 2017). La sensibilité des sols à la température est généralement décrite par la valeur de Q_{10} , soit le coefficient de la relation exponentielle entre R_s et la température, multiplié par 10 (Boone et al., 1998). Les variations spatio-temporelles de R_s peuvent être expliquées en grande partie par les changements de température. Cependant, les variations saisonnières de R_s dans les écosystèmes marqués par une saisonnalité ne sont pas uniquement attribuables aux changements de température. À certains moments de l'année, la relation entre la température et R_s cache une covariance avec l'humidité du sol et la phénologie (Curiel Yuste et al., 2004 ; Davidson et al., 1998).

En période de sécheresse par exemple, la teneur en eau du sol devient un facteur limitant (Davidson et al., 1998 ; Cisneros-Dozal et al., 2007). L'assèchement du sol induit par le réchauffement artificiel est ainsi proposé par certains auteurs pour expliquer la baisse graduelle de la sensibilité du sol à la hausse des températures. Toutefois, alors que la

relation entre la température et R_s est généralement exponentielle, la relation entre l'humidité et R_s est plus complexe. En effet, l'activité microbienne, et par le fait même R_h , semble maximale à l'intérieur d'un certain intervalle de teneur en eau du sol (Schlesinger, 2020). L'effet net du réchauffement des sols sur R_s dépend donc de l'équilibre entre l'influence de la température et l'influence de l'humidité du sol ainsi que des conditions hydriques initiales (Wang et al., 2021).

La végétation influence aussi R_s en modifiant les propriétés chimiques, physiques et biologiques du sol. Plus précisément, la végétation influence la disponibilité en nutriments, la quantité et la qualité de la litière, l'acidité du sol, le microclimat et l'activité microbienne, variables environnementales dont dépend R_s (Raich et Tufekciogul, 2000).

En contexte de changements climatiques, certains écosystèmes forestiers semblent se transformer pour devenir des sources nettes de CO_2 (Gatti et al., 2021 ; Zhao et al., 2021), ce qui porte à se questionner sur le rôle de R_s dans le futur. Est-ce qu'elle va s'accélérer et contribuer à la transition du rôle des forêts ou ralentir et compenser la baisse de séquestration de carbone par la végétation ? À l'échelle de la forêt tempérée décidue du sud du Québec, l'influence des conditions hydroclimatiques du sol et de la composition en espèces sur R_s souligne une problématique importante : la hausse des températures, la baisse de la disponibilité en eau et les changements dans la composition en espèces des forêts, qui sont attendus avec les changements climatiques (Collins et al., 2013 ; Kramer et al., 2000 ; Ouranos, 2015), ont un fort potentiel de modifier les flux de CO_2 du sol et ainsi modifier la concentration de CO_2 atmosphérique.

En ce sens, l'objectif général de ce projet de recherche était d'étudier les effets potentiels des changements climatiques sur R_s d'une forêt tempérée décidue à sa limite nordique. Plus précisément, il s'agissait en premier lieu d'étudier l'effet d'un réchauffement et d'un assèchement artificiels des sols sur leurs taux d'émission de CO_2 , et en deuxième lieu d'évaluer l'influence du type de couvert forestier sur la réponse des sols au réchauffement et à l'assèchement. Nous avons émis l'hypothèse que le réchauffement et l'assèchement mèneraient à une augmentation du flux de CO_2 , sauf durant la période la plus chaude de l'été où il y aurait un ralentissement de R_s en raison du stress hydrique. De plus, nous pensions que durant cette même période, le taux d'émission de CO_2 du sol sous les couverts de conifères serait moindre que sous les couverts de feuillus en raison d'une

litière plus acide et sèche, ce qui peut diminuer considérablement la composante hétérotrophe de la respiration du sol.

Méthodologie

Site d'étude

Le projet a eu lieu à la Station de Biologie des Laurentides (SBL) appartenant à l'Université de Montréal et située à Saint-Hippolyte au Québec (Figure 1). La SBL se trouve dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, soit le domaine le plus au nord de la forêt tempérée décidue du Québec (Morneau et al., 2021). Les espèces d'arbre principales qu'on y retrouve sont l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marshall), le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata* Michx.) (Savage, 2001). Puisque la SBL se situe juste au sud de la forêt tempérée mixte, soit la zone de transition entre la forêt tempérée et la forêt boréale, on y retrouve aussi des espèces d'arbre caractéristique de la forêt boréale, comme le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Morneau et al., 2021). Selon les données météorologiques enregistrées entre 1981 et 2010, la température moyenne à la SBL est de 4,3°C alors que les précipitations moyennes sont de 1194,7 mm, avec 900,5 mm de pluie et 296,7 cm de neige (Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs [MELCCFP], 2013). Les sols se sont développés à partir de till glaciaire issu de l'anorthosite locale et de roches felsiques de la région (Bélanger et al., 2012) et sont classifiés comme des podzols humo-ferriques et ferro-humiques orthiques (Soil Classification Working Group, 1998).

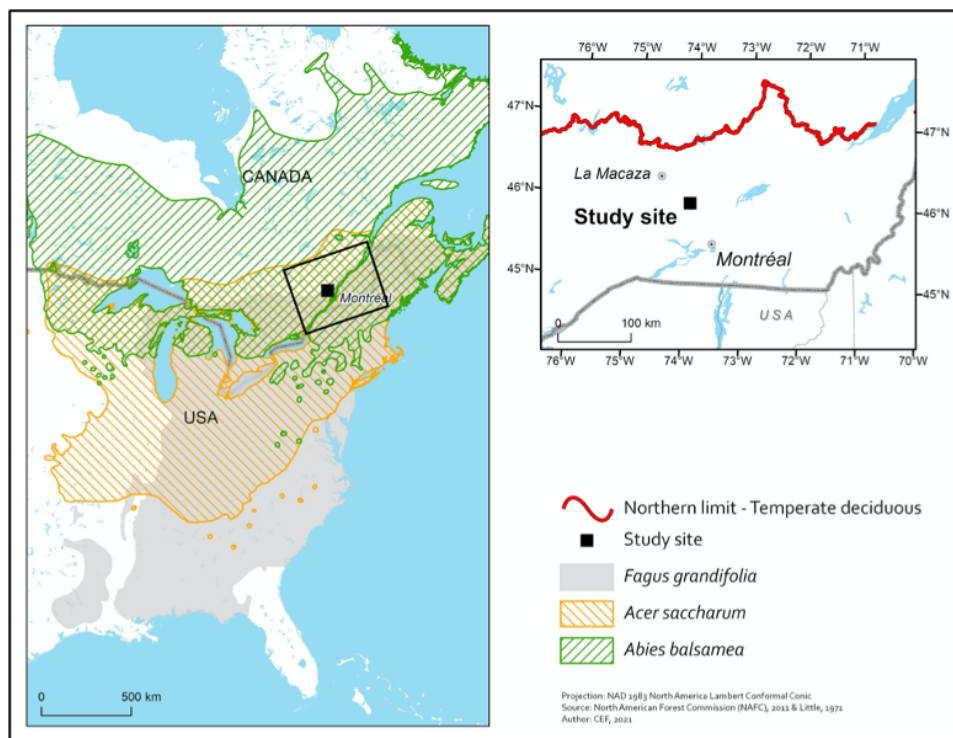


Figure 1. Localisation de la Station de biologie des Laurentides et limite nordique de la forêt tempérée décidue. Tirée de Bélanger et al. (2021).

Dispositif expérimental

Pour assurer une constance au niveau de la terminologie, nous avons choisi d'utiliser les mêmes termes que dans l'article de Bélanger et al. (2021) pour désigner les unités d'étude, soit site, bloc et parcelle. Le dispositif expérimental est composé de huit blocs répartis dans trois sites de la SBL (Figure 2) qui diffèrent en termes de composition en espèces et de position sur le versant. À partir des données de surface basale et de litière au sol, les blocs ont été classés par Bélanger et al. (2021) en trois catégories : forêt de feuillus, forêt de feuillus à dominance de hêtre et forêt mixte (Tableau 1). À noter que pour des raisons logistiques, ce ne sont pas tous les sites qui comprennent les trois types de peuplement puisque ce n'était pas possible d'électrifier la forêt dans trois secteurs en espérant inclure les trois peuplements dans chacun. Il y a donc un déséquilibre dans la répartition des peuplements entre les sites.

Plus précisément, les blocs ont été classés comme forêts mixtes lorsque la surface basale du sapin baumier représentait plus de 20% de la surface basale totale. Les blocs de

feuillus et de feuillus à dominance de hêtre ont été différenciés à partir de la contribution de la litière de hêtre à la litière totale. Lorsque la litière de hêtre représentait plus de 20% de la litière totale au sol, les blocs ont été classés comme feuillus à dominance de hêtre. La litière a été récoltée de nouveau à l'automne 2021 et les résultats obtenus (Tableau 1) sont similaires à ceux de Bélanger et al. (2021). Dans le bloc 3, la litière de hêtre représente encore plus de 20% de la litière totale, mais pour les blocs 5 et 8, la contribution est légèrement plus faible, soit de 16,6 et 16,0%, respectivement. Dans le cadre de cette étude, nous considérons tout de même les blocs 5 et 8 comme des peuplements d'éraablière à hêtre. Il faut dire aussi que la forêt mixte du bloc 7 a considérablement changé en mai 2022 à la suite d'une importante tempête de vent. Tous les sapins matures sont alors tombés. Un nettoyage à la tronçonneuse a été fait pour libérer les parcelles et ainsi permettre la poursuite de l'échantillonnage. La biomasse épigée et la composition en espèces ont donc beaucoup changé à la suite de cette tempête. Les propriétés chimiques des sols de chaque peuplement sont présentées dans le Tableau 2.

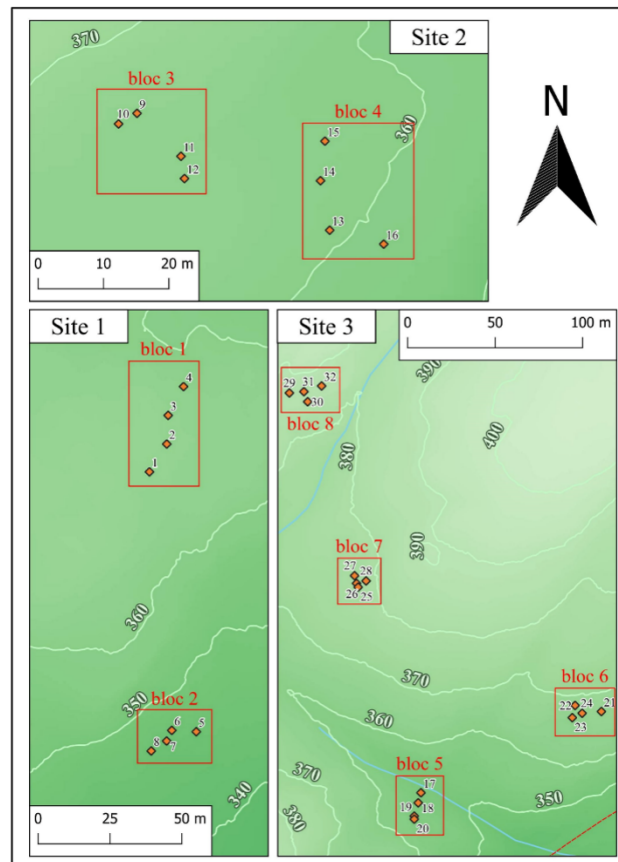


Figure 2. Positionnement topographique des huit blocs sélectionnés. Carte produite par Simon Lebel-Desrosiers (2021).

Tableau 1. Contribution des espèces d'arbre principales à la masse totale de litière dans chacun des blocs et classification des blocs selon le type de forêt.

Site	Bloc	Type de peuplement	Contribution (%)						
			Feuilles	Aiguilles	AS	AR	Betula	FG	PG
1	1	Forêt mixte	67,6	32,5	3,97	47,4	16,2	0	0
1	2	Érablière à bouleau	99,2	0,71	70,9	19,4	5,93	0	2,92
2	3	Érablière à hêtre	99,9	0	60,1	12,8	6,44	20,6	0
2	4	Forêt mixte	84,5	15,6	72,4	0	6,78	5,28	0
3	5	Érablière à hêtre	99,7	0,35	51,3	0	31,8	16,6	0
3	6	Érablière à bouleau	98,7	1,23	52,3	15,1	19,9	11,4	0
3	7	Forêt mixte	99,5	0,42	39	53,2	1,56	1,76	3,96
3	8	Érablière à hêtre	99,9	0	46,1	37,1	0,75	16	0

N.B. Les données de litière ont été récoltées en automne 2021, mais le classement des blocs par peuplement est celui de Bélanger et al. (2021). Les données en rouge sont celles qui diffèrent de celles obtenues par Bélanger et al. (2021) pour le classement de l'érablière à hêtre. AS pour Acer saccharum (érable à sucre), AR pour Acer rubrum (érable rouge), Betula pour Betula alleghaniensis et Betula papyrifera (bouleau à jaune et bouleau blanc), FG pour Fagus grandifolia (hêtre à grandes feuilles) et PG pour Populus grandidentata (Peuplier à grandes dents). Les aiguilles proviennent en grande majorité de Abies balsamea

Tableau 2. Composition chimique des sols des trois peuplements.

Horizon	Peuplement	pH	C	N	C:N	P	Ca	Al
		%			mg/kg de sol			
LFH	Forêt mixte	4,69	38,70	1,86	20,80	72,9	3537	637
	Érablière à bouleau	4,96	34	1,79	18,9	64,5	2940	660
	Érablière à hêtre	5,14	35,8	2,11	16,9	64	2984	1394
B	Forêt mixte	4,96	9,54	0,48	19,7	0,84	355	1936
	Érablière à bouleau	5,14	8,5	0,45	18,8	0,36	354	2022
	Érablière à hêtre	5,16	9,91	0,58	16,9	0,74	217	2190

N.B. Les données de sol ont été récoltées et analysées à l'été 2017 par l'équipe de Nicolas Bélanger. Elles n'ont pas été publiées. Les échantillons LFH représentent l'humus forestier alors que les échantillons B proviennent du premier 20 cm de l'horizon B podzolique. Le pH a été mesuré dans l'eau selon un ratio sol : eau de 1 :5. Les concentrations (%) de C et N ont été déterminées par combustion à 1050°C et à l'aide d'un détecteur infrarouge pour le C et thermique pour le N. Les concentrations de P, Ca et Al ont été mesurées suite à une extraction au Mehlich III décrite par Ziadi et Tran (2007). Le P a été dosé par calorimétrie alors que Ca et Al ont été dosés par absorption et émission atomique, respectivement.

Chaque bloc est composé de quatre parcelles de 3m × 3m, dont deux parcelles témoins et deux parcelles réchauffées artificiellement par des câbles chauffants à double conducteur de 120V (Danfoss). Comme illustré à la Figure 4, le différentiel de température entre les parcelles témoins et les parcelles chauffées est d'environ 2°C pour les trois peuplements en 2022. Les câbles ont été enfouis dans le sol en mai 2017 à environ 10cm de profondeur en suivant un patron en slalom avec un espacement d'environ 15cm. Toutefois, les câbles ont seulement été allumés à partir de septembre 2020. Le réchauffement artificiel des sols et l'échantillonnage des parcelles chauffées a débuté en mai 2021, 4 ans après l'installation des câbles dans le sol. Les mesures de R_s et de l'activité

ionique de la solution de sol prises en 2019, soit 2 ans après l'installation des câbles, ont confirmé qu'il n'y avait pas de différence entre les parcelles témoins et les parcelles qui allaient être chauffées. Les effets de l'installation des câbles sur les sols n'étaient donc plus perceptibles après 2 ans. Cela confirme qu'il n'était pas nécessaire de créer des tranchées dans les parcelles témoins pour simuler les perturbations engendrées par la mise en place des câbles dans les parcelles chauffées.

Le réchauffement des parcelles chauffées se fait durant la période sans neige de 2021 et 2022, soit de la mi-avril à la mi-novembre, allongeant ainsi la période biologiquement active de 4 à 6 semaines. Pour créer ce différentiel de température, les câbles chauffants sont allumés 15 minutes par heure grâce à un minuteur mécanique pour l'extérieur de type 50124WD (Woods).

Outre les câbles chauffants, il existe plusieurs autres méthodes de réchauffement artificiel du sol. L'utilisation de lampes infrarouges, suspendues à environ 1m au-dessus de la surface du sol, est probablement la méthode qui reproduit le mieux les changements climatiques puisqu'elle permet de réchauffer à la fois l'air et le sol. Néanmoins, les lampes nécessitent énormément d'énergie et le risque de feux de forêt est non négligeable. Les chambres ouvertes (open-top) ou fermées (closed-top), qui créent un effet de serre et qui permettent de réchauffer le sol de manière plus passive, est le dispositif le plus simple à mettre en place, mais il est beaucoup moins précis puisqu'il est difficile de contrôler le différentiel de température. De plus, il tend à réchauffer davantage l'air que le sol – la force du traitement est généralement faible en ce qui a trait au sol. Dans le cadre du projet de réchauffement artificiel du sol à la Station de biologie des Laurentides, la méthode des câbles chauffants a été choisie puisqu'elle est relativement simple à mettre en place lorsque l'électricité est disponible et elle permet de créer un différentiel de température considérable et avec relativement de précision (Aronson et McNulty, 2009).

Chacune des parcelles comprend deux sondes de température et deux sondes de potentiel hydrique du sol de type Watermark (Spectrum Technologies), un enregistreur de données de type WatchDog 1650 Micro Station (Spectrum Technologies) et quatre collets circulaires en PVC (diamètre intérieur de 15cm ; surface de 177cm²) sur lesquels sont déposées les chambres de flux gazeux lors de l'échantillonnage (Figure 3). Les données de température et de potentiel hydrique du sol mesurées par les sondes sont enregistrées

chaque heure. La différence du potentiel hydrique entre les parcelles chauffées et les témoins spatiaux en 2022 est illustrée aux Figures 5 et 6. À noter que le potentiel hydrique du sol s'exprime généralement par des valeurs négatives, ce qui veut dire que plus le sol s'assèche, plus le potentiel hydrique est négatif. Toutefois, pour des raisons pratiques, nous avons choisi d'exprimer le potentiel hydrique du sol par des valeurs positives. Dans ce cas, plus la valeur du potentiel hydrique est positive, plus le sol est sec et le potentiel est faible. À l'inverse, une valeur qui se rapproche de zéro indique un sol plus humide et un potentiel hydrique élevé. Malheureusement, des problèmes techniques ont affecté la qualité des données hydroclimatiques des sols en 2021. Ce problème fut complètement résorbé en 2022. De ce fait, certaines analyses ont été limitées par des trouées dans les données de 2021, alors que certaines inférences ont été développées qu'à partir des données de 2022.

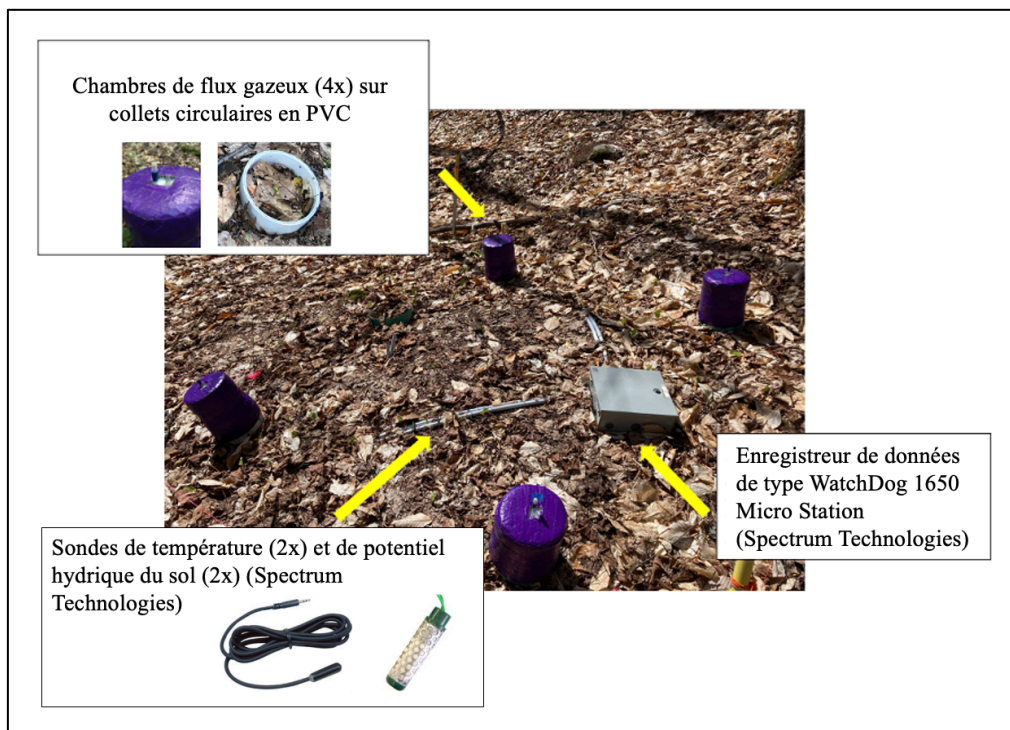


Figure 3. Composantes de chacune des parcelles de 3m x 3m.

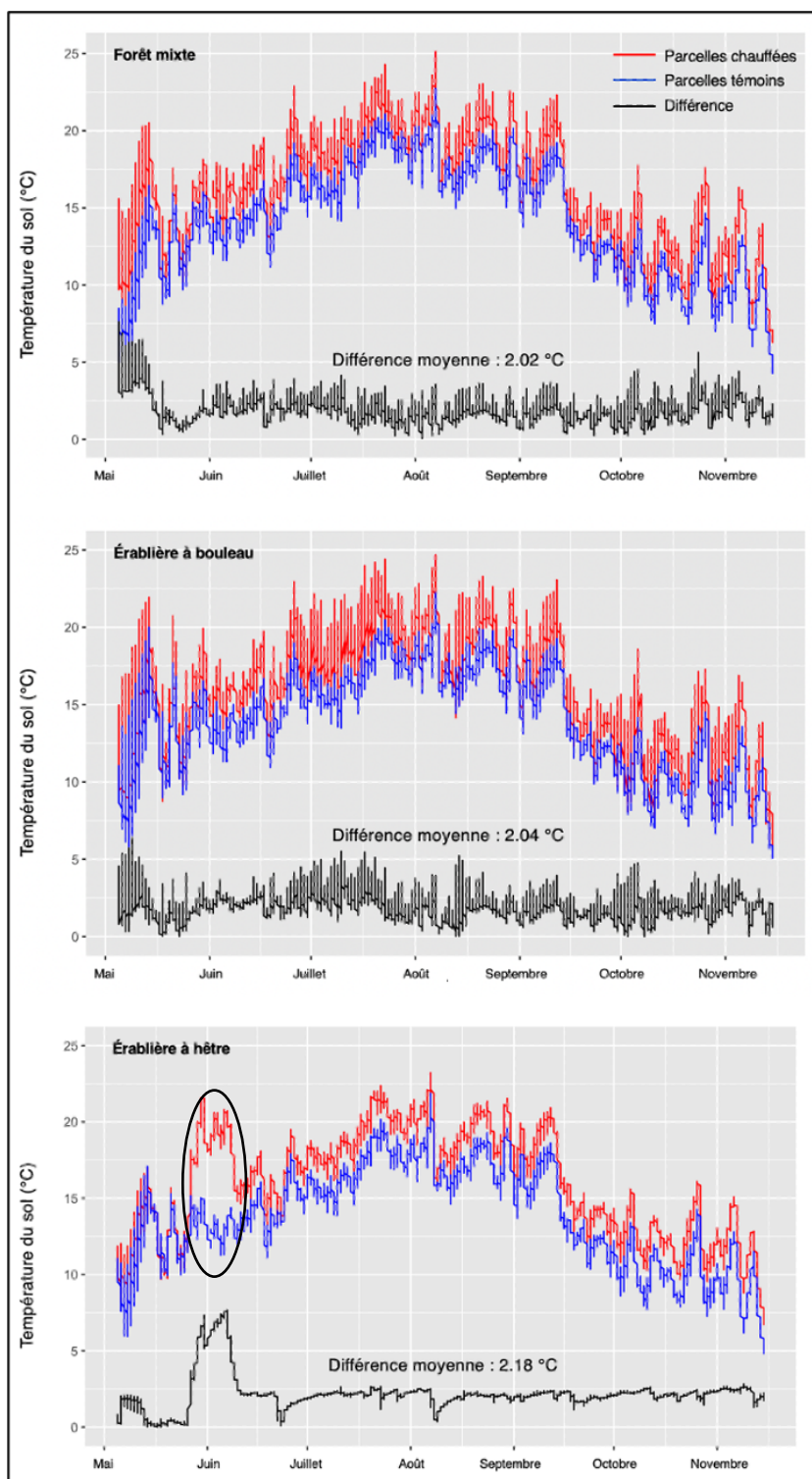


Figure 4. Variations saisonnières de la température du sol de mai à octobre 2022 pour les parcelles chauffées et les parcelles témoins des trois peuplements ainsi que la différence de température moyenne entre les traitements.

N.B. La région encerclée dans le graphique de l'érablière à hêtre correspond à des valeurs de température du sol anormales dans les parcelles chauffées. Ces anomalies sont attribuables à une erreur de branchement du minuteur électrique dans le bloc 8 en juin 2022 à la suite de la perte de courant qui a suivi l'importante tempête de vent en mai.

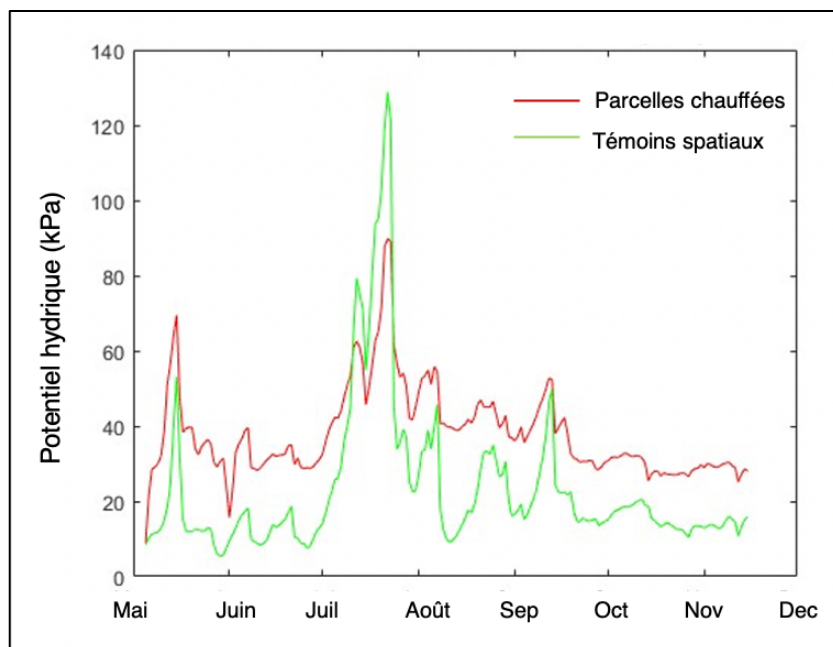


Figure 5. Variations saisonnières du potentiel hydrique des parcelles chauffées et des témoins spatiaux de tous les peuplements confondus de mai à novembre 2022. Notez que la mauvaise qualité des données ne nous a pas permis de faire un montage similaire en 2021.

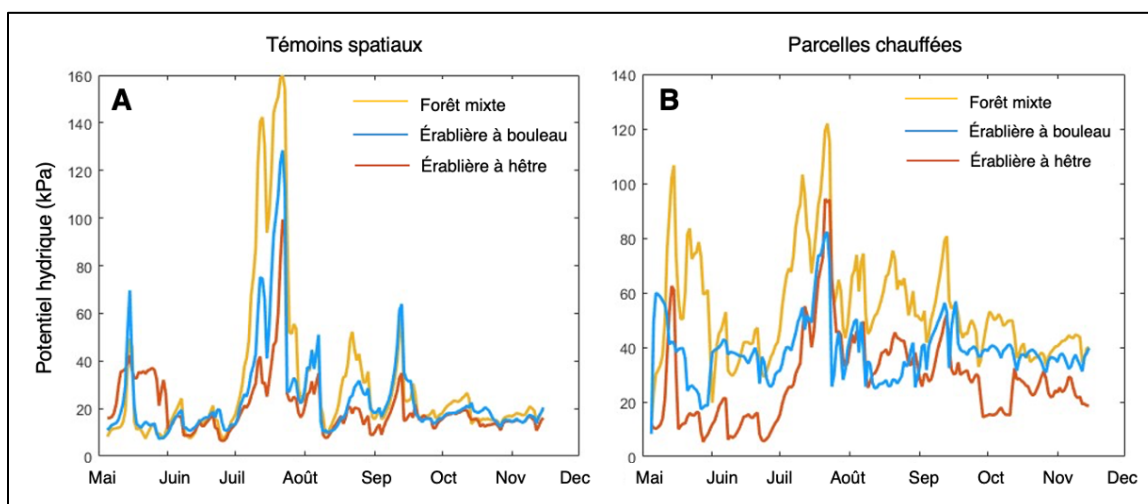


Figure 6. Variations saisonnières du potentiel hydrique de la forêt mixte (jaune), l'érablière à bouleau (orange) et l'érablière à hêtre (bleu) pour les témoins spatiaux (A) et les parcelles chauffées (B) de mai à novembre 2022.

Méthodes de terrain et de laboratoire

Les données de flux gazeux ont été récoltées avant le début du réchauffement artificiel en 2019 et 2020 par Bélanger et al. (2021) et après le début du réchauffement en 2021 et 2022 dans le cadre de ce mémoire de maîtrise. Les données de R_s des parcelles chauffées de 2021 et 2022 peuvent donc être comparées à des témoins temporels (toutes les parcelles avant le début du réchauffement en 2019 et 2020) et à des témoins spatiaux (parcelles témoins après le début du réchauffement en 2021 et 2022). L'échantillonnage effectué dans le cadre de cette maîtrise a eu lieu toutes les deux semaines durant la période sans neige de 2021 et toutes les semaines durant la période sans neige de 2022. Pour ce faire, des chambres isolées et ventilées (diamètre intérieur de 15,5cm; surface de 177cm²; volume de 4,56L avec le collet) et munies d'un site d'injection Interlink IV (Baxter) sont déposées sur chacun des quatre collets d'une parcelle et le gaz est prélevé à l'aide d'une seringue de 20ml munie d'une aiguille de calibre 25, ou 5/8 de pouce (Figure 7). Le gaz qui s'accumule dans les chambres est échantillonné sur une période de 20 minutes à intervalle de 5 minutes (t0, t5, t10, t15, t20). Pour chaque temps, le gaz est échantillonné de manière cumulative; 5ml est extrait de chacune des quatre chambres pour un total de 20ml. L'échantillonnage cumulatif permet de prendre en compte la variabilité spatiale du flux de CO₂ à l'intérieur de la parcelle (Arias-Navarro et al., 2013). L'échantillon récolté est ensuite transféré dans une fiole Exetainer (LabCo) de 12ml mise sous vide au préalable (ca. 0,005 atmosphère). Pour chaque bloc, la température, l'humidité et la pression de l'air sont mesurées au moment de l'échantillonnage à l'aide d'un enregistreur de données de type WatchDog 1650 Micro Station (Spectrum Technologies) et d'une sonde de pression (Spectrum Technologies).



Figure 7. Démonstration de l'échantillonnage du flux gazeux. Crédit photo : Nicolas Bélanger, 2019.

Le contenu des fioles est ensuite analysé en laboratoire (Figure 8) par spectroscopie à cavité optique à l'aide de l'analyseur de gaz isotopique G2201-i (Picarro). Les fioles sont placées dans un passeur d'échantillons de type SAM (OpenAutoSampler) qui fournit les échantillons de gaz à l'analyseur par l'entremise d'un air ultra-zéro (i.e. exempt de carbone). Avant l'analyse, la vapeur d'eau contenue dans les échantillons gazeux est retirée à l'aide d'un déshydrateur (monotube) de gaz de type Nafion™ (PermaPure). On obtient ainsi la concentration de CO₂ et CH₄ pour chaque temps (t₀, t₅, t₁₀, t₁₅, t₂₀). À partir de ces concentrations ponctuelles (ppm), les flux de CO₂ et CH₄ (mg/m²/h) sont ensuite estimés à l'aide du package HMR dans R qui permet d'ajuster les données de t₀ à t₂₀ à un modèle linéaire (Perderson et al. 2010). Nous avons opté pour le modèle linéaire puisque c'est celui qui permettait le meilleur ajustement de 95% des échantillons de flux gazeux récoltés et qui procurait des résultats cohérents pour le 5% restant (Kutzbach et al., 2007; Görres et al., 2014; Kandel et al., 2016).

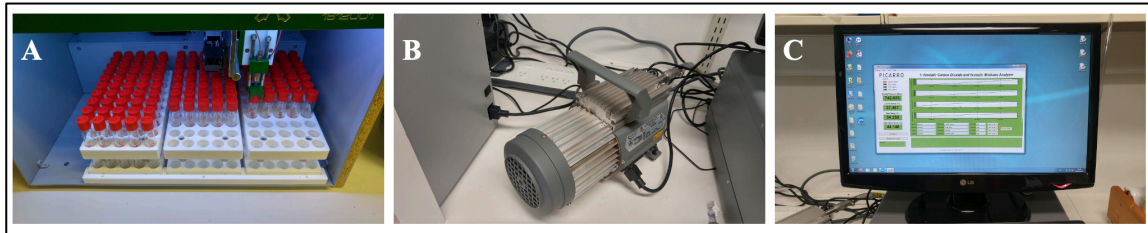


Figure 8. Passeur d'échantillons de type SAM (A), pompe pour le vide (B) et analyseur de gaz isotopique G2201-i (C).

Finalement, l'activité ionique de la solution de sol a été mesurée à l'été 2021 et 2022 dans chacune des parcelles comme proxy de la disponibilité des éléments nutritifs tels que NO₃⁻, NH₄⁺, Ca, Mg, K, P, Fe et Mn. Pour ce faire, deux sondes anioniques et deux sondes cationiques de type PRS (ou Plan Root Simulator, Western AG Innovations) ont été enfouies dans les coins de chaque parcelle pour une période de 5 semaines, du 2 juin au 14 juillet en 2021 et du 8 juin au 20 juillet en 2022. Durant la période d'incubation des sondes, la résine de la sonde anionique (chargée positivement, sonde orange) adsorbe les anions tels que NO₃⁻, H₂PO₄⁻ et SO₄²⁻ et la résine de la sonde cationique (chargée négativement, sonde mauve) adsorbe les cations tels que NH₄⁺, K⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺ (Figure 9). À la suite de la période d'incubation, les sondes ont été nettoyées avec de l'eau désionisée puis conservées au froid avant de faire une extraction des ions pendant 1 h avec 0,5 M HCl. Les

ions NO_3^- et NH_4^+ ont ensuite été dosés par colorimétrie (Autoanalyser III, Bran and Luebbe) au laboratoire de Western AG Innovations, alors que les autres ions ont été analysés par spectrométrie d'émission optique au plasma à couplage inductif ((ICP-OES, Optima 3000-DV, PerkinElmer). La moyenne des données des quatre sondes anion et cation a ensuite été calculée pour chaque parcelle.

L'utilisation des sondes PRS est maintenant courante en écologie forestière (Hangs et al., 2004; Bilodeau-Gauthier et al., 2013), puisque contrairement aux méthodes conventionnelles d'extraction qui indiquent la disponibilité des nutriments dans le sol à un moment précis seulement, les sondes PRSTM permettent de capturer la dynamique de l'activité ionique de la solution de sol sur une certaine période (Bélangier et al., 2021).

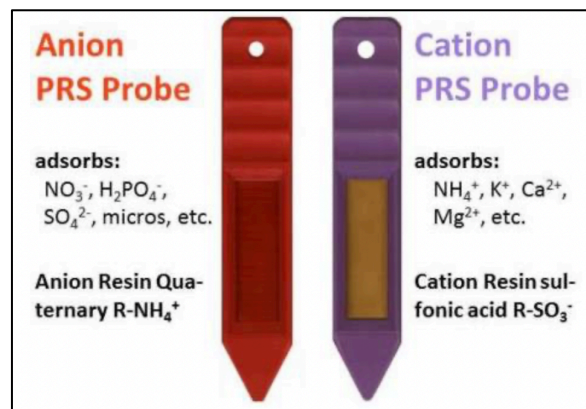


Figure 9. Paire de sondes PRS composée d'une sonde d'anions (orange) et d'une sonde de cations (mauve). Tirée de Western AG Innovations (2023).

Analyse des données

Les données récoltées par Bélangier et al. (2021) ainsi que celles récoltées dans le cadre de cette maîtrise ont été analysées à l'aide du logiciel de visualisation et d'analyse statistique R. À noter que les variables quantitatives et continues ont d'abord été transformées en \sqrt{x} afin d'assurer la normalité de la distribution. Pour les modèles et les analyses de variance, ce sont les données transformées qui ont été utilisées.

Premièrement, nous avons testé des modèles de régression exponentielle simple à l'aide de l'équation $R_s = a \times e^{(b \times \text{température du sol})}$ et ce, par peuplement et par traitement. La valeur de Q_{10} a ensuite été calculée pour chacun des modèles à partir de l'équation $Q_{10} = e^{(b \times 10)}$. Puis, pour préciser l'analyse par bloc, la différence du taux de R_s entre les parcelles

chauffées et témoins (ΔR_s) a été calculée pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (témoins temporels de 2019 et 2020) et pendant le réchauffement (témoins spatiaux de 2021 et 2022) pour chaque bloc.

Une série de régressions linéaires multiples ont ensuite été testées pour tenter d'expliquer R_s (variable dépendante). La température du sol était toujours utilisée comme 1^{ère} variable. Le potentiel hydrique du sol, l'activité ionique de la solution de sol (i.e. les ions azotés, NO_3^- et NH_4^+ , ainsi que PO_4^{3-} et Ca^{2+}) et la présence ou l'absence de conifères, surtout le sapin baumier (variable binaire où 0 = absence et 1 = présence), ont été intégrés comme 2^{ième} variables explicatives, et ce, par peuplement et par bloc, conjointement à la température du sol, pour tenter d'expliquer les variations de R_s . Enfin, les résidus de chacun des modèles de régression exponentielle simple entre R_s et la température du sol ont été analysés à l'aide de modèles de régression exponentielle simple avec les résidus comme variable dépendante et le potentiel hydrique comme variable indépendante.

Résultats

Température du sol

Sur les deux années d'échantillonnage de ce mémoire (i.e. 2021 et 2022), R_s a varié de 36,8 mg $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ dans une parcelle chauffée de l'érablière à hêtre en mai 2022 (Figure 12C) à 791 mg $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{h}$ dans une parcelle chauffée de la forêt mixte en juillet 2022 (Figure 12A). Autant pour les parcelles chauffées que pour les témoins spatiaux, R_s suit un patron saisonnier avec une hausse de mai à juillet-août, suivi d'une baisse jusqu'à la fin de la période sans neige en octobre-novembre (Figure 10).

Ce patron saisonnier de R_s est modulé par la température du sol, qui suit une tendance semblable (Figure 4). Toutefois, cette relation entre R_s et la température du sol suit plutôt une tendance exponentielle pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux des trois peuplements (Figures 11 et 12). Même si les coefficients de détermination des modèles de régression exponentielle simple sont relativement faibles, soit entre 0,27 et 0,44, ils demeurent tout de même significatifs (Tableau 3). Les valeurs de Q_{10} des modèles de régression varient entre 1,85 pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux de l'érablière à bouleau et 3,28 pour les témoins spatiaux de l'érablière à hêtre. De plus, les valeurs de Q_{10} sont supérieures pour les témoins spatiaux que pour les parcelles chauffées

dans la forêt mixte et l'érablière à hêtre, alors qu'elles sont identiques dans l'érablière à bouleau (Tableau 3). En comparant simplement les courbes, on observe que la forêt mixte est le peuplement où R_s est la plus élevée et l'érablière à hêtre où elle est la plus faible, sauf pour les témoins spatiaux de l'érablière à hêtre dont R_s dépasse celle de l'érablière à bouleau à partir d'environ 14°C (Figure 11).

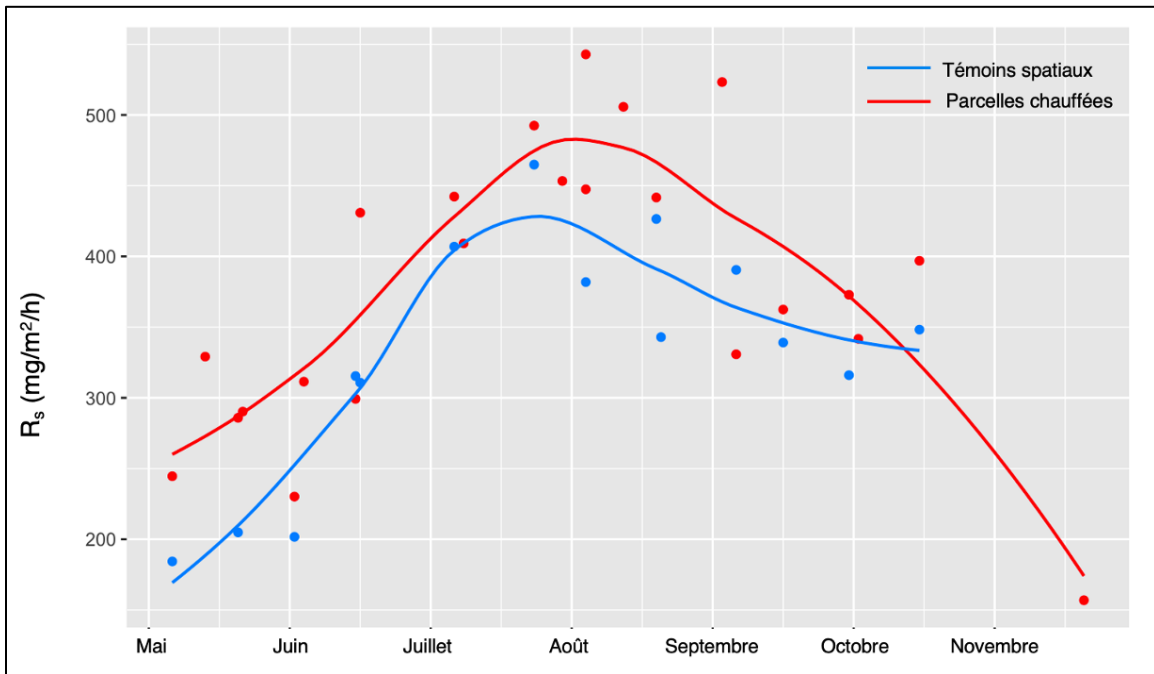


Figure 10. Variations saisonnières de R_s pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux en 2021 et 2022. Les points rouges représentent la moyenne de R_s des parcelles chauffées et les points bleus, la moyenne de R_s des témoins spatiaux pour chaque journée d'échantillonnage effectué en 2021 et 2022.

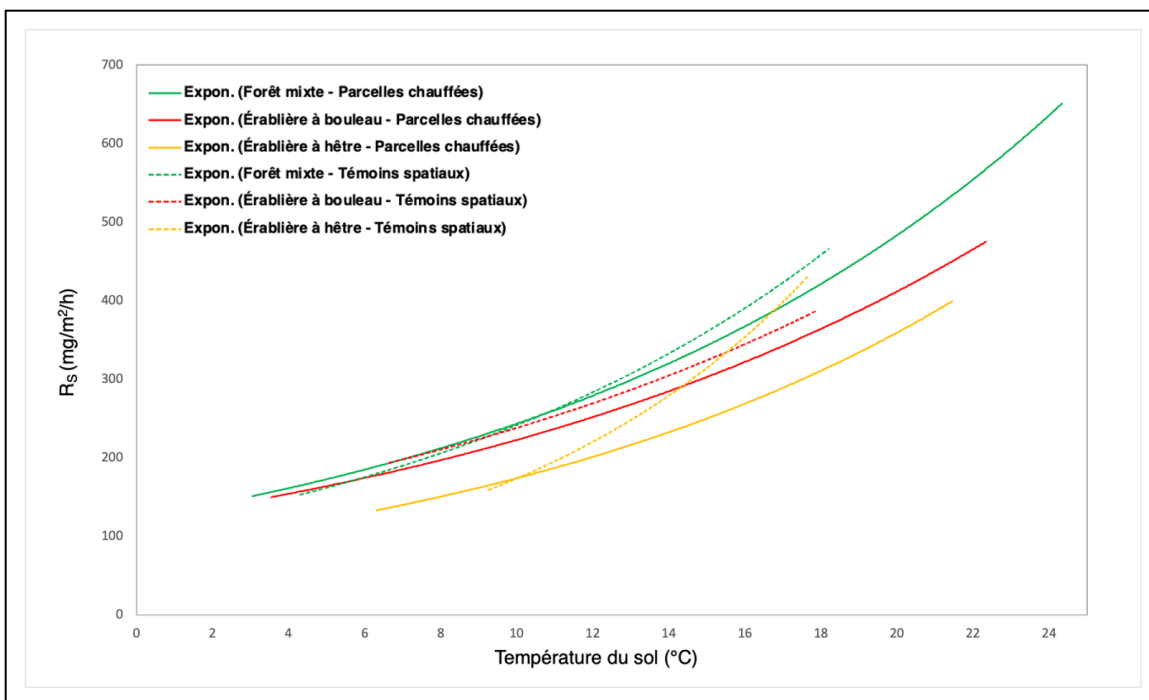


Figure 11. Relation exponentielle entre la température du sol et la respiration du sol (R_s) pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux (2021 et 2022) pour les trois peuplements.

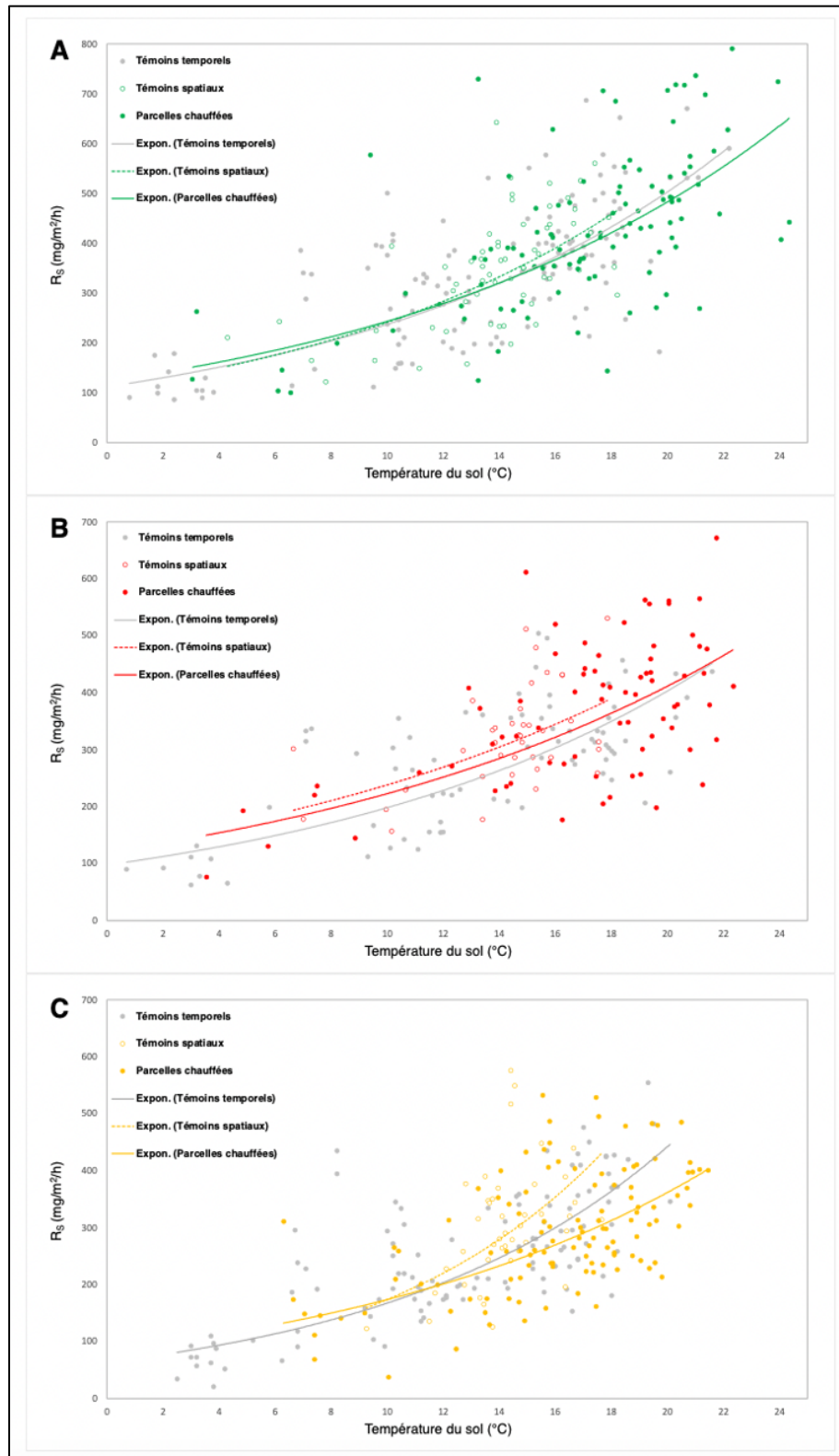


Figure 12. Relation exponentielle entre la température du sol et la respiration du sol (R_s) pour les témoins temporels de 2019 et 2020 et pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux de 2021 et 2022 de la forêt mixte (A), l'érablière à bouleau (B) et l'érablière à hêtre (C).

Tableau 3. Paramètres et valeurs de Q_{10} des modèles de régression exponentielle simple entre la température du sol et la respiration du sol pour chacun des traitements dans chacun des peuplements en 2021 et 2022.

Peuplement	Traitement	n	a	b	Q_{10}	R^2 ajusté	p-value
Forêt mixte	Parcelles chauffées	101	122,44	0,0687	1,99	0,44	3,42e-14 *
	Témoins spatiaux	61	108,34	0,0801	2,23	0,37	1,37e-7 *
Érablière à bouleau	Parcelles chauffées	73	120,42	0,0615	1,85	0,44	9,89e-11 *
	Témoins spatiaux	38	128,43	0,0617	1,85	0,28	0,0004 *
Érablière à hêtre	Parcelles chauffées	112	84,179	0,0726	2,07	0,34	9,52e-12 *
	Témoins spatiaux	42	52,989	0,1187	3,28	0,27	0,0003 *

N.B. L'astérisque () indique que le coefficient de détermination (R^2) du modèle est significatif avec une valeur de p inférieure à 0,05.*

La superposition des modèles de régression de 2019-2020 et 2021-2022 ne démontre aucun effet du chauffage ou une accentuation de R_s en réponse au chauffage, sauf à partir d'un certain seuil de température du sol à partir duquel R_s tend à diminuer (Figure 12). Ce patron n'est toutefois pas systématique, il varie d'un peuplement à l'autre. En effet, pour la forêt mixte (Figure 12A) et l'érablière à bouleau (Figure 12B), la diminution de l'effet du chauffage au-delà d'une certaine température est peu apparente. Toutefois, pour l'érablière à hêtre (Figure 12C), on observe qu'à partir d'un seuil d'environ 10 à 12°C, R_s des parcelles chauffées est plus faible que celle des témoins spatiaux, et cet écart se fait de plus en plus grand avec la hausse des températures.

Quand on analyse encore plus finement les résultats, on observe que l'effet du chauffage artificiel sur R_s n'a pas seulement varié selon les peuplements, mais aussi selon les blocs. En comparant R_s des parcelles chauffées avant et après le début du chauffage à celle des deux témoins (temporels et spatiaux) pour chaque jour d'échantillonnage effectué dans chaque bloc de 2019 à 2022, on observe une tendance assez forte, bien que non généralisable pour l'ensemble des blocs. Pour les années pré-réchauffement, soit 2019 et 2020, la différence de R_s entre les parcelles prévues pour le chauffage et les témoins (ΔR_s) est située autour de 0 mg CO₂/m²/h pour la majorité des blocs. La faible divergence de R_s était attendue et espérée, et confirme la robustesse du dispositif expérimental. À titre d'exemples, nous analysons ici en détail seulement les blocs 2, 5 et 7 pour des raisons de simplicité. Intentionnellement, chaque bloc représente l'un des trois types de peuplement du dispositif. Pour chacun de ces blocs, la médiane du ΔR_s pré-réchauffement est la plus près de zéro, ce qui permet de faire une analyse plus claire de l'effet du chauffage artificiel. Pour l'érablière à bouleau du bloc 2 en 2021 et 2022, le ΔR_s est positif lorsque R_s des

témoins spatiaux est inférieure à 400 mg CO₂/m²/h (Figure 13, Tableau 4). Sous ce seuil, R_s des parcelles chauffées est supérieure à celle des témoins spatiaux. Au-delà de ce seuil, la tendance s'inverse et ΔR_s est généralement négatif, indiquant que R_s dans les parcelles chauffées est plus faible que dans les témoins spatiaux. Le même patron s'observe pour les blocs 5 et 7, mais les seuils se situent plutôt autour de 300 et 350 mg/m²/h, respectivement (Figures 14 et 15, Tableau 4).

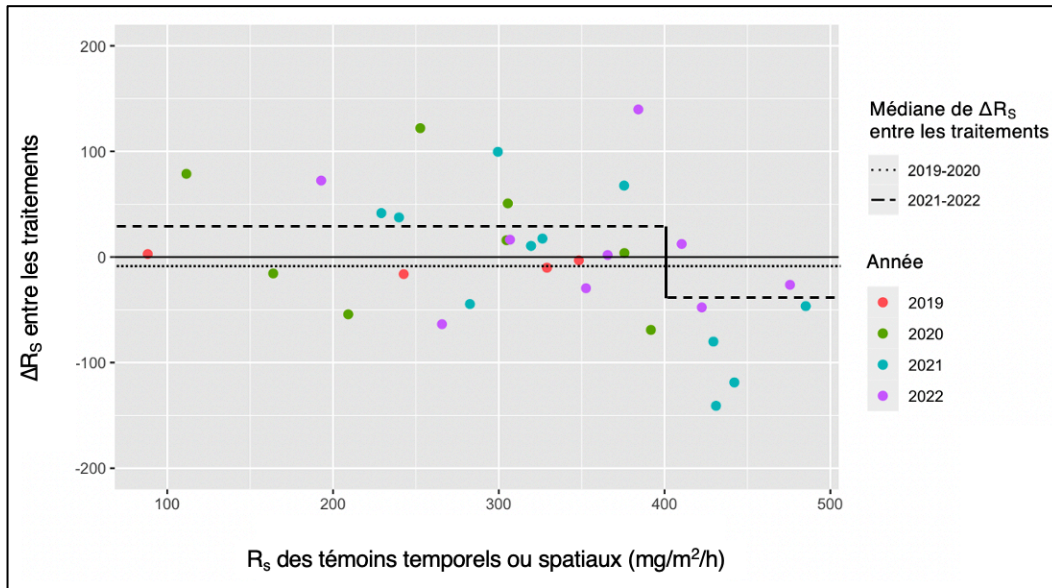


Figure 13. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans l'érablière à bouleau du bloc 2. Les années sont représentées par des points de différentes couleurs, alors que les deux traitillés sont la différence médiane de R_s entre les traitements pour les échantillonnages groupés de 2019-2022 et de 2021-2022. La médiane du groupe de 2021-2022 est divisée en deux à l'endroit où nous avons décelé un point de bascule (ou cassure) dans le nuage de points et d'une médiane distincte.

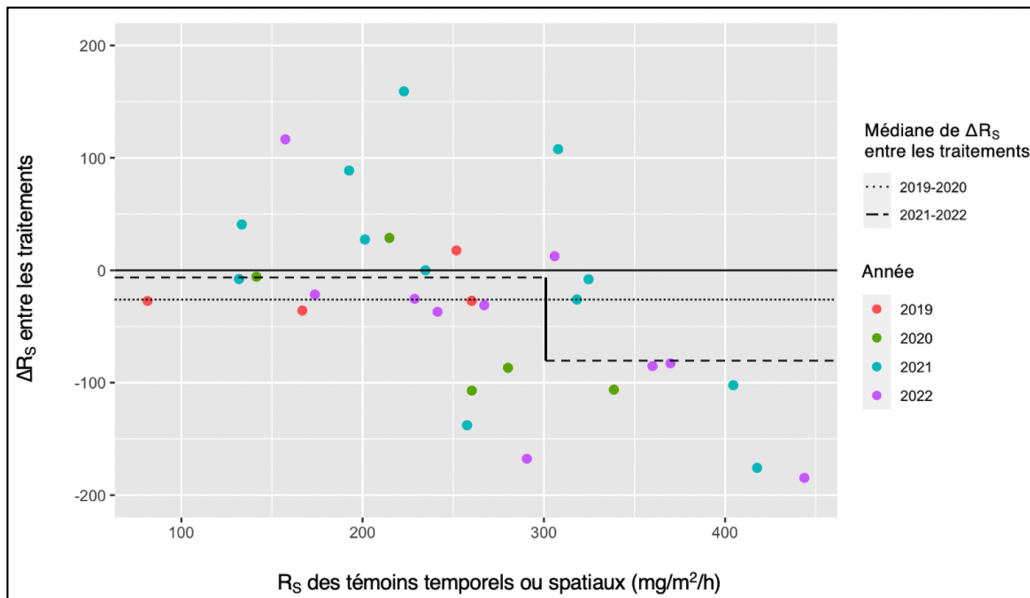


Figure 14. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans l'érablière à hêtre du bloc 5. Les années sont représentées par des points de différentes couleurs, alors que les deux traitillés sont la différence médiane de R_s entre les traitements pour les échantillonnages groupés de 2019-2022 et de 2021-2022. La médiane du groupe de 2021-2022 est divisée en deux à l'endroit où nous avons décelé un point de bascule (ou cassure) dans le nuage de points et d'une médiane distincte.

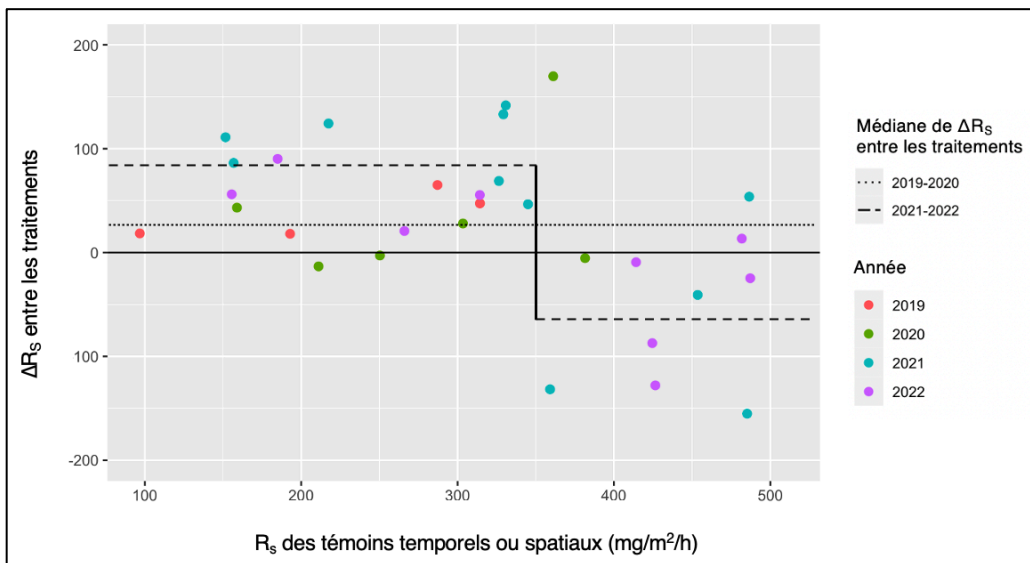


Figure 15. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans la forêt mixte du bloc 7. Les années sont représentées par des points de différentes couleurs, alors que les deux traitillés sont la différence médiane de R_s entre les traitements pour les échantillonnages groupés de 2019-2022 et de 2021-2022. La médiane du groupe de 2021-2022 est divisée en deux à l'endroit où nous avons décelé un point de bascule (ou cassure) dans le nuage de points et d'une médiane distincte.

Le point de bascule dans le nuage de points varie d'un bloc à l'autre, allant de 300 à 500 mg CO₂/m²/h. Il est aussi visible dans la majorité d'entre eux, soit dans les blocs 2, 3, 4, 5, 7 et 8 (Tableau 4). Pour l'ensemble des peuplements, les valeurs de R_s des témoins spatiaux se situant entre 300 et 500 mg CO₂/m²/h correspondent à une plage de températures du sol d'environ 12 à 18°C (Figure 11). Ce patron dans le nuage de points s'observe aussi dans le bloc 4 (Figure S1), mais ΔR_s se rapproche de zéro et n'atteint pas de valeurs négatives. Ce qui diffère passablement des autres blocs, toutefois, c'est que la médiane de ΔR_s de l'échantillonnage groupé de 2019-2020 se situe au-dessus de zéro, ce qui signifie qu'avant le début du chauffage, R_s des parcelles chauffées était déjà plus élevée que R_s des parcelles témoins. Les blocs 1 et 6 sont les deux seuls blocs où ce patron est peu apparent, voire absent. On remarque plutôt qu'il n'y a qu'une seule médiane de ΔR_s pour l'échantillonnage groupé de 2021-2022 et que celle-ci est supérieure à celle de l'échantillonnage groupé de 2019-2020. Contrairement aux autres blocs, on ne perçoit pas de point de bascule dans les blocs 1 et 6 (Figures S2 et S3) à partir duquel R_s des parcelles chauffées diminue jusqu'à devenir plus faible que R_s des témoins spatiaux, ce qui indique que le chauffage accentue R_s sur toute la période d'échantillonnage, allant de taux faibles de R_s jusqu'aux taux élevés de R_s. Puisque les blocs dans lesquels on perçoit le point de bascule induit par le chauffage artificiel sont répartis dans les trois peuplements, on ne peut pas affirmer que la tendance est spécifique à un type de peuplement en particulier. L'affaiblissement de l'influence du chauffage artificiel sur R_s, voire une influence négative sur R_s, est apparent au-delà d'un seuil variant entre 300 et 500 mg CO₂/m²/h pour tous les types de peuplements.

Tableau 4. Point de bascule à la baisse de R_s (seuil) induit par le chauffage artificiel du sol pour chacun des blocs. NA signifie l'absence d'un point de bascule.

Peuplement	Bloc	Seuil (mg/m ² /h)
Forêt mixte	1	NA
	4	500
	7	350
Érablière à bouleau	2	400
	6	NA
Érablière à hêtre	3	400
	5	300
	8	300

De plus, ce qui apparait commun aux trois types de peuplements pour l'échantillonnage fait dans le cadre de cette maîtrise, c'est l'affaiblissement de l'influence de la température du sol sur R_s au-delà d'un seuil de température du sol dans les plages de températures allant de 12 à 18°C, et ce, autant pour les parcelles chauffées que pour les témoins spatiaux. Nous avons choisi de faire les analyses selon un seuil de température du sol de 15°C, soit la moyenne de l'intervalle de 12 à 18°C observé précédemment. En effet, entre 0 et 15°C, les coefficients de détermination des relations exponentielles entre la température du sol et R_s se situent entre 0,14 et 0,62 et les relations sont presque tous significatives, alors que les coefficients se trouvent plutôt entre -0,06 et 0,13 entre 15 et 25°C et les relations sont beaucoup moins (ou pas) significatives (Tableau 5).

Tableau 5. Résultats des modèles de régression exponentielle de R_s à une variable (i.e. température du sol) pour les intervalles de 0 à 15°C et 15 à 25°C pour les parcelles chauffées et les témoins spatiaux de chacun des blocs en 2021 et 2022.

Peuplement	Traitement]0-15]°C]15-25]°C		
		n	R ² ajusté	p-value	n	R ² ajusté	p-value
Forêt mixte	Chauffé	27	0,26	0,004 *	74	0,13	0,0008 *
	Témoin	41	0,29	0,0001 *	20	0,004	0,31
Érablière à bouleau	Chauffé	18	0,62	5,75e-5 *	55	0,04	0,07
	Témoin	22	0,28	0,006 *	16	-0,06	0,75
Érablière à hêtre	Chauffé	36	0,14	0,02 *	76	0,05	0,03 *
	Témoin	32	0,33	0,003 *	10	-0,06	0,52

N.B. L'astérisque () indique que le coefficient de détermination (R^2) du modèle est significatif avec une valeur de p inférieure à 0,05.*

Potentiel hydrique, activité ionique de la solution de sol et présence de conifères

Autant pour l'ensemble des données qu'à l'échelle du peuplement ou du bloc, ni l'ajout du potentiel hydrique du sol ou de l'activité ionique de N, P et Ca dans la solution de sol ont amélioré la prédiction de R_s de 2021 et 2022 avec la température du sol comme première variable explicative. Par exemple, lorsqu'on fait intervenir l'effet de la température du sol comme seule variable dans un modèle de régression exponentielle ou la température et le potentiel hydrique du sol comme 1^{ère} et 2^{ème} variables, respectivement, dans un modèle de régression linéaire multiple, on observe que pour la majorité des blocs, les coefficients de détermination et la significativité sont plus élevés pour les modèles à une variable (Tableau 6). En effet, la température du sol est la variable qui explique le mieux la variabilité de R_s dans les huit modèles à deux variables. Pour l'ensemble des blocs, l'effet de la température du sol sur R_s est significatif, alors que l'influence du

potentiel hydrique du sol sur R_s est très marginale, voire absente. Bien que les coefficients de détermination des modèles du Tableau 6 soient plus faibles pour l'érablière à hêtre des blocs 5 et 8, ils demeurent tout de même significatifs avec une valeur de p inférieure à 0,05. Les régressions exponentielles réalisées à partir des résidus des régressions exponentielles entre R_s et la température du sol, ne démontrent pas non plus de relation significative avec le potentiel hydrique.

Tableau 6. Résultats des modèles de régression exponentielle de R_s à une variable (i.e. température du sol) et des modèles de régression linéaire à deux variables (i.e. température et potentiel hydrique du sol) pour chacun des blocs en 2021 et 2022.

Peuplement	Bloc	n	Modèle à une variable		Modèle à deux variables	
			R^2 ajusté	p-value	R^2 ajusté	p-value (modèle)
Forêt mixte	1	47	0,65	5,83e-12 *	0,61	4,83e-10 *
	4	62	0,41	1,46e-8 *	0,44	1,24e-8 *
	7	53	0,43	6,45e-8 *	0,39	1,96e-6 *
Érablière à bouleau	2	61	0,43	6,60e-9 *	0,39	2,63e-7 *
	6	50	0,36	2,41e-6 *	0,32	4,33e-5 *
Érablière à hêtre	3	43	0,63	1,41e-10 *	0,59	6,61e-9 *
	5	57	0,19	0,0005 *	0,14	0,006 *
	8	54	0,2	0,0005 *	0,18	0,003 *

N.B. L'astérisque () indique que le coefficient de détermination (R^2) du modèle est significatif avec une valeur de p inférieur à 0,05.*

Les analyses de régressions multiples avec les données de N, P et Ca dans la solution de sol comme deuxième variable explicative suggèrent des résultats semblables (résultats non illustrés). Sauf dans de rares cas, la puissance explicative des nutriments n'est presque jamais significative. Pour les blocs de la forêt mixte, les données de 2022 générées à partir des sondes PRSTM suggèrent tout de même que l'activité en NH_4-N dans la solution de sol des parcelles chauffées est plus faible que dans les parcelles témoins, même si cette différence n'est pas significative compte tenu d'une assez grande différence entre les blocs (Figure 16).

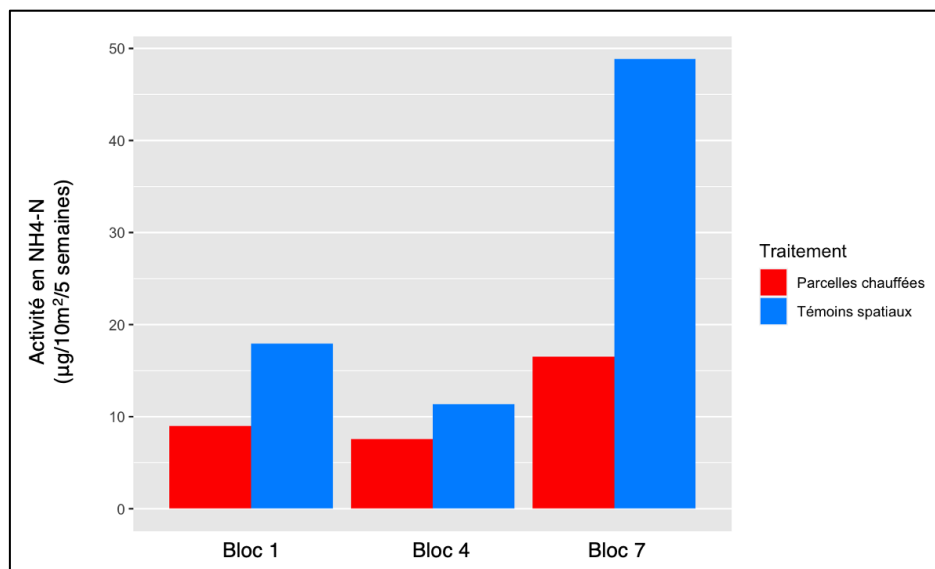


Figure 16. Activité en NH₄-N dans la solution de sol des parcelles chauffées (rouge) et les témoins spatiaux (bleu) des blocs 1, 4 et 7 de la forêt mixte mesurée sur une période de 5 semaines à l'été 2022. Il s'agit d'une (seule) mesure intégrative, ce qui ne permet pas de générer une mesure de dispersion.

L'ajout d'une variable binaire représentant la présence ou l'absence de conifères (principalement le sapin baumier) au modèle de régression ne permet pas non plus d'améliorer la prédiction de R_s dans les parcelles chauffées en 2021-2022. Le coefficient de détermination est en effet de 0,38 et de 0,36 pour le modèle exponentiel à une variable (température du sol) et le modèle linéaire à deux variables (température du sol et présence de conifères), respectivement (résultats non illustrés). Cependant, la puissance explicative de la variable binaire est significative et positive (valeur de p de 0,002) et il n'y a pas de corrélation entre la température du sol et la variable binaire. Ce résultat suggère que la présence de sapin baumier vient moduler en partie R_s mais qu'un modèle linéaire multiple n'est probablement pas la meilleure approche pour expliquer R_s .

Discussion

Effets du chauffage sur R_s

Effet de la hausse artificielle des températures

La hausse initiale de R_s concorde avec les résultats d'études menées dans divers types d'écosystème qui ont démontré qu'une augmentation naturelle de la température se traduit généralement par une accentuation de R_s (Schlesinger et Andrews, 2000). La température du sol est en effet la variable abiotique qui exerce le plus grand contrôle sur les variations spatio-temporelles de R_s (Raich et Schlesinger, 1992). La majorité des études en forêt tempérée mettent en lumière une relation curvilinéaire et positive forte entre R_s et la température (Bélanger et al., 2021; Boone et al., 1998; Davidson et al., 1998; Epron et al., 1999; Melillo et al., 2017).

Dans le cadre de notre étude, les coefficients de détermination des modèles de régression exponentielle simple des parcelles chauffées et des témoins spatiaux des trois peuplements (données de 2021 et 2022) démontrent des relations relativement faibles entre R_s et la température (entre 0,27 et 0,44), même s'ils demeurent tous significatifs. En comparaison, Bélanger et al. (2021) ont rapporté des coefficients de détermination allant de 0,55 à 0,65 pour les modèles de régression exponentielle à partir du même dispositif expérimental avant le début du réchauffement artificiel du sol (données de 2019 et 2020). La baisse de la puissance explicative de la température sur R_s peut en partie s'expliquer par un échantillonnage plus petit en 2021 et 2022 qu'en 2019 et 2020.

Toutefois, nous avons aussi observé que la force et la significativité des régressions varient beaucoup selon les intervalles de température et de ce fait, la plus faible puissance explicative ne peut être attribuable qu'à l'échantillon. En effet, pour l'ensemble des peuplements et des traitements, les relations exponentielles entre la température et R_s étaient beaucoup plus fortes sous 15°C, i.e. pour la plage de 0 à 15°C, qu'au-delà de ce seuil, i.e. pour la plage de 15 à 25°C. Autrement dit, l'effet de la température s'affaiblissait considérablement pour la plage de températures la plus élevée. Pour la forêt mixte et l'érablière à hêtre, les valeurs de Q_{10} des modèles de régression illustrent cette baisse de sensibilité de R_s à des températures plus élevées puisque le Q_{10} des parcelles chauffées est inférieur à celui des témoins spatiaux. Or, les températures générées par le traitement de chauffage ne sont pas anormalement chaudes par rapport à la littérature, et cette baisse de

puissance explicative sous les températures les plus élevées n'est pas non plus commune dans la littérature. Notamment, les études antérieures qui se sont attardées à l'effet d'un réchauffement artificiel sur R_s démontrent généralement une baisse de la sensibilité des sols au chauffage (i.e. baisse du Q_{10}) sur le long terme, c'est-à-dire au moins 5 ans, en raison d'une combinaison de phénomènes comme l'acclimatation thermique des microorganismes, la réduction des réserves de carbone labile et l'assèchement des sols (Kirschbaum 2004; Knorr et al., 2005; Melillo et al., 2017). Toutefois, la modification du Q_{10} ne se traduit pas nécessairement par un affaiblissement important de la relation entre la température du sol et R_s , comme nous l'avons observé dans cette étude.

Nous avons aussi observé une cassure de R_s dans les parcelles chauffées au-delà d'un seuil de R_s . En effet, pour la majorité des blocs, R_s des parcelles chauffées plafonne, voire diminue, lorsque R_s des témoins spatiaux atteint un seuil de 300 à 500 mg CO₂/m²/h. Selon nos régressions exponentielles, cette plage de valeurs correspond à 12 à 18°C (une moyenne de 15°C), soit une transition approximative entre les classes de température du sol que nous avons modélisées et discutées ci-dessus (i.e. 0-15°C et 15-25°C). Ces résultats suggèrent une limite de R_s dans l'érablière à bouleau jaune au Québec dans le contexte de la hausse prévue des températures. À première vue, ces résultats sous-tendent l'idée que l'ampleur de la boucle de rétroaction positive entre le réchauffement climatique et les émissions de CO₂ des sols (Raich et Schlesinger, 1992; Schlesinger et Andrews, 2000) pourrait être limitée, du moins pour le domaine bioclimatique sous étude. Dans ce sens, avant de plafonner, voire diminuer sous l'effet d'un réchauffement du sol trop important, R_s pourrait atteindre des valeurs passablement plus élevées, tout dépendant de l'influence et de l'interaction de plusieurs autres variables climatiques et environnementales, comme la disponibilité en eau.

Effet de l'assèchement et de la disponibilité en nutriments

Notre premier réflexe était d'associer la perte de puissance de la relation entre la température du sol et R_s au-delà de 15°C à un effet d'assèchement induit par le réchauffement artificiel. En effet, puisque l'effet net du réchauffement des sols sur R_s dépend de l'équilibre entre l'effet de la hausse des températures et l'effet de la baisse de l'humidité du sol (Wang et al., 2021), R_s peut être affectée à la baisse lorsque l'assèchement

est trop marqué et que la teneur en eau du sol devient un facteur limitant pour l'activité microbienne. L'activité microbienne est maximale à l'intérieur d'un certain intervalle de teneur en eau (Schlesinger, 2020). Ainsi la décomposition de la matière organique par les communautés microbiennes peut être réduite, voire inhibée, lorsque la teneur en eau du sol est trop faible ou trop élevée (Borken et al., 2005; Scopp et al., 1990). Pour des sols forestiers bien drainés comme ceux à l'étude, le déficit hydrique a été identifié comme un facteur pouvant moduler R_s . C'est ce qui a été démontré par Davidson et al. (1998) dans une forêt tempérée relativement similaire à celle de Saint-Hippolyte. Pour la période d'échantillonnage, soit de 1995 à 1996, le flux de CO_2 mesuré par Davidson et al. était prédit avec une grande précision à partir de la température du sol, sauf durant une sécheresse importante pendant la saison estivale de 1995. Pour cette période spécifiquement, le flux de CO_2 mesuré ne suivait plus une fonction avec la température du sol, mais plutôt une fonction tenant compte à la fois à l'effet de la température et de la teneur en eau du sol.

C'est donc sur cette base que nous avons initialement pensé que la disparition de la relation entre la température du sol et R_s à partir d'un seuil autour de $15^\circ C$ était nécessairement associée à des valeurs de teneur en eau du sol se trouvant sous des seuils optimaux pour la composante hétérotrophe (i.e. R_h). Cependant, l'intégration du potentiel hydrique du sol dans les modèles de régression linéaire multiple, conjointement à la température, n'a pas augmenté la prédiction de R_s , et ce, pour aucun bloc ni traitement. Même en séparant la base de données selon les plages de températures plus froides et plus chaudes séparément, i.e. soit sous et au-dessus de $15^\circ C$, la température s'est toujours avérée la variable qui influence le plus R_s , malgré un affaiblissement de la relation au-dessus de $15^\circ C$.

Contrairement à ce qui était attendu, nous n'avons trouvé aucune façon statistique pour démontrer que l'effet du potentiel hydrique du sol joue un rôle important sur les variations de R_s , surtout lorsque des températures élevées étaient atteintes. C'est un résultat pour le moins surprenant, surtout que Bélanger et al. (2021), un peu de la même façon que Davidson et al. (1998) l'ont fait, ont identifié le potentiel hydrique du sol comme une variable apportant une puissance explicative non négligeable avec la température sur l'ensemble des données de R_s de 2019 et 2020.

L'année 2022 fut particulièrement arrosée alors que la saison 2021 était une année ponctuée par davantage de chaleurs et de faibles précipitations estivales. En 2022 plus spécifiquement, on peut donc penser que le chauffage artificiel du sol n'a pas engendré un assèchement suffisamment important pour créer un déficit hydrique et des limitations pour la composante hétérotrophe. C'est seulement durant la période la plus chaude de l'été 2022, soit pour une bonne partie de juillet, que le potentiel hydrique du sol a atteint des valeurs élevées (50 kPa ou plus), mais ces valeurs ne démontrent pas des conditions particulièrement sèches comparativement aux années précédentes où la fréquence des valeurs atteignant plus de 100 kPa était élevée (ex. été 2019, printemps 2020, Bélanger et al. 2021; Courcot, 2023). Il faut dire également que l'influence de la disponibilité en eau sur R_s ne dépend pas seulement de l'ampleur de l'assèchement qui accompagne le réchauffement artificiel, mais aussi des conditions hydriques initiales du site (Wang et al., 2021). En effet, les conditions antécédentes doivent être considérées pour expliquer la réponse des écosystèmes aux changements dans les patrons de précipitations et de sécheresses (Liu et al., 2016).

De plus, pour cette période la plus chaude en 2022, nous avons observé que le potentiel hydrique du sol des parcelles chauffées était plus faible que celui des témoins spatiaux, alors qu'il était plus élevé pour le reste de la période d'échantillonnage (Figure 5), malgré des sols toujours plus chauds. Il est possible que les plantes de sous-bois dans les parcelles chauffées se soient adaptées à ces conditions estivales très chaudes en fermant leurs stomates, réduisant ainsi les pertes en eau par transpiration et conservant la ressource plus efficacement que dans les témoins où les plantes de sous-bois n'ont pas à subir et réagir à des conditions aussi chaudes. D'autres études proposent des mécanismes semblables dans d'autres écosystèmes soumis à des déficits hydriques récurrents comme dans les milieux semi-arides (Eamus, 1999) et moins récurrents comme dans les climats tempérés (Bréda et al., 2006). Malheureusement, la mauvaise qualité des données hydroclimatiques des sols de 2021 ne nous a pas permis de faire une analyse robuste pour les deux années complètes. Des suivis supplémentaires sont nécessaires pour valider cette hypothèse, notamment en mesurant la conductivité stomatique des plantes de sous-bois. Il est toutefois possible que pendant les périodes les plus chaudes de l'été, certains

mécanismes de conservation de la ressource en eau se mettent en opération dans l'érablière à bouleau jaune du Québec.

L'intégration de l'activité ionique de la solution de sol (i.e. N, P et Ca) au modèle de régression linéaire multiple n'a été guère plus un succès. Dans le cas de N, par exemple, une teneur en eau du sol plus faible a généralement un effet limitant sur la minéralisation et la disponibilité de N (Borken et Matzner, 2009). On peut ainsi supposer que l'assèchement du sol peut avoir plus ou moins directement un effet sur R_s en influençant la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol. Bélanger et Chaput-Richard (2023) ont mené une étude sur l'effet du chauffage artificiel du sol dans des peuplements à dominance résineuse à la Station de biologie des Laurentides pour conclure que le réchauffement avait peu d'impact sur les taux de décomposition de quatre litières feuillues et que cette absence de réponse était sans doute liée à l'effet combiné et masquant de l'assèchement du sol et de la baisse de la disponibilité de N, notamment NH_4^+ , induit par le traitement. Or, les données récoltées en 2022 dans les blocs des peuplements mixtes suggèrent aussi que l'activité en NH_4^+ de la solution de sol était plus faible dans les parcelles chauffées que dans les témoins spatiaux. Il s'agit d'une variable intégrative couvrant 5 semaines qui ne peut être associée à des flux particuliers, ce qui peut expliquer pourquoi son intégration dans les modèles de régression linéaire multiple n'a pas été concluante.

Effets du type de peuplement sur la réponse des sols au chauffage

Le taux de R_s ainsi que la sensibilité du sol au réchauffement artificiel varient d'un peuplement à l'autre. La forêt mixte est le peuplement où R_s est la plus élevée et l'érablière à hêtre où elle est la plus faible, sauf pour les témoins spatiaux de l'érablière à hêtre dont R_s dépasse celle des autres peuplements à partir d'environ 14°C. Ces résultats concordent avec l'étude de Bélanger et al. (2021) menée dans les mêmes parcelles que la présente étude, mais avant le début du chauffage des sols en 2019 et 2020. En comparaison à l'érablière à bouleau, R_s en forêt mixte était 21% plus élevée et celle dans l'érablière à hêtre 11% plus faible. Les auteurs attribuent le plus haut taux de R_s en forêt mixte au fait que le sapin baumier, qui représente plus de 20% de la surface basale totale des blocs classés comme forêt mixte, se trouve au sud de son aire de répartition, offrant ainsi des conditions hydroclimatiques optimales pour l'activité racinaire et la croissance de l'espèce. La

puissance explicative de la variable binaire (présence ou absence de conifères) dans nos modèles de régression multiple est positive et significative, ce qui indique que le sapin baumier a également exercé de plus forts taux de R_s à la Station de biologie des Laurentides en 2021 et 2022. À l'inverse, les feuillus, comme l'érable à sucre, l'érable rouge, le hêtre, le bouleau jaune et le peuplier à grandes dents, se trouvent au nord de leur aire de répartition, ce qui peut s'avérer limitant en termes de productivité primaire. Les taux de R_s plus faibles sous le couvert de hêtre seraient attribuables aux températures du sol plus basses et à la plus grande récalcitrance de sa litière, limitant ainsi l'activité microbienne et la décomposition (R_h).

Des trois peuplements étudiés, l'érablière à hêtre semble celui qui est le plus sensible au réchauffement artificiel du sol. En effet, les régressions exponentielles entre la température et R_s pour l'ensemble des peuplements démontrent un seuil à partir duquel R_s des parcelles chauffées revient à un taux similaire ou même moindre que R_s des témoins spatiaux (Figure 12). Toutefois, cette tendance est peu apparente pour la forêt mixte et l'érablière à bouleau, alors qu'elle est très marquée pour l'érablière à hêtre. Ces résultats vont à l'encontre de notre hypothèse de départ selon laquelle le taux de R_s le plus faible durant la période la plus chaude de l'été serait sous couvert de conifères en raison de la litière plus acide et sèche.

Érablière à hêtre : la forêt la plus sensible au chauffage artificiel du sol

Contrairement au sol de la forêt mixte qui est peu impacté par le chauffage artificiel, R_s sous couvert de hêtre réagit plus fortement (et négativement) au traitement. Les régressions exponentielles démontrent qu'à partir de 10°C, R_s des parcelles chauffées diminue par rapport à R_s des témoins spatiaux. De plus, cet écart se fait de plus en plus important avec la hausse des températures. Les températures plus élevées correspondent au cœur de la période estivale, et l'on remarque que de juillet à septembre, le potentiel hydrique du sol de l'érablière à hêtre est le plus faible des trois types de peuplements alors qu'il se situe généralement entre les deux autres types de peuplements en dehors de cette période, autant pour les témoins spatiaux que pour les parcelles chauffées (Figure 6). Les conditions plus humides (Figure 6) et froides (Figure 4) sous couvert de hêtre de juillet à septembre s'expliquent fort probablement par la plus forte densité du couvert forestier et

la litière de hêtre qui créent un microclimat du sol particulier. En effet, les données publiées sur la densité des différents couverts forestiers à la Station de biologie des Laurentides démontrent que le pourcentage d'ouverture de la canopée est d'environ 17% pour l'érablière à hêtre (Collin et al., 2017b), comparativement à 24% pour l'érablière à bouleau (Collin et al., 2017b) et 30% pour la forêt mixte (Collin et al., 2018). La litière de hêtre est également abondante, ce qui peut favoriser un effet de paillis et ainsi conserver l'eau du sol plus efficacement (Bélanger et al. 2021).

Même si le sol de l'érablière à hêtre est généralement le plus humide durant la période estivale, c'est tout de même dans ce peuplement qu'on observe la diminution la plus importante de R_s en réponse au chauffage. Ces résultats pourraient être expliqués par la contribution plus importante du flux énergétique des câbles chauffants relativement au flux énergétique total sous le couvert de hêtre. Le traitement de chauffage artificiel est le même sous les trois types de couvert, i.e. le flux énergétique qu'apportent les câbles chauffants est le même partout, et vise l'atteinte d'un différentiel de 2°C entre les parcelles chauffées et les témoins spatiaux. Toutefois, quelques études comprenant des données du flux lumineux dans les différents peuplements à la Station de biologie des Laurentides ont été publiées (Collin et al., 2017b; Collin et al., 2018) et démontrent que le flux lumineux moyen qui atteint directement le sol durant la période de croissance est inférieur sous l'érablière à hêtre que sous la forêt mixte et l'érablière à bouleau (Tableau 7). Notre traitement de chauffage génère un flux énergétique de 540 W dans chacune des parcelles chauffées de 6,76 m² (2,6 × 2,6 m²), soit l'équivalent de 79,9 W/m². Considérant que les câbles chauffants sont en fonction 15 minutes par heure, le flux énergétique réel résultant du traitement est de 20 W/m². Lorsque nous additionnons le flux de la lumière naturelle qui atteint directement le sol au flux des câbles chauffants, on observe que le traitement contribue à 27,6, 32,1 et 41,3% du flux énergétique total pour la forêt mixte, l'érablière à bouleau et l'érablière à hêtre, respectivement (Tableau 7). Ces calculs simples démontrent donc que l'érablière à hêtre est le peuplement où la force du traitement du chauffage est la plus marquée, créant un flux énergétique presque similaire à celui de la lumière naturelle. À partir de ce constat, nous supposons que l'impact du traitement sur le microclimat du sol, incluant le taux d'évaporation, sous couvert de hêtre est plus substantiel, ce qui peut mener à un assèchement différentiel du sol plus marqué que dans l'érablière à bouleau et

la forêt mixte. Ainsi, même si le sol dans l'érablière à hêtre demeure le plus humide, le chauffage pourrait avoir un plus fort impact sur les communautés microbiennes, et ainsi sur la composante hétérotrophe de la respiration, en raison d'une limitation en eau pour des microbes davantage acclimatés à des conditions plus fraîches et humides. À ce stade, il s'agit d'une spéculation, car les résultats des modèles de régressions linéaires multiples pour l'érablière à hêtre n'appuient pas cette hypothèse puisqu'ils ne démontrent pas l'influence du potentiel hydrique sur R_s , même à des températures plus élevées.

Tableau 7. Flux énergétique de la lumière naturelle qui atteint le sol, flux énergétique total (incluant le flux énergétique des câbles chauffants) et contribution du flux énergétique des câbles chauffants au flux énergétique total pour chaque peuplement.

Peuplement	Flux énergétique de la lumière naturelle qui atteint le sol (W/m^2)	Flux énergétique total (W/m^2)	Contribution du flux énergétique des câbles chauffants (%)
Tous les peuplements	41,0	61,0	32,8
Forêt mixte	52,4	72,4	27,6
Érablière à bouleau	42,3	62,3	32,1
Érablière à hêtre	28,4	48,4	41,3

N.B. Les données du flux de la lumière naturelle ont été converties en W/m^2 à partir des données en $mol/m^2/jour$ publiées dans Collin et al. (2017b) et Collin et al. (2018). Le flux énergétique de la lumière naturelle représente la moyenne du flux de lumière qui atteint le sol durant la période de croissance. Le flux énergétique total représente l'addition du flux énergétique des câbles chauffants ($20 W/m^2$) et du flux énergétique de la lumière naturelle.

La comparaison du flux énergétique de la lumière naturelle qui atteint directement le sol au flux énergétique des câbles chauffants permet de démontrer que la force du traitement varie d'un peuplement à l'autre et qu'elle est plus grande pour l'érablière à hêtre. Cependant, il s'agit d'une analyse partielle du flux énergétique qui impacte l'eau du sol. Notamment, il faut aussi considérer la radiation solaire totale (i.e. au sommet de la canopée) et la demande atmosphérique (exprimée par le déficit de pression de vapeur) puisqu'elles varient considérablement tout au long de la période de croissance des arbres et que le taux d'évapotranspiration de tout l'écosystème en dépend (Massmann et al., 2019; Zhang et al., 2014). Le flux de lumière est d'environ 195, 225, 225, 195, 140 et 80 W/m^2 en mai, juin, juillet, août, septembre et octobre, respectivement (Korczynski et al., 2002). Dans ce cas-ci, la contribution du traitement de chauffage artificiel du sol ($20 W/m^2$) est bien moindre, soit 10, 9, 9, 10, 14 et 25% de la radiation solaire totale en mai, juin, juillet, août, septembre et octobre, respectivement. Ces résultats ne remettent pas en cause la validité du traitement

de chauffage, mais ils relativisent son potentiel à assécher le sol et démontrent qu'il est important de considérer le bilan énergétique global pour évaluer l'évolution de la teneur en eau des sols.

Effet du chauffage artificiel du sol peu apparent dans la forêt mixte

Durant la période la plus chaude de l'été, soit en juillet et en août, le potentiel hydrique du sol en forêt mixte est plus élevé que celui des deux autres peuplements (Figure 6), autant pour les parcelles chauffées que les témoins spatiaux. Toutefois, contrairement à notre hypothèse, ceci n'a pas mené à une baisse de R_s . L'effet peu marqué du chauffage sur R_s en forêt mixte pourrait être expliqué par l'importante contribution de R_a à la respiration totale sous ce type de couvert jumelé au faible impact du traitement de chauffage sur le système racinaire des arbres. Dans leur étude, Bélanger et al. (2021) ont démontré que sous couvert de feuillus, R_a représente environ 25% de la respiration totale alors que c'est plutôt 50% sous couvert mixte. Comme expliqué ci-dessus, le rôle important de R_a en forêt mixte est dû aux conditions hydroclimatiques optimales pour l'activité racinaire et la croissance du sapin baumier. Ainsi, il semble raisonnable de penser que le système racinaire est moins influencé par le réchauffement artificiel des sols que les communautés microbiennes puisque les parcelles qui composent le dispositif expérimental sont de faible superficie et qu'elles ne couvrent qu'une fraction du système racinaire des arbres. Considérant que le système racinaire contribue plus à la respiration totale dans la forêt mixte que dans les érablières et que les racines sont probablement moins impactées par les câbles chauffants que les communautés microbiennes, c'est sans doute pour ces raisons que la réponse des sols au réchauffement artificiel est moins marquée en forêt mixte. Autrement dit, la baisse de R_h est probablement compensée par une composante R_a assez stable et importante.

De plus, contrairement aux communautés microbiennes, dont la réponse au chauffage est plutôt immédiate, la réponse du système racinaire se fait généralement sentir après plusieurs années de réchauffement et d'assèchement artificiels des sols. En effet, dans une méta-analyse regroupant des études de réchauffement artificiel menées dans divers types d'écosystème, Wang et al. (2014) ont démontré que la réponse de R_h au chauffage du sol et à l'assèchement qui l'accompagnait dans certaines études, respectivement positive

ou négative, survenait très rapidement, en quelques années seulement, et se stabilisait par la suite. Au contraire, R_a ne subissait aucun changement statistiquement détectable dans les premières années, mais diminuait sur le plus long terme. Ainsi, en forêt mixte, l'effet du chauffage et de l'assèchement pourrait être davantage visible sur le moyen terme, considérant que R_s est davantage modulée par R_a que dans les deux autres peuplements.

Conclusion

Nous avons étudié l'effet d'un réchauffement artificiel du sol de 2°C sur R_s dans trois types de peuplement à la limite de la forêt tempérée décidue, soit la forêt mixte, l'érablière à bouleau et l'érablière à hêtre. Les résultats démontrent que la hausse des températures du sol stimule R_s , mais seulement jusqu'à un seuil d'environ 12 à 18°C, correspondant à des valeurs de R_s de 300 à 500 mg/m²/h pour les témoins spatiaux, à partir duquel l'effet du chauffage sur R_s s'estompe et devient même négatif. La sensibilité du sol au chauffage varie d'un peuplement à l'autre, le seuil de bascule à partir duquel l'effet du chauffage sur R_s s'affaiblit étant moins apparent dans la forêt mixte et l'érablière à bouleau et plus marqué dans l'érablière à hêtre. La plus faible sensibilité du sol en forêt mixte, malgré un sol plus sec, est attribuée à la contribution plus importante de R_a à la respiration totale jumelée au plus faible impact du traitement sur le système racinaire en raison de la petite superficie des parcelles. À l'inverse, la plus forte sensibilité du sol sous couvert de hêtre, malgré un sol plus humide créé par des particularités au niveau de la canopée et de la litière, est attribuée à une plus forte contribution du flux énergétique des câbles chauffants en raison du couvert plus dense qui laisse moins passer la lumière naturelle, ce qui entraîne une modification plus importante des conditions abiotiques du sol (ex. évaporation de l'eau plus marquée) et donc un impact plus important sur la composante hétérotrophe.

Ces résultats confirment en partie notre hypothèse initiale selon laquelle la hausse de la température du sol entrainerait une hausse de R_s , sauf durant la période la plus chaude et sèche de l'été où la teneur en eau serait un facteur limitant. La respiration du sol augmente en effet exponentiellement avec la hausse des températures jusqu'à un certain seuil, mais nous ne parvenons pas à démontrer que ce seuil est associé à une plus faible teneur en eau du sol qui limite R_s . Le potentiel hydrique varie entre les traitements et les

peuplements, mais son influence sur la relation entre la température et R_s est complexe à modéliser, même si nous présumons qu'elle existe. Par exemple, certains processus adaptatifs comme la fermeture des stomates des plantes de sous-bois dans les parcelles chauffées peuvent intervenir et complexifier les relations avec R_s . Bref, même si nous ne sommes pas parvenus à démontrer l'influence du potentiel hydrique sur la relation entre la température et R_s , nous pensons que le seuil à partir duquel l'effet du chauffage s'estompe pourrait être dû à la fois à la baisse de l'effet de la température sur la R_s et à l'assèchement graduel du sol qui limite R_s de manière directe et indirecte en influençant la disponibilité en nutriments du sol. Finalement, les résultats suggèrent un élément intéressant, soit le plafonnement potentiel de R_s en forêt tempérée malgré la hausse des températures. Ces résultats, jumelés à la transition du rôle de certaines régions de la forêt amazonienne et boréale de puit à source de carbone, apportent un questionnement quant au signe et à la magnitude de la rétroaction entre le système climatique et les écosystèmes forestiers dans un contexte de réchauffement du climat.

Nous pensons que notre dispositif expérimental simule relativement bien le réchauffement climatique et les conditions de sécheresse attendues dans les prochaines années dans le sud du Québec. Toutefois, afin de couvrir un plus grand intervalle de conditions hydroclimatiques et ainsi pouvoir simuler avec plus de précision les changements climatiques, nous allons continuer de récolter les données de R_s dans les prochaines années et ajouter quelques mesures, dont la conductance stomatique des plantes de sous-bois. Grâce à une base de données récoltées sur une plus longue période, nous espérons être en mesure de mieux cerner l'influence de l'assèchement induit par le réchauffement du sol sur la relation entre la température et R_s .

Chapitre 3. Discussion générale

Retour sur les résultats

Cette étude concernant l'effet d'un réchauffement artificiel du sol et de l'assèchement qui l'accompagne sur R_s en forêt tempérée décidue démontre que le chauffage mène à une hausse de R_s , mais seulement jusqu'à un seuil de température à partir duquel l'effet s'estompe, voire devient négatif. Ce patron n'est toutefois pas systématique – il varie d'un peuplement à l'autre, mais aussi d'un bloc à l'autre à l'intérieur d'un même peuplement. Alors que la réponse des sols au réchauffement sous couvert de hêtre est plus marquée, l'effet du chauffage dans la forêt mixte et l'érablière à bouleau est très peu apparent. Bien que la sensibilité des sols au chauffage artificiel varie d'un bloc à l'autre, le seuil à partir duquel R_s semble moins influencée par la hausse des températures se situe généralement autour d'un intervalle de R_s des témoins spatiaux de 300 et 500 mg/m²/h, ce qui correspond à des températures du sol entre 12 et 18°C environ.

Pour l'ensemble des peuplements et des traitements, les résultats de l'étude démontrent une relation exponentielle relativement faible entre la température et R_s , probablement due à l'affaiblissement de l'influence de la température du sol sur R_s passé le seuil de 15°C, soit la moyenne de la plage de 12 à 18°C. En effet, sous 15°C, les coefficients de corrélation des modèles de régression exponentielle simple entre R_s et la température du sol sont relativement robustes (0,14 à 0,62) et tous significatifs, alors qu'au-dessus de 15°C, ils se situent sous 0,13.

Les données de potentiel hydrique récoltées dans le cadre de cette étude ne permettent pas de démontrer que l'affaiblissement de l'influence de la température sur R_s ainsi que le seuil à partir duquel l'effet du chauffage s'estompe sont dus à l'assèchement du sol induit par le réchauffement. L'ajout du potentiel hydrique comme variable explicative dans les modèles de régression ne permet pas d'améliorer la prédiction de R_s et ce, pour aucun des peuplements ou blocs. Dans tous les cas, la corrélation entre le potentiel hydrique et R_s est faible et non significative. Nous ne sommes donc pas parvenus à modéliser la relation entre le potentiel hydrique et R_s ni l'influence du potentiel hydrique sur la relation entre la température et R_s , même si nous présumons qu'elles existent, selon la littérature scientifique et d'autres travaux menés à la Station de biologie des Laurentides. Ces résultats démontrent qu'outre les conditions hydroclimatiques du sol, plusieurs autres

variables climatiques et environnementales influencent R_s et interagissent entre elles, ce qui rend l'influence du potentiel hydrique sur la variabilité spatio-temporelle de R_s complexe à modéliser. Par exemple, considérant que la teneur en eau du sol influence la disponibilité en nutriments comme N, l'effet de l'assèchement sur R_s pourrait être indirect et donc plus difficilement perceptible en se basant seulement sur les données de potentiel hydrique du sol. De plus, certaines adaptations par les plantes de sous-bois au traitement de chauffage sont possibles et viennent sans doute ajouter de la complexité à la relation entre R_s et le potentiel hydrique du sol. Notamment, nous avons des données préliminaires qui suggèrent que les plantes de sous-bois fermeraient leurs stomates dans les parcelles chauffées pendant les périodes les plus chaudes et sèches, ce qui leur permettrait de conserver plus efficacement l'eau du sol comparativement aux parcelles témoins où ce processus n'aurait pas lieu, ou du moins à moindre mesure.

Cette étude démontre aussi l'effet de la composition en espèces sur la réponse de R_s au chauffage puisque les trois peuplements ont réagi différemment au traitement. Tandis que les sols de la forêt mixte et l'érablière à bouleau sont peu affectés par le chauffage, ceux de l'érablière à hêtre démontrent une plus grande sensibilité, même si la teneur en eau intrinsèque est la plus élevée des trois peuplements. Ces résultats suggèrent une contribution plus importante du flux énergétique des câbles chauffants au flux énergétique totale à l'échelle de la parcelle. Cette plus grande contribution en comparaison aux deux autres peuplements est attribuée au couvert forestier plus dense associé à la présence du hêtre, ce qui limite le flux énergétique de la lumière naturelle qui atteint le sol. Ainsi, il en résulte potentiellement un taux d'évaporation substantiel qui peut limiter davantage l'activité microbienne, laquelle est habituée à des conditions plus fraîches et humides. En somme, même si le sol de l'érablière à hêtre est le plus humide durant la période la plus chaude de l'été, l'assèchement plus prononcé que dans les deux autres peuplements est associé à un plus grand impact négatif sur R_h .

Retombées du projet de recherche

Un constat intéressant mis en lumière par les résultats de cette étude est l'atteinte d'un plafond de R_s malgré la hausse des températures du sol. Même si nous ne sommes pas parvenus à démontrer que l'assèchement est responsable de ce plafond, nous pensons qu'en

raison de la complexité des interactions entre les variables environnementales, l'effet de l'assèchement pourrait être dissimulé sous d'autres variables et limiter indirectement R_s . De plus, à partir du seuil d'environ 300 à 500 mg/m²/h, nous n'observons pas seulement une stabilisation de R_s , mais bien une baisse en réponse au chauffage, et ce, pour la majorité des blocs étudiés. Ainsi, ces résultats suggèrent que l'impact du forçage radiatif sur la respiration des sols pourrait être moins problématique que ce à quoi nous nous attendons en raison de l'effet compensatoire du stress hydrique ou d'autres variables. La respiration du sol va initialement augmenter en réponse à la hausse des températures, mais cette hausse va fort probablement s'estomper avec le temps en raison des déficits hydriques qui s'installeront graduellement. Cette hausse de la fréquence des déficits hydriques est attendue pour le Québec méridional (Ouranos, 2015) et dans plusieurs autres régions du globe (Collins et al., 2013). Considérant que les sols représentent la réserve la plus importante de carbone au niveau terrestre et qu'ils jouent un rôle non négligeable dans les changements de concentration de CO₂ atmosphérique, ce constat remet en question le signe et l'ampleur de la boucle de rétroaction entre le système climatique et le cycle du carbone terrestre en contexte de réchauffement climatique. De plus, sur le long terme, le réchauffement du sol pourrait limiter R_s pas seulement en raison de l'assèchement, mais aussi à travers d'autres processus comme l'acclimatation thermique des microorganismes et la réduction des réserves de carbone labile dans le sol.

Cependant, on ne peut généraliser cette tendance à l'ensemble des écosystèmes forestiers, entre autres puisque les prédictions climatiques et les conditions hydriques initiales varient d'un type de forêt à l'autre et donc les conséquences de l'assèchement sur R_h et R_a aussi. Nous sommes donc ici prudents en proposant que cette évolution de R_s semble probable pour le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune. Cette étude démontre aussi que l'effet du chauffage varie d'un peuplement à l'autre à l'intérieur de la forêt tempérée décidue. Les taux d'émission de CO₂ des sols forestiers pourraient être moindres que ce qu'on prédit sous le scénario des changements climatiques, mais il faut aussi considérer une augmentation des émissions de CO₂ et une diminution des réserves de carbone sous les changements climatiques en raison de la hausse de la fréquence des perturbations par le feu et les insectes, auxquelles s'ajoutent les conséquences de l'activité anthropique comme la déforestation. Est-ce que la baisse de R_s va compenser pour la baisse

de la séquestration de carbone par les forêts? C'est une question complexe qui mérite plus d'attention. La transition du rôle des forêts dans le cycle du carbone est déjà enclenchée; certaines parties de la forêt amazonienne et boréale agissent maintenant comme des sources de carbone plutôt que des puits (Gatti et al., 2021; Zhao et al., 2021). Encore trop peu est connu sur les effets des changements climatiques sur R_s dans les forêts québécoises. Il est primordial de s'attarder aux effets du réchauffement et de l'assèchement sur l'érablière à bouleau jaune et d'autres types de forêts tempérées au Québec afin de mieux cerner comment la conservation de ces écosystèmes peut être mise de l'avant pour atténuer les changements climatiques.

Ces questions seront mieux élucidées dans les prochaines années parce qu'une infrastructure majeure, i.e. une série de chambres automatiques et une tour de 60 m, est prévue à la Station de biologie des Laurentides pour faire le suivi en continu à moyen et long terme des échanges gazeux des sols et de tout l'écosystème, respectivement. De plus, pour la suite des travaux dans le dispositif de réchauffement des sols, le traitement de chauffage pourrait être peaufiné et plusieurs autres variables environnementales pourraient être intégrées. Notamment, l'introduction d'un traitement d'irrigation à l'étude serait particulièrement intéressante afin de compenser l'évaporation induite par le réchauffement artificiel, ce qui ne sera pas nécessairement le cas sous les changements climatiques. Autant les températures que les précipitations pourraient augmenter, ce qui générerait un déficit hydrique plus faible que celui induit par notre traitement. Pour chaque bloc, il pourrait y avoir deux parcelles contrôles, une parcelle chauffée et une parcelle chauffée et irriguée. Ceci nous permettrait sans doute de mieux cerner le rôle de l'assèchement sur R_s . De plus, tout comme Bélanger et al. (2021) l'ont fait avant le début du chauffage, il serait pertinent de mesurer la contribution respective de la composante hétérotrophe (i.e. R_h) et de la composante autotrophe (i.e. R_a) à la respiration totale, principalement dans le but d'évaluer si l'activité microbienne est affectée par l'assèchement artificiel, comme nous spéculons dans cette étude. Pour ne pas perturber les parcelles dans l'optique de faire un suivi à moyen et long terme sous des conditions quasi intactes, une approche par traçage isotopique (ex. ^{13}C) pourrait être utilisée (Hanson et al. 2000).

Conclusion générale

En contexte de hausse des températures et d'augmentation de la fréquence des sécheresses à l'échelle globale, le rôle des écosystèmes forestiers dans le cycle du carbone est actuellement en transition. Alors que les forêts ont toujours représenté des puits de carbone importants pouvant atténuer la hausse du CO₂ atmosphérique, ce paradigme est maintenant remis en question. Les changements climatiques influencent à la fois la distribution et la productivité des plantes, mais aussi le taux de respiration des sols. Considérant que les sols représentent la plus grande réserve de carbone terrestre et qu'ils sont à l'origine du deuxième flux de CO₂ en importance (Schlesinger, 2020), plusieurs études, dont celle-ci, se sont attardées à l'influence des conditions hydroclimatiques sur la respiration des sols et à la simulation du réchauffement attendu.

Les résultats de cette étude ont démontré une faible accentuation de R_s en réponse au chauffage, mais seulement jusqu'à un certain seuil à partir duquel l'effet du chauffage s'estompe, voire devient négatif, ce qui suggère un plafonnement potentiel de R_s en réponse à la hausse des températures. La sensibilité des sols au traitement de chauffage a varié entre les peuplements autant qu'à l'intérieur d'un même peuplement, l'érablière à hêtre étant le peuplement le plus sensible au réchauffement artificiel. Ce qui a toutefois semblé commun à l'ensemble des peuplements, c'est l'affaiblissement de l'influence de la température sur R_s à partir d'environ 15°C. L'intégration du potentiel hydrique du sol dans les modèles de régression n'a cependant pas permis d'expliquer l'affaiblissement de l'effet du chauffage sur R_s , même si nous supposons que l'assèchement induit par le réchauffement est responsable de cette tendance, directement ou indirectement. Beaucoup d'incertitudes demeurent quant au rôle des conditions hydriques du sol sur la relation entre la température et R_s , d'où la pertinence et la nécessité de mener des études additionnelles qui simulent les changements climatiques dans divers écosystèmes forestiers et de façon prolongée pour couvrir toute la gamme des conditions hydroclimatiques qui surviendront dans le court et long terme.

Références

- A'Bear, A. D., Jones, T. H., Kandeler, E. et Boddy, L. (2014). Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 151-158. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.017>
- Aerts, R. (2006). The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes: *Global warming and litter decomposition. Journal of Ecology*, 94(4), 713-724. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01142.x>
- Arias-Navarro, C., Díaz-Pinés, E., Kiese, R., Rosenstock, T. S., Rufino, M. C., Stern, D., Neufeldt, H., Verchot, L. V. et Butterbach-Bahl, K. (2013). Gas pooling: A sampling technique to overcome spatial heterogeneity of soil carbon dioxide and nitrous oxide fluxes. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, 20-23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.011>
- Aronson, E. L. et McNulty, S. G. (2009). Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(11), 1791-1799. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.06.007>
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D. et Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3), 233-253. <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>
- Bélanger, N. et Chaput-Richard, C. (2023). Experimental Warming of Typically Acidic and Nutrient-Poor Boreal Soils Does Not Affect Leaf-Litter Decomposition of Temperate Deciduous Tree Species. *Soil Systems*, 7(1), 14. <https://doi.org/10.3390/soilsystems7010014>
- Bélanger, N., Collin, A., Khelifa, R. et Lebel-Desrosiers, S. (2021). Balsam Fir and American Beech Influence Soil Respiration Rates in Opposite Directions in a Sugar Maple Forest Near Its Northern Range Limit. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 664584. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.664584>
- Bélanger, N., Collin, A., Ricard-Piché, J., Kembel, S. W. et Rivest, D. (2019). Microsite conditions influence leaf litter decomposition in sugar maple bioclimatic domain of Quebec. *Biogeochemistry*, 145(1-2), 107-126. <https://doi.org/10.1007/s10533-019-00594-1>
- Bélanger, N., Holmden, C., Courchesne, F., Côté, B. et Hendershot, W. H. (2012). Constraining soil mineral weathering $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ for calcium apportionment studies of a deciduous forest growing on soils developed from granitoid igneous rocks. *Geoderma*, 185-186, 84-96. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.03.024>

- Ben-Noah, I. et Friedman, S. P. (2018). Review and Evaluation of Root Respiration and of Natural and Agricultural Processes of Soil Aeration. *Vadose Zone Journal*, 17(1), 170119. <https://doi.org/10.2136/vzj2017.06.0119>
- Bilodeau-Gauthier, S., Paré, D., Messier, C. et Bélanger, N. (2013). Root production of hybrid poplars and nitrogen mineralization improve following mounding of boreal Podzols. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(12), 1092-1103. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0338>
- Binkley, D. (1995). The influence of tree species on forest soils: Processes and patterns. Dans *Proceedings of the trees and soil workshop* (vol. 7).
- Binkley, D. et Giardina, C. (1998). Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. Dans N. Van Breemen (dir.), *Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks* (p. 89-106). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2691-7_5
- Bolstad, P. V. et Gower, S. T. (1990). Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *Tree Physiology*, 7(1-2-3-4), 115-124. <https://doi.org/10.1093/treephys/7.1-2-3-4.115>
- Boone, R. D., Nadelhoffer, K. J., Canary, J. D. et Kaye, J. P. (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396(6711), 570-572. <https://doi.org/10.1038/25119>
- Borken, W. et Matzner, E. (2009). Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Global Change Biology*, 15(4), 808-824. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01681.x>
- Borken, W., Savage, K., Davidson, E. A. et Trumbore, S. E. (2006). Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil: DROUGHT EFFECTS ON SOIL RESPIRATION. *Global Change Biology*, 12(2), 177-193. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001058.x>
- Bradford, M. A., Davies, C. A., Frey, S. D., Maddox, T. R., Melillo, J. M., Mohan, J. E., Reynolds, J. F., Treseder, K. K. et Wallenstein, M. D. (2008). Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecology Letters*, 11(12), 1316-1327. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01251.x>
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A. et Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6), 625-644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>

- Canham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W. et Burbank, D. H. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 337-349. <https://doi.org/10.1139/x94-046>
- Cisneros-Dozal, L. M., Trumbore, S. E. et Hanson, P. J. (2007). Effect of moisture on leaf litter decomposition and its contribution to soil respiration in a temperate forest. *Journal of Geophysical Research*, 112(G1), G01013. <https://doi.org/10.1029/2006JG000197>
- Collin, A., Messier, C. et Bélanger, N. (2017a). Conifer Presence May Negatively Affect Sugar Maple's Ability to Migrate into the Boreal Forest Through Reduced Foliar Nutritional Status. *Ecosystems*, 20(4), 701-716. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0045-4>
- Collin, A., Messier, C., Kembel, S. et Bélanger, N. (2017b). Low Light Availability Associated with American Beech Is the Main Factor for Reduced Sugar Maple Seedling Survival and Growth Rates in a Hardwood Forest of Southern Quebec. *Forests*, 8(11), 413. <https://doi.org/10.3390/f8110413>
- Collin, A., Messier, C., Kembel, S. W. et Bélanger, N. (2018). Can sugar maple establish into the boreal forest? Insights from seedlings under various canopies in southern Quebec. *Ecosphere*, 9(1). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2022>
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J. L., Fichet, T., Friedlingstein, P., ... & Booth, B. B. (2013). Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In *Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1029-1136). Cambridge University Press.
- Comas, L. H., Becker, S. R., Cruz, V. M. V., Byrne, P. F. et Dierig, D. A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00442>
- Courcot, B. (2023). *Suivi et modélisation du potentiel hydrique du sol dans un contexte de stress climatiques : le cas d'une érablière à bouleau jaune à la marge nordique de sa distribution* [mémoire de maîtrise, Université TÉLUQ].
- Coûteaux, M.-M., Bottner, P. et Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 63-66. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88978-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88978-8)
- Curiel Yuste, J., Janssens, I. A., Carrara, A. et Ceulemans, R. (2004). Annual Q10 of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 10(2), 161-169. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00727.x>

- Davidson, E. A., Belk, E. et Boone, R. D. (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4(2), 217-227. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00128.x>
- D'Orangeville, L., Maxwell, J., Kneeshaw, D., Pederson, N., Duchesne, L., Logan, T., Houle, D., Arseneault, D., Beier, C. M., Bishop, D. A., Druckenbrod, D., Fraver, S., Girard, F., Halman, J., Hansen, C., Hart, J. L., Hartmann, H., Kaye, M., Leblanc, D., ... Phillips, R. P. (2018). Drought timing and local climate determine the sensitivity of eastern temperate forests to drought. *Global Change Biology*, 24(6), 2339-2351. <https://doi.org/10.1111/gcb.14096>
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(1), 11-16. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01532-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01532-8)
- Epron, D., Farque, L., Lucot, É. et Badot, P.-M. (1999). Soil CO₂ efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *ANNALS OF FOREST SCIENCE*, 56(3), 221-226. <https://doi.org/10.1051/forest:19990304>
- Gatti, L. V., Basso, L. S., Miller, J. B., Gloor, M., Gatti Domingues, L., Cassol, H. L. G., Tejada, G., Aragão, L. E. O. C., Nobre, C., Peters, W., Marani, L., Arai, E., Sanches, A. H., Corrêa, S. M., Anderson, L., Von Randow, C., Correia, C. S. C., Crispim, S. P. et Neves, R. A. L. (2021). Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change. *Nature*, 595(7867), 388-393. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03629-6>
- Görres, C.-M., Kutzbach, L. et Elsgaard, L. (2014). Comparative modeling of annual CO₂ flux of temperate peat soils under permanent grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 186, 64-76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.014>
- Kandel, T. P., Lærke, P. E. et Elsgaard, L. (2016). Effect of chamber enclosure time on soil respiration flux: A comparison of linear and non-linear flux calculation methods. *Atmospheric Environment*, 141, 245-254. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.06.062>
- Korczyński, P. C., Logan, J. et Faust, J. E. (2002). Mapping Monthly Distribution of Daily Light Integrals across the Contiguous United States. *HortTechnology*, 12(1), 12-16. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.12.1.12>
- Kreuzer, W. (1975). Ecological observation of the ¹³⁷Cs-contamination in beef of animals from the southern-Bavarian area. *Environmental Quality and Safety*, 4, 24-36.
- Kutzbach, L., Schneider, J., Sachs, T., Giebels, M., Nykänen, H., Shurpali, N. J., Martikainen, P. J., Alm, J. et Wilmking, M. (2007). CO₂ flux determination by closed-chamber methods can be seriously biased by inappropriate application of linear regression. *Biogeosciences*, 4(6), 1005-1025. <https://doi.org/10.5194/bg-4-1005-2007>

- Hanson, P. J., Edwards, N. T., Garten, C. T. et Andrews, J. A. (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48(1), 115-146. <https://doi.org/10.1023/A:1006244819642>
- Hendrick, R. L. et Pregitzer, K. S. (1996). Temporal and Depth-Related Patterns of Fine Root Dynamics in Northern Hardwood Forests. *The Journal of Ecology*, 84(2), 167. <https://doi.org/10.2307/2261352>
- Joly, F., Milcu, A., Scherer-Lorenzen, M., Jean, L., Bussotti, F., Dawud, S. M., Müller, S., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Vesterdal, L. et Hättenschwiler, S. (2017). Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist*, 214(3), 1281-1293. <https://doi.org/10.1111/nph.14452>
- Kirschbaum, M. U. F. (2004). Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss?: TEMPERATURE RESPONSE OF SOIL RESPIRATION. *Global Change Biology*, 10(11), 1870-1877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00852.x>
- Knorr, W., Prentice, I. C., House, J. I. et Holland, E. A. (2005). Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 433(7023), 298-301. <https://doi.org/10.1038/nature03226>
- Kramer, K., Leinonen, I. et Loustau, D. (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, 44(2), 67-75. <https://doi.org/10.1007/s004840000066>
- Leifeld, J. et von Lütow, M. (2014). Chemical and microbial activation energies of soil organic matter decomposition. *Biology and Fertility of Soils*, 50(1), 147-153. <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0822-6>
- Liu, L., Wang, X., Lajeunesse, M. J., Miao, G., Piao, S., Wan, S., Wu, Y., Wang, Z., Yang, S., Li, P. et Deng, M. (2016). A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biology*, 22(4), 1394-1405. <https://doi.org/10.1111/gcb.13156>
- Lu, M., Zhou, X., Yang, Q., Li, H., Luo, Y., Fang, C., Chen, J., Yang, X. et Li, B. (2013). Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 94(3), 726-738. <https://doi.org/10.1890/12-0279.1>
- Massmann, A., Gentine, P. et Lin, C. (2019). When Does Vapor Pressure Deficit Drive or Reduce Evapotranspiration? *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 11(10), 3305-3320. <https://doi.org/10.1029/2019MS001790>

- Melillo, J. M., Steudler, P. A., Aber, J. D., Newkirk, K., Lux, H., Bowles, F. P., Catricala, C., Magill, A., Ahrens, T. et Morrisseau, S. (2002). Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Science*, 298(5601), 2173-2176. <https://doi.org/10.1126/science.1074153>
- Melillo, J. M., Frey, S. D., DeAngelis, K. M., Werner, W. J., Bernard, M. J., Bowles, F. P., Pold, G., Knorr, M. A. et Grandy, A. S. (2017). Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science*, 358(6359), 101-105. <https://doi.org/10.1126/science.aan2874>
- Meng, C., Tian, D., Zeng, H., Li, Z., Chen, H. Y. H. et Niu, S. (2020). Global meta-analysis on the responses of soil extracellular enzyme activities to warming. *Science of The Total Environment*, 705, 135992. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135992>
- Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs. (2013, janvier). *Sommaire normales mensuelles 30 ans (1981-2010)*. https://sbl.umontreal.ca/public/FAS/sbl/Documents/4Territoire/Meteorologie/stats_meteo_1981_2010.pdf
- Mohan, J. E., Cowden, C. C., Baas, P., Dawadi, A., Frankson, P. T., Helmick, K., Hughes, E., Khan, S., Lang, A., Machmuller, M., Taylor, M. et Witt, C. A. (2014). Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. *Fungal Ecology*, 10, 3-19. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.01.005>
- Morneau, C., Couillard, P.-L., Laflamme, J. et Major, M. (2021). *Classification écologique du territoire québécois* (2e édition). Direction des inventaires forestiers.
- Ouranos. (2015). *Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec. Partie 1: Évolution climatique au Québec*.
- Pedersen, A. R., Petersen, S. O. et Schelde, K. (2010). A comprehensive approach to soil-atmosphere trace-gas flux estimation with static chambers. *European Journal of Soil Science*, 61(6), 888-902. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01291.x>
- Phillips, R. P., Ibáñez, I., D'Orangeville, L., Hanson, P. J., Ryan, M. G. et McDowell, N. G. (2016). A belowground perspective on the drought sensitivity of forests: Towards improved understanding and simulation. *Forest Ecology and Management*, 380, 309-320. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.043>
- Raich, J. W. et Schlesinger, W. H. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 44(2), 81-99. <https://doi.org/10.3402/tellusb.v44i2.15428>
- Raich, James W. et Tufekciogul, A. (2000). Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48(1), 71-90. <https://doi.org/10.1023/A:1006112000616>

- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Morin, H., Saracino, A., Motta, R. et Borghetti, M. (2006). Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist*, 170(2), 301-310. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01660.x>
- Savage, C. (2001). *Recolonisation Forestière Dans les Basses Laurentides au Sud du Domaine Climacique de L'érablière à Bouleau Jaune*. [thèse de maîtrise, Université de Montréal].
- Schlesinger, W. H. (2020). *Biogeochemistry: an analysis of global change* (4^e éd.). Elsevier.
- Schlesinger, W. H. et Andrews, J. A. (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48(1), 7-20. <https://doi.org/10.1023/A:1006247623877>
- Skopp, J., Jawson, M. D. et Doran, J. W. (1990). Steady-State Aerobic Microbial Activity as a Function of Soil Water Content. *Soil Science Society of America Journal*, 54(6), 1619-1625. <https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400060018x>
- Seneviratne, S., Nicholls, N., Easterling, D., Goodess, C., Kanae, S., Kossin, J., Luo, Y., Marengo, J., McInnes, K., Rahimi, M., Reichstein, M., Sorteberg, A., Vera, C., Zhang, X., Alexander, L. V., Allen, S., Benito, G., Cavazos, T., Clague, J., ... Zwiers, F. W. (2012). Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment. <https://doi.org/10.7916/D8-6NBT-S431>
- Smith, S. E. et Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.
- Soil Classification Working Group (1998). *The Canadian System of Soil Classification, Third edition*. Ottawa: Agriculture and Agri-Food Canada Publication and NRC Research Press.
- Strömgren, M. (2001). *Soil-surface CO₂ flux und growth in a boreal Norway spruce stand: effects of soil warming and nutrition*. Swedisch University of Agricultural Sciences.
- Subke, J.-A. et Bahn, M. (2010). On the 'temperature sensitivity' of soil respiration: Can we use the immeasurable to predict the unknown? *Soil Biology and Biochemistry*, 42(9), 1653-1656. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.026>
- Swift, M. J., Heal, O. W. et Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press.
- Wang, X., Liu, L., Piao, S., Janssens, I. A., Tang, J., Liu, W., Chi, Y., Wang, J. et Xu, S. (2014). Soil respiration under climate warming: differential response of heterotrophic and autotrophic respiration. *Global Change Biology*, 20(10), 3229-3237. <https://doi.org/10.1111/gcb.12620>

- Wang, Y., Song, C., Liu, H., Wang, S., Zeng, H., Luo, C. et He, J.-S. (2021). Precipitation determines the magnitude and direction of interannual responses of soil respiration to experimental warming. *Plant and Soil*, 458(1-2), 75-91. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04438-y>
- Zhang, Q., Manzoni, S., Katul, G., Porporato, A. et Yang, D. (2014). The hysteretic evapotranspiration-Vapor pressure deficit relation: ET-VPD hysteresis. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 119(2), 125-140. <https://doi.org/10.1002/2013JG002484>
- Zhao, B., Zhuang, Q., Shurpali, N., Köster, K., Berninger, F. et Pumpanen, J. (2021). North American boreal forests are a large carbon source due to wildfires from 1986 to 2016. *Scientific Reports*, 11(1), 7723. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87343-3>

Annexes

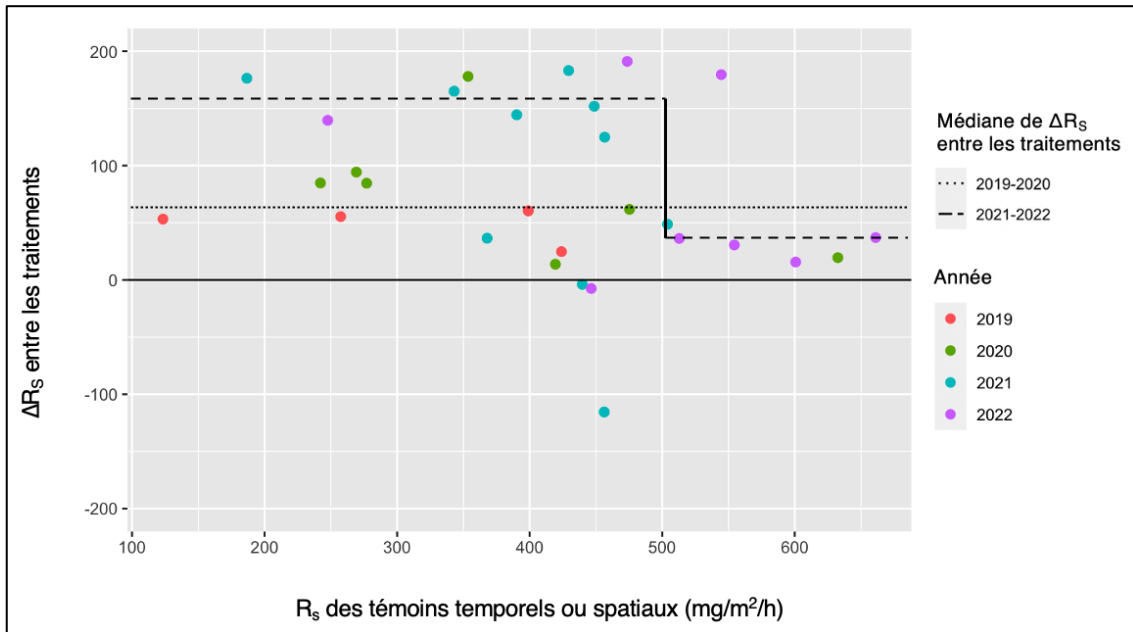


Figure S1. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans la forêt mixte du bloc 4. Les années sont représentées par des points de différentes couleurs, alors que les deux traitillés sont la différence médiane de R_s entre les traitements pour les échantillonnages groupés de 2019-2022 et de 2021-2022. La médiane du groupe de 2021-2022 est divisée en deux à l'endroit où nous avons décelé un point de bascule (ou cassure) dans le nuage de points et d'une médiane distincte.

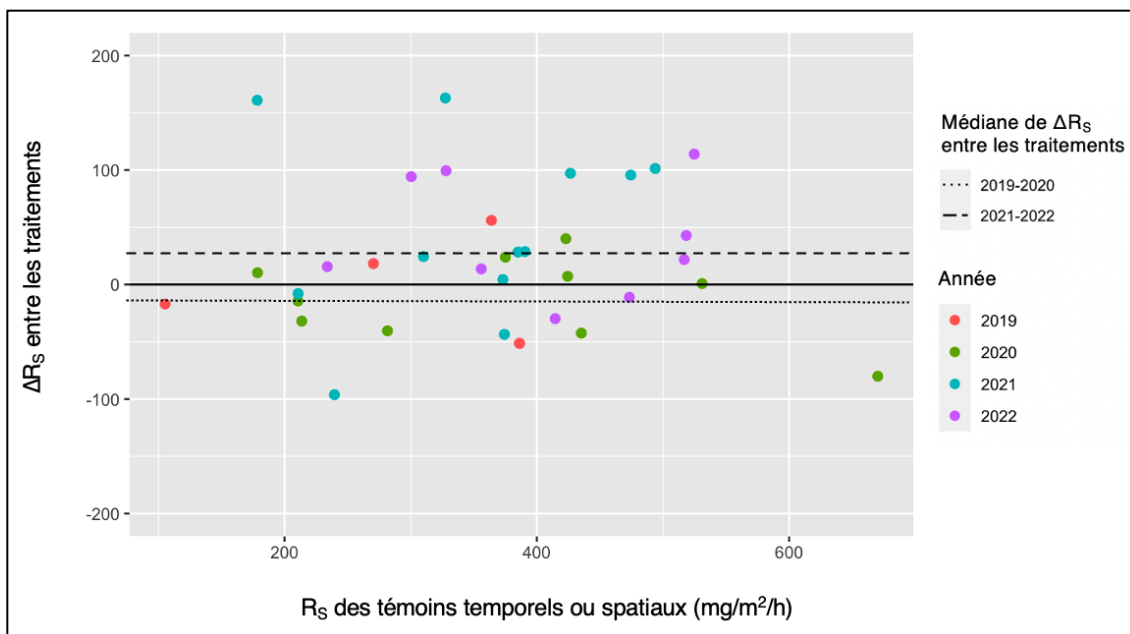


Figure S2. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans la forêt mixte du bloc 1. Les années sont représentées par des points de différentes couleurs, alors que les deux traitillés sont la différence médiane de R_s entre les traitements pour les échantillonnages groupés de 2019-2022 et de 2021-2022.

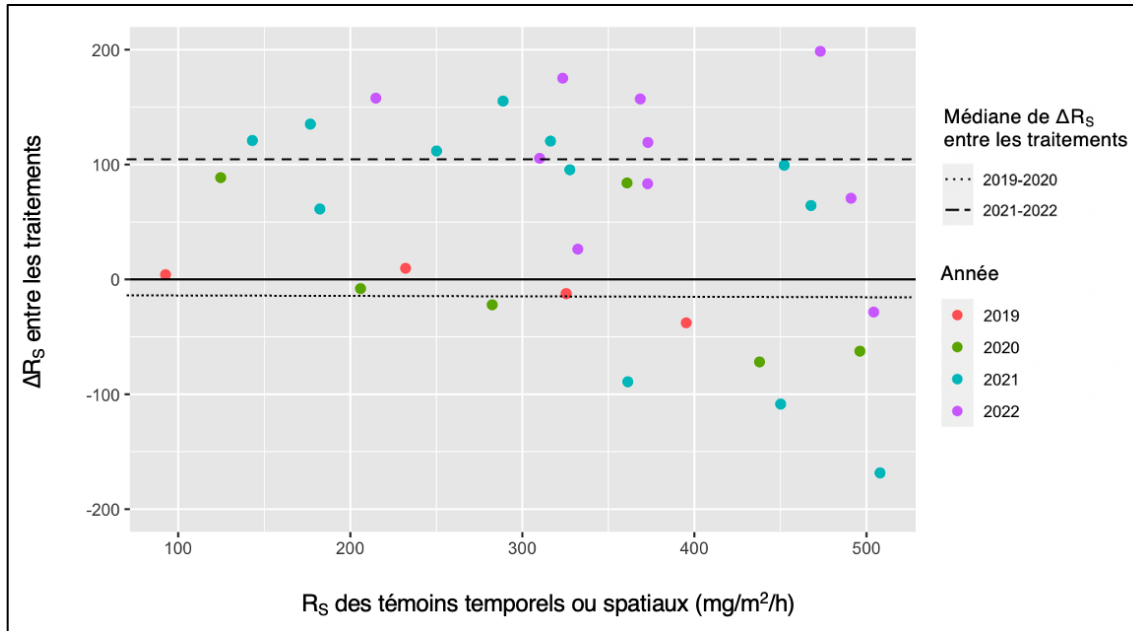


Figure S3. Différence du taux de respiration du sol (ΔR_s) entre les parcelles chauffées et les témoins temporels ou spatiaux en fonction du taux de respiration du sol (R_s) des témoins temporels ou spatiaux pour chaque échantillonnage effectué avant le début du réchauffement (2019 et 2020) et pendant le réchauffement (2021 et 2022) dans l'érablière à bouleau du bloc 6. Les années sont représentées par des points de différentes couleurs, alors que les deux traitillés sont la différence médiane de R_s entre les traitements pour les échantillonnages groupés de 2019-2022 et de 2021-2022.