UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

INFLUENCE DE LA MORPHOLOGIE DES ARBRES SUR LA RÉPARTITION DES PRÉCIPITATIONS ET DU CARBONE ORGANIQUE DISSOUS EN FORÊTS TEMPÉRÉES ET BORÉALES

MÉMOIRE PRÉSENTÉ COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

> PAR ISABELLE DALCHER-GOSSELIN

> > JANVIER 2023

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

<u>Avertissement</u>

L'auteur de ce mémoire, de cette thèse ou de cet essai a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire, de sa thèse ou de son essai.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire, cette thèse ou cet essai. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire, de cette thèse et de son essai requiert son autorisation.

François Bellefeuille

REMERCIEMENTS

Je remercie François Guillemette et Vincent Maire de m'avoir fait confiance et permis de réaliser un projet dans le domaine de l'écologie forestière. Je remercie Louis Duchesne, tout d'abord, pour la collaboration qui nous a permis d'avoir avec le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, c'est-à-dire l'accès aux bassins versants du lac Laflamme et du lac Tirasse et aux données météorologiques. Puis, pour les conseils et l'aide fournis. Je remercie John Van Stan pour son savoir et son regard qu'il a apporté tout au long du projet.

Je remercie spécialement Laurence Earls-Bélanger pour son aide apportée et sa reprise des rênes du projet!

Je remercie de tout mon cœur Lucas Deschamps pour ses conseils et son aide sur les analyses statistiques et pour les conversations inspirantes, qui ont été primordiales pour le développement de ce projet.

Je remercie tout particulièrement Alexandre Roy pour le soutien et l'aide qu'il m'a apportée concernant le LiDAR et de m'avoir fait trouver Julien Meloche que je remercie de m'avoir aidé à obtenir les traits de rugosité avec le LiDAR et d'avoir embarqué si rapidement dans le projet. Je remercie Pierre-André Bordeleau de répondre si généreusement à toutes mes questions et de ton aide avec le drone. Je remercie Richard Fournier pour le prêt du LiDAR.

Je remercie Pascal Desjardins, Jean-Philippe Mottard, Frédéric Émond et Pierre Otis ainsi que tous les autres membres de l'équipe du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs pour leur aide dans la collecte des échantillons. Je remercie Mérédithe Bélanger et Dominic Bélanger pour l'analyse TOC et je remercie également Marie-Philippe Dufresne, Catherine Dunn, Mathieu Michaud, Samuel Gagnon, Geoffrey Marselli, Jennifer Paillassa et Amélie Morneault pour l'aide lors de l'installation des collecteurs.

AVANT-PROPOS

Ces travaux ont été financés en partie par une bourse CRSNG-Maitrise (BESC M) et la bourse FRQNT-Maitrise accordée à Isabelle Dalcher-Gosselin ainsi que par une subvention FRQNT-Relève professorale accordée à François Guillemette. Les expérimentations scientifiques dans le bassin versant du lac Laflamme et du lac Tirasse qui ont été nécessaires à la réalisation de cette étude ont été effectuées en partenariat avec le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.

RÉSUMÉ

La plupart des précipitations tombent sur les canopées des forêts et environ 90 % de ce flux d'eau parvient au sol. La pluie qui tombe sur le couvert forestier peut être divisée en trois fractions: 1) les eaux interceptées par le couvert forestier qui sont évaporées ou absorbées par les feuilles (interception perdue), 2) les eaux de percolation qui s'égouttent directement vers le sol à travers les trous du couvert ou indirectement des feuilles et 3) les eaux d'écoulement qui ruissellent le long du tronc des arbres. De la cime des arbres jusqu'au sol, l'eau s'enrichit en solutés de l'ordre de 100 fois plus élevé tels que le carbone organique dissous (COD) venant du lessivage de la surface foliaire et de l'écorce. À l'échelle d'un bassin versant, ce processus représente un flux de carbone des arbres vers le sol (0.01 - 34 g m⁻² an⁻¹) qui peut dépasser les flux s'écoulant dans les rivières (2 - 7 g m⁻² an⁻¹; Van Stan and Stubbins, 2018). Les eaux de percolation et d'écoulement représentent ainsi une source potentielle de substrat et d'énergie pour les communautés microbiennes des sols.

Les facteurs qui modulent la quantité et la composition de COD transitant par les différents passages de l'eau sur l'arbre sont notamment la morphologie des espèces. Bien que peu étudié, il a été démontré que l'angle des branches et la rugosité de l'écorce de certaines espèces d'arbres modulent le partitionnement de l'hydrologie sylvestre et des flux de COD des arbres. Le but de ce mémoire est de fournir une étude plus approfondie du **rôle des traits morphologiques de l'arbre entier sur la répartition des différents transports d'eau, et dans son enrichissement en COD.**

Dans les deux premiers chapitres de ce mémoire, j'explore le répertoire des connaissances et les questions irrésolues liées aux mécanismes sous-jacents au partitionnement hydrologique et à la dynamique du COD. Dans le chapitre III, mon étude se concentre particulièrement sur l'influence de l'indice de surface végétale, l'angle d'insertion des branches et la rugosité de l'écorce comme traits morphologiques modulant le volume de l'eau de percolation et d'écoulement récolté, ainsi que sur le transfert du carbone à l'eau de pluie en relation avec la quantité de pluie sur des arbres issus de biomes tempérés et boréaux. Les objectifs de cette étude sont 1) d'explorer l'enrichissement en COD après le passage de l'eau de pluie sur l'arbre; 2) d'évaluer s'il y a un effet de dilution sur la concentration du COD dans l'eau de percolation et d'écoulement et 3) de démontrer l'importance des traits morphologiques sur la distribution de l'eau de pluie et la production de COD.

Cette étude cible huit espèces typiques des biomes tempérés et boréaux et réparties entre différents sites du campus de l'Université du Québec à Trois-Rivières, du bassin versant du lac Laflamme et du lac Tirasse localisé dans la réserve faunique Ashapmuchuan. Toutes les deux semaines, des échantillons d'eau de percolation et d'écoulement ont été collectés pour obtenir le volume d'eau de pluie et la concentration en COD. Les principaux traits morphologiques mesurés sont l'angle d'insertion des branches (BrA), l'indice de

surface végétale (PAI) et la rugosité de l'écorce (R); ces traits ont été mis en relation avec les flux d'écoulement d'eau de pluie et de COD à l'aide de modèles mixtes bayésiens. Nous avons constaté que 1) les précipitations présentent un fort enrichissement en COD après avoir traversé l'arbre, pour atteindre des valeurs de 5-61 mg L⁻¹ et de 10-191 mg L⁻¹ dans l'eau de percolation et l'eau d'écoulement, respectivement. La concentration en COD des espèces de conifères était plus faible que celle des espèces de feuillus, ce qui suggère un contrôle important des flux de carbone en fonction des espèces présentes sur le territoire forestier; 2) les relations entre la concentration en COD de l'eau de percolation et l'eau d'écoulement et le volume d'eau de pluie de percolation et d'écoulement respectivement étaient négatives, c'est-à-dire que l'eau de percolation et d'écoulement diluait la concentration obtenue en COD, et 3) que la morphologie des arbres module les flux d'eau et de carbone vers le sol. L'angle des branches et la PAI étaient négativement reliés au volume de l'eau de percolation à forte intensité de précipitations. Ainsi, des angles de branches élevés à partir de l'horizontal et une forte PAI impliquaient moins d'eau de percolation. Par ailleurs, la relation entre la rugosité de l'écorce et le volume d'eau d'écoulement était négative, ce qui signifie que plus l'écorce est rugueuse, moins il y avait d'eau d'écoulement. Ces derniers résultats démontrent l'importance de considérer les traits morphologiques, car ils permettent de prédire l'apport d'eau de pluie qui percole et s'égoutte vers le sol et donc indirectement les flux de carbone.

Notre étude implique que la migration des espèces à feuilles caduques vers le nord, en remplacement des conifères dans un contexte de réchauffement du climat, influencera la distribution de l'eau de pluie sur l'arbre et la production de COD. Cette modification du COD est importante, car elle pourrait avoir un impact sur les communautés microbiennes du sol dans le futur.

Le dernier chapitre de ce mémoire explore les limites et les améliorations de l'étude présentée. Des recommandations d'étude qui pourrait être menée sur les mêmes sites en milieu boréal sont finalement présentées, tel que l'importance de considérer la neige, évaluer le potentiel de biodisponibilité du carbone pour les communautés microbiennes et l'influence de la plasticité des arbres sur le volume et le DOC de percolation et d'écoulement.

Mots-clés : Traits morphologiques, Arbre, Eau de percolation, Eau d'écoulement, Pluie, Carbone organique dissous.

TABLE DES MATIÈRES

REN	AERCI	EMENTS	iii
AVA	NT-PI	ROPOS	iv
RÉS	UMÉ		V
LIST	FE DES	S TABLEAUX	ix
LIST	FE DES	S FIGURES	X
LIST	FE DES	S ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	xi
CHA DES	APITRI CRIPT	E I TION DU PROJET	1
1.1	Introd	uction à la problématique	1
1.2	Hypot	hèses	4
CHA REV	APITRI /UE DI	E II E LITTÉRATURE	5
2.1	Percol	ation et écoulement	5
2.2	2 Carbone organique dissous		6
	2.2.1	Flux du carbone organique dissous	7
2.3	Variał facteu	bilité d'hydrologie sylvestre et de carbone organique dissous : rôle des rs abiotiques et biotiques des arbres	8
	2.3.1	Conditions atmosphériques	9
	2.3.2	Traits morphologiques	11
	2.3.3	Traits chimiques	16
	2.3.4	Traits phénologiques	17
2.4	Concl	usion	18
CHA INF ANI	APITRI LUEN() DOC	E III CE OF TREE MORPHOLOGY ON RAINFALL PARTITIONING FLUX IN TEMPERATE AND BOREAL FORESTS	19
3.1	Contri	bution des auteurs	20
3.2	Article Partiti	e complet en anglais : Influence of Tree Morphology on Rainfall oning and DOC Flux in Temperate and Boreal Forests	21
	Abstra	- act	21

	Introduction	22
	Materials and Methods	24
	Results	31
	Discussion	44
	Acknowledgments	49
	References	49
	Supplementary Figures	55
CHA CON	APITRE IV NCLUSION GÉNÉRALE	59
4.1	Résultats Principaux et Conclusion	59
4.2	Pistes d'Amélioration	63
4.3	Futures directions	67
RÉF	FÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	70
ANN ÉTU DE 1	NEXE A JDE DES CONCENTRATIONS EN CARBONE ORGANIQUE DISSOUS FEUILLES ET D'ÉCORCE	79
A.1	Objectif	79
A.2	Méthodologie	79
A.3	Résultats	80
ANN ÉTU DE 1	NEXE B JDE DES TRAITS CHIMIQUES FOLIAIRES SUR DOUZE ESPÈCES DÉCIDUS	81
B .1	Objectif	81
B.2	Méthodologie	81
B.3	Résultats	83
B.4	Références	84

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Sommaire des flux annuels de carbone dans l'eau d'écoulement (Stemflow) et de percolation (Throughfall), les lixiviats de litière (litter leachate), les horizons du sol organique et minéral (organic and mineral soil horizons), et les cours d'eau de 1er ordre (streams first order) des écosystèmes tempérés et boréaux.	. 8
4.1	Valeurs observées du volume de neige et de la concentration en carbone organique dissous (COD) dans l'eau de percolation et d'écoulement pour un individu par espèce	. 65
4.2	Somme des précipitations par site d'étude et année d'échantillonnage sur la période de feuilles développées	. 66

Page

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	La répartition des précipitations par trois voies, l'interception perdue, l'eau de percolation et l'eau d'écoulement	2
1.2	Schéma conceptuel des relations possibles qui sont étudiées dans le cadre de cette maitrise : V, volume; COD, carbone organique dissous	3
2.1	Pourcentage de l'eau a) de percolation et b) d'écoulement annuel observé à travers les biomes climatiques	6
2.2	Schéma conceptuel illustrant les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent le flux de carbone organique dissous provenant des arbres (COD)	9
2.3	Graphique de la température annuelle moyenne et des précipitations pour chaque site où l'eau de percolation et d'écoulement annuel a été mesurée	10
2.4	Les concentrations moyennes de carbone organique dissous (COD) de l'eau d'écoulement basé sur plusieurs événements en fonction du pourcentage d'eau d'écoulement obtenue annuellement	. 11
4.1	Schéma des relations obtenues dans le cadre de cette maitrise	62
A.1	Les concentrations de carbone organique dissous (COD) du lessivage de différentes espèces d'arbres feuillus et conifères pour l'écorce, les feuilles développées et les feuilles sénescentes	80
B.1	Analyse de composante principale (ACP) de 12 espèces végétales caduques Acer negundo (EN), Acer saccharum (ES), Acer rubrum (ER), Amelanchier intermedia (AI), Corylus cornuta (NL), Fagus grandifolia (HG), Fraxinus pennsylvanica (FR), Populus grandidentata (PG), Populus tremuloides (PF), Quercus rubra (CR), Salix rigida (SR) et Tilia americana (TA)	. 83

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

BrA	Angle d'insertion de la branche / Branch insertion angle
CA	Aire projetée de la couronne / Projected crown area
COD / DOC	Carbone organique dissous / Dissolved organic carbon
DBH	Diamètre à hauteur de poitrine / Diameter at breast height
Ht	Hauteur de l'arbre / Tree height
LA	Aire foliaire / Leaf area
LAI	Indice de surface foliaire / Leaf area index
PAI	Indice de surface végétale / Plant area index
R	Rugosité de l'écorce / Bark roughness
SF	Eau d'écoulement / Stemflow
TF	Eau de percolation / Throughfall

CHAPITRE I

DESCRIPTION DU PROJET

1.1 Introduction à la problématique

À l'échelle mondiale, la majorité des pluies tombent sur les arbres et 90 % de ce flux d'eau atteint le sol forestier (Murray, 2014). Lorsque les pluies entrent en contact avec les arbres, il y a généralement un enrichissement en carbone organique dissous (COD) à la suite du lessivage des feuilles et du tronc. La concentration en COD peut augmenter de 10 à 100 fois ses valeurs initiales, c'est-à-dire la concentration en COD de l'eau de pluie (Lombardo et al., 2018; Starr et Ukonmaanaho, 2004; Van Stan et Gordon, 2018). La concentration de COD de l'eau de pluie s'écoulant des arbres varie entre $9 - 20 \text{ mg L}^{-1}$ pour l'eau de percolation et 23 – 68 mg L⁻¹ pour l'eau d'écoulement (Dalva et Moore, 1991; Houle et al., 2016; Moore, 2003), ce qui est similaire ou supérieur à ce que nous trouvons habituellement dans les sols ou même dans les cours d'eau (7 - 30 mg L⁻¹; Moore, 1989, 2003). Le COD dans le sol forestier affecte la stabilisation et la distribution du carbone du sol (Jansen et al., 2014), ainsi que la structure des communautés microbiennes (Rosier et al., 2016). Puisque le carbone de l'eau de percolation et d'écoulement est élevé, une forte pluie pourrait induire une augmentation des activités métaboliques des communautés microbiennes du sol (Levia et al., 2012). Van Stan et al. (2017) montrent des différences interspécifiques de plusieurs ordres de grandeur de flux de COD de l'arbre sur un nombre restreint d'espèces de forêt tempérée. Dans ce contexte, mieux comprendre les interactions à la tête du cycle hydrologique terrestre est nécessaire afin d'accroitre notre compréhension du devenir du COD dans le bassin versant.

L'eau de pluie s'écoulant sur l'arbre peut suivre différents chemins qui détermineront le flux de COD au niveau du sol forestier. La pluie qui tombe sur le couvert forestier peut être divisée comme suit : 1) l'eau interceptée par le couvert forestier qui est

évaporée ou absorbée par les feuilles (interception perdue; Figure 1.1), 2) l'eau de pluie qui percole et s'égoutte de la couronne vers le sol à travers les trous et les feuilles de la couronne (eau de percolation); et 3) l'eau de pluie qui s'écoule et ruisselle le long des branches et du tronc des arbres (eau d'écoulement; Van Stan et Stubbins, 2018). Les proportions d'eau de pluie se retrouvant dans ces chemins possibles se voient influencées par l'espèce d'arbre sur lequel l'eau s'écoule (Barbier et al., 2009; Rakestraw et al., 2019). Cependant, les mécanismes sous-jacents aux facteurs influençant les apports d'eau de pluie et de carbone au sol forestier ne sont pas clairs. Pour évaluer ces apports d'eau et de carbone au sol forestier, il convient de mettre l'accent sur le volume d'eau de pluie percolant et s'écoulant de l'arbre et sur la concentration de carbone résultant du lessivage de l'arbre.



Figure 1.1 La répartition des précipitations par trois voies, l'interception perdue, l'eau de percolation et l'eau d'écoulement.

Les facteurs biotiques (p. ex., morphologie de l'arbre) et abiotiques (p. ex., condition atmosphérique) contrôlent le volume d'eau de pluie s'écoulant de l'arbre (Crockford et Richardson, 2000; Magliano et al., 2019; Wang et al., 2013). Concernant les facteurs biotiques, la morphologie de l'arbre peut être étudiée, entre autres, par l'angle des branches, la surface de la couronne ou encore la rugosité de l'écorce (Figure 1.2; Geißler et al., 2012; Steinbuck, 2002; Zhang et al., 2017). Une surface végétale élevée implique une augmentation de l'interception de l'eau de pluie, de l'évaporation et de l'absorption par les feuilles et une diminution de l'eau de pluie de percolation. Des sillons épais dans l'écorce diminuent également l'écoulement de l'eau de pluie (Llorens et Gallart, 2000; Loescher et al., 2002; Van Stan et al., 2010). Ensuite, lorsque la quantité d'eau de pluie augmente, une réduction de la concentration en COD est attendue (Van Stan et Stubbins, 2018). Cependant, il s'avère que le lien entre le volume d'eau de percolation ou d'écoulement et la concentration en COD n'est pas aussi direct, puisque le transfert du carbone n'est pas assez élevé pour soutenir le volume d'eau supplémentaire apporté par de très fortes précipitations. Dans l'étude de Levia et al. (2012), c'est la morphologie de l'écorce qui expliquait les différences observées. Cependant, peu d'études traitent du lien entre les traits morphologiques et la concentration du COD, de sorte que nous connaissons peu le rôle de la morphologie des arbres.



Figure 1.2 Schéma conceptuel des relations possibles qui sont étudiées dans le cadre de cette maitrise : V, volume; COD, carbone organique dissous.

Plusieurs interrogations restent dans la littérature associée aux interactions entre les traits morphologiques, le volume de précipitation et le volume d'eau de percolation et d'écoulement ainsi que la concentration en COD (Figure 1.2). Pour combler les lacunes, l'objectif de cette étude est de déterminer les mécanismes qui sous-tendent la distribution de l'eau de pluie et le transfert du COD à la pluie sur les arbres en forêt boréale et tempérée au Québec, Canada. Pour ce faire, nous avons pour sous-objectifs de :

- Démontrer l'enrichissement en COD après le passage de l'eau de pluie sur l'arbre et observer les différences entre l'eau de percolation et l'eau d'écoulement, ainsi que les différences interspécifiques existantes.
- Déterminer s'il y a un effet dilution sur la concentration du COD dans l'eau de percolation et d'écoulement.
- Quantifier l'effet des traits morphologiques sur la distribution de l'eau de pluie et la production de COD.

1.2 Hypothèses

Les relations suivantes sont attendues basées sur une revue de littérature sur l'eau de percolation et d'écoulement et le COD des arbres (Chapitre II) :

- Plus il y aura de précipitation, plus le volume d'eau de percolation et d'écoulement sera élevé et plus les concentrations en COD seront diluées.
- Plus l'indice de surface végétale sera élevé, plus le volume d'eau de percolation sera faible. Nous nous attendons à la relation inverse pour l'eau d'écoulement. D'autre part, plus la surface de plante sera élevée, plus la surface lessivée sera importante entrainant une concentration en COD plus élevée à la fois pour l'eau de percolation, mais aussi d'écoulement.
- Un angle d'insertion de branche faible, c'est-à-dire des branches par rapport à l'horizontal, générera plus d'eau de percolation qu'un angle élevé lorsque la pluie augmente. Pour le volume d'eau d'écoulement, nous attendons à l'inverse. La concentration en COD, ne devrait pas être influencée par l'angle d'insertion des branches (effet direct), bien qu'il puisse y avoir une dilution du COD occasionnée par l'effet de l'angle d'insertion des branches sur le volume d'eau (effet indirect).
- Finalement, une écorce plus lisse favorisera l'écoulement de l'eau tandis qu'une écorce rugueuse favorisera sa rétention. La concentration de COD de l'eau d'écoulement s'enrichira moins fortement pour une écorce lisse comparativement à une écorce rugueuse.

CHAPITRE II

REVUE DE LITTÉRATURE

2.1 Percolation et écoulement

Dans un bassin versant, l'apport allochtone en eau commence en grande partie par l'interception de l'eau de pluie par le couvert forestier. Cette eau de pluie emprunte deux voies d'écoulement hydrologique pour se rendre vers le sol forestier. Près de 76 % des précipitations percolent de la couronne et 2,2 % s'écoulent le long du tronc; Figure 2.1; Barbier et al., 2009; Sadeghi et al., 2020). Le reste de l'eau de pluie est perdu par évaporation et absorption (interception perdue). L'interception perdue (23 %) est une eau qui devient donc indisponible pour le sol. Les écosystèmes en aval bénéficient de l'eau de percolation et d'écoulement puisqu'elle humidifie le sol et reconstitue la nappe phréatique (Levia et Germer, 2015). En plus d'être une ressource vitale à la survie des plantes, Rosier et al. (2016) ont montré que la variabilité structurelle des communautés microbiennes sous les arbres augmente avec la diminution d'apport en eau d'écoulement. Malgré des valeurs de pourcentage nettement inférieures à l'eau de percolation, l'eau d'écoulement n'est pas à négliger pour au moins deux raisons bien identifiées. Tout d'abord, la littérature a montré que l'eau d'écoulement possède des concentrations plus élevées de matière organique dissoute que l'eau de percolation (Van Stan et Stubbins, 2018). Ensuite, Spencer et Van Meerveld (2016) ont révélé que l'eau de pluie qui s'écoule sur le tronc des arbres poursuit son chemin particulièrement le long des racines. En effet, l'eau d'écoulement se retrouvait plus en profondeur dans le sol (122 cm) que l'eau de percolation (85 cm). Cette infiltration de l'eau de pluie dans le sol via les macropores autour des racines indique l'importance de l'eau d'écoulement puisqu'elle peut augmenter de façon significative l'humidité du sol et la recharge en humidité (Buttle et al., 2014; Taniguchi et al., 1996).



Figure 2.1 Pourcentage de l'eau a) de percolation et b) d'écoulement annuel observé à travers les biomes climatiques. Résultats tirés de Sadeghi et al. (2020).

2.2 Carbone organique dissous

Le COD se définit comme des composées carbonés qui passent à travers une taille de pore de filtre de 0,2 à 0,7 µm (Benner et al., 2004) et proviennent de substrats dégradés comme les plantes et autres organismes vivants (Fellman et al., 2010). Dans un contexte forestier, la pluie qui s'écoule sur le couvert des arbres lave les feuilles et l'écorce occasionnant un enrichissement de COD. La concentration de COD dans la pluie se situe habituellement entre $1 - 5 \text{ mg L}^{-1}$ (Siudek et al., 2015; Willey et al., 2000). Après le passage de l'eau sur l'arbre, les eaux de percolation et d'écoulement peuvent atteindre des concentrations en COD de 9 – 57 mg L⁻¹ et 13 – 332 mg L⁻¹, respectivement (Houle et al., 2016; Starr et Ukonmaanaho, 2004; Van Stan et Stubbins, 2018). Une fois le COD dans l'eau de pluie, le cycle du carbone poursuit son chemin à travers le sol forestier. La litière lessivée montre des concentrations de COD entre 15 à 53 mg L⁻¹ (Van Stan et Stubbins, 2018). Ensuite, l'eau de pluie percole à travers les différents horizons du sol où les valeurs de COD diminuent, de 5 – 60 mg L⁻¹ pour le sol organique à 1 - 22 mg L⁻¹ pour le sol minéral (Van Stan et Stubbins, 2018). Suivant le chemin de l'eau d'un bassin versant, le carbone est ainsi transféré du milieu terrestre à aquatique. Ce sont les cours d'eau qui finissent par recevoir le COD avec des concentrations allant de 1 à 7 mg L⁻¹ (Van Stan et Stubbins, 2018). Le début du cycle du carbone, soit le couvert forestier et du sol, présente donc un

potentiel de transfert de COD aux écosystèmes en aval, cependant peu d'études ont contextualisé les mesures de COD des arbres dans le cycle du carbone.

2.2.1 Flux du carbone organique dissous

Le COD est également étudié sous forme de flux, c'est-à-dire la charge de COD exportée par année vers le sol forestier par surface projetée de la couronne. Cette mesure permet de visualiser le COD à l'échelle d'un bassin versant, et de le rendre comparable au flux classique en COD des systèmes fluviaux et au cycle du carbone forestier puisqu'ils sont tous rapportés par surface de capture ou par surface forestière.

Le flux de COD de l'eau de percolation se situe entre 1.9 à 34 g m⁻² yr⁻¹ et celui d'écoulement entre 0.01 à 5.6 g m⁻² yr⁻¹ pour des forêts tempérées et boréales (Tableau 2.1). Dans le contexte de cette recherche, nous nous intéressons aux biomes tempérés et boréaux puisqu'ils représentent la majorité des forêts canadiennes (Inventaire forestier national du Canada, 2013). Dans le tableau 2.1, il y a les flux de COD d'eau de percolation et d'écoulement comparés avec la litière des sols forestiers jusqu'aux cours d'eau drainant les bassins versants forestiers. Dans les systèmes tempérés, les flux en COD des arbres sont d'ampleur similaire à ceux produits par les lixiviats du sol (litière, horizon organique et minéral). Puis, les flux en COD des arbres dépassent de 3,6 à 20 fois les flux en COD des cours d'eau de premier ordre (Tableau 2.1). Pour les systèmes boréaux, les arbres ont des flux en COD inférieurs à ceux des sols, néanmoins les flux en COD des arbres sont similaires aux flux en COD des cours d'eau. Cette production de COD des arbres est donc importante quand on compare aux autres flux aquatiques.

Tableau 2.1

Sommaire des flux annuels de carbone dans l'eau d'écoulement (Stemflow) et de percolation (Throughfall), les lixiviats de litière (litter leachate), les horizons du sol organique et minéral (organic and mineral soil horizons), et les cours d'eau de 1er ordre (streams first order) des écosystèmes tempérés et boréaux. Tableau tiré de Stubbins et al. (2020).

		Carbon Flux (g-C m ⁻² yr ⁻¹)	Combined TF+SF %	References
Temperate	Stemflow DOC	0.1–5.6	-	Van Stan and Stubbins (2018)
	Throughfall DOC	7–34	-	Van Stan and Stubbins (2018)
	Litter leachate	5-20	36-800%	Park and Matzner (2003)
	Organic soil horizons	7–40	18-570%	Michalzik et al. (2001)
	Mineral soil horizons	2–19	37-2000%	Michalzik et al. (2001)
	Streams (first order)	2	360-2000%	McDowell and Likens (1988)
Boreal	Stemflow DOC	0.01-0.7	-	Van Stan and Stubbins (2018)
	Throughfall DOC	1.9-4.1	_	Van Stan and Stubbins (2018)
	Litter leachate	20-48	4-24%	Koprivnjak and Moore (1992)
	Organic soil horizons	22-60	3-22%	Koprivnjak and Moore (1992)
	Mineral soil horizons	12–22	9–40%	Koprivnjak and Moore (1992)
	Streams (first order)	3–7	27-160%	Eckhardt and Moore (1990)

2.3 Variabilité d'hydrologie sylvestre et de carbone organique dissous: rôle des facteurs abiotiques et biotiques des arbres

De multiples facteurs influencent la trajectoire de l'eau de pluie et le flux de COD entre les trois voies définies plus haut (Figure 2.2). À une échelle macroscopique, il y a des facteurs abiotiques comme les conditions atmosphériques, par exemple l'inclinaison des précipitations occasionnées par le vent influence l'interception perdue (Herwitz et Slye, 1995). Puis, les facteurs biotiques tels que les traits morphologiques, chimiques et phénologiques de l'arbre ont un contrôle à plus petite échelle. Le COD est, entre autres, faible lorsque l'angle des branches à partir de l'horizontale est élevé tandis que le volume d'eau d'écoulement est élevé (Van Stan et Stubbins, 2018). Ainsi, les facteurs abiotiques et biotiques des arbres sont importants afin de bien comprendre les mécanismes qui sous-tendent la distribution de l'eau de pluie et le transfert du COD à la pluie sur les arbres.



Figure 2.2 Schéma conceptuel illustrant les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent le flux de carbone organique dissous (COD) provenant des arbres. Les contrôles existent à toutes les échelles, de la microéchelle des traits morphologiques et chimiques à la macro-échelle des conditions atmosphériques. Figure tirée de Van Stan et Stubbins (2018).

2.3.1 Conditions atmosphériques

À grande échelle, il existe une variation de la quantité d'eau de percolation et d'écoulement entre les biomes (Figure 2.1). Pour l'eau de percolation, les conditions atmosphériques ont joué un rôle important dans la variation observée selon Sadeghi et al. (2020). Un climat humide comme celui retrouvé dans le biome tropical avait moins d'interception perdue que le biome boréal et le tempéré (Figure 2.3). Mais encore, la médiane de l'eau de percolation, des sites tempérés et boréaux, variait entre 10 à 70 % de la précipitation totale et l'eau d'écoulement variait également de 0,8 à 6,2 % (Sadeghi et al., 2020). Non seulement l'humidité relative de l'air entre biomes fait une différence, mais à plus petite échelle, d'autres conditions atmosphériques telles que la quantité, l'intensité et la durée de la pluie ainsi que le vent, le rayonnement solaire et la température ont également un impact sur le volume d'eau de percolation et d'écoulement (Crockford et Richardson, 2000; Dunkerley, 2014; Van Stan et al., 2014). Par exemple, la quantité de l'eau de percolation et d'écoulement a augmenté, bien entendu, lorsque les précipitations

étaient de quantité élevée, mais aussi de forte intensité et de longue durée (Magliano et al., 2019; Wang et al., 2013). En conséquence, ces variations d'apport en eau de percolation et d'écoulement sont aussi attribuables aux conditions atmosphériques qui varient à travers les saisons et entre les événements de précipitations (Helvey et Patric, 1965).



Figure 2.3 Graphique de la température annuelle moyenne et des précipitations pour chaque site où l'eau de percolation et d'écoulement annuel a été mesurée. Résultats tirés de Sadeghi et al. (2020).

L'enrichissement du COD, dans l'eau de pluie s'écoulant sur les arbres, présenté dans la section 2.2 est de 10 à 100 fois la concentration initiale de la pluie. Comme pour le volume d'eau, une variabilité est observée à travers les biomes et les saisons (Michalzik et al., 2001; Michalzik et Matzner, 1999; Van Stan et Stubbins, 2018). L'une des raisons de cet écart de concentration en COD s'explique lors du processus de lessivage des dépôts secs sur l'arbre (Pypker et al, 2011). En effet, l'augmentation de l'eau de pluie s'écoulant des arbres entraine une diminution de la concentration en COD (Figure 2.4). D'ailleurs, dans le biome des forêts humides, il y a les concentrations de COD les plus faibles (5 à 9 mg L⁻¹ et 16 à 40 mg L⁻¹ pour l'eau de percolation et d'écoulement respectivement; Figure 2.4) par rapport aux biomes avec de longues périodes de sécheresse (p. ex. tempéré : 9 à 29 mg L⁻¹ et 13 à 332 mg L⁻¹ pour l'eau de percolation et d'écoulement respectivement; Figure 2.4). En outre, les concentrations de COD retrouvées dans l'eau

de percolation sont positivement corrélées avec la température qui dépend de la saisonnalité (Solinger et al., 2001). Puis, la quantité et l'intensité de pluie sont inversement proportionnels à la concentration de COD dans l'eau d'écoulement (Levia et al., 2012; Michalzik et Matzner, 1999). Ainsi, les facteurs abiotiques (condition atmosphérique) semblent être un mécanisme expliquant les intervalles de concentration en COD observé.



Figure 2.4 Les concentrations moyennes de carbone organique dissous (COD) de l'eau d'écoulement basé sur plusieurs événements en fonction du pourcentage d'eau d'écoulement obtenue annuellement. Le graphique a été tiré de Van Stan et Stubbins (2018).

2.3.2 Traits morphologiques

La variabilité de la quantité d'eau de percolation et d'écoulement ainsi que la concentration en COD entre les espèces d'arbres s'expliquent, entre autres, par la morphologie sylvestre (Figure 2.1). Un trait morphologique est une caractéristique mesurable de la forme externe et de la structure des organismes vivants, telle que la taille d'une feuille pour les plantes. La pluie peut être captée en différentes quantités, puis dirigée ou retenue par certaines structures de l'arbre (Deguchi et al., 2006; Levia et Herwitz, 2000; Pflug et al., 2021; Pypker et al., 2011). À l'échelle du tronc, l'écorce de l'arbre présente des rugosités et des tailles variées (Levia et Herwitz, 2005; Van Stan et Levia, 2010a). Plus haut, dans la couronne, nous avons la structure des branches et la

surface de la couronne qui montrent des différences d'angle de branche ou de largeur de la couronne (Geißler et al., 2012; Steinbuck, 2002). Ces traits morphologiques sont certes dépendants de l'espèce, mais également de la variabilité intraspécifique à considérer(Van Stan et Levia, 2010a; Zhang et al., 2017). L'approche trait peut statistiquement expliquer plus de variation que l'identité spécifique, en s'intéressant à la variation entre individus d'une même espèce. Surtout, l'approche des traits aidera à comprendre comment varie la quantité d'eau de percolation et d'écoulement ainsi que celle de la concentration en COD.

Tronc : Les arbres peuvent être caractérisés par des traits morphologiques de l'écorce associés au contrôle hydrologique. Il s'agit notamment du diamètre à hauteur de poitrine (DBH), du microrelief, de la rugosité (distance de crête à sillon (R) et pente) et de la surface du tronc (Steinbuck, 2002; Van Stan et al., 2016). La surface externe de l'écorce joue un rôle dans la rétention de l'eau de pluie (Ilek et Kucza, 2014; Van Stan et al., 2016). La capacité de stockage de l'écorce augmente le temps de résidence de l'eau de pluie, et favorise son évaporation (Ilek et Kucza, 2014; Van Stan et al., 2016), entrainant une diminution du volume d'eau d'écoulement et une augmentation de la concentration en COD. Par conséquent, lorsque l'écorce est rugueuse, le volume d'eau d'écoulement se voit réduit et la concentration en COD s'accroit.

En général, les études traitant de la rugosité de l'écorce ont été réalisées de manière qualitative (Barbier et al., 2009; Levia et al., 2012; Van Stan et al., 2014; Wang et al., 2013), et seules quelques études ont quantifié la rugosité (Kałuza et al., 2018; Van Stan et al., 2016; Van Stan et Levia, 2010). Van Stan et Levia (2010) ont utilisé des mesures du microrelief sur *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Liriodendron tulipifera* L. au Maryland aux États-Unis. Lorsque le microrelief augmente, le volume moyen d'eau d'écoulement diminue. Les mesures de la surface du tronc et du DBH sont aussi des indices de rugosité qui modulent le partage de l'eau de pluie comme le montrent les relations négatives entre la rugosité (augmentation de la surface du tronc et du DBH) et le volume d'eau d'écoulement (Chen et al., 2019; Steinbuck, 2002; Zhang et al., 2017).

D'un autre côté, le lien entre la rugosité de l'écorce et l'apport en carbone est relativement peu étudié, malgré qu'il soit nommé comme une hypothèse possible aux variations de COD dans l'eau d'écoulement (Levia et Herwitz, 2000; Thieme et al., 2019). Dans une étude de Levia et al. (2012), ils ont révélé que l'écorce rugueuse de *L. tulipifera* a obtenu tout au long d'un événement de pluie des concentrations élevées en COD dans l'eau d'écoulement tandis que l'écorce lisse de *F. grandifolia* a été en partie lavée après 10 à 15 h de pluie, c.-à-d. que la concentration en COD devenait nulle. De ce fait, l'influence de l'écorce sur la concentration en COD n'est pas limitée à la dilution par l'eau de pluie pour certaines écorces.

Couronne : L'eau d'écoulement n'est pas seulement affectée par les caractéristiques de l'écorce, mais aussi par celles de la couronne. La morphologie de la couronne a le potentiel de canaliser l'eau de pluie vers le tronc, comme le montre l'exemple de Wang et al. (2013). En effet, la couronne en forme de cône inversé a obtenu (7 %) plus d'eau d'écoulement par rapport à la pluie tombée que les arbustes en forme de cône (2 %). D'autres études ont approfondi cette idée en étudiant le lien entre l'angle d'insertion des branches (BrA) et la quantité d'eau d'écoulement (Gonzalez-Ollauri et al., 2020; Magliano et al., 2019; Sadeghi et al., 2020; Steinbuck, 2002). Plus le BrA est élevé par rapport à l'horizontal, plus il y a d'eau de pluie canalisée vers le tronc. Malgré le fait que le BrA semble jouer un rôle dans la variabilité de la quantité d'eau d'écoulement, les études concernant le BrA sont rares vu la complexité d'obtenir cette mesure (Sadeghi et al., 2020).

Ensuite, si le volume d'eau d'écoulement se voit augmenter par un angle élevé de branche à partir de l'horizontal, la concentration en COD devrait être elle aussi impactée. La dilution du COD causée par la canalisation des précipitations vers le tronc est une hypothèse proposée par différents auteurs (Schooling et Carlyle-Moses, 2015; Van Stan et Stubbins, 2018). Cependant, aucune étude à ma connaissance ne mesure directement cette hypothèse.

En ce qui concerne l'eau de percolation, puisque le BrA canalise l'eau de pluie vers le tronc, il serait possible de s'attendre à une réduction de la quantité d'eau de percolation. Cependant, dans la littérature, nous ne trouvons pas de résultats montrant directement cette relation. Néanmoins, le BrA est également interprétée comme une mesure d'interception de couronne, de sorte qu'une BrA faible par rapport à l'horizontale signifie une surface d'interception élevée (Geißler et al., 2012; Sadeghi et al., 2020). Des études ont montré que lorsqu'il y a une grande ouverture, la proportion d'eau de percolation augmente (Llorens et Gallart, 2000; Loescher et al., 2002), puisque la pluie rejoint directement le sol, sans être interceptée par le feuillage. Les feuilles des arbres jouent un rôle important dans la capacité de stockage des précipitations (Hedstrom et Pomeroy, 1998; Keim et al., 2006). Une fois interceptée, l'eau de pluie a le temps d'être perdue, c'est-à-dire absorbée ou évaporée parce que plus il y a de feuilles, plus il y a de résistances aérodynamiques (Deguchi et al., 2006). Finalement, une autre mesure qui confirme cette hypothèse est l'indice de surface foliaire (LAI). Le LAI (m² m⁻²) se définit comme la surface de feuilles par unité de surface de sol et détermine la surface de contact de la plante pour l'interception des précipitations. Dans ce mémoire, j'utilise l'indice de surface végétale (PAI) qui se différencie du LAI en considérant également les branches dans la mesure. Ainsi, le PAI représente mieux la surface d'interception de la pluie. Le LAI fournit une estimation de l'interception et du stockage sur l'ensemble de la couronne de l'arbre (Keim et al., 2006; B. Yang et al., 2019). Plus la LAI est élevée, moins il y a d'eau de percolation (Bellot et Escarre, 1998; Suqui et al., 2022) puisque la pluie sera davantage interceptée et donc potentiellement redirigée vers le tronc ou évaporé au lieu de de percoler. Cependant, les résultats de la littérature ont révélé seulement des tendances sur l'influence du LAI, ce qui suggère que le processus est toujours mal compris et qu'à lui seul, le LAI ne peut pas expliquer le flux d'eau de percolation.

Lorsque la pluie tombe directement au sol et n'est donc pas interceptée par le feuillage, elle ne peut pas rejoindre le tronc. En outre, Zhang et al. (2017) ont montré chez des arbustes que plus le LAI est élevé, plus il y a d'eau d'écoulement. Le LAI est rarement mis en relation avec l'eau d'écoulement à notre connaissance, et encore moins chez des arbres.

Le feuillage des arbres, en plus d'intercepter l'eau de pluie, intercepte des dépositions sèches qui se font lessiver lors de la pluie. Staelens et al. (2006) ont observé que la surface des feuilles est importante dans la prédiction de la matière dissoute dans l'eau de percolation puisque les solutés corrélaient positivement avec le LAI. Toutefois, l'influence du feuillage sur la concentration en COD n'a pas encore été observée empiriquement ni pour l'eau de percolation ni d'écoulement.

Épiphyte : Les épiphytes sont des plantes vasculaires ou non qui poussent sur d'autres plantes telles que les broméliacées, les mousses et les lichens. Puisque ces plantes ne sont pas en contact direct avec l'eau et les nutriments du sol, les épiphytes trouvent la plupart de leurs besoins en eau et en nutriments dans l'atmosphère sous forme de précipitations et de dépôts secs (Feild et Dawsom, 1998). De plus, leur présence dans la couronne des arbres offre une structure supplémentaire qui peut influencer le chemin de l'eau de pluie ou le transfert COD. En effet, les épiphytes peuvent réduire l'eau de percolation ou d'écoulement en absorbant l'eau de pluie ou en la redirigeant vers la voie de l'interception perdue (Mendieta-Leiva et al., 2020). La concentration de COD est plus élevée lorsque les arbres sont recouverts d'épiphytes (Van Stan et al., 2018). Dans les forêts boréales canadiennes, la présence de lichen sur les arbres est observée (Boudreault et al., 2000). De ce fait, l'eau de percolation et d'écoulement ainsi que la concentration du COD peuvent être influencées par la présence d'épiphyte.

Interaction : Les traits morphologiques se sont révélés comme des potentiels prédicteurs de la quantité d'eau de percolation et d'écoulement, néanmoins comme il a été discuté dans la section 2.3.1, les conditions atmosphériques jouent également un rôle de prédicteur. Pour certains auteurs, il devient difficile de dissocier les conséquences des conditions atmosphériques de l'influence des traits morphologiques (Crockford et Richardson, 2000). De manière générale, la morphologie est observée indépendamment des conditions atmosphériques. Cependant, des auteurs ont montré l'existence d'une interaction entre les traits morphologiques et les facteurs atmosphériques sur l'eau de percolation et d'écoulement (Chen et al., 2019; Herwitz et Slye, 1995). Par exemple,

Chen et al. (2019) ont montré que lorsque l'intensité des précipitations reste inférieure à 15 mm h⁻¹, le volume de l'eau d'écoulement est plus élevé en fonction de l'augmentation du DBH. Cependant, au-dessus de 15 mm h⁻¹, il n'y avait pas de différence de volume pour chaque classe de DBH. Puisque les facteurs abiotiques et biotiques semblent influencer les flux d'eau de manière interactive, il est important de prendre en considération le potentiel impact des conditions atmosphériques lorsque les traits morphologiques sont étudiés.

2.3.3 Traits chimiques

Les caractéristiques sylvestres peuvent être bien plus petites que l'écorce ou les feuilles et présenter des différences entre espèces et individus à une échelle moléculaire. Par exemple, il a été observé que l'eau de percolation des conifères possède de plus grandes concentrations de COD que les arbres décidus (Thieme et al., 2019) et sont largement composées de molécules de lignine et protéine alors que les forêts de décidues semblent générer plus de molécules de tanin (Thieme et al., 2019; Van Stan et al., 2017). Ces molécules varient entre les espèces d'arbres parce que les plantes ont plusieurs stratégies pour se développer ou résister à l'herbivorie ou aux pathogènes.

Entre l'eau de percolation et d'écoulement, la composition de la matière organique dissoute (MOD) des arbres diffère. Par exemple, la fluorescence de type humique était plus élevée dans l'eau d'écoulement par rapport à l'eau de percolation, 90 - 100 % de la fluorescence totale et 80 - 90 % respectivement chez *Quercus virginiana* Mill. et *Juniperus virginiana* L. (Van Stan et al., 2017). De même, les mesures du coefficient d'absorption spécifique du carbone à 254 nm (SUVA₂₅₄) ont montré que l'eau d'écoulement est plus colorée ($2,5 - 6,2 \text{ L} \text{ mg-C}^{-1} \text{ m}^{-1}$; Levia et al., 2012; Stubbins et al., 2017; Van Stan et al., 2017). Cela suggère que les différences de production de molécules se produisent à l'échelle de l'espèce, mais également au sein d'un individu entre la couronne et le tronc. En somme, les traits chimiques sont un facteur

biotique respectif à l'arbre et aux voies d'écoulement qui aide à mieux comprendre les mécanismes qui jouent un rôle dans le transfert du carbone vers l'eau de pluie.

2.3.4 Traits phénologiques

Les arbres présentent des caractéristiques temporelles qui sont déterminées par les variations saisonnières. Les traits phénologiques peuvent être, par exemple, la floraison, le feuillage, la fructification, la coloration des feuilles des plantes. En hiver, les arbres à feuilles caduques du Québec sont sans feuilles. Un arbre sans feuilles intercepte beaucoup moins de pluie et donc la quantité d'eau de percolation est augmentée (Barbier et al., 2009). En revanche, le volume d'eau d'écoulement augmente, puisque l'eau de pluie est dirigée directement vers le tronc en l'absence de feuilles (Barbier et al., 2009). De plus, les concentrations en COD des arbres sans feuilles sont plus faibles par rapport à un arbre avec des feuilles (Levia et al., 2012). Afin de concentrer notre étude sur l'influence des traits morphologiques, les données utilisées lors de nos analyses statistiques seront uniquement pendant la période de feuilles développées.

Au-delà du développement foliaire, la production de fleur s'avère également un trait phénologique important. Dans une étude réalisée sur des oliviers en Espagne, pendant la floraison, la concentration en COD de l'eau de percolation et de l'eau d'écoulement augmente de manière significative (Lombardo et al., 2018). Lors de la floraison, la production de pollen que se retrouve dans l'eau de percolation et d'écoulement, mais aussi des cônes chez les conifères qui produisent du pollen. Les gamétophytes mâles, c'est-à-dire les grains de pollen, sont de minuscules éléments reproducteurs mobiles. Les espèces d'arbres ont des stratégies de dispersion du pollen différentes, et notamment des moments différents pour la propagation du pollen. Par exemple, au début du printemps, *Acer saccharinum* L. est en fleur et disperse son pollen (mars à avril). Ensuite, d'avril à mai, des espèces telles que *Picea glauca* (Moench) Voss, *Pinus banksiana* Lamb. et *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb commencent à fleurir, tandis que d'autres espèces telles que *Abies balsamea* (L.) Mill. dispersent leur pollen en automne (TWC Staff, 2019). Tous ces arbres sont étudiés dans le cadre de ma maitrise, au cours de l'expérience, une attention particulière a été portée sur la présence de pollens dans les collecteurs afin d'explorer les possibles variations de COD occasionnées par le pollen.

2.4 Conclusion

À la suite de la revue des connaissances, les traits morphologiques des arbres semblent être un des plus importants facteurs de prédiction de la quantité d'eau de percolation et d'écoulement et de leur concentration en COD. Par le biais de la structure de la couronne et de l'écorce, l'eau de pluie est interceptée, puis répartie entre la percolation et l'écoulement de l'eau ou encore entreposée sur l'arbre. Cette eau de pluie transporte le carbone des arbres, puis ce COD rejoint le sol forestier afin de devenir une ressource pour la communauté microbienne présente. Face à un changement d'espèce d'arbre à cause des changements climatiques, il est important de comprendre comment les caractéristiques morphologiques influencent la répartition de l'eau de pluie sur l'arbre et le transfert du carbone à l'eau de pluie.

CHAPITRE III

INFLUENCE OF TREE MORPHOLOGY ON RAINFALL PARTITIONING AND DOC FLUX IN TEMPERATE AND BOREAL FORESTS

Manuscrit en préparation pour Journal of Geophysical Research: Biogeosciences

Isabelle Dalcher-Gosselin¹, Vincent Maire¹, Louis Duchesne², Laurence Earls-Bélanger¹, Lucas Deschamps¹, Julien Meloche³, John Van Stan II⁴, and François Guillemette¹

- ¹ Département des sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, Québec, G8Z 4M3, Canada
- ² Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources naturelles, Québec, Québec, G1P 3W8, Canada
- ³ Département de géomatique appliquée, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, J1K 2R1, Canada
- ⁴ Department of Biological, Geological, and Environmental Sciences, Cleveland State University, Cleveland, Ohio, 44115, United States

3.1 Contribution des auteurs

Isabelle Dalcher-Gosselin a élaboré le montage expérimental, a mesuré les traits morphologiques, a organisé et effectué des manipulations sur le terrain et en laboratoire, a réalisé des analyses statistiques des données, a créé des figures et a rédigé l'article. Vincent Maire a participé à l'élaboration du thème de projet, a fourni des commentaires et des conseils approfondis dans le développement de cet article, et a édité cet article. Louis Duchesne a contribué à la collaboration avec le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, a fourni des conseils sur le montage expérimental et les analyses statistiques, et a édité cet article. Laurence Earls-Bélanger a assisté et réalisé les manipulations sur le terrain et en laboratoire. Julien Meloche a réalisé les analyses des données LiDAR afin d'obtenir les données de rugosité de l'écorce. Lucas Deschamps a réalisé les analyses d'image afin d'obtenir les données. François Guillemette a conçu et financé le projet, a aidé au développement de l'idée, a contribué à la collaboration avec le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, a fourni des commentaires et des conseils approfondis dans le développement de cet article, et a édité cet article.

3.2 Article complet en anglais : Influence of Tree Morphology on Rainfall Partitioning and DOC Flux in Temperate and Boreal Forests

Abstract

Rain that percolates down the crown (throughfall) and runs off the trunk (stemflow) of trees accumulates dissolved organic carbon (DOC) that can affect soil physicochemical characteristics and metabolism. Although meteorological conditions have been shown to influence water fluxes down the canopy, little is known about how tree morphology regulates hydrological and carbon fluxes. Here we estimated morphological traits such as plant area index (PAI), branch insertion angle and bark roughness to study the role of morphological traits involved in water partitioning and DOC leached from eight tree species of the boreal and temperate biomes in Quebec, Canada. Every two weeks, throughfall and stemflow water samples were collected to measure water volume and DOC concentration. Branch angle and PAI were negatively related to throughfall water volume, and bark roughness was negatively linked to water volume of stemflow, suggesting that different aspects of tree morphology govern water partitioning independently. Rainwater showed a strong DOC enrichment while passing over trees, with stemflow DOC concentrations being much higher than in throughfall. We further observed a dilution effect in throughfall and stemflow with decreasing DOC concentrations as water volumes increased. Thus, although DOC concentrations varied among species, with coniferous showing lower concentrations than deciduous trees, morphological traits showed only an indirect influenced on DOC concentrations through a modulation of water partitioning. Our study highlights the potential links between tree morphology and carbon fluxes onto soils, which may better refine estimates of throughfall and stemflow DOC fluxes under a changing climate as deciduous trees migrate northward.

Keywords: morphological trait, bark, canopy, stemflow, throughfall, dissolved organic carbon, rainwater

Introduction

Globally, most of the rain falls on trees and 90% of this water flux makes it to the forest floor (Murray, 2014). When rainfall contacts trees, there is a typical enrichment of dissolved organic carbon (DOC) following leachate of leaves, trunks and the microorganisms that inhabit them. The DOC concentration in rainwater after spending time on a tree can increase by 10 – 100 times of its initial values (Lombardo et al., 2018; Starr & Ukonmaanaho, 2004; Van Stan & Gordon, 2018). Rain dripping from trees contributes to enrich the forest floor with DOC (Kalbitz et al., 2007), which may potentially move down to streams in forested watersheds (Fellman et al., 2009). Along the way, this plant source of DOC contributes to modify soil physicochemical characteristics, influence microbial community structure and metabolism (Rosier et al., 2016) and ultimately feed the aquatic food web (Carpenter et al., 2005). Thus, better understanding the role of trees at the head of the terrestrial hydrological cycle will increase our knowledge of the fate of DOC and how it may influence forest ecosystems.

To assess water and solute inputs to the forest floor, emphasis should be placed on the volume of rainwater flowing from the tree, and the carbon concentration within it, during precipitation events. The rain that falls onto the forest cover can be partitioned as follows: 1) interception loss is the rainwater captured by the forest cover which is evaporated or absorbed by leaves, 2) throughfall (TF) defined as the precipitation that passes directly through a crown or is initially intercepted by aboveground vegetative surfaces and subsequently drips from the crown, and 3) stemflow (SF) is the rainwater runoff that flows along the branches and stems of the trees (Van Stan & Stubbins, 2018). In general terms, a higher percentage of rainwater flows down as TF (62.3 - 76.6%), followed by interception loss (17.7 - 33.1%) and stemflow (2.2 - 6.9%) in boreal forest (as reviewed in Barbier et al., 2009). TF and SF carry tree-derived solutes such as DOC, with reported DOC concentration in TF and SF varying between 9 to 29 mg L⁻¹, and 16 to 43 mg L⁻¹, respectively, in temperate forests (Chang & Matzner, 2000; Moore, 1987; Qualls et al., 1991). Only a handful of studies have reported DOC concentrations in boreal forests, but Dalva & Moore (1991) and Moore (2003) observed an enrichment between 9 to 20 mg L^{-1} and 23 to 68 mg L^{-1} in TF and SF, respectively. These values are similar or higher than that typically found in subsurface soils or even in streams (7 – 30 mg L^{-1} ; Moore, 1989, 2003). TF and SF may thus represent an important carbon flux to the forest floor, but the relative importance of these pathways of carbon delivery to soils remain poorly known and we do not know what drives them.

Variations in solute leaching and the amount of water in TF and SF may be greatly affected by species differences via their morphological traits. Species morphology can influence the ability to intercept rain, channel rainfall, or allow for rainwater storage. For instance, recent studies showed that species with a high total leaf area (e.g. PAI for plant area index) derive more precipitation through the crown and onto the stem increasing SF but decreasing TF (Zhang et al. 2017; Suqui et al. 2021). However, the relationship between PAI and DOC is less clear. Whereas Levia et al. (2012) show that leafless yellow poplar exert lower DOC in SF in comparison with the leafed period, other morphological traits have been identified as important drivers of volume and DOC concentration in TF and SF such as branch insertion angle and bark roughness (Van Stan and Stubbins, 2018). Knowing more about the role of morphological traits in regulating DOC transfer to the rainwater running along trees would allow for a better understanding of the DOC cycle in forested landscapes and better prediction of how the production of tree-derived DOC may change as the distribution of temperate tree species shifts northward under a warmer climate (McKenney et al., 2007).

This study examines the mechanisms behind the variability of rainwater partitioning and DOC concentration between TF and SF in five boreal and three temperate species located along a 410 km transect. We first measured TF and SF volumes and DOC concentrations during the leafed season (June to October) and across species, and estimated PAI, branch insertion angle, roughness, and diameter at breast height for each individual tree. We then used Bayesian hierarchical (mixed) models to explain the variations in volume and DOC in TF and SF as a function of morphological traits. Our underlying hypothesis was that morphological traits are important in predicting rainwater distribution and DOC production such that a high PAI and branch insertion angle will increase water input to SF instead of TF, but that a high PAI will increase DOC concentration in both TF and SF. As the water residence time over the bark is longer than on a leaf, DOC in SF should be higher than in TF, and even more so with increasing bark roughness as it slows down water movement towards the ground. Our results show that DOC concentration is indirectly influenced by morphological traits through a modulation of the water volume transported along the trees and dilution effects.

Materials and Methods

Site description

This study was conducted in three sites following a latitudinal gradient across the boreal and temperate biomes, in Québec, Canada. The northernmost site is the Tirasse watershed, located in the Ashapmuchuan faunic reserve 120 km north of Saint-Félicien (49°12'45" N, 73°29'00" W). This boreal forest is mainly composed by black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) with basal areas of 19.1 m² ha⁻¹ and 9.9 m² ha⁻¹, respectively (Duchesne & Houle, 2006). Both species were selected in this research. The average annual temperature and precipitation over the last thirty years were 1.0 °C and 710 mm (as rainfall), respectively (MDDELCC, 2015).

The intermediate site is Lac Laflamme watershed, located in Montmorency experimental forest, 70 km north of Quebec City (47°19'41" N, 71°07'37" W). The predominant tree species is balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.), accounting for 88% of the basal area (Houle et al., 2014). Paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) also occurred at that site. The average tree diameter at breast height (DBH) and basal area are $14.5 \pm 3.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, and $18.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, respectively (Houle et al., 2014). Average annual temperature was 0.5 °C and precipitation was 946 mm (as rainfall; MDDELCC, 2015).

The southernmost site is the campus of Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR) (46°20'56" N, 72°34'33" W). We selected four species present on campus as mature trees and exhibiting contrasting tree morphology (Figure S1, Table S1).
These included silver maple (*Acer saccharinum* L.), white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), red oak (*Quercus rubra* L.) and big tooth aspen (*Populus Grandidentata* Michaux). The study area was in a temperate climate zone with average annual temperature and annual precipitation around 5.2 °C and 872 mm (as rainfall), respectively (MDDELCC, 2015).

Hydrometeorological monitoring

Rainfall water from TF and SF samples was collected every two weeks between May to October 2020 over the leafy season. At the end of each two-weeks period, the volume (L tree⁻¹ period⁻¹) of TF and SF was recorded. For TF, a collector consisted of acid-washed polycarbonate bottle which was topped with 26 cm diameter polycarbonate funnel and placed at 1.2 m above the ground, beneath the first third of the trunk – crown edge distance and to the northwest position of the tree. The bottles were covered by insulating material (bubble and foil wrap) and paint on top to prevent overheating and UV radiation.

SF collector consisted of a two-rings stem collar fixed around the trunk and connected to a polycarbonate bottle at the bottom of the tree. Similar to TF collectors, the bottle was covered with insulating material. SF collars were fashioned out of 3.8 cm outer diameter PVC tubing that were cut (Levia & Herwitz, 2000; Lombardo et al., 2018). Afterwards, they were installed with a moderate slope to the trunk of the tree. To ensure complete capture of SF water, the edges of the tube were fixed with a silicon sealant along the bark surface. However, during a few occasions of heavy rain, some sample volume was lost due to SF bottle overflow (8% of all sampling events). In these cases, the volume was recorded as the bottle volume and qualified as censored values in our statistical analyses (Section 2.5).

At each site, a collector similar to the TF collectors was installed in an open zone close to a meteorological station to collect rainfall, and to estimate precipitation amount (mm) and DOC concentration in rainwater. After two weeks of sampling, the polycarbonate bottles of each collector and the graduated cylinder was washed three

times with MilliQ water. All samples were kept in a 4 °C refrigerator until further analysis in the laboratory.

To calculate the amount of water TF, SF and interception loss (IL) in mm, we divided the volume of TF (Throughfall_V) and IL by the funnel area (FA), and the volume of SF (Stemflow_V) by the projected crown area (CA). The IL of rainfall was obtained by subtracting the volume of TF and SF water from the volume of rainfall. To scale the volume of rainfall obtained between TF, SF and IL, all values were transformed into mm according to the following calculations:

$$\% TF = \frac{\frac{Throughfall_V}{FA}}{Rain} \times 100$$
$$\% SF = \frac{\frac{Stemflow_V}{CA}}{Rain} \times 100$$

where Rain is the amount of rainwater in mm that fell during the analyzed period. The amount of rainfall was measured by dividing the volume of rainfall (L period⁻¹) by the funnel area.

Dissolved Organic Carbon

DOC concentration in rainwater, TF and SF was determined by filtering samples recovered from the rain and tree collectors through 0.7 μ m glass fiber filters (Whatman GF/F) with a syringe into two 40 mL precombusted glass amber vials. DOC samples were acidified to pH = 2 using HCl and kept at 4 °C until analysis. DOC concentration was measured in triplicates using a Sievers M9/M9e TOC Analyzers (General Electric inc.) based on a five-point calibration curve using hydrogen phthalate as a standard. Analytical error was < 5% on average among triplicates.

DOC yields, which corresponds to the DOC load exported to the forest floor per CA (g m⁻² yr⁻¹), were calculated to compare our results to other studies and to classic carbon yields from fluvial systems. Since observations were not taken continuously between May 1 and September 30 (developed leaf period), water volumes and DOC concentrations in TF and SF were interpolated between sampling events. To do this, we first fitted Bayesian hierarchical models between SF and TF volumes and rainwater volume for each individual, in addition to a random intercept per sampling date. Similarly, models containing the individual specific relationship between SF and TF DOC and volumes were estimated. Then, we used the estimated parameters and the precipitation volume accumulated over two weeks (using the precipitation values from Gouvernement du Canada, 2022 and Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs provided by L.D.) to predict the SF and TF volume and DOC concentrations. Once these values were estimated, the TF and SF water volumes were multiplied with the corresponding DOC concentration and then divided by FA for TF and CA for SF. CA was used since the SF drainage area represents the crown area. Finally, biweekly DOC yields were summed to estimated yields over the entire period of developed leaves (22 weeks total).

Tree morphological traits

Among the eight species mentioned above, we selected twenty-seven trees representing three individuals per species and per site (*P. glauca* was present at two sites). Our selection criteria were: (i) trees had to have a large enough trunk to facilitate the installation of the collectors; (ii) crown had to be away from other crowns in order to avoid that the collected rain would come from another tree; and (iii) that the tree species covered a broad range in morphological traits as it was the focus of our study.

We selected tree morphological traits that have been suggested in literature to influence SF and TF: projected crown area (CA), diameter at breast height (DBH), total height of tree (Ht), leaf area (LA), branch insertion angle (BrA), plant area index (PAI), and roughness of the bark (R) (Figure S2). CA (m²) was measured with a clinometer and meter tape. Using a clinometer, we determined at each cardinal point the angle from the

midpoint of the trunk to the edge of the crown. For each individual the radius of the crown was calculated using trigonometric formula and averaged from the four cardinal measurements (Blozan, 2008). Ht (m) was also calculated from trigonometric formula using the distance between the observer and tree trunk and the angle obtained by pointing the top of the tree with a clinometer and the height of the observer eyes.

In summer, we sampled ten leaves with petiole (deciduous) and 50 needles (coniferous) per individual to estimate LA (m^2). The green leaves or needles of each tree were kept in a cooled brown bag and brought to the laboratory. They were photographed with a 2 cm red square and leaf area was estimated from the pictures using ImageJ (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Plant area index (PAI; m² m⁻²) is expressed as the plant area per unit area on the ground and likely determine the plant surface contact for rainfall interception. Three pictures were taken at 32.5° from the horizontal (angle θ) degrees towards the crown of the tree. Leaves pixels were quantified using the GIMP imagery software. The ratio of leaves pixel to total pixels (leaves + within canopy sky pixels,) was computed (*P*(θ)). The PAI was retrieved by solving the following equation (Chianucci, 2020):

$$P(\theta) = exp\left[\frac{-G(\theta)PAI}{\cos\theta}\right]$$

where PAI is the effective plant area index, and $G(\theta)$ is the G function and corresponds to the fraction of foliage projected on the plane normal to the direction of the 37.5° (Ross 1981). The value of $G(\theta)$ was dependent upon the leaf angles distribution of each species, as explained in Chianucci et al. (2018). Leaf angles distribution were retrieved by assigning a characteristic distribution to each species as defined by de Wit (1965). We searched the scarce literature for leaf angle distribution to assign a distribution to each of the studied species (Table S2). If not available for the species of interest, distribution from close species of the same genus was used instead. If two distributions were possible, we compared PAI resulting from both. We noticed PAI value were little

sensitive to a misassignment to a leaf angle distribution category and kept the more probable distribution for a species based on multiple measurements available in the literature.

Branch insertion angle (BrA, °) was measured using a drone (Mavik Mini II, DJI) in November 2021 in order to take horizontal pictures along the crown of each tree when no leaves were present. Seven branches were selected per individual to measure BrA from the horizontal plane and pictures was analyzed using the ImageJ software.

A laser scanning system (LiDAR) from Z+F (Imager 5016) was used to determine the roughness of the bark (R, mm). A scan near the trunk (1.5 m) was performed at very high-resolution producing 3D point clouds with an averaged point surface density of 155 point.cm⁻². A noise neighbors filter with 8 mm sphere was used to clean raw point clouds from the laser scanner. R corresponds to the average distance between peaks and furrows of a surface (height of asperities), where a high R value indicates deep furrows (Van Stan et al., 2016). R was estimated by calculating the peak-to-furrow amplitude over n = 100 subsamples chosen randomly across the point cloud with a radius of 2 cm to allow a proper estimate of R and minimize the effect of tree curvature.

Statistical analyses

We first quantified the influence of inter-specific differences on TF and SF water volume and DOC concentration. We compared models where volumes and concentrations were dependent upon the amount of rain fallen during the sampling period to models with an intercept per species in addition, and to models with the interaction between rainfall and species identity. Because some SF water samples overflowed over the collector, we used Bayesian hierarchical modelling to accommodate the censoring of the response variable. Briefly, likelihoods of censored values were replaced by the value of the cumulative distribution function of the normal likelihood above the censoring points. All models included individuals' identity and the period of measurements to accommodate for replicated values per individual and for nesting of measurement per date. Model selection was performed using Watanabe-Akaike Information Criteria (WAIC, Watanabe, 2010).

To explore interspecific differences in term of traits, we performed a principal components analysis on individual values of PAI, BrA, R, DBH, Ht, and CA (Section 3.2). Since CA and BrA, and R and Ht, were highly positively and negatively correlated, respectively, PAI, BrA and R were kept as the independent variables representing the three principal components reflecting the morphological variability for further modeling (see below). DBH was also selected as an allometric trait since it captures the size of each individual tree, and does not correlate with the other selected traits (Table S3).

To assess the causality between morphological traits and water volume and DOC concentration in TF and SF, Bayesian hierarchical models were also developed. The TF water volume model included PAI, BrA and DBH, and an interaction term (rainwater volume) was added to isolate the effect of traits only. Similarly, the model for SF volume included R, PAI, BrA and DBH and an interaction with rainwater volume. Next, the TF DOC concentration model first included PAI, BrA and DBH, and an interaction with TF water volume to, again, isolate the influence of traits. The SF DOC concentration model contained R, PAI, BrA and DBH and an interaction with SF water volume. However, since DBH did not improve the fit of the DOC models, it was discarded from the final models. Finally, to assess if any differences associated to broad tree types could influence relationships between traits and volume or DOC, a fixed effect was added to each model (coniferous and deciduous trees). All models included random effects for individuals' identity and the date of sampling.

Statistical analyses were performed using R 4.0.3 software (R Core Team, 2021). All morphological traits were centered and scaled and the explained variables, i.e., water volume and DOC concentrations of TF and SF, were log-transformed to fit the assumption of a normal distribution of residuals. Posterior distribution of the parameters was sampled using the *brms* package (Bürkner, 2018) with 1000 warmup and 1000 sampling iterations.

Results

Rainfall Partitioning and DOC leaching

The amount of rainfall collected every two weeks varied from 14 mm to 132 mm in 2020 and from 3 mm to 93 mm in 2021 across all sites. There was generally more water recovered in 2020 than 2021. Over the full leaf season, the sum of precipitation harvested resulted in 195 \pm 28 mm accumulated for the UQTR site, 353 \pm 103 for Laflamme and 390 \pm 136 mm for Tirasse. Thus, on average the most northern site (Laflamme and Tirasse) received twice as much rainfall as the UQTR site.



Figure 1 Relationship between volume of rainfall and volume of throughfall by species. To obtain throughfall volume (mm), the throughfall volume (L) was divided by the funnel area. Lines come from the model (Table 2); Ribbon represent the 95% credible interval. Empty dots were the values collected in 2020 and full dots were collected in 2021. Each site was represented by a different color; blue lines were on Tirasse site, pink lines were on Laflamme site and yellow lines were on UQTR site. β was the slope value of the regression and in parentheses there were the minimum and maximum values.

TF water volumes (123 - 449 mm; Table 1) were found to be greater than SF water volumes (0.10 - 5.8 mm) for each tree species, with TF averaging 108 times greater than SF. We found a significant difference in rainwater partitioning between TF and SF as a function of tree species. The percentages of water volume in TF by species ranged from $43 \pm 15\%$ (P. glauca at Laflamme) to $89 \pm 8\%$ (B. papyrifera) (Table 1). The lowest percentage of SF rainfall was also P. glauca at Laflamme ($0.033 \pm 0.01\%$; Table 1), and the highest was P. grandidentata at UQTR ($2.8 \pm 0.1\%$; Table 1). The best model for TF and SF rainfall volumes (Throughfall_V \sim Rain_V * Species and Stemflow_V \sim Rain_V * Species; Table 2) resulted in linear positive relationships with rainfall volume, with different slopes varying by species (Figure 1 and 2). As such, the increase of water in TF were lowest for A. saccharinum at UQTR ($\beta = 0.78$ (0.50; 1.0); mean, 95% credible interval; Figure 1) and *P. banksiana* at Tirasse ($\beta = 1.3$ (1; 1.5)) species, while *P. glauca* at UQTR ($\beta = 2.2$ (2.0; 2.4)) was the plant that showed the largest increase in TF water with increasing rainfall. Regarding SF, *P. banksiana* had the lowest slope ($\beta = 1.33$ (-0.10; 2.7); Figure 2), while A. saccharinum ($\beta = 4.4$ (3.6; 5.4)) had the highest rainwater increase in SF followed by *P. glauca* at UQTR ($\beta = 3.1$ (2.5; 3.8)).



Figure 2 Relationship between volume of rainfall and volume of stemflow by species (logarithmic scale). To obtain stemflow volume (mm), the stemflow volume (L) was divided by crown area. Lines come from the model (Table 2); Ribbon represent the 95% credible interval. Black dots were the observed value, gray dots were the observed value but censored to obtain slope because they had overflowed. Empty dots were the values collected in 2020 and full dots were collected in 2021. Each site was represented by a different color; blue lines were on Tirasse site, pink lines were on Laflamme site and yellow lines were on UQTR site. β was the slope value of the regression and in parentheses there were the minimum and maximum values.

to I otal Kaintal					Volume			
		Rain	Throughfall	Stemflow	Intercention	Throughfall	Stemflow	Interception
	Year	(mm)	(mm)	(mm)	loss (mm)	(%)	(%)	loss (%)
Tirasse								
P. mariana	2020	520	266 ± 65	1.1 ± 0.7	253 ± 64	51 ± 12	0.22 ± 0.1	49 ± 12
	2021	261	167 ± 75	0.53 ± 0.2	93 ± 80	65 ± 31	0.21 ± 0.1	35 ± 31
P. banksiana	2020	520	449 ± 106	0.80 ± 0.4	70 ± 106	86 ± 20	0.15 ± 0.1	13 ± 20
	2021	261	193 ± 46	0.59 ± 0.0	68 ± 71	75 ± 24	0.23 ± 0.01	24 ± 24
Laflamme								
B. papyrifera	2020	361	322 ± 29	1.7 ± 1.3	37 ± 29	89 ± 8	0.46 ± 0.4	10 ± 8
	2021	212	193 ± 62	0.83 ± 0.7	18 ± 62	91 ± 29	0.39 ± 0.3	9.0 ± 29
A. balsamea	2020	493	251 ± 46	2.7 ± 2.1	239 ± 44	51 ± 9	0.54 ± 0.4	48 ± 9
	2021	303	189 ± 52	1.5 ± 1.1	113 ± 53	62 ± 17	0.50 ± 0.4	37 ± 18
P. glauca	2020	446	190 ± 67	0.16 ± 0.0	256 ± 67	43 ± 15	0.035 ± 0.01	57 ± 15
	2021	303	123 ± 48	0.10 ± 0.0	180 ± 48	41 ± 16	0.033 ± 0.01	59 ± 16
UQTR								
P. glauca	2020	229	140 ± 32	0.63 ± 0.3	88 ± 32	61 ± 14	0.27 ± 0.1	39 ± 14
	2021	191	146 ± 12	0.66 ± 0.3	44 ± 5	76 ± 1	0.35 ± 0.2	23 ± 1
A. saccharinum	2020	20	166 ± 15	1.4 ± 0.2	34 ± 14	83 ± 7	0.69 ± 0.1	17 ± 7
	2021	153	127 ± 23	1.1 ± 0.6	25 ± 23	85 ± 11	0.67 ± 0.2	14 ± 11
P. grandidentat	2020	20	178 ± 8	5.8 ± 0.2	18 ± 8	88 ± 4	2.9 ± 0.1	9.0 ± 4
	2021	178	148 ± 37	3.5 ± 0.8	27 ± 2	82 ± 4	2.0 ± 0.4	16 ± 4
Q. rubra	2020	202	152 ± 12	2.6 ± 0.6	47 ± 11	75 ± 6	1.3 ± 0.3	24 ± 6
	2021	199	175 ± 16	2.2 ± 0.2	22 ± 16	88 ± 8	1.1 ± 0.1	11 ± 8

: È 4 0 δ Ċ Ş ¢ Ē Ę Č Table 1

DOC concentrations in TF and SF were enriched compared to rain $(1.8 - 5.1 \text{ mg L}^{-1})$ Table 3). Compared to rainwater partitioning, an inverse pattern was observed for DOC i.e. SF was higher (~ 3.6 x) than TF for DOC concentration. The mean DOC concentrations in TF were the lowest for the deciduous species i.e. O. rubra, *P. grandidentata* and *A. saccharinum* at UQTR ($\leq 10 \text{ mg L}^{-1}$), and highest for the conifer A. balsamea at Laflamme ($74 \pm 44 \text{ mg L}^{-1}$; Table 2). The mean DOC concentrations in SF ranged from Q. rubra, P. grandidentata and A. saccharinum ($\leq 30 \text{ mg L}^{-1}$) to P. mariana SF at Tirasse (191 \pm 51 mg L⁻¹; Table 2) followed by *P. glauca* at UQTR and Laflamme $(177 \pm 76 \text{ and } 167 \pm 72 \text{ mg L}^{-1}, \text{ respectively})$. A similar pattern was also present between conifers and the deciduous trees. The best model for TF DOC concentration contained rainfall volume and species and their interaction (DOC-Throughfall ~ RainV * Species; Table 2). Relationships between TF DOC concentration and rainfall were generally negative or zero, except for *P. grandidentata* ($\beta = 0.56$ (0.10; 0.90); mean, 95% credible interval; Figure 3) which was the only positive relationship. For SF DOC concentration, the best model was the one with rainfall volume and species (DOC-Throughfall ~ RainV + Species; Table 2), meaning that species identity did not affect the slope of the rainfall DOC relationship (common $\beta = 2.34$ (1.90; 2.76)).

Model	$WAIC \pm SE$	Δ
Throughfall _V ~ Rain _V * Species	266.5 ± 51.0	$\boldsymbol{0.0\pm0.0}$
Throughfall $_{V} \sim Rain _{V} + Species$	483.9 ± 90.7	$\textbf{-217.4} \pm 70.8$
Throughfall $_{\rm V} \sim {\rm Rain}_{\rm V}$	486.9 ± 93.3	-220.4 ± 75
Stemflow _V ~ Rain _V * Species	864.7 ± 55.1	0.0 ± 0.0
Stemflow $_{V} \sim Rain _{V} + Species$	919.9 ± 46.0	-55.2 ± 25.2
Stemflow $_{\rm V} \sim {\rm Rain}_{\rm V}$	925.0 ± 46.0	-60.3 ± 26.8
DOC (Throughfall) ~ Rain _V * Species	107.6 ± 35.2	0.0 ± 0.0
DOC (Throughfall) ~ Rain $_V$ + Species	133.9 ± 29.8	$\textbf{-26.3} \pm \textbf{14.8}$
DOC (Throughfall)~Rain v	136.8 ± 28.9	-29.2 ± 15.8
DOC (Stemflow) ~ Rain v + Species	291.3 ± 27.8	0.0 ± 0.0
DOC (Stemflow) ~ Rain $_{\rm V}$	294.1 ± 26.7	-2.8 ± 5.0
DOC (Stemflow) $_{\rm V} \sim {\rm Rain} _{\rm V} * {\rm Species}$	296.1 ± 25.9	-4.8 ± 8.8

Table 2. Results of the Model Comparison of water volume and dissolved organic carbon (DOC) concentration of Throughfall and Stemflow. The Model Offering the Best Prediction by WAIC is indicated in bold and the Difference between the WAIC of the Model and the Best Model was also calculated (Δ).

Over the leafy vegetation period, DOC yields varied between species. The deciduous species *A. saccharinum*, *P. grandidentata* as well as *Q. rubra* at UQTR represents the lowest yield for TF ($< 5 \text{ g m}^{-2} \text{ period}^{-1}$; full leaf period; Table 3). *P.mariana* at Tirasse showed the highest DOC yields in TF ($25 \pm 5 \text{ g m}^{-2} \text{ period}^{-1}$). Then, for SF DOC yield, the conifer *P. glauca* at UQTR was of lower yield ($0.032 \pm 0.01 \text{ g m}^{-2} \text{ period}^{-1}$; Table 3) compared to *A. balsamea* at Laflamme, which showed the highest ($0.41 \pm 0.11 \text{ g m}^{-2} \text{ period}^{-1}$).



Figure 3 Relationship between volume of rainfall and DOC concentration of throughfall by species. DOC concentration is the raw data collected (mg L⁻¹). Lines come from the model (Table 2); Ribbon represent the 95% credible interval. Full dots were the values collected in 2020 and empty dots were collected in 2021. Each site was represented by a different color; blue lines were on Tirasse site, pink lines were on Laflamme site and yellow lines were on UQTR site. β was the slope value of the regression and in parentheses there were the minimum and maximum values.

			Γ	OC* concentrat	tion	DOC	yield
	Year	Rain (L)	$\underset{(mg L^{-1})}{Rain}$	Throughfall (mg L ⁻¹)	Stemflow (mg L ⁻¹)	Throughfall (g m ⁻² period ⁻¹ **)	Stemflow (g m ⁻² period ⁻¹)
Tirasse							
P. mariana	2020	4.5	2.7	36 ± 8	191 ± 51	25 ± 5	0.14 ± 0.07
	2021	3.3	3.1	42 ± 16	100 ± 8	20 ± 5	0.15 ± 0.08
P. banksiana	2020	4.3	2.6	12 ± 4	77 ± 20	13 ± 1	0.070 ± 0.01
	2021	3.2	3.0	17 ± 8	79 ± 16	12 ± 1	0.077 ± 0.02
Laflamme							
8. papyrifera	2020	3.5	5.5	18 ± 1	51 ± 10	16 ± 7	0.25 ± 0.24
	2021	3.3	2.1	19 ± 5	93 ± 23	13 ± 6	0.24 ± 0.23
4. balsamea	2020	3.9	5.1	49 ± 11	129 ± 49	23 ± 7	0.41 ± 0.11
	2021	3.1	2.3	74 ± 44	166 ± 25	17 ± 6	0.36 ± 0.12
P. glauca	2020	5.1	4.2	33 ± 11	167 ± 72	16 ± 2	0.034 ± 0.01
	2021	3.2	2.3	46 ± 7	120 ± 12	12 ± 2	0.032 ± 0.01
UQTR							
⁰ . glauca	2020	2.7	1.8	33 ± 5	177 ± 76	24 ± 6	0.063 ± 0.05
	2021	2.9	2.2	32 ± 8	95 ± 32	21 ± 6	0.053 ± 0.04
4. saccharin	2020	3.1	1.8	10 ± 2	27 ± 4	4.7 ± 3	0.086 ± 0.03
	2021	2.8	2.1	6.6 ± 2	30 ± 11	4.4 ± 3	0.072 ± 0.03
P. grandident	2020	3.1	1.8	9.0 ± 6	20 ± 13	5.4 ± 3	0.23 ± 0.10
	2021	2.7	2.1	6.1 ± 1	22 ± 10	4.7 ± 3	0.23 ± 0.09
Q. rubra	2020	З	1.8	5.6 ± 1	10 ± 4	3.0 ± 1	0.086 ± 0.03
	2021	2.8	2.1	4.9 ± 1	11 ± 6	2.6 ± 1	0.089 ± 0.04

Table 3



Figure 4 Relationship between volume of rainfall and DOC concentration of stemflow by species. DOC concentration is the raw data collected (mg L⁻¹). Lines come from the model (Table 2); Ribbon represent the 95% credible interval. Full dots were the values collected in 2020 and empty dots were collected in 2021. Each site was represented by a different color; blue lines were on Tirasse site, pink lines were on Laflamme site and yellow lines were on UQTR site.

Tree Species and Morphological Traits

Visual exploration of morphological traits distribution among species was performed by principal component analysis (PCA) on the first three axes, which accounted for 82% of the variance. BrA and CA were the most representative morphological traits on PCA axis 1 (Table S4; Figure 5a). On the left hand-side, *A. saccharinum* had a broad CA and high branch angles from the horizontal. On the right, *P. mariana* had a small CA as well as low BrA. Ht and R were negatively and positively correlated, respectively, on axis 2 of the PCA (Table S4; Figure 5a). Species were distributed along that axis from *P. grandidentata*, a large tree with smooth bark, to *P. banksiana*, a small tree with ruffled

bark (Figure 5). Finally, on axis 3 of the PCA BrA was inversely correlated to PAI and DBH (Table S4). The species on axis 3 were distributed from a broad trunk and high PAI with *A. saccharinum* to a narrow trunk and low PAI with *B. papyrifera* (Figure 5b). Interestingly, we observed that *P. glauca* at Laflamme was in the opposite direction in the lower right quadrant compared to the isolated trees at the UQTR campus (Figure 5a), and that the differences were mainly driven by CA, DBH and PAI (Figure S1).



Figure 5 Principal component analysis (PCA) of 27 trees based on 6 variables: crown area (CA, m²), diameter of breast height (DBH, cm), total height (Ht, m), branch insertion angle (BrA, °), plant area index (PAI, m² m⁻²) and bark roughness (R, mm). A) Axes 1 and 2 explained 40% and 22% of the total variance, respectively. B) Axe 3 explained 20% of the total variance. For each species an ellipse around their dots.

Drivers of Stemflow and Throughfall Hydrology and DOC

According to our multiple regression models, plant functional traits modified the relationships between rainfall and either TF and SF volumes or DOC (additive and interactive terms). First, BrA and PAI showed a significant interaction with rainfall to explain variations in TF volume (P < 0.001; Table 4 and Figure 6a and b), with TF volume increasing more rapidly with rainfall at lower BrA and PAI i.e., the lower the branch angle from the horizontal (negative relationship). At low rain volume, the effect of BrA and PAI decreases and becomes uncertain as shown by the increasing confidence intervals (Figure 6a and b). We further found DBH revealed a positive relationship with TF water volume interacting with rainwater (P < 0.001; Table 4; Figure S3a). A difference between

the coniferous and deciduous type was observed (P < 0.01; Table 4) but did not alter the overall effect of traits for TF.

However, we did find a clear separation between conifers and deciduous trees for SF, where the average SF water volume of conifers was 80 times lower than for deciduous trees (P < 0.001; Table 4). Further, a negative relationship was found with R (P < 0.001; Table 4) as well as an interaction with rainwater (P < 0.01; Table 4) for conifers and deciduous. Thus, the rougher the bark, i.e., the higher the amplitude, the lesser the water present in SF (Figure 6c et d). No relationship was found between either BrA and PAI, and SF water volume. Finally, we observe a positive relationship with DBH and SF water volume with an interaction with rainwater (P < 0.001; Table 4); Figure S3b and c).



Figure 6 Relationship between volume of rainfall and volume of throughfall by A) insertion branch angle (BrA; °) and B) plant index area (PAI; no unit), and the dots are the partial residuals for coniferous (circle) and deciduous (triangle). Then, relationship between volume of rainfall and volume of stemflow by bark roughness (R; mm) C)

for coniferous and D) deciduous. Ribbon represents the 95% credible interval. Dots have a grey gradient based on the morphological trait (PAI, BrA or R). The relationships were established from the regression model (Table 4).

DOC concentration variations in TF and SF did not reveal any relationship with morphological traits, either BrA, PAI or R according to our models (Table 5). However, we found significant differences in DOC concentrations in TF (P = 0.002; Table 5) and SF (P = 0.001; Table 5) between conifers and deciduous trees. Conifers had on average higher DOC concentration values than deciduous trees in both TF and SF (36 vs. 10, and 129 vs. 31, in TF and SF, respectively; Table 3). Finally, a negative relationship was observed between TF water volume and TF DOC concentration (P < 0.001; Table 5; Figure S4a) and between SF water volume and SF DOC concentration (P < 0.001; Table 5; Figure S4b and c). Thus, the higher the volume of TF or SF, the lower the TF or SF DOC concentration.

Table 4

		Throughfall			Stemflow	
Model	Estimate	95% HDI	Р	Estimate	9% HDI	Р
(Intercept)	-5.00	-5.69, -4.29	<0.0001	-9.9 6	-11.3, -7.94	0.0000
Rain _V	1.36	1.19, 1.54	<0.0001	2.27	1.85, 2.70	0.0000
BrA	1.80	1.41, 2.20	<0.0001	-1.02	-2.61, 0.55	0.1033
PAI	1.19	0.81, 1.58	<0.0001	0.23	-0.99, 1.54	0.3743
R				-2.05	-3.42, -0.72	0.0020
DBH	-0.41	-0.70, -0.13	0.0027	-1.14	-2.38, 0.07	0.0367
Coniferous or Deciduous	0.51	0.09, 0.88	0.0067	4.38	2.53, 6.42	0.0007
Rain _v * PAI	-0.36	-0.45, -0.27	<0.0001	-0.14	-0.44, 0.15	0.1843
Rain _v * BrA	-0.47	-0.55, -0.38	<0.0001	0.07	-0.21, 0.39	0.3147
Rain _v * R				0.42	0.09, 0.71	0.0033
$Rain_V * DBH$	0.13	0.06, 0.21	<0.0001	0.55	0.27, 0.84	0.0000

Result of the Bayesian Hierarchical Model for the Volume of Water in Throughfall and Stemflow. High Density Interval (HDI) is the Smallest such Interval.

It should be noted that the models presented previously all had the same random effects of tree identity (ID) and date of sampling. Since the harvest date was different for each period, but also for each site, this information is therefore consistent with the intrinsic characteristics of the rain. The proportion of variance in fixed and random effects was measured for each model (Table S5). The variance associated with ID was 3% and 12% for the TF and SF water volume models, respectively, and 27% and 20% for TF and SF DOC concentration models, reflecting the intraspecific variability between individual trees. The date of sampling had only a limited influence on the different models' outcome (i.e., 4-7% of the variance was attributable to date of sampling).

Table 5

Result of the Bayesian Hierarchical Model for DOC Concentration in the Throughfall and Stemflow. High Density Interval (HDI) is the Smallest such Interval.

		Throughfall			Stemflow	
Model	Estimate	95% HDI	Р	Estimate	95% HDI	Р
(Intercept)	3.42	3.02, 3.82	<0.0001	4.59	4.15, 5.00	0.0000
$Through fall_{V}$	-0.17	-0.25, -0.10	<0.0001			
Stemflow _V				-0.21	-0.53, 0.02	0.0363
BrA	0.09	-0.39, 0.55	0.3597	0.02	-0.45, 0.46	0.4783
PAI	0.16	-0.12, 0.45	0.1240	0.02	-0.27, 0.30	0.4553
R				-0.01	-0.24, 0.21	0.4560
Coniferous or Deciduous	-1.40	-2.15, -0.52	0.0017	-1.31	-2.21, -0.53	0.0013
Throughfall _V * PAI	0.02	-0.04, 0.10	0.2393			
Throughfall _V * BrA	0.01	-0.06, 0.06	0.4170			
Stemflow _V * PAI				0.03	-0.14, 0.21	0.3597
Stemflow _V * BrA				0.06	-0.17, 0.27	0.3137
Stemflow _V * R				0.05	-0.04, 0.16	0.1507

Discussion

Water and carbon fluxes have typically been studied in relatively narrow environmental gradients and number of species (Chen et al., 2019; Magliano et al., 2019; Steinbuck, 2002), and have been mostly related to atmospheric conditions without considering the implicit role of tree morphology (Pflug et al., 2021; S. Zhang et al., 2022). Our study differs from past studies in two major aspects (Geißler et al., 2012; Magliano et al., 2019; Suqui et al., 2022; Yang et al., 2019). First, the number of species (eight) considered here is significantly larger than most studies, implying a wider diversity and span of morphological traits and therefore an increase likelihood to detect an effect. Second, we conducted biweekly sampling in order to alleviate the variability associated to punctual or short-term rain events, which may have otherwise obscured the real effect of tree morphology. Our results suggest that with a high diversity of morphological traits and broad rainfall analysis, morphological traits may play an important role in dictating water and ultimately carbon fluxes to the floor of boreal and temperate forests.

Rainfall Partitioning in Temperate and Boreal Trees

As previously shown in other studies (Levia & Frost, 2003; Van Stan et al., 2017; Zhang et al., 2017), we observed positive relationships between TF and SF water volumes with rainfall (Figure 1 and 2). Our estimates of rainfall partitioning of TF and SF (Table 1) correspond well to those from past studies (Barbier et al., 2009; Levia & Germer, 2015; Stubbins et al., 2020). As expected, TF had a higher percentage of rainfall than SF. The interquartile range of the percentage of rainwater in TF (41 - 91%) fall within the ranged reported by Sadeghi et al. (2020) for temperate and boreal trees, but our SF values were much lower than the ones reported by the same study (0.1-2.9% vs. 0.8-6.2%). This difference stems most likely from differences in methodology as we looked at individual trees compared to the studies reported in Sadeghi et al. (2020), which measured SF volume at the plot level. For instance, using a similar approach in a subtropical climate, a study on individual trees showed results closer to our own (0.18%; Van Stan et al., 2017). This suggests that there is a bias associated with how the SF rainwater percentage is obtained and calculated that is important to consider.

Our results further suggest that the partitioning between TF and SF was a function of the type of species (deciduous vs. coniferous trees). For TF, we found small, yet significant differences between deciduous species such as *P. grandidentata*, *Q. rubra* and coniferous *P. mariana*, *P. banksiana* and *P. glauca*, suggesting that needles are more effective at stocking water within the tree. Larger differences were found for SF, where deciduous species (e.g. *Q. rubra*) either redirected more rainwater towards the trunk, or decreased water storage within the bark, than coniferous species such as *P. mariana* and *P. banksiana*. A meta-analysis observed similar patterns, and suggested that a "reduced funnel effect" in coniferous species as the main cause for reduced SF partitioning (Barbier et al., 2009). Although we cannot exclude this explanation, our own data suggest that bark roughness (R), which was higher for coniferous than deciduous trees on average (Figure S1), may play an important role in controlling the amount of rain making it to the forest floor through stemflow by increasing water storage in coniferous trees.

DOC Concentration

The measured DOC concentrations (Table 2) are in good agreement with studies on DOC produced by TF and SF (TF: 13 - 48 mg L⁻¹; SF: 29 - 209 mg L⁻¹; Dalva & Moore, 1991; Kolka et al., 1999; Moore, 2003). We also found, as expected, differences in DOC concentration between tree species (Van Stan et al., 2017), with coniferous trees showing higher values (Figure 3 and 4). Several studies have found this same contrast (Thieme et al., 2019; Van Stan et al., 2017) which is explained, among other things, because conifer may be colonized by epiphytes (lichen) which may leach DOC into solution (Van Stan et al., 2017). There was however a large variability in the relationships between DOC concentration and precipitation or water volume collected by species (Figure 3). Where some species (*P. banksiana*, *B. papyrifera*, *A. balsamea*) appeared to have a finite source of carbon for TF, others were not completely washed out until 132 mm of precipitation. In fact, we observed a negative relationship with TF water volume (Figure S4a), suggesting a dilution effect, i.e., high precipitation production in TF dilutes DOC sources from the trees, resulting in low concentrations (Van Stan & Stubbins, 2018). The DOC concentration of the SF did not show a similar relationship with the amount of

rainfall (Figure 4). Yet, there was a relationship between SF DOC concentration and SF water volume (Figure S4b), suggesting that DOC concentration is more influenced by interspecific differences in water partitioning than rainfall quantity. Finally, as with TF, we observed that a dilution effect also occurred as more water was directed to SF.

Influence of Morphological Traits on water volumes and DOC

Morphological traits revealed interspecific but also intraspecific variability (Figure 5a and b). Trees isolated on the UQTR campus differed from other trees in the forest in morphological traits such as PAI, diameter at breast height (DBH) and CA. For instance, *P. glauca* was an isolated species at UQTR, but found in a woodstand at Laflamme. As such, *P. glauca* at UQTR had lower DBH and CA values than forest *P. glauca*, while the PAI of *P. glauca* was higher at UQTR than Laflamme. The dissimilarity between isolated and forest trees could be explained by the competition that forest trees must undergo (Kunstler et al., 2016), resulting in taller and thinner trees with lower canopy area. The presence of nearby trees during growth changes the morphology of the species, with ramification for water partitioning and fluxes to soils. Because of this intraspecific variation, morphological traits thus represent a powerful tool to predict SF and TF water volume and DOC concentration when a species grows in contrasted environments.

Morphological traits were important predictors of TF and SF water volume in boreal and temperate environments (Table 4). For instance, rainfall through the tree crown was influenced by both BrA and PAI. We found that when precipitation was high, TF water volume decreased with the increase BrA from the horizontal (Figure 6a). Some studies propose that there is a negative relationship between branch angle and crown width (Geißler et al., 2012; Sadeghi et al., 2020), whereas the higher the BrA, the narrower the crown. In our study, we found the opposite relationship where BrA was positively correlated to CA (Figure 5), most likely due to the fact that deciduous trees had both high BrA and CA. Our results thus suggest that low branch angles may lead to directional flow below the crown, possibly because branches at high angles from the horizontal may direct water toward the trunk as suggested by the positive but uncertain trend between BrA and SF water volume (Table 4). More studies are however needed to better explore the influence of branch angle on the way water runs from leaves to the forest floor.

PAI was also retained by the model (Table 4) and indicates that low PAI lead to increased water volumes in TF (Figure 6b). In the literature, PAI shows contrasting results regarding its potential effect on TF water volume. Sadeghi et al, (2020) cumulated several studies in a literature synthesis and observed a non-significant negative relationship between PAI and percentage of precipitation in TF. Contrastingly, Suqui et al., (2022) observed a negative relationship as we obtained, but not significant. We explain the strength of our results by the fact our measurements were taken at tree scale vs. a forest plot scale leading to less variable estimates and thus significant relationships. Regardless, our results together with those of Suqui et al. (2022) suggest that where there is a large opening, rain is less likely to be intercepted by the tree foliage as demonstrated by Llorens & Gallart (2000) and Loescher et al. (2002).

Finally, bark roughness was the determining morphological feature according to the model for predicting SF water volume (Table 4). As expected, the rougher the bark, the less water in the SF (Figure 6c). Few studies have looked at the direct relationship between bark roughness and SF water volume. Nevertheless, it has been found that bark roughness increases the retention and stockage of precipitation draining down the stem (Ilek et al. 2017; Livesley et al. 2014; Van Stan & Levia 2010; Van Stan et al. 2016). Interestingly, PAI and BrA did not emerge as significant drivers even though several studies hypothesized that these should impact SF water supply (Sadeghi et al., 2020; Van Stan & Stubbins, 2018; Zhang et al., 2017). Here we directly tested this hypothesis using drone and lidar technologies, and show that bark roughness has an overwhelming effect in controlling water fluxes along the trunk and that this trait should be considered in future studies.

Contrary to water volume in SF and TF, morphological traits did not show statistical trends with DOC concentration (Table 5) despite inter-specific differences between coniferous and deciduous trees. Studies assessing the links between morphological traits

and DOC concentration are scarce and most do not investigate the effect of morphological traits directly (Van Stan & Stubbins, 2018). Here we show that while morphological traits influence TF and SF water volume (Figure S4), they mostly influence DOC concentration through dilution (Figure S4). This suggests that either morphological traits play a minor role on DOC concentration or that other traits not considered in this study may ultimately control DOC leached from trees.

Watershed Context of DOC

To put our study into context of other watershed-scale carbon fluxes, we calculated DOC yield values were over a five-month period, that is the full leaf season in our boreal and temperate biomes. DOC yields from TF ranged from 2.6 to 25 g m-2 period⁻¹ and DOC yields from SF ranged from 0.03 to 0.4 g m-2 period⁻¹, which fall well within the range of those reported in Van Stan and Stubbins (2018), although TF yields were in the upper range or even exceeded their values. This may be due because the values reported in Van Stan and Stubbins (2018) also included the leafless period, during which we presume TF yield is lower because of limited interception by naked branches only. However, we are not aware of studies measuring the yield while including snowy precipitation during winter, which would have allowed us to provide a more accurate annual estimate for the boreal and temperate biomes. Given the length of the leafless season and the importance of snow precipitations in these biomes, more studies exploring tree leachates and water partitioning are currently needed. Regardless, the yields estimated here for the full leaf season compare well to soil organic layers (Michalzik et al., 2001; Moore, 2003) or even to first order streams (Koprivnjak & Moore, 1992; McDowell & Likens, 1988), suggesting that TF and SF DOC is a significant source of carbon in forested watersheds at least in summer.

Altogether, our results show that including morphological traits may help prospecting the impact of climate change on temperate and boreal catchments hydrology and carbon budget. Deciduous species may migrate northward (McKenney et al., 2007) at the expense of conifers, and induced changes in patterns of water and carbon delivery to

soil catchments. Our results suggest that as deciduous replace coniferous trees, a higher quantity of water may reach the ground through TF and SF, but with water less concentrated in DOC, leading to a lower carbon yield. However, the ultimate response of forested watersheds, in terms of carbon fluxes from trees, will also depend on future precipitation regimes and the amount of water that will flow down the canopy. Regardless, our results suggest that understanding how tree morphology will be impacted during this northward migration may help refine the estimates of TF and SF DOC fluxes under a changing climate.

Acknowledgments

We LiDAR thank Alexandre Roy for help with and measurements Pierre-André Bordeleau drone training. We thank Richard Fournier (UdeS) for lending the LiDAR. We thank Jean-Philippe Mottard, Frédéric Émond and Pierre Otis as well as all the other members of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs for their help in sample collection, and Matthieu Michaud, Samuel Gagnon and Geoffrey Marselli for help during the installation of the collectors. We thank Mérédith Bélanger and Dominic Bélanger for DOC analyses. This work was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (CRSNG) to V.M. and F.G., the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FRQNT) to F.G., and the Centre for Research on Watershed – Aquatic Ecosystem Interactions (RIVE) at University of Quebec at Trois-Rivieres.

References

- Barbier, S., Balandier, P., & Gosselin, F. (2009). Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: A review. *Annals of Forest Science*, 66(6), 602-602. <u>https://doi.org/10.1051/forest/2009041</u>
- Barclay, H. J. (2001). Distribution of leaf orientations in six conifer species. *Canadian Journal of Botany*, 79(4), 389–397. <u>https://doi.org/10.1139/cjb-79-4-389</u>

Blozan, W. (2008). Tree Measuring Guidelines of the. In Eastern Native Tree Society.

- Bürkner, P. (2018). Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms. *The R Journal*, *10*(1), 395-412.
- Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., Bogert, M. Van De, Bade, D. L., Bastviken, D., Gille, C. M., Hodgson, J. R., Kitchell, J. F., & Kritzberg, S. (2005). Ecosystem Subsidies: Terrestrial Support of Aquatic Food Webs from 13C Addition to Contrasting Lakes. *Ecology*, 86(10), 2737-2750.
- Chang, S.-C., & Matzner, E. (2000). Soil nitrogen turnover in proximal and distal stem areas of European beech trees. In *Plant and Soil* (Vol. 218).
- Chen, S., Cao, R., Yoshitake, S., & Ohtsuka, T. (2019). Stemflow hydrology and DOM flux in relation to tree size and rainfall event characteristics. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279, 107753. <u>https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107753</u>
- Chianucci, F. (2020). An overview of in situ digital canopy photography in forestry. Canadian Journal of Forest Research, 50(3), 227-242. <u>https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0055</u>
- Chianucci, F., Pisek, J., Raabe, K., Marchino, L., Ferrara, C., & Corona, P. (2018). A dataset of leaf inclination angles for temperate and boreal broadleaf woody species. Annals of Forest Science, 75(2), 1-7. <u>https://doi.org/10.1007/s13595-018-0730-x</u>
- Dalva, M., & Moore, T. R. (1991). Sources and Sinks of Dissolved Organic Carbon in a Forested Swamp Catchment. *Biogeochemistry*, 15(1), 1-19.
- de Wit, C. T. (1965). Photosynthesis of leaf canopies. In CAPD (Ed.), *Agricultural Research Reports* (Issue 663).
- Duchesne, L., & Houle, D. (2006). Base cation cycling in a pristine watershed of the Canadian boreal forest. *Biogeochemistry*, 78(2), 195-216. https://doi.org/10.1007/s10533-005-4174-7
- Fellman, J. B., Hood, E., D'Amore, D. V., Edwards, R. T., & White, D. (2009). Seasonal changes in the chemical quality and biodegradability of dissolved organic matter exported from soils to streams in coastal temperate rainforest watersheds. *Biogeochemistry*, 95(2), 277–293. <u>https://doi.org/10.1007/s10533-009-9336-6</u>
- Geißler, C., Lang, A. C., von Oheimb, G., Härdtle, W., Baruffol, M., & Scholten, T. (2012). Impact of tree saplings on the kinetic energy of rainfall-The importance of stand density, species identity and tree architecture in subtropical forests in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 156, 31-40. <u>https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.12.005</u>

- Gouvernement du Canada. (2022). *Données historiques*. Environnement et Changement Climatique Canada. https://climate.meteo.gc.ca/historical data/search historic data f.html
- Houle, D., Marty, C., Duchesne, L., & Gagnon, C. (2014). Humus layer is the main locus of secondary SO4 production in boreal forests. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 126, 18-29. <u>https://doi.org/10.1016/j.gca.2013.10.038</u>
- Kalbitz, K., Meyer, A., Yang, R., & Gerstberger, P. (2007). Response of dissolved organic matter in the forest floor to long-term manipulation of litter and throughfall inputs. *Biogeochemistry*, 86(3), 301-318. <u>https://doi.org/10.1007/s10533-007-9161-8</u>
- Kolka, R. K., Nater, E. A., Grigal, D. F., & Verry, E. S. (1999). Atmospheric inputs of mercury and organic carbon into a forested upland/bog watershed. *Water, Air, and Soil Pollution, 113*, 273-294. <u>https://doi.org/10.1023/A:1005020326683</u>
- Koprivnjak, J.-F., & Moore, T. R. (1992). Sources, Sinks, and Fluxes of Dissolved Organic Carbon in Subarctic Fen Catchments. In *Arctic and Alpine Research* (Vol. 24, Issue 3).
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S. J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J. H. C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., ... Westoby, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585), 204-207. <u>https://doi.org/10.1038/nature16476</u>
- Levia, D. F., & Frost, E. E. (2003). A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems. *Journal of Hydrology*, 274, 1-29.
- Levia, D. F., & Germer, S. (2015). A review of stemflow generation dynamics and stemflow-environment interactions in forests and shrublands. *Reviews of Geophysics*, 53, 673-714. <u>https://doi.org/10.1002/2015RG000479</u>
- Levia, D. F., & Herwitz, S. R. (2000). Physical properties of water in relation to stemflow leachate dynamics: Implications for nutrient cycling. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 662–666. <u>https://doi.org/10.1139/cjfr-30-4-662</u>
- Llorens, P., & Gallart, F. (2000). A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of Hydrology*, 240(1-2), 131-144. <u>https://doi.org/10.1016/S0022-1694(00)00339-5</u>
- Loescher, H. W., Powers, J. S., & Oberbauer, S. F. (2002). Spatial variation of throughfall volume in an old-growth tropical wet forest, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 18(3), 397-407. <u>https://doi.org/10.1017/S0266467402002274</u>

- Lombardo, L., Trujillo, C., Vanwalleghem, T., & Gómez, J. A. (2018). Organic carbon fluxes by precipitation, throughfall and stemflow in an olive orchard in Southern Spain. *Plant Biosystems*, 152(5), 1039-1047. <u>https://doi.org/10.1080/11263504.2017.1414082</u>
- Magliano, P. N., Whitworth-Hulse, J. I., Florio, E. L., Aguirre, E. C., & Blanco, L. J. (2019). Interception loss, throughfall and stemflow by Larrea divaricata: The role of rainfall characteristics and plant morphological attributes. *Ecological Research*, 34(6), 753-764. <u>https://doi.org/10.1111/1440-1703.12036</u>
- McDowell, W. H., & Likens, G. E. (1988). Origin, Composition, and Flux of Dissolved Organic Carbon in the Hubbard Brook Valley. *Ecological Monographs*, 58(3), 177-195. <u>https://doi.org/10.2307/2937024</u>
- MDDELCC. (2015). Normales climatiques du Québec 1981-2010. Gourvernement du Québec. <u>http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp</u>
- Michalzik, B., Kalbitz, K., Park, J. H., Solinger, S., & Matzner, E. (2001).
 Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen A synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry*, 52(2), 173-205. <u>https://doi.org/10.1023/A:1006441620810</u>
- Moore, T. R. (1987). An assessment of a simple spectrophotometric method for the determination of dissolved organic carbon in freshwaters. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21, 585-589. <u>https://doi.org/10.1080/00288330.1987.9516262</u>
- Moore, T. R. (1989). Dynamics of Dissolved Organic Carbon in Forested and Disturbed Catchmerits, Westland, New Zealand. *Water Resources Research*, 25(6), 1321-1330.
- Moore, T. R. (2003). Dissolved organic carbon in a northern boreal landscape. Global Biogeochemical Cycles, 17(4), 1109. <u>https://doi.org/10.1029/2003gb002050</u>
- Murray, S. J. (2014). Trends in 20th century global rainfall interception as simulated by a dynamic global vegetation model: Implications for global water resources. *Ecohydrology*, 7(1), 102-114. <u>https://doi.org/10.1002/eco.1325</u>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal* of Botany, 61(3), 167-234. https://doi.org/10.1071/BT12225

- Pflug, S., Voortman, B. R., Cornelissen, J. H. C., & Witte, J. M. (2021). The effect of plant size and branch traits on rainfall interception of 10 temperate tree species. *Ecohydrology*, 14(8), 0-2. <u>https://doi.org/10.1002/eco.2349</u>
- Qualls, R. G., Haines, B. L., & Swank, W. T. (1991). Fluxes of Dissolved Organic Nutrients and Humic Substances in a Deciduous. *Ecology*, 72(1), 254-266.
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <u>https://www.r-project.org/</u>
- Ross, J. (1981). The radiation regime and architecture of plant stands. Springer Netherlands. <u>https://doi.org/10.1007/978-94-009-8647-3</u>
- Sadeghi, S. M. M., Gordon, A. D., & Van Stan, J. T. I. (2020). A Global Synthesis of Throughfall and Stemflow Hydrometeorology. In J. T. Van Stan, II, E. Gutmann, & J. Friesen (Eds.), *Precipitation Partitioning by Vegetation* (pp. 49-70). Springer International Publishing. <u>https://doi.org/10.1007/978-3-030-29702-2</u>
- Starr, M., & Ukonmaanaho, L. (2004). Levels and characteristics of TOC in throughfall, forest floor leachate and soil solution in undisturbed boreal forest ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus, 4*, 715-729.
- Steinbuck, E. (2002). The influence of tree morphology on stemflow in a redwood region second-growth forest. California State University, Chico.
- Stubbins, A., Guillemette, F., & Van Stan, J. T. (2020). Throughfall and Stemflow: The Crowning Headwaters of the Aquatic Carbon Cycle. In J. T. Van Stan, II, E. Gutmann, & J. Friesen (Eds.), *Precipitation Partitioning by Vegetation* (pp. 121-132). Springer International Publishing. <u>https://doi.org/10.1007/978-3-030-29702-2</u>
- Suqui, A., Célleri, R., Crespo, P., & Carrillo-Rojas, G. (2022). Interactions between leaf area index, canopy density and effective precipitation of a polylepis reticulata forest located in a paramo ecosystem. *Granja*, 34(2), 60-76. <u>https://doi.org/10.17163/LGR.N34.2021.04</u>
- Thieme, L., Graeber, D., Hofmann, D., Bischoff, S., Schwarz, M. T., Steffen, B., Meyer, U. N., Kaupenjohann, M., Wilcke, W., Michalzik, B., & Siemens, J. (2019). Dissolved organic matter characteristics of deciduous and coniferous forests with variable management: Different at the source, aligned in the soil. *Biogeosciences*, 16(7), 1411-1432. <u>https://doi.org/10.5194/bg-16-1411-2019</u>

54

- Van Stan, J. T., & Gordon, D. A. (2018). Mini-review: Stemflow as a resource limitation to near-stem soils. *Frontiers in Plant Science*, 9, 248. <u>https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00248</u>
- Van Stan, J. T., Lewis, E. S., Hildebrandt, A., Rebmann, C., & Friesen, J. (2016). Impact of interacting bark structure and rainfall conditions on stemflow variability in a temperate beech-oak forest, central Germany. *Hydrological Sciences Journal*, 61(11), 2071-2083. https://doi.org/10.1080/02626667.2015.1083104
- Van Stan, J. T., & Stubbins, A. (2018). Tree-DOM: Dissolved organic matter in throughfall and stemflow. *Limnology and Oceanography Letters*, 3, 199-214. <u>https://doi.org/10.1002/lol2.10059</u>
- Van Stan, J. T., Wagner, S., Guillemette, F., Whitetree, A., Lewis, J., Silva, L., & Stubbins, A. (2017). Temporal Dynamics in the Concentration, Flux, and Optical Properties of Tree-Derived Dissolved Organic Matter in an Epiphyte-Laden Oak-Cedar Forest. Journal of Geophysical Research: *Biogeosciences*, 122(11), 2982-2997. <u>https://doi.org/10.1002/2017JG004111</u>
- Watanabe, S. (2010). Asymptotic equivalence of Bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. *Journal of Machine Learning Research*, 11, 3571-3594.
- Yang, X., Chen, L., Wang, L., Wang, X., Gu, J., Qu, W., & Song, N. (2019). Dynamic rainfall-partitioning relationships among throughfall, stemflow, and interception loss by Caragana intermedia. *Journal of Hydrology*, 574, 980-989. <u>https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.04.083</u>
- Zhang, S., De Frenne, P., Landuyt, D., & Verheyen, K. (2022). Impact of tree species diversity on throughfall deposition in a young temperate forest plantation. *Science of the Total Environment*, 842, 156947. <u>https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156947</u>
- Zhang, W., Zhu, X., Jin, X., Meng, X., Tang, W., & Shan, B. (2017). Evidence for organic phosphorus activation and transformation at the sediment-water interface during plant debris decomposition. *Science of the Total Environment*, 583, 458-465. <u>https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.103</u>
- Zhang, Y., Wang, X., Hu, R., & Pan, Y. (2017). Stemflow volume per unit rainfall as a good variable to determine the relationship between stemflow amount and morphological metrics of shrubs. *Journal of Arid Environments*, 141, 1-6. <u>https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.02.002</u>



Figure S1 Box plots depicting A) crown area (CA), B) diameter of breast height (DBH), C) total height (Ht), D) branch insertion angle (BrA), E) plant area index (PAI) and F) bark roughness (R) of trees by species. Green color shows conifers and orange color shows deciduous trees. The center line represents the median; the bottom and top of the box represent the 25th and 75th percentiles, respectively; and the whiskers represent the 5th and 95th percentiles. Dots indicate individuals per species.

						2		
Site	Species	CA	DBH	Ht	LA	R	BrA	PAI
Site	species	(m ²)	(cm)	(m)	(cm^2)	(mm)	(°)	(no unit)
Tirasse	P. mariana	2.4	20	14	0.08	10.1	0.9	2.59
Tirasse	P. mariana	3.8	18	12	0.08	8.1	-2.5	1.88
Tirasse	P. mariana	4.9	18	15	0.08	8.0	1.6	2.85
Tirasse	P. banksiana	9.7	17	12	0.30	6.8	32.5	1.49
Tirasse	P. banksiana	5.2	19	12	0.27	9.2	16.6	1.57
Tirasse	P. banksiana	9.6	22	13	0.35	10.8	34.8	1.30
Laflamme	B. papyrifera	27.9	25	17	28.06	2.7	57.9	1.47
Laflamme	B. papyrifera	15.8	17	15	27.45	4.9	61.3	1.40
Laflamme	B. papyrifera	11.2	18	17	52.48	5.0	49.2	1.17
Laflamme	A. balsamea	16.3	24	18	0.26	5.4	0.8	2.95
Laflamme	A. balsamea	7.3	24	18	0.34	5.0	1.8	3.33
Laflamme	A. balsamea	11.0	23	16	0.27	4.6	12.4	2.90
Laflamme	P. glauca	13.6	25	17	0.29	5.6	7.8	2.79
Laflamme	P. glauca	14.9	25	14	0.18	4.7	0.4	3.31
Laflamme	P. glauca	9.5	20	16	0.23	6.1	17.7	3.36
UQTR	P. glauca	26.7	41	12	0.11	6.7	15.8	1.44
UQTR	P. glauca	36.9	38	15	0.13	5.9	21.8	1.09
UQTR	P. glauca	57.4	47	15	0.14	4.6	10.0	1.35
UQTR	A. saccharinum	97.2	39	16	25.51	9.7	44.3	1.74
UQTR	A. saccharinum	99.0	47	16	35.53	9.2	42.8	1.22
UQTR	A. saccharinum	105.2	49	21	30.91	8.6	41.3	2.39
UQTR	P. grandidentata	20.2	22	17	33.77	3.8	30.6	1.17
UQTR	P. grandidentata	23.8	23	22	25.44	3.7	35.7	1.20
UQTR	P. grandidentata	28.5	28	19	33.62	6.8	40.2	1.47
UQTR	Q. rubra	46.0	25	11	98.77	4.0	42.3	2.00
UQTR	Q. rubra	61.5	23	16	91.69	3.9	42.1	1.64
UQTR	Q. rubra	58.8	40	11	47.34	4.4	33.9	2.37

Table S1	
Morphological traits of the 27 tree individuals distributed in the three study sites.	

Note. CA: crown projection area; DBH: diameter breast height; Ht: total height; LA: leaf area; R: bark roughness; BrA: branch insertion angle; PAI: plant area index.



Figure S2 Illustration showing tree morphometric traits measured in the study: Projected crown area (CA, m²), diameter of breast height (DBH, cm) taken at 130 cm from the ground, total tree height (Ht, m), bark roughness (R, mm) the distance between the ridge and the furrow, branch insertion angle (BrA, °) taken from the horizontal and plant area index (PAI, m² n⁻²) i.e. plant unit per soil unit.

Table	S2.
-------	-----

Leaf angle distribution for each species studied

Species	Leaf angle distribution	References
Picea mariana	Uniform	Barklay (2001)
Pinus banksiana	Uniform	(Barclay, 2001)
Betula papyrifera	Planophile	Chianucci et al. (2018)
Abies balsamea	Plagiophile	Barklay (2001)
Picea glauca	Uniform	Barklay (2001)
Acer saccharinum	Planophile	Chianucci et al. (2018)
Populus grandidentata	Uniform	(Chianucci et al., 2018)
Quercus rubra	Planophile	Chianucci et al. (2018)

Correlation	matrix of mor	phological t	ratts.				
	logCA	DBH	Ht	R	PAI	BrA	_
logCA	1.000	0.783	0.236	-0.215	-0.337	0.563	
DBH	0.783	1.000	0.094	0.126	-0.177	0.138	
Ht	0.236	0.094	1.000	-0.241	0.084	0.186	
R	-0.215	0.126	-0.241	1.000	-0.031	-0.164	
PAI	-0.337	-0.177	0.084	-0.031	1.000	-0.616	
BrA	0.563	0.138	0.186	-0.164	-0.616	1.000	

Table S3Correlation matrix of morphological traits

Table S4

Note. logCA: crown projection area log; DBH: diameter breast height; Ht: total height; R: bark roughness; BrA: branch insertion angle; PAI: plant area index.

Loadings of mor	rphological traits for	r the first three	axes.
	Axis 1	Axis 2	Axis 3
logCA	-0.591	-0.028	-0.276
DBH	-0.431	0.222	-0.616
Ht	-0.194	-0.618	-0.170
R	0.135	0.674	-0.215
PAI	0.401	-0.338	-0.510
BrA	-0.498	-0.009	0.457

Note. logCA: crown projection area log; DBH: diameter breast height; Ht: total height; R: bark roughness; BrA: branch insertion angle; PAI: plant area index.



Figure S3 Relationship between volume of rainfall and A) volume of throughfall, and volume stemflow for B) coniferous and C) deciduous by diameter of breast height (DBH; cm) gradient established by the model. Ribbon represents the 95% credible interval. Dots have a grey gradient based on the morphological trait (DBH) and are the partial residuals for coniferous (circle) and deciduous (triangle).



Figure S4 Relationship between A) volume of stemflow and DOC concentration of stemflow, and B) volume of throughfall and DOC concentration of throughfall established by the model. Ribbon represents the 95% credible interval.

Table S5

		Variance	
	Fixed effect *	ID	Date
	(%)	(%)	(%)
Throughfall _V	90.7	2.96	6.36
$\operatorname{Stemflow}_{V}$	74.3	21.9	3.88
DOC (Throughfall)	66.6	27.0	6.39
DOC (Stemflow)	73.0	20.2	6.85

Proportion of variance of fixed and random effects in the model: individuals' identity (ID) and date of sampling (Date)

Note. DOC: Dissolved organic carbon

* The fixed effects correspond to the variables presented in the models associated with the preceding tables
CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

4.1 Résultats Principaux et Conclusion

Les résultats de notre article, représentés dans la figure 4.1, ont révélé d'abord un enrichissement en COD après le passage de l'eau de pluie sur les arbres de forêt tempérée et boréale, des concentrations en COD plus élevées pour l'eau d'écoulement (30 -191 mg L⁻¹) que de percolation $(10 - 74 \text{ mg L}^{-1})$, ainsi qu'une concentration en COD plus élevée chez les conifères $(12 - 191 \text{ mg L}^{-1})$ que chez les arbres décidus $(5 - 93 \text{ mg L}^{-1})$. Puis nous avons mis en lumière un effet de dilution par la quantité d'eau de percolation et d'écoulement sur la concentration du COD, pour enfin montrer que les traits morphologiques sont des prédicteurs du volume de l'eau de percolation et d'écoulement. Ainsi, l'eau de pluie de percolation et d'écoulement va diluer la concentration en COD qui est donc indirectement dépendante des traits morphologiques. Pour apporter plus de précision sur les traits morphologiques ciblés par cette étude, l'indice de l'aire de la plante (PAI) et l'angle d'insertion des branches (BrA) étaient négativement reliés au volume d'eau de percolation lors de forte précipitation, signifiant que plus le PAI était élevé, moins il y avait d'eau de percolation. Tandis qu'à faible pluie, il n'y a pas de relation entre l'eau de percolation et la PAI ou BrA, montrant l'importance de considérer les conditions atmosphériques dans les analyses de traits morphologiques. Finalement, la relation négative de la rugosité de l'écorce (R) avec le volume d'eau d'écoulement révèle que plus l'écorce sera rugueuse, moins l'eau de pluie atteint le sol forestier par le tronc.



Figure 4.1 Schéma des relations obtenues dans le cadre de cette maitrise.

Dans un projet d'initiation à la recherche sur le lessivage d'organes de plantes (Annexe A), nous avons constaté que la concentration de carbone lessivé pour l'écorce se situait dans la gamme inférieure de concentration en COD des feuilles pour la majorité des espèces étudiées (Figure A.1). Ainsi, pour un même volume d'eau, il y a peu de carbone dissous dans l'écorce comparé aux feuilles. Ce qui semble contradictoire avec le fait que nos résultats montraient une concentration en COD supérieure dans l'eau d'écoulement que l'eau de percolation. Mais on peut expliquer ce résultat par le temps de ruissellement de l'eau d'écoulement le long du tronc avant de rejoindre le sol qui permet à l'eau d'accumuler plus de carbone contrairement à l'eau de percolation qui est en contact qu'avec un nombre limité de feuilles.

La différence de COD entre les conifères et les arbres décidus est moins claire. Dans un second projet d'initiation à la recherche (Annexe B), les résultats révélaient une grande variabilité de composition de molécules entre les espèces chez les feuillues (Figure B.1). En effet la différence de composition chimique entre les conifères et les feuillus pourrait expliquer l'obtention de concentrations plus élevées en COD chez nos conifères (Thieme et al., 2019; Van Stan et al., 2017). Toutefois, les résultats de la figure A.1 exposaient des concentrations en COD faibles pour les conifères comparés aux arbres décidus. On peut alors penser que la présence d'épiphytes sur les conifères tels que les lichens serait une source de production de COD (Van Stan et al., 2018), ce qui influencerait la concentration en COD obtenue dans notre étude.

Puisque les plantes sont les premiers intercepteurs des précipitations, elles sont donc aussi les premières sources potentielles de carbone pour l'écosystème en aval. À l'échelle d'un bassin versant, le flux en COD est plus adapté pour comprendre le cycle du carbone. Le flux en COD était plus élevé dans l'eau de percolation que l'eau d'écoulement (l'eau de percolation 2,6 – 25 g m⁻² période⁻¹, l'eau d'écoulement 0,03 - 0,41 g m⁻² période⁻¹; la période étant de mai à septembre) puisque l'eau d'écoulement avait une surface de drainage plus important que l'eau de percolation, c'est-à-dire la surface de la couronne. De plus, l'eau de percolation avait un flux en COD plus élevé pour les confères que pour les décidus impliquant un apport en carbone par l'eau de pluie dans les sols forestiers plus important lorsque l'eau de pluie provient de la percolation de la couronne plutôt que l'eau d'écoulement et des conifères plutôt que des décidus. Dans un contexte où des études prédisent une migration vers le nord des espèces à feuilles caduques, remplaçant les espèces de conifères (McKenney et al., 2007), ces résultats laissent présager une diminution de l'apport de COD vers le sol forestier. L'importance du COD pour les communautés microbiennes du sol, le changement de celui-ci pourrait avoir des impacts sur la stabilisation et la distribution du carbone dans le sol (Jansen et al., 2014).

4.2 Pistes d'Amélioration

Les études en milieu éloigné comportent leurs lots de contraintes. Des choix méthodologiques ont été faits dans l'optique de réaliser un projet dans plusieurs écosystèmes et d'avoir une grande variabilité morphologique dans le cadre d'une maitrise. De ce fait, nous avons créé des limites qui doivent être prises en compte lors de l'interprétation de nos résultats, dans nos conclusions et pour les études futures :

 Échantillonnage aux deux semaines : Les bidons de récolte d'eau de percolation et d'écoulement ont été récoltés à chaque deux semaines. L'idée était de simplifier les efforts d'échantillonnage afin d'augmenter le nombre d'espèces étudiées et favoriser la variabilité morphologique des arbres. Cependant, nous nous sommes restreints à seulement prendre en compte la quantité de précipitation tombée comme condition atmosphérique. La variance attribuée aux effets des conditions atmosphériques était de 3 - 7 %. En analysant les échantillons aux deux semaines, l'impact des conditions atmosphériques était dilué, tandis que les modèles de prédiction sont généralement analysés au pas de temps journalier. Il serait attendu qu'en termes de jour, les conditions atmosphériques auraient davantage d'impact sur les modèles (Magliano et al., 2019; Wang et al., 2013). De ce fait, écourter la durée entre deux récoltes d'eaux serait pertinent pour l'analyse des conditions atmosphériques et bien comprendre leur influence journalière.

- Débordement : Nous avons utilisé des bidons de 15 L pour récolter l'eau de 2. percolation et 20 L pour l'eau d'écoulement. Pour les stations hors UQTR, les bidons étaient suffisants pour la récolte d'eau de percolation, et d'eau d'écoulement sur les espèces d'arbres de biome boréal, sauf un *B. papyrifera* qui a eu besoin de bidon de 40 L pour l'eau d'écoulement. Pour quelques arbres décidus sur le campus de l'UQTR, les bidons de 20 L étaient trop peu pour l'eau d'écoulement. Après avoir augmenté jusqu'à 75 L la capacité de récolte, nous avons continué, pour certains arbres, à avoir des débordements, de sorte que les valeurs d'échantillonnage ont été censurées pendant les périodes où il y avait de fortes précipitations. Les analyses statistiques entre le volume d'eau d'écoulement et les traits morphologiques ou le volume de précipitation prenaient en considération la censure de ces valeurs. Cependant, il faut garder à l'esprit que lors des fortes pluies nous n'avons pas de données observées, les quantités d'eau d'écoulement sont potentiellement sous-estimées. En plus, pour les analyses statistiques entre la concentration en COD et le volume d'eau de pluie d'écoulement, les valeurs n'étaient pas considérées comme censurées. L'ajout de données observées lors de fortes pluies aurait permis d'augmenter la puissance de nos analyses.
- 3. Saison de feuilles développées : Notre étude se situant au Québec, les arbres feuillus échantillonnés sont des arbres à feuilles caduques, les échantillons utilisés dans les analyses ont été obtenus pendant la saison de feuilles développées. Lorsque les feuilles tombent, la proportion d'eau de percolation augmente tandis que celle d'écoulement se réduit (Barbier et al., 2009), ce qui impacte la concentration en COD qui est réduit dans l'eau d'écoulement pour les arbres alors sans feuilles (Levia

et al., 2012). Les résultats de la figure A.1 montrent également que la production de COD des feuilles sénescentes se situe dans la gamme inférieure de valeur des feuilles développées, ce qui implique une variation en COD à travers les saisons. Nous ne pouvons pas discuter de la saisonnalité sans mentionner l'impact du passage de la forme liquide à solide des précipitations. L'hiver représente une boîte noire qui a été échantillonnée à une reprise par Laurence Earls-Belanger et Clara Molhant (Tableau 4.1). Selon ces données préliminaires, il y aurait de l'eau de percolation et d'écoulement récolté l'hiver ainsi que du carbone. Selon les études de Levia (2003), et Levia et Herwitz (2000) les nutriments du tronc récoltés étaient entre 2 à 6 fois plus enrichis pour la neige-pluie que pour la neige, la glace ou même la pluie. Nous ne pouvons donc pas généraliser nos données au-delà de la saison de feuilles développées pour ces différentes raisons. Au sein des saisons automnale et printanière, les concentrations en COD seraient surestimées, mais les concentrations en COD durant l'hiver pourraient être sous-estimées pour l'eau d'écoulement. Un échantillonnage supplémentaire pendant les différentes saisons nous permettrait d'élargir notre compréhension des traits morphologiques tout au long de l'année.

Tableau 4.1

Valeurs observées du volume de neige et de la concentration en carbone organique dissous (COD) dans l'eau de percolation et d'écoulement pour un individu par espèce. Données récoltées par Laurence Earls-Belanger et Clara Molhant.

	Volume		COD	
_	Percolation	Écoulement	Percolation	Écoulement
	(mm)	(mm)	$(mg L^{-1})$	$(mg L^{-1})$
Laflamme				
B. papyrifera	98.2	0.014	11.4	89.6
A. balsamea	103.6	0.141	9.8	218.6
P. glauca	67.9	0.018	28.1	82.2
Précipitation	103.6	-	3.1	-
UQTR				
P. glauca	3.6	0.004	166.8	5380.0
A. saccharinum	8.9	0.008	12.8	211.4
P. grandidentata	8.9	0.146	23.7	92.0
Q. rubra	8.9	0.148	32.7	67.6
Précipitation	8.9	-	0.8	-

4. Sites d'études : Les sites d'études étaient situés le long d'un transect latitudinal de plus de 400 km, d'une forêt boréale jusqu'à tempérée, nous permettant à la fois d'étudier la forêt boréale, rarement étudiée, et de maximiser la variabilité des traits morphologiques. Mais il devient alors difficile de faire des comparaisons de rendement en COD entre les espèces puisque les rendements sont influencés par la quantité totale de précipitations obtenues pendant la période étudiée (la période de feuilles développées) dans chaque site (Tableau 4.2). De plus, chaque site était composé d'espèces différentes d'arbres, mais il est possible de confondre les effets d'espèce, de type conifère ou décidu et du site sur l'observation des données brutes. Cependant, en appliquant des effets fixes des précipitations, les modèles sont déchargés de cette potentielle problématique. Pour augmenter notre précision dans notre discours sur le rendement, il serait pertinent d'étudier les espèces de forêt boréale dans les sites tempérés et vice versa, comme il a été fait avec *P. glauca*.

Site	Année	Précipitation
Laflamme	2020	726
Laflamme	2021	560
Tirasse	2020	733
Tirasse	2021	560
UQTR	2020	530
UQTR	2021	447

 Tableau 4.2

 Somme des précipitations par site d'étude et année d'échantillonnage

sur la période de feuilles développées

4.3 Futures directions

Au meilleur de nos connaissances, l'étude de l'eau de percolation et d'écoulement reste faible, bien que cette eau transporte la première source de matière organique dissoute (MOD) dans un bassin versant. La quantité et la chimie de l'eau de percolation et d'écoulement sont extrêmement hétérogènes dans l'espace et dans le temps (Levia et al., 2011; Staelens et al., 2006). Plusieurs questions restent sans réponse pour lesquelles nous avons identifié quelques directions possibles pour des recherches futures :

- Précipitation sous forme de neige-pluie : Dans les forêts boréales du Canada, les précipitations varient entre la neige et la pluie selon la saison. L'hiver, les arbres interceptent une partie de la neige, qui s'écoule ensuite de l'arbre en fondant (Storck et al., 2002). Cependant, il a été démontré que le type de précipitation sous forme de neige-pluie pouvait davantage lessiver l'arbre de ses nutriments contrairement à la pluie ou la neige seules. Puisque les arbres à feuilles caduques ont de faibles réserves énergétiques à la fin de l'hiver, l'impact d'un lessivage important pendant la dormance pourrait entraîner un retard dans l'émergence des feuilles (Levia, 2003). Cette émergence tardive des feuilles peut diminuer la vigueur et la compétitivité de l'arbre (Shaver et al., 2000), et ainsi occasionner un retard dans la captation du dioxyde de carbone atmosphérique. Dans un contexte d'augmentation de température où les précipitations sous forme de neige-pluie devraient être plus nombreuses, l'étude de ces précipitations hivernales et l'impact sur l'émergence des feuilles aideraient à comprendre les effets des changements climatiques.
- 2. Traits chimiques et biodisponibilité : Le volet des traits chimiques n'a pas été couvert par cette étude. Cependant, puisque le COD s'est avéré fortement influencé par l'espèce, nous avons fait l'hypothèse que la composition de la matière organique dissoute (MOD) diffère entre les espèces. La MOD est aussi un aspect clé influençant l'activité microbienne par la biodisponibilité de la matière organique (D'Andrilli et al., 2019; Fellman et al., 2009; Harfmann et al., 2019; Thieme et al., 2019). La biodisponibilité se définit ici comme la quantité de MOD qui peut être décomposée et minéralisée dans un laps de temps donné. Qualls et al. (2005) ont

présenté deux groupes de MOD formés par leurs différences au cours de la minéralisation; des composés faiblement biodisponibles (acides hydrophiles, fulviques et humiques, aromatiques), et des composés hautement biodisponibles (glucose et molécules neutres hydrophiles). La chimie de l'arbre et son influence sur les communautés microbiennes permettraient de poursuivre notre compréhension sur les mécanismes qui influencent la vie dans le sol forestier.

- 3. Interception perdue : Lorsque les volumes de l'eau de percolation et d'écoulement sont soustraits au volume des précipitations obtenues, nous mesurons les interceptions perdues. Lorsque l'eau de pluie est évaporée, elle n'est plus disponible pour humidifier le sol ou transporter la MOD. Une diminution de la teneur en humidité du sol forestier affecte négativement la stabilité du carbone organique du sol (Yang et al., 2021). La chaleur et la sécheresse de l'atmosphère sont, entre autres, responsables de taux d'évaporation élevés (Schellekens et al., 2000). De plus, Pflug et al. (2021) ont montré que les caractéristiques morphologiques des arbres expliquent également le taux élevé d'interceptions perdues. Nos traits morphologiques n'ayant pas été pris en compte dans l'étude, nous pourrions développer les connaissances entre la relation l'interception perdue et la PAI, le BrA et la R.
- 4. Plasticité des arbres : La compétition des plantes influence la morphologie des arbres, ainsi nous trouvons des différences intraspécifiques entre un arbre isolé et en forêt (Kunstler et al., 2016). Par exemple, la couronne des arbres isolés peut s'étendre davantage et la hauteur n'est plus un enjeu pour obtenir la lumière. De plus, l'écorce des arbres devient plus rugueuse avec l'âge (Wojtech, 2011). Puisque notre étude révèle l'influence des traits morphologiques sur la quantité d'eau et la concentration en COD, la plasticité des arbres devient alors importante dans la compréhension du transport de l'eau de pluie et de l'enrichissement en COD. L'étude du partitionnement de l'hydrologie sylvestre et des flux de COD des arbres d'une même espèce dans différents milieux, p. ex. isolés et en forêt, ainsi qu'à différent âge permettrait d'évaluer l'impact de la plasticité des arbres.

5. Épiphyte : Dans la forêt boréale, nous pouvons observer sur les branches des conifères la présence de lichens. Les lichens sur les arbres sont définis comme des organismes épiphytes, car ils se développent sur d'autres plantes seulement à l'aide de l'eau et des nutriments dans l'atmosphère sous forme de précipitations et de dépôts secs (Feild et Dawsom, 1998). Par leur présence, la dilution du COD serait plus difficile à obtenir (Van Stan et al. 2018) puisqu'ils augmenteraient le stockage du COD. Les épiphytes ont également montré qu'ils pouvaient réduire l'eau de percolation ou d'écoulement en absorbant l'eau de pluie ou en retenant l'eau jusqu'à l'évaporation (Mendieta-Leiva et al., 2020). Afin de mieux comprendre les impacts du lichen en milieu boréal sur la répartition de l'eau de pluie et la concentration en carbone organique dissous, une étude pourrait être menée sur une même espèce d'arbre ayant des traits morphologiques similaires avec ou sans lichen.

En somme, ce mémoire représente une contribution importante à l'écohydrologie des forêts et permet de mieux prendre en compte l'influence de la végétation sur le partitionnement des précipitations suite à un passage sur un couvert forestier. C'est un phénomène encore peu étudié, mais crucial pour bien comprendre la dynamique hydrologique des bassins versants québécois où la forêt est souvent la couverture du sol dominante. Considérant les prédictions de migration vers le nord des espèces d'arbre décidus remplaçant les espèces de conifères (McKenney et al., 2007), nos résultats laissent présager que l'apport de COD vers le sol forestier pourrait diminuer. Cependant, puisque notre étude ne concerne que des arbres, nos prédictions s'arrêtent à la limite nordique de l'aire de distribution des arbres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barbier, S., Balandier, P., & Gosselin, F. (2009). Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: A review. *Annals of Forest Science*, 66(6), 602–602. https://doi.org/10.1051/forest/2009041
- Bellot, J., & Escarre, A. (1998). Stemflow and throughfall determination in a resprouted Mediterranean holm-oak forest. Annales Des Sciences Forestieres, 55(7), 847-865. https://doi.org/10.1051/forest:19980708
- Benner, R., Benitez-Nelson, B., Kaiser, K., & Amon, R. M. W. (2004). Export of young terrigenous dissolved organic carbon from rivers to the Arctic Ocean. *Geophysical Research Letters*, 31(5), 10–13. https://doi.org/10.1029/2003gl019251
- Boudreault, C., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2000). Epiphytic lichens and bryophytes on Populus tremuloides along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. *Bryologist*, 103(4), 725–738. https://doi.org/10.1639/0007-2745(2000)103[0725:ELABOP]2.0.CO;2
- Buttle, J. M., Toye, H. J., Greenwood, W. J., & Bialkowski, R. (2014). Stemflow and soil water recharge during rainfall in a red pine chronosequence on the Oak Ridges Moraine, southern Ontario, Canada. *Journal of Hydrology*, 517, 777–790. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.06.014
- Chen, S., Cao, R., Yoshitake, S., & Ohtsuka, T. (2019). Stemflow hydrology and DOM flux in relation to tree size and rainfall event characteristics. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107753
- Crockford, R. H., & Richardson, D. P. (2000). Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrological Processes*, 14(16–17), 2903–2920. https://doi.org/10.1002/1099--1085(200011/12)14:16/17<2903::AID-HYP126>3.0.CO;2-6
- D'Andrilli, J., Junker, J. R., Smith, H. J., Scholl, E. A., & Foreman, C. M. (2019). DOM composition alters ecosystem function during microbial processing of isolated sources. *Biogeochemistry*, 142(2), 281–298. https://doi.org/10.1007/s10533-018-00534-5
- Dalva, M., & Moore, T. R. (1991). Sources and Sinks of Dissolved Organic Carbon in a Forested Swamp Catchment. *Biogeochemistry*, 15(1), 1-19.

- Deguchi, A., Hattori, S., & Park, H. T. (2006). The influence of seasonal changes in canopy structure on interception loss: Application of the revised Gash model. *Journal of Hydrology*, 318(1–4), 80–102. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.06.005
- Dunkerley, D. (2014). Stemflow on the woody parts of plants: Dependence on rainfall intensity and event profile from laboratory simulations. *Hydrological Processes*, 28(22), 5469–5482. https://doi.org/10.1002/hyp.10050
- Feild, T. S., & Dawson, T. E. (1998). Water sources used by Didymopanax pittieri at different life stages in a tropical cloud forest. *Ecology*, 79(4), 1448–1452.
- Fellman, J. B., Hood, E., D'Amore, D. V., Edwards, R. T., & White, D. (2009). Seasonal changes in the chemical quality and biodegradability of dissolved organic matter exported from soils to streams in coastal temperate rainforest watersheds. *Biogeochemistry*, 95(2), 277–293. https://doi.org/10.1007/s10533-009-9336-6
- Fellman, J. B., Hood, E., & Spencer, R. G. M. (2010). Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review. *Limnology and Oceanography*, 55(6), 2452–2462. https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.6.2452
- Geißler, C., Lang, A. C., von Oheimb, G., Härdtle, W., Baruffol, M., & Scholten, T. (2012). Impact of tree saplings on the kinetic energy of rainfall-The importance of stand density, species identity and tree architecture in subtropical forests in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 156, 31–40. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.12.005
- Gonzalez-Ollauri, A., Stokes, A., & Mickovski, S. B. (2020). A novel framework to study the effect of tree architectural traits on stemflow yield and its consequences for soil-water dynamics. *Journal of Hydrology*, 582. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.124448
- Harfmann, J. L., Guillemette, F., Kaiser, K., Spencer, R. G. M., Chuang, C. Y., & Hernes,
 P. J. (2019). Convergence of Terrestrial Dissolved Organic Matter Composition and the Role of Microbial Buffering in Aquatic Ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(10), 3125–3142. https://doi.org/10.1029/2018JG004997
- Hedstrom, N. R., & Pomeroy, J. W. (1998). Measurements and modelling of snow interception in the boreal forest. *Hydrological Processes*, 12(10–11), 1611–1625. https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(199808/09)12:10/11<1611::AID-HYP684>3.0.CO;2-4

- Helvey, J. D., & Patric, J. H. (1965). Canopy and Litter Interception of Rainfall by Hardwoods of Eastern United States. *Water Resources Research*, 1(2).
- Herwitz, S. R., & Slye, R. E. (1995). Three-dimensional modeling of canopy tree interception of wind-driven rainfall. *Journal of Hydrology*, 168(1–4), 205–226. https://doi.org/10.1016/0022-1694(94)02643-P
- Houle, D., Lajoie, G., & Duchesne, L. (2016). Major losses of nutrients following a severe drought in a boreal forest. *Nature Plants*, 2(12), 1–5. https://doi.org/10.1038/nplants.2016.187
- Ilek, A., & Kucza, J. (2014). Hydrological properties of bark of selected forest tree species. Part I: The coefficient of development of the interception surface of bark. *Trees - Structure and Function*, 28(3), 831–839. https://doi.org/10.1007/s00468-014-0995-0
- Inventaire forestier national du Canada. (2013). *Rapports statistiques normalisés, Tableau* 15.0. Volume total des arbres (million de m3) sur les terres forestières selon le type de forêt et la classe d'âge au Canada. NFI. http://nfi.nfis.org
- Jansen, B., Kalbitz, K., & McDowell, W. H. (2014). Dissolved Organic Matter: Linking Soils and Aquatic Systems. *Vadose Zone Journal*, *13*(7), 0. https://doi.org/10.2136/vzj2014.05.0051
- Kałuza, T., Sojka, M., Strzeliński, P., & Wrózyński, R. (2018). Application of terrestrial laser scanning to tree trunk bark structure characteristics evaluation and analysis of their effect on the flow resistance coefficient. *Water (Switzerland)*, 10(6). https://doi.org/10.3390/w10060753
- Keim, R. F., Skaugset, A. E., & Weiler, M. (2006). Storage of water on vegetation under simulated rainfall of varying intensity. *Advances in Water Resources*, 29(7), 974– 986. https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2005.07.017
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S. J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J. H. C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., ... Westoby, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, *529*(7585), 204–207. https://doi.org/10.1038/nature16476
- Levia, D. F. (2003). Winter Stemflow Nutrient Inputs into a Southern New England Broadleaved Deciduous. In *Source: Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography* (Vol. 85, Issue 1).

- Levia, D. F., Carlyle-Moses, D., & Tanaka, T. (2011). Forest Hydrology and Biogeochemistry. In Forest hydrology and biogeochemistry, Synthesis of past research and future directions (Vol. 216, Issue Biswas 1970). https://doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5
- Levia, D. F., & Germer, S. (2015). A review of stemflow generation dynamics and stemflow-environment interactions in forests and shrublands. *Reviews of Geophysics*, 53, 673–714. https://doi.org/10.1002/2015RG000479
- Levia, D. F., & Herwitz, S. R. (2000). Physical properties of water in relation to stemflow leachate dynamics: Implications for nutrient cycling. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 662–666. https://doi.org/10.1139/cjfr-30-4-662
- Levia, D. F., & Herwitz, S. R. (2005). Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena*, 64(1), 117–137. https://doi.org/10.1016/j.catena.2005.08.001
- Levia, D. F., Van Stan, J. T., Inamdar, S. P., Jarvis, M. T., Mitchell, M. J., Mage, S. M., Scheick, C. E., & Mchale, P. J. (2012). Stemflow and dissolved organic carbon cycling: Temporal variability in concentration, flux, and UV-Vis spectral metrics in a temperate broadleaved deciduous forest in the eastern United States. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 207–216. https://doi.org/10.1139/X11-173
- Llorens, P., & Gallart, F. (2000). A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of Hydrology*, 240(1–2), 131–144. https://doi.org/10.1016/S0022-1694(00)00339-5
- Loescher, H. W., Powers, J. S., & Oberbauer, S. F. (2002). Spatial variation of throughfall volume in an old-growth tropical wet forest, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, *18*(3), 397–407. https://doi.org/10.1017/S0266467402002274
- Lombardo, L., Trujillo, C., Vanwalleghem, T., & Gómez, J. A. (2018). Organic carbon fluxes by precipitation, throughfall and stemflow in an olive orchard in Southern Spain. *Plant Biosystems*, 152(5), 1039–1047. https://doi.org/10.1080/11263504.2017.1414082
- Magliano, P. N., Whitworth-Hulse, J. I., Florio, E. L., Aguirre, E. C., & Blanco, L. J. (2019). Interception loss, throughfall and stemflow by Larrea divaricata: The role of rainfall characteristics and plant morphological attributes. *Ecological Research*, 34(6), 753–764. https://doi.org/10.1111/1440-1703.12036

- McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Lawrence, K., Campbell, K., & Hutchinson, M. F. (2007). Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *BioScience*, *57*(11), 939–948. https://doi.org/10.1641/B571106
- Mendieta-Leiva, G., Porada, P., & Bader, M. Y. (2020). Interactions of Epiphytes with Precipitation Partitioning. In J. T. Van Stan, II, E. Gutmann, & J. Friesen (Eds.), *Precipitation Partitioning by Vegetation*. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29702-2
- Michalzik, B., Kalbitz, K., Park, J. H., Solinger, S., & Matzner, E. (2001). Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen A synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry*, 52(2), 173–205. https://doi.org/10.1023/A:1006441620810
- Michalzik, B., & Matzner, E. (1999). Dynamics of dissolved organic nitrogen and carbon in a Central European Norway spruce ecosystem. *European Journal of Soil Science*, 50(4), 579–590. https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.1999.00267.x
- Moore, T. R. (1989). Dynamics of Dissolved Organic Carbon in Forested and Disturbed Catchmerits, Westland, New Zealand 1. Maimai. *Water Resources Research*, 25(6), 1321–1330.
- Moore, T. R. (2003). Dissolved organic carbon in a northern boreal landscape. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(4), 1109. https://doi.org/10.1029/2003gb002050
- Murray, S. J. (2014). Trends in 20th century global rainfall interception as simulated by a dynamic global vegetation model: Implications for global water resources. *Ecohydrology*, 7(1), 102–114. https://doi.org/10.1002/eco.1325
- Pflug, S., Voortman, B. R., Cornelissen, J. H. C., & Witte, J. M. (2021). The effect of plant size and branch traits on rainfall interception of 10 temperate tree species. *Ecohydrology*, 0–2. https://doi.org/10.1002/eco.2349
- Pypker, T. G., Levia, D. F., Staelens, J., & Van Stan, J. T. (2011). Canopy Structure in Relation to Hydrological and Biogeochemical Fluxes. In *Forest hydrology and biogeochemistry, Synthesis of past research and future directions* (Vol. 216, Issue Biswas 1970). https://doi.org/10.1007/978-94-007-1363-5
- Qualls, R. G. (2005). Biodegradability of fractions of dissolved organic carbon leached from decomposing leaf litter. *Environmental Science and Technology*, 39(6), 1616–1622. https://doi.org/10.1021/es0490900

- Rakestraw, E., Jacobson, S., Gurian, P. L., & Montalto, F. A. (2019). Quantification of Stemflow in Three Isolated Shrub Species in an Urban Environment. *Frontiers in Built Environment*, 5. https://doi.org/10.3389/fbuil.2019.00110
- Rosier, C. L., Levia, D. F., Van Stan, J. T., Aufdenkampe, A., & Kan, J. (2016). Seasonal dynamics of the soil microbial community structure within the proximal area of tree boles: Possible influence of stemflow. *European Journal of Soil Biology*, 73, 108–118. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.02.003
- Sadeghi, S. M. M., Gordon, A. D., & Van Stan, J. T. I. (2020). A Global Synthesis of Throughfall and Stemflow Hydrometeorology. In J. T. Van Stan, II, E. Gutmann, & J. Friesen (Eds.), *Precipitation Partitioning by Vegetation* (pp. 49–70). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29702-2
- Schellekens, J., Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Bink, N. J., & Holwerda, F. (2000). Evaporation from a tropical rain forest, Luquillo Experimental Forest, eastern Puerto Rico. *Water Resources Research*, 36(8), 2183–2196. https://doi.org/10.1029/2000WR900074
- Schooling, J. T., & Carlyle-Moses, D. E. (2015). The influence of rainfall depth class and deciduous tree traits on stemflow production in an urban park. *Urban Ecosystems*, 18, 1261–1284. https://doi.org/10.1007/s11252-015-0441-0
- Shaver, G. R., Canadell, J., Chapin, F. S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L., & Rustad, L. (2000). Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. *BioScience*, 50(10), 871–882. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0871:GWATEA]2.0.CO;2
- Siudek, P., Frankowski, M., & Siepak, J. (2015). Seasonal variations of dissolved organic carbon in precipitation over urban and forest sites in central Poland. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(14), 11087–11096. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4356-3
- Solinger, S., Kalbitz, K., & Matzner, E. (2001). Controls on the dynamics of dissolved organic carbon and nitrogen in a Central European deciduous forest. *Biogeochemistry*, 55(3), 327–349. https://doi.org/10.1023/A:1011848326013
- Spencer, S. A., & van Meerveld, H. J. (2016). Double funnelling in a mature coastal British Columbia forest: spatial patterns of stemflow after infiltration. *Hydrological Processes*, 30(22), 4185–4201. https://doi.org/10.1002/hyp.10936

- Staelens, J., De Schrijver, A., Verheyen, K., & Verhoest, N. E. C. (2006). Spatial variability and temporal stability of throughfall deposition under beech (Fagus sylvatica L.) in relationship to canopy structure. *Environmental Pollution*, 142(2), 254–263. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.10.002
- Staff, T. (2019). *Plant database resources*. Lady Bird Johnson Wildflower Center. https://www.wildflower.org/plants/index.php
- Starr, M., & Ukonmaanaho, L. (2004). Levels and characteristics of TOC in throughfall, forest floor leachate and soil solution in undisturbed boreal forest ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus, 4*, 715–729.
- Steinbuck, E. (2002). *The influence of tree morphology on stemflow in a redwood region second-growth forest*. California State University, Chico.
- Storck, P., Lettenmaier, D. P., & Bolton, S. M. (2002). Measurement of snow interception and canopy effects on snow accumulation and melt in a mountainous maritime climate, Oregon, United States. *Water Resources Research*, 38(11), 5-1-5–16. https://doi.org/10.1029/2002wr001281
- Stubbins, A., Guillemette, F., & Van Stan, J. T. (2020). Throughfall and Stemflow: The Crowning Headwaters of the Aquatic Carbon Cycle. In J. T. Van Stan, II, E. Gutmann, & J. Friesen (Eds.), *Precipitation Partitioning by Vegetation* (pp. 121–132). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29702-2
- Stubbins, A., Silva, L. M., Dittmar, T., & Van Stan, J. T. (2017). Molecular and optical properties of tree-derived dissolved organic matter in throughfall and stemflow from live oaks and eastern red cedar. *Frontiers in Earth Science*, 5. https://doi.org/10.3389/feart.2017.00022
- Suqui, A., Célleri, R., Crespo, P., & Carrillo-Rojas, G. (2022). Interactions between leaf area index, canopy density and effective precipitation of a polylepis reticulata forest located in a paramo ecosystem. *Granja*, 34(2), 60–76. https://doi.org/10.17163/LGR.N34.2021.04
- Taniguchi, M., Tsujimura, M., & Tanaka, T. (1996). Significance of stemflow in groundwater recharge 1: Evaluation of the stemflow contribution to recharge using a mass balance approach. *Hydrological Processes*, 10, 71–80. https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(199601)10:1<71::AID-HYP301>3.0.CO;2-Q

- Thieme, L., Graeber, D., Hofmann, D., Bischoff, S., Schwarz, M. T., Steffen, B., Meyer, U. N., Kaupenjohann, M., Wilcke, W., Michalzik, B., & Siemens, J. (2019). Dissolved organic matter characteristics of deciduous and coniferous forests with variable management: Different at the source, aligned in the soil. *Biogeosciences*, *16*(7), 1411–1432. https://doi.org/10.5194/bg-16-1411-2019
- Van Stan, J. T. (2020). Precipitation Partitioning by Vegetation. In J. F. John Van Stan, Ethan Gutmann (Ed.), *Precipitation Partitioning by Vegetation* (Springer). https://doi.org/10.1007/978-3-030-29702-2
- Van Stan, J. T., & Gordon, D. A. (2018). Mini-review: Stemflow as a resource limitation to near-stem soils. *Frontiers in Plant Science*, 9, 248. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00248
- Van Stan, J. T., Jarvis, M. T., & Levia, D. F. (2010). Short Paper of Bark Microrelief. *IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement*, 59(2), 491–493.
- Van Stan, J. T., & Levia, D. F. (2010). Inter- and intraspecific variation of stemflow production from Fagus grandifolia Ehrh. (American beech) and Liriodendron tulipifera L. (yellow poplar) in relation to bark microrelief in the eastern United States. *Ecohydrology*, 3, 11–19. https://doi.org/10.1002/eco
- Van Stan, J. T., Lewis, E. S., Hildebrandt, A., Rebmann, C., & Friesen, J. (2016). Impact of interacting bark structure and rainfall conditions on stemflow variability in a temperate beech-oak forest, central Germany. *Hydrological Sciences Journal*, 61(11), 2071–2083. https://doi.org/10.1080/02626667.2015.1083104
- Van Stan, J. T., & Stubbins, A. (2018). Tree-DOM: Dissolved organic matter in throughfall and stemflow. *Limnology and Oceanography Letters*, 3, 199–214. https://doi.org/10.1002/lol2.10059
- Van Stan, J. T., Van Stan, J. H., & Levia, D. F. (2014). Meteorological influences on stemflow generation across diameter size classes of two morphologically distinct deciduous species. *International Journal of Biometeorology*, 58(10), 2059–2069. https://doi.org/10.1007/s00484-014-0807-7
- Van Stan, J. T., Wagner, S., Guillemette, F., Whitetree, A., Lewis, J., Silva, L., & Stubbins, A. (2017). Temporal Dynamics in the Concentration, Flux, and Optical Properties of Tree-Derived Dissolved Organic Matter in an Epiphyte-Laden Oak-Cedar Forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(11), 2982– 2997. https://doi.org/10.1002/2017JG004111

- Wang, X. P., Zhang, Y. F., Wang, Z. N., Pan, Y. X., Hu, R., Li, X. J., & Zhang, H. (2013). Influence of shrub canopy morphology and rainfall characteristics on stemflow within a revegetated sand dune in the Tengger Desert, NW China. *Hydrological Processes*, 27(10), 1501–1509. https://doi.org/10.1002/hyp.9767
- Willey, D., Kieber, R. J., Eyman, M. S., Brooks, G., & Jr, A. (2000). organic carbon : and global flux equivalent to the magnitude of river input of DOC to the open ocean this carbon flux becomes x) 0 g C yr ', which , although not the same carbon ,. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(1), 139–148.
- Wojtech, M. (2011). Bark: a field guide to trees of the Northeast. In University Press of New England.
- Yang, B., Lee, D. K., Heo, H. K., & Biging, G. (2019). The effects of tree characteristics on rainfall interception in urban areas. *Landscape and Ecological Engineering*, 15(3), 289–296. https://doi.org/10.1007/s11355-019-00383-w
- Yang, Y., Liu, S., Schindlbacher, A., Wang, J., Li, Z., Wang, H., Ming, A., Lu, L., & Li, Z. (2021). Topsoil organic carbon increases but its stability declines after five years of reduced throughfall. *Soil Biology and Biochemistry*, 156(March), 108221. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108221
- Zhang, Y., Wang, X., Hu, R., & Pan, Y. (2017). Stemflow volume per unit rainfall as a good variable to determine the relationship between stemflow amount and morphological metrics of shrubs. *Journal of Arid Environments*, 141, 1–6. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.02.002

ANNEXE A

ÉTUDE DES CONCENTRATIONS EN CARBONE ORGANIQUE DISSOUS DE FEUILLES ET D'ÉCORCE

A.1 Objectif

Ce projet de recherche propose d'observer les différences de carbone organique dissous (COD) entre différente étape de développement foliaire et organes des arbres.

A.2 Méthodologie

Échantillonnage des feuilles : Les feuilles ont été récoltées en septembre afin d'avoir des feuilles développées (vert) et sénescentes (jaune, rouge, ou orange). La récolte a eu lui à Saint-Étienne-des-Grès (46°27'47"N 72°46'08"O) et à Trois-Rivières (46°19'23"N 72°36'39"O). Dix espèces d'arbres ont été sélectionnées, *Abies balsamea* (L.) Mill., *Acer rubrum* L., *Acer saccharum* Marshall, *Fagus grandifolia* Ehrn., *Picea mariana* (Mill.), *Pinus strobus* L., *Populus grandidentata* Michaux, *Populus tremuloides* Michx., *Quercus rubra* L. et *Salix rigida* Muhl. Deux feuilles de cinq individus par espèce ont été échantillonnées et conservées fraîches dans un sac en papier brun et un sac plastique fermé jusqu'au laboratoire. Les feuilles ont ensuite été congelées à -10 °C afin d'être conservées sur plusieurs mois.

Un lessivage a été réalisé afin d'obtenir le carbone dissous des organes foliaires. Les feuilles et les tanches d'écorce des différentes espèces ont été découpées en petit morceau. Selon l'espèce, différentes masses des morceaux de feuilles ont été utilisées variant entre 0,2 g à 1,0 g et les masses ont été notées afin de calculer la concentration en COD. Les morceaux ont été insérés dans une bouteille contenant environ 1 L d'eau nanopure. Après 24 h dans le noir, les morceaux de feuilles ont été retirés par filtration à l'aide d'un filtre de verre 0,7 μ m (Whatman GF/F). Puis, les échantillons ont été acidifiés à pH = 2 à l'aide de HCl et conservés à 4 °C jusqu'à l'analyse. La concentration de COD a été mesurée en trois exemplaires à l'aide d'un analyseur de TOC Sievers M9/M9e (General Electric inc.) sur la base d'une courbe d'étalonnage en cinq points utilisant le phtalate d'hydrogène comme étalon. L'erreur analytique était < 5 % en moyenne parmi les triplicats.

A.3 Résultats

La figure A.1 représente les concentrations en COD (2 à 34 mg L⁻¹) des différents organes d'arbre. Les concentrations en COD des organes des décidus étaient supérieures aux concentrations en COD des organes des conifères. Il y a aussi une tendance chez les feuillues à obtenir des concentrations en COD plus élevé de feuilles développées que des feuilles sénescentes ou d'écorce.



Figure A.1 Les concentrations de carbone organique dissous (COD) du lessivage de différentes espèces d'arbres feuillus et conifères pour l'écorce, les feuilles développées et les feuilles sénescentes.

ANNEXE B

ÉTUDE DES TRAITS CHIMIQUES FOLIAIRES SUR DOUZE ESPÈCES DE DÉCIDUS

B.1 Objectif

Cette étude a pour objectif d'observer la variabilité chimique de feuilles d'arbres décidus. Particulièrement, nous avons analysé comme traits chimiques l'indice de chlorophylle, la teneur en lignine, la teneur en tannin condensé et la teneur en azote.

B.2 Méthodologie

Échantillonnage des feuilles : La sélection de feuilles a été réalisée dans l'érablière à bouleau jaune, comprenant 23 espèces d'arbres différents (Gagnon, 2004), à la hauteur de Saint-Étienne-des-Grès (46°27'47"N 72°46'08"O) et de Précieux-Sang (46°17'24"N 72°23'12"O). Douze espèces d'arbres caducs les plus dominants ont été sélectionnées, *Acer negundo* L., *Acer saccharum* Marshall, *Acer rubrum* L., *Amelanchier intermedia* Spach, *Corylus cornuta* Marshall, *Fagus grandifolia* Ehrh., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, *Populus grandidentata* Michaux, *Populus tremuloides* Michx., *Quercus rubra* L., *Salix rigida* Muhl. et *Tilia americana* L. Deux feuilles vertes de cinq individus par espèce ont été échantillonnées et conservées fraîches dans un sac en papier brun et un sac plastique fermé jusqu'au laboratoire. Les feuilles ont ensuite été réfrigérées à 4 °C.

Mesures des traits chimiques foliaires : Dans les 2 jours après la récolte, les feuilles récoltées des espèces d'arbres ont été insérées dans un analyseur optique pour mesurer l'indice de chlorophylle (µg cm⁻²; DUALEX – force A) dans la couche épidermique des feuilles, et enfin photographiées pour mesurer leur surface. Ensuite, les feuilles ont été séchées à la suite d'un passage à l'étuve de 48 h à 60 °C. Puis, les feuilles séchées de

chaque espèce ont été broyées à l'aide d'une broyeuse à bille (Retsch) à 30 tr/s pendant au moins 10 s afin d'atteindre une grosseur uniforme. Cette poudre de feuilles a été utilisée pour les prochaines analyses chimiques.

La mesure de lignine (mg g⁻¹) a été obtenue en appliquant le protocole proposé par Yusuf et al. (2016). Un triplicata de (100 \pm 10) mg de feuilles des différentes espèces séchées et broyées a été pesé, puis extrait dans 1 mL de H₂SO₄ 72 %. Ensuite, 28 mL d'eau distillée ont été ajoutés à chaque échantillon, puis les solutions sont maintenues à 30° C (\pm 0,5) pendant 1 h. Après l'hydrolyse à 120 °C (\pm 5) pendant 1 h, les solutions, encore chaudes, ont été filtrées. La teneur de lignine soluble a été estimée lors de l'analyse du filtrat par spectrophotométrie (Agilent Technologies) à 205 nm. Puis, la teneur de lignine insoluble a été mesurée à l'aide du dépôt lavé avec de l'eau chaude et recueillie. Le filtre prépesé et les résidus ont été séchés toute une nuit dans une étuve à (105 \pm 3) °C, puis refroidis dans un dessiccateur et pesés.

La concentration du tannin condensé (mg g⁻¹) dans les feuilles a été déterminée par la méthode acide-butanol discutée dans l'article de Bandau et al. (2015). Un échantillon d'environ 20 mg (\pm 1) des mêmes feuilles en poudre a été pesé et extrait avec 1 ml d'une solution de 70 % acétone et 10 mM acide ascorbique et 30 % d'eau Milli-Q. Ce mélange a été répliqué trois fois et directement disposé dans des tubes Eppendorf, puis agité au Vortex. Ensuite, pendant 4 min, il a subi une sonification dans un bain d'eau glacée. Afin de culotter le mélange, les tubes ont été centrifugés à 3500 RPM pendant 5 minutes. Le mélange a été chauffé avec un réactif de fer et acide-butanol. L'absorbance du tannin a été estimée lors de l'analyse du filtrat par spectrophotométrie à 550 nm (Agilent Technologies). Le standard de tannin utilisé a été la procyanidine B2 (C30H26O12, Sigma-Aldrich1, St. Louis, MO, USA).

Des échantillons de feuilles en poudre de 9 mg (\pm 0.1) ont été analysés à l'aide de la technique de spectrométrie de masse à ratio isotopique (IRMS) afin d'obtenir la teneur en azote (%).

Statistique : Afin de connaître la contribution de chaque variable sur les espèces végétales, une analyse de composante principale (ACP) a été appliquée sur les résultats. Cette analyse a été choisie puisque les données sont continues et que l'objectif de l'analyse concerne l'observation de la variabilité entre les espèces d'arbre. De manière à rendre l'ACP plus efficace, les données ont été centrées et réduites pour éliminer l'influence des données qui possèdent des unités et des échelles différentes.

B.3 Résultats

La figure B.1 présente visuellement le graphique de l'ACP des deux premiers axes. Les axes choisis révélaient 72 % de la variance. Les flèches correspondaient aux 4 traits chimiques foliaires étudiés et représentent les vecteurs de corrélation de l'ACP. La proximité des flèches aux axes était la preuve de leur association aux axes. Puis, les espèces se distribuent le long des axes 1 et 2 comme suit : Sur l'axe 1, l'*A. negundo* représentait des feuilles riches en azote et faible en lignine. Puis, *S. rigida* révélait des feuilles avec une teneur en lignine élevée, mais faible en azote. Sur l'axe 2, l'*A. saccharum* avait une faible teneur en tannin et en chlorophylle. Tandis que *P. grandidentata* possédait des feuilles riches en tannin et en chlorophylle.



Figure B.1 Analyse de composante principale (ACP) de 12 espèces végétales caduques Acer negundo (EN), Acer saccharum (ES), Acer rubrum (ER), Amelanchier

intermedia (AI), Corylus cornuta (NL), Fagus grandifolia (HG), Fraxinus pennsylvanica (FR), Populus grandidentata (PG), Populus tremuloides (PF), Quercus rubra (CR), Salix rigida (SR) et Tilia americana (TA). L'APC est basée sur quatre variables l'indice de chlorophylles (Chl, μ g cm⁻²), la teneur en lignine (L, mg g⁻¹), la teneur en tannin condensé (Tannin, mg g⁻¹) et la quantité d'azote (N, %). Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 45 % et 27 % de la variance totale

B.4 Références

- Bandau, F., Albrectsen, B. R., Robinson, K. M., & Gundale, M. J. (2021). European aspen with high compared to low constitutive tannin defenses grow taller in response to anthropogenic nitrogen enrichment. *Forest Ecology and Management, 487*, 118985. <u>https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118985</u>
- Gagnon, D. (2004). La forêt naturelle du Québec, un survol. Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire. Université du Québec à Montréal.
- Yusuf, C. S., Chand, R., Mishra, V. K., & Joshi A. K. (2016). The Association Between Leaf Malondialdehyde and Lignin Content and Resistance to Spot Blotch in Wheat Comfort. *Journal of Phytopathol*, 164, 896–903 <u>https://doi.org/10.1111/jph.12509</u>