

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

MEMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

PAR
MAUD TOUCHETTE

FERTILITÉ DES SOLS ET NUTRITION DES PINS GRIS ET ÉPINETTES NOIRES 10 ANS
APRÈS BOISEMENT DES TERRAINS DÉNUDÉS BORÉAUX

JANVIER 2012

RESUMÉ

Les terrains dénudés sec (DS) étant classés comme improductifs au sein de la forêt boréale du Québec, leur capacité de support face au boisement, et particulièrement la fertilité du sol, a été jusqu'à maintenant peu étudiée. Étant donné le statut improductif des DS et leur abondance au sein de la forêt boréale québécoise, les boiser revêt un intérêt économique non négligeable. Compte tenu des nombreuses incertitudes propres à cette idée, il s'avère nécessaire de procéder à une évaluation rigoureuse de la capacité de support de ces terrains, notamment sur le plan de la fertilité. Les premiers dispositifs expérimentaux de boisement qui incluent deux types de peuplements, soit les dénudés secs (DS) et les pessières à mousses (PM), sont en parcelle principales. Ces derniers ont été implantés en 1999 et ont permis de montrer que l'épinette noire (Epn) et le pin gris (Pig) arrivent à croître de manière soutenue dans les DS scarifiés avant plantation. Il reste tout de même des limitations significatives pour la croissance et la régénération dans les DS qui seraient hypothétiquement reliées à la fertilité initiale des sols. Les résultats de plusieurs études supportent l'idée que les traits physiologiques et morphologiques des arbres influencent leur environnement édaphique immédiat. Ainsi, le fait que les DS soit hypothétiquement peu fertiles avant boisement mène à l'hypothèse que les espèces plantées en régénération influenceront davantage leur environnement dans les DS que dans le peuplement témoin productif (pessière à mousses) dont la fertilité supérieure (ou plus élevée) n'est pas contestée. Comparer deux essences au taux de croissance différent (Pig et Epn) permet également de tester d'une autre façon cette hypothèse de liens fonctionnels entre les traits des arbres et la fertilité des sols. Suite à l'analyse des traits morphologiques (hauteur, hauteur de cime vivante, rayon de cime, diamètre à la base, longueur des racines) des épinettes noires et des pins gris, les résultats montrent que la croissance est similaire dans les DS et les PM. De plus, les résultats montrent que la concentration en nutriments foliaires est aussi similaire dans les deux types de peuplements. Par contre, les analyses de sol montrent des différences significatives entre les DS et les PM. En effet, des échantillons de sol récoltés autour des arbres études révèlent que la concentration en nutriments est significativement inférieure dans les DS que dans les PM.

Le fait que les arbres plantés dans les DS croissent de manière similaire à ceux plantés dans les PM et qu'ils ne présentent pas de carence en nutriments démontre une plasticité physiologique certaine. Aussi, les résultats découlant des analyses sur la minéralisation de l'azote totale montrent l'influence positive du boisement sur l'environnement édaphique immédiat dans les PM.

Bien que l'étude de Girard (2004) ait montré que trois ans après plantation, les concentrations en nutriments dans la solution de sol étaient inférieures dans les DS et qu'aujourd'hui, sept ans plus tard, des différences soient toujours visibles sur le plan de la fertilité, ces différences ne seraient pas uniquement imputables aux concentrations initiales dans le sol des DS. En effet, les aspects liés aux communautés microbiennes du sol et/ou à la présence d'interférences allélopathiques dans les DS seraient à explorer plus en profondeur.

REMERCIEMENTS

Je voudrais en premier lieu remercier mes directeurs, Jean-François Boucher, Alison Munson et Daniel Lord d'avoir cru en moi pour l'accomplissement de ce grand projet qu'est la maîtrise et pour l'appui qu'ils m'ont apporté durant ces deux années. Je voudrais aussi remercier tous les gens du laboratoire d'écologie végétale et du Pavillon de la Recherche Forestière qui m'ont si bien accueilli lors de mon arrivée à Chicoutimi en septembre 2009. Merci pour toutes ces jasettes, je vous adore !

Un grand merci à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce projet, Pascal Tremblay, Alexandre Lefèbvre, Benoit Allaire, Manon Vincent, Phillippe C. Farley, Sylvain Mercier, Isabelle Delisle, Olivier Fradette, Marianne Gagnon, Isabelle Côté de l'UQAC, Marie Coyea, Alain Brousseau, de l'Université Laval, Rock Ouimet de la Direction de la Recherche Forestière, et à nos partenaires financiers, soit le Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale et le FQRNT, le CRSNG et Carbone Boréal.

Un merci tout particulier à mes amis, toute la gang, Manon, Simon, Pascal, Isa, Jean-François, Yacine, Marc, Andrée-Anne, Boris, Annie, Marie-Ève, Pierre-Luc G. et Pierre-Luc D (j'espère n'avoir oublié personne !) grâce à qui je me suis tout de suite senti chez moi à Chicoutimi. Vous avez été là pour moi dans les beaux jours comme dans les mauvais et je ne compte plus le nombre de superbes soirées passées en votre compagnie (et ce n'est pas fini)!

Un avant-dernier merci, et non le moindre, à toute ma famille qui m'a supporté à distance.

Finalement, merci à mon amoureux pour toute la force que tu m'as donnée et de m'avoir fait garder le sourire!

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	II
REMERCIEMENTS.....	IV
TABLE DES MATIÈRES	V
LISTE DES FIGURES.....	VI
LISTE DES TABLEAUX	VII
CHAPITRE 1.....	1
INTRODUCTION	1
1. FORMATION DES DÉNUDÉS SECS	3
2. LE BOISEMENT	4
3. ÉTAT DE LA FERTILITÉ DES SOLS.....	6
4. L'ÉTUDE DES TRAITS FONCTIONNELS.....	8
5. HYPOTHÈSES ET OBJECTIFS.....	10
CHAPITRE 2 SOIL FERTILITY AND TREE NUTRITION (PICEA MARIANA (MILL.) B.S.P, PINUS BANKSIANA LAMB.) IN 10-YR-OLD AFFORESTED OPEN WOODLANDS	12
ABSTRACT	14
INTRODUCTION	15
1. MATERIALS AND METHODS.....	19
1.1. Study site description	19
1.2. Experimental design and treatments	21
1.3. Tree trait measurements.....	21
1.4. Soil sampling.....	22
1.5. Microcosm preparation.....	23
1.6. Soil respiration and N mineralization	23
1.7. Statistical analysis.....	24
2. RESULTS	25
2.1. Tree morphological traits.....	25
2.2. Soil fertility.....	26
2.3. Tree physiological traits.....	31
3. DISCUSSION	33
3.1. Links between tree traits and soil nutrients.....	33
3.2. Island of fertility effects?	34
3.3. Stand types effects on soil respiration rates	35
3.4. Fertility vs species and stand types	35
3.5. Conclusion	36
ACKNOWLEDGMENT	37
CHAPITRE 3.....	38
CONCLUSION.....	39
BIBLIOGRAPHIE	41

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Localisation du dispositif expérimental.....20

Fig. 2. Effet de l'espèce (Epn, Pig) et du type de peuplement (DS, PM) sur la hauteur total, le diamètre à la base, le rayon de cime, la hauteur de cime vivante e, la biomasse sèche totale (A) et le rayon de cime (B) de l'épinette noire et du pin gris pour $P < 0.005$26

Fig. 3. Effet du type de peuplement (DS, PM) sur les concentration (mgKg^{-1}) de nutriments échangeables provenant des échantillons récoltés à 30cm et 1 m des arbres (Epn, Pig) pour $P < 0.005$28

Fig. 4. Effet de l'interaction entre le type de peuplement (DS, PM) et la distance (30 cm, 1 m) sur la minéralisation totale de l'azote disponible obtenue après incubation des échantillons de sol récoltés à 30 cm et à 1 m des arbres (Epn, Pig) pour $P < 0.005$28

Fig. 5. Effet du type de peuplement (DS, PM) sur la concentration foliaire des deux espèces (Epn, Pig) en azote, phosphore, potassium, calcium et magnésium (Epn, Pig) pour $P < 0.005$31

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Résumé de l'analyse de variance (valeur de P et degré de liberté) sur la hauteur totale (H), le diamètre (D), la hauteur de cime vivante (Hcv), le rayon de cime (R), la longueur des racines (R_i) et la biomasse sèche totale (B) des épinettes noires et des pins gris 10 ans après plantation dans les terrains dénudés secs scarifiés (DS) et les pessières à mousses(PM) récoltés et scarifiés.....25

Tableau 2 Résumé de l'analyse de variance (valeur de P et degré de liberté) sur les concentrations en nutriments (N_{tot} , C_{tot} , K, Ca, Mg, Al, Fe, Na, S), sur le pH, la capacité d'échange cationique (CEC) et la saturation en base (SB) du premier horizon B dans les parcelles plantées en pins gris, en épinette noires et non perturbées des terrains dénudés secs scarifiés (DS) et les pessières à mousses(PM) récoltés et scarifiés 10 ans après plantation.....27

Tableau 3 Résumé de l'analyse de variance (valeur de P et degré de liberté) sur les concentrations en nutriments (C, N, Bray P, K, Ca, Mg) et sur le pH des les échantillons de sol récoltés à 30 cm et 1 m des arbres (Epn, Pig) 10 ans après plantation dans les terrains dénudés secs scarifiés (DS) et les pessières à mousses(PM) récoltés et scarifiés.....29

Tableau 4 Résumé de l'analyse de variance (valeur de P et degré de liberté) sur la minéralisation totale de l'azote disponible (NH_4^+ , NO_3^-) et sur le pH des les échantillons de sol récoltés à 30 cm et 1 m des arbres (Epn, Pig) 10 ans après plantation dans les terrains dénudés secs scarifiés (DS) et les pessières à mousses(PM) récoltés et scarifiés.....30

Table 5 Résumé de l'analyse de variance (valeur de P et degré de liberté) sur la respiration microbienne des échantillons de sol récoltés à 30 cm et 1 m des arbres (Epn, Pig) 10 ans après plantation dans les terrains dénudés secs scarifiés (DS) et les pessières à mousses(PM) récoltés et scarifiés.....31

Table 6 Résumé de l'analyse de variance (valeur de P et degré de liberté) pour la concentration foliaire en nutriments (N, P, K, Ca, Mg) pour les arbres plantés (Epn, Pig) dans les terrains dénudés secs scarifiés (DS) et les pessières à mousses(PM) récoltés et scarifiés32

CHAPITRE 1
INTRODUCTION

Les pessières à lichens méridionales se retrouvent dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses sous la limite nordique des forêts attribuables (Bergeron, 1996 ; Manuel de foresterie, 2011). Ce domaine est caractérisé par des peuplements forestiers composés typiquement d'épinettes noires et de mousses. Les pessières à lichens sont des ilots de forêts ouvertes disséminés dans le domaine de la pessière à mousses et possédant un couvert arborescent inférieur à 40% ainsi qu'un couvert de lichens supérieur à 40% (*Cladina rangiferina* (L.) Nyl, *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo ou *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich) (Anonyme, 2002; Anonyme, 2003). La présence d'éricacées tel que le *Ledum groenlandicum* Retz et le *Kalmia angustifolia* L. est également fréquente au sein des pessières à lichens (Riverin et Gagnon, 1996; Simard et Payette, 2001). Les dénudés secs à lichens (ci-après appelés DS) sont les plus ouvertes des pessières à lichens, avec une densité arborescente inférieure à 25% (Anonyme, 2002). Les DS sont par définition des terrains improductifs de plus de 50 ans d'âge et au rendement ligneux inférieur à $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ sur une révolution de 120 ans (Manuel de foresterie, 2009). Ils sont par ailleurs considérés comme étant des milieux impropres à la production ligneuse (Doucet et al., 1996; Walsh et al., 1997 ; Anonyme, 2003). Selon le dernier inventaire forestier décennal du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), les DS (avec et sans lichens) représentent environ 7% du domaine de la pessière à mousses, ce qui correspond à 1,6 M ha (Gaboury et al., 2009).

1. Formation des dénudés secs

L'épinette noire possède deux modes de reproduction, soit le marcottage lors d'épisodes sans feux et les graines présentes dans des cônes situés à la tête des arbres (Boily et Doucet, 1993). Le mode de reproduction par graines est bien adapté aux feux ayant cours dans la forêt boréale continue. En plus de provoquer l'ouverture des cônes semi-sérotineux de l'épinette noire sous l'effet de la chaleur et une abondante chute de graines, le feu est un facteur important dans la création de lits de germination favorables à l'épinette noire (Heinselman, 1981; Viereck, 1983; Viereck et Johnston, 1990). Ainsi, lorsque les conditions avant et après (3 à 5 ans) feu sont favorables, cette perturbation naturelle permet généralement un retour vers un peuplement dense (Heinselman, 1981; Thomas et Wein, 1985; Despons et Payette, 1992; St-Pierre et al., 1992; Zasada et al., 1992 ; Gagnon et Morin, 2001). D'autres types de perturbation, comme le scarifiage du sol à proximité des semenciers peut aussi permettre la germination et l'installation de l'épinette noire (Prévost, 1996; Tremblay, 2009).

Des études récentes montrent que les DS sont en constante expansion au sein du domaine bioclimatique de la pessière à mousses (Payette and Delwaide, 2003 ; Girard et al., 2008) et que cette progression a pour cause une succession de perturbations dans un court laps de temps. Ainsi, s'il y a deux épisodes de feux trop rapprochés dans le temps ou une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) suivie d'un feu, cela mène à un recrutement déficitaire ne permettant pas l'établissement d'un nouveau peuplement d'épinettes noires (Riverin et Gagnon, 1996 ; Payette et al., 2000; Gagnon et Morin, 2001; Jasinski et Payette, 2005). Il est également possible qu'un peuplement différent voit le jour s'il y a présence d'espèces compagnes lors du passage d'un feu, tel que le pin gris, le peuplier faux-tremble ou le

bouleau à papier (Gagnon et Morin, 2001). En l'absence de ces espèces, les lichens et les éricacées couvriront le sol avec quelques ilots épars d'épinettes noires ayant échappé au feu ou ayant germé par après (Payette, 1992; Riverin et Gagnon, 1996). Cela entraîne alors un processus d'ouverture progressif, pouvant mener à la création de terrains dénudés secs, dont leur principale caractéristique est leur état alternatif stable (Morneau et Payette, 1989 ; Payette, 1992; Bergeron, 1996; Riverin et Gagnon, 1996 ;Gagnon et Morin, 2001; Jasinski et Payette, 2005).

2. Le boisement

À ce jour, aucune étude ne montre la possibilité d'un retour vers un peuplement dense par des mécanismes naturels suite à la formation d'un DS (Jasinski et Payette, 2005). L'abondance des lichens et d'espèces arbustives, comme le *Kalmia angustifolia* (ci-après nommé *Kalmia*) *L.* et le *Ledum groenlandicum* *retz.I.*, est souvent considérée comme indicatrice d'un sol peu fertile (Moore, 1980). Cela a conduit certains auteurs à postuler que les DS sont des milieux improductifs et fragiles ne pouvant soutenir un peuplement dense (Bergeron, 1996; Walsh et al., 1997; Anonyme, 2003). Par contre, rares sont les études montrant que des limitations à la croissance ligneuse puissent être reliées à la fertilité des sols dans les DS, sauf celles portant sur les pessières à éricacées, des écosystèmes semblables (Thiffault et al., 2004, 2005; Thiffault et Jobidon, 2006).

Des résultats non publiés suggèrent toutefois l'existence de certaines limitations d'ordre nutritionnelle dans des DS récemment scarifiées (Girard, 2004; Gonzalez, 2011). Ces limitations sont-elles liées à un problème d'infertilité intrinsèque au milieu, ou sont-elles causées par d'autres limitations biophysiques? Étant donné qu'elles utilisent les mêmes ressources nutritives, les

éricacées et les épinettes noires peuvent être considérées comme étant en compétition (Doucet et al., 1996; Yamasaki et al., 2002). En effet, à cause de leur système de rhizomes très agressif, les éricacées utilisent une part importante de l'azote disponible dans le sol (Grossnickle, 2000). De plus, le *Kalmia* réduit la capacité de la communauté microbienne du sol et de l'humus à minéraliser les nutriments azotés (NH_4^+ , NO_3^-) essentiels à la croissance des arbres, ce qui diminue la disponibilité des nutriments dans le sol (Yamasaki et al., 1998; Yamasaki et al., 2002). À l'inverse, l'épinette noire, surtout en bas âge, possède une faible capacité à capter, accumuler et utiliser les nutriments (Grossnickle, 2000). Les éricacées sont aussi associées à des procédés d'allélopathie et d'interférences. En effet, les éricacées interfèrent dans le développement des mycorhizes ce qui a été identifié comme étant un frein à l'implantation et la croissance de l'épinette noire (Zhu et Mallik, 1994; Inderjit et Mallik, 1996; Parker et al., 1997; Yamasaki et al., 1998; Inderjit et Mallik, 2002; Yamasaki et al., 2002; Thiffault et Jobidon, 2006). Le lichen mène aussi à la création de microclimat plus froid au niveau du sol étant donné leur albédo élevé (Kershaw, 1978).

Le protocole de Kyoto (PK) considère le boisement et le reboisement comme étant l'une des méthodes efficaces d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre et de lutte aux changements climatiques (Nabuurs et al., 2007). Les forêts auraient d'ailleurs un potentiel de séquestration du carbone net comparable à celui des océans soit de 1.0 Gt C an^{-1} pour les années 1990 et de 1.5 Gt C an^{-1} pour les années 2000 (Nabuurs et al., 2007; Global carbon project, 2011). La forêt boréale représente 15,4% du couvert forestier mondial (Melillo et al., 1993) et contient 26% des réserves de carbone stockées dans les écosystèmes (Dixon et al., 1994) ainsi que 31% du carbone présent dans les sols forestiers de la planète (Gower, 2003). Le boisement des DS revêt un intérêt économique et environnemental non négligeable en ce qui concerne la séquestration du carbone, du fait même de cette capacité naturelle de stockage du carbone des écosystèmes boréaux ainsi

que des grandes superficies de DS disponibles. Les conclusions de Gaboury et al. (2009) démontrent qu'après 70 ans, le boisement d'un DS permettrait la séquestration nette de 77 t C ha^{-1} , ou de $1,1 \text{ t C ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$. Ce bilan varie entre 0,2 et $1,9 \text{ t C ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ lorsque l'on intègre les incertitudes reliées au rendement des plantations ainsi que les risques reliés aux perturbations naturelles. L'étude de Hébert et al. (2006) a montré que les DS peuvent supporter des plantations de pin gris et d'épinette noire relativement productives à court terme (3 ans), malgré une croissance inférieure par rapport à celles dans des pessières à mousses (PM) adjacentes et comparables.

3. État de la fertilité des sols

Les éricacées, plus particulièrement le *Kalmia*, sont très présents dans la forêt boréale de l'est du Canada (Inderjit and Mallik, 2002). Des études ont montré que la présence d'éricacées engendre une relation de compétition avec les autres espèces pour les nutriments, en particulier l'azote et l'eau (Zhu et Mallik, 1994; Inderjit et Mallik, 2002; Thiffault et al., 2004). Le *Kalmia* affecte également la qualité de l'humus en diminuant le taux de minéralisation de l'azote par l'accumulation de composés phénoliques et de tannins, créant ainsi un humus récalcitrant non-propice à la germination de l'épinette noire (Bradley et al., 2000; Inderjit et Mallik, 2002; Yamasaki et al., 2002; Joannis et al., 2007).

Par contre, l'introduction de conifère sur un terrain dominé par les éricacées permet l'augmentation de nutriments par l'apport d'une litière plus facilement décomposable ainsi que l'augmentation du taux de cations basiques (Lebel et al., 2008; Moroni et al., 2009). Sur des sites dominés par *Kalmia*, des études ont démontré que la préparation de terrain combinée avec la

plantation avaient des impacts positifs sur la fertilité du sol et sur la diminution de la concentration des tannins et des composés phénoliques dans le sol (Joanisse et al., 2007; Lebel et al., 2008; Moroni et al., 2009). De plus, un retour rapide vers un couvert arborescent dense ajouté à une réduction des éricacées, suite à une préparation de terrain, améliore les propriétés du sol quelques années (10 à 13 ans) après l'application du traitement (Bradley et al., 2000 ; Bennett et al., 2003). Par ailleurs, plusieurs auteurs affirment que la limitation de la croissance dans les terrains dénudés est fortement liée au faible couvert arborescent (Bloom, 2004; Thiffault et al., 2005; Hébert et al., 2006; Thiffault et Jobidon, 2006), de sorte que le retour d'un couvert dense par le boisement pourrait potentiellement renverser cette limitation (Moroni et al., 2009).

L'effet de la présence d'arbres sur l'environnement édaphique est étudié depuis plusieurs années à travers le monde, tout particulièrement dans les écosystèmes arides ayant des sols peu fertiles (Jenny, 1941; Callaway et King, 1996). Ces études montrent aussi que non seulement la présence/absence de végétaux mais aussi le facteur espèce influencent le sol (Walker et Chapin, 1986; Hobbie, 1992). Les études sur ce phénomène, aussi appelé « *Island of fertility* », permettent généralement d'expliquer que la quantité et la qualité de la matière organique décomposable, plusieurs nutriments (N, P et cations basiques échangeables) et la capacité d'échange cationique (CEC) augmentent de manière significative avec une augmentation du couvert arborescent (Dahlgren et al., 1997; Moreno et Obrador, 2007; Moreno et al., 2007; Jeddi et Chaieb, 2009). Le transfert des nutriments par les racines, la décomposition de débris et de la litière, l'augmentation de l'humidité du sol, la diminution de l'érosion et l'augmentation de la qualité des intrants dans le sol, sont partie intégrante des flux responsables du phénomène de création d'îlot de fertilité (Butterfield et Briggs, 2009).

Déjà en 1942, des chercheurs observent qu'en Floride, sous les orangers, certaines propriétés du sol changent en fonction de la distance par rapport à l'arbre (Jamison, 1942). Des études subséquentes ont montré ensuite que les propriétés physiques et chimiques du sol variaient en fonction du couvert végétal (Fireman et Hayward, 1952; Harradine, 1954; Zinke, 1962). Les recherches de Zinke (1962) sur l'effet du pin tordu (*Pinus Contorta* Dougl. ex. Loud.) sur son environnement édaphique, ont montré que la qualité du sol diffère dépendamment à quelle distance de l'arbre est récolté l'échantillon. Ses résultats montrent entre autres que le pH du sol devient plus acide à mesure que l'on s'approche du tronc et que la quantité de cations monovalents décroît quand on s'en éloigne (Zinke, 1962).

Les caractéristiques ou traits physiologiques et morphologiques des végétaux peuvent aussi influencer les mécanismes qui régissent la formation de ces ilots de fertilité (Butterfield et Briggs, 2009). En effet, des études montrent l'existence de liens entre les traits fonctionnels de l'arbre – comme la hauteur, la longueur des racines, l'épaisseur des feuilles, la quantité de cellulose, d'hémicellulose et de lignine dans les feuilles et les racines – et l'environnement édaphique immédiat à l'arbre (Dahlgren et al., 1997; Don et Kalbitz, 2005; Kazakou et al., 2006; Moreno et Obrador, 2007; De Deyn et al., 2008; Butterfield et Briggs, 2009; Jeddi et Chaieb, 2009; Moroni et al., 2009; Rodriguez et al., 2009).

4. L'étude des traits fonctionnels

Les questions relatives à l'écologie se répondent traditionnellement par une approche taxonomique, visant en premier plan l'étude des espèces. Par contre, lorsque vient le temps d'étendre cette réflexion à l'échelle des écosystèmes ou même des biomes, l'approche

taxonomique devient alors limitante. Une autre approche, désormais couramment utilisée, se propose d'étudier les questions écologiques sous l'angle des traits fonctionnels (Cornelissen et al., 2003). Un trait se définit comme étant toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable chez un individu, au niveau de la cellule jusqu'à celui de l'organisme entier, sans faire référence à l'environnement ou autre niveau d'organisation (Violle et al., 2007). Cela implique qu'aucune information extérieure à l'individu (environnement, communauté, etc.) n'est nécessaire pour définir un trait (Violle et al., 2007). Cette approche s'intéresse donc à l'individu ou à l'ensemble de la communauté et non pas à l'espèce (Cornelissen et al., 2003). L'étude des traits fonctionnels permet entre autres choses d'observer et de prédire la réponse des végétaux aux changements climatiques, aux changements d'affectation des terres, à des modifications de la chimie du sol ou autres perturbations, ainsi que d'étendre ces observations/prédictions à différentes échelles (individu, communautés, paysages, biomes). Étant donné que cette approche s'intéresse aux individus, elle rend possible l'étude de l'interaction entre les plantes et leur environnement à travers un large éventail d'espèces, ce qui aide à la compréhension de la distribution des espèces, des communautés et du fonctionnement des écosystèmes (Garnier et Navas, 2011).

L'approche fonctionnelle basée sur les traits permet, entre autres, l'étude des liens entre les végétaux et leur environnement édaphique. En effet, dans un même habitat, on observe des différences dans les propriétés du sol dépendamment, par exemple, de l'âge ou de l'espèce des plantes sous lesquelles le sol se développe. L'étude menée par Orwin et ses collaborateurs (2010) a démontré que la plupart de ces différences sont fortement liées aux divers traits des plantes. Les traits fonctionnels des plantes peuvent donc aider à définir et à comprendre les mécanismes qui régissent les liens entre les végétaux et leur environnement édaphique. Toujours selon Orwin et al. (2010), les traits peuvent aussi être utilisés pour prédire comment les changements sur le plan

de la composition et de la répartition des espèces végétales peuvent affecter l'environnement immédiat (par ex. le sol) et même les écosystèmes.

5. Hypothèses et objectifs

L'étude dont fait l'objet ce mémoire se situe dans un vaste projet portant sur la croissance et le rendement des arbres plantés et des semis naturels ainsi que la quantification des stocks de carbone des DS boisés depuis 10 ans. Cet horizon de temps est central dans l'étude afin de tester l'idée de la réversibilité, avec le temps, des limitations édaphiques déjà observées dans ces mêmes plantations alors âgées de seulement trois ans (Girard, 2004; Hébert et al., 2006). Le but visé étant l'étude du boisement de DS de la forêt boréale du Québec, les questions relatives à la fertilité des sols et aux liens entre les sols et les traits fonctionnels des arbres viennent donc apporter des éléments mécanistes sur la capacité de support des DS face au boisement.

La première hypothèse est que la fertilité du sol est égale dans les DS et les PM plantés après 10 ans. Les PM adjacentes aux DS dans le dispositif expérimental servent de comparatifs « productifs », la fertilité des PM étant un enjeu moins grand que celle des DS (Girard, 2004). La seconde hypothèse teste l'idée que la fertilité du sol est influencée davantage par le pin gris (essence à croissance juvénile rapide) que par l'épinette noire, et ce de façon plus prononcée dans les DS (les limitations étant potentiellement plus grandes) que dans les PM. Finalement, la troisième hypothèse est qu'il existe un lien significatif entre les traits physiologiques et morphologiques des arbres plantés (épinettes noires et pins gris) et l'environnement édaphique immédiat (humus et sol minéral) dans les DS, et ce de façon plus marquée que dans les PM.

Les objectifs de cette étude sont premièrement de mesurer les stocks de nutriments dans les sols des DS et des PM planté en épinette noire et en pin gris. Deuxièmement, il s'agit d'établir les impacts relatifs des essences en régénération (épinette noire et pin gris) sur la fertilité des sols dans les DS par rapport au PM. Troisièmement, le travail veut relever les liens qui relient les traits morphologiques et physiologiques des épinettes noires et des pins gris avec les conditions édaphiques de l'environnement immédiat dans les DS et les PM.

**CHAPITRE 2 SOIL FERTILITY AND TREE NUTRITION (*Picea mariana* (Mill.)
B.S.P, *Pinus banksiana* Lamb.) IN 10-YR-OLD AFFORESTED OPEN WOODLANDS**

SOIL FERTILITY AND TREE NUTRITION (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P, *Pinus banksiana* Lamb.) IN 10-YR-OLD AFFORESTED OPEN WOODLANDS

Maud Touchette¹, Jean-François Boucher¹, Pascal Tremblay¹, Alison D. Munson², Daniel Lord¹

¹Université du Québec à Chicoutimi, Département des sciences fondamentales

²Université LAVAL, Département des sciences du bois et de la forêt

Abstract

The open black spruce-lichen woodlands (OWs) are classified as unproductive lands in the boreal forest of eastern Canada. The capacity of these woodlands to support a closed canopy forest through afforestation has not been clearly demonstrated. The first experimental plantation network in OWs, established from 1999 to 2001, demonstrated acceptable survival and growth of both black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) seedlings in scarified OWs. But significant limitations to seedling growth in afforested OWs were observed and were hypothesized to be related to soil fertility. Because of the unproductive status of OWs and their considerable extent in the North American boreal forest, afforestation is of considerable economic interest, both for eventual harvest, as well as for potentially increasing the carbon sink in the boreal forest. Results from several studies support the idea that planted trees may alter their immediate edaphic environment, via above- and belowground litter inputs. Thus, the assumption that OWs are only initially unproductive leads to the hypothesis that planted trees in afforested OWs could have a greater impact on their soil environment than in adjacent black spruce-feathermoss (BSFM) adjacent stands (considered a control of higher fertility). This tree effect could vary according to the specific traits of the planted species; to test this we compared two native conifers of contrasting growth rate, slow-growing black spruce compared to jack pine. Results indicated that growth rates and leaf nutrition of both species are similar after ten years, on the OW and BSFM sites. However, soil nutrient concentrations were significantly lower in OWs. Our results also showed the influence of the planted tree on its immediate edaphic environment, with higher nitrogen mineralization observed at 30 cm compared to 1 m from the tree stem for both species. The initial characteristics of both canopy and understory vegetation, prior to silvicultural disturbances, appears to have an important legacy effect on the edaphic environment of OWs and BSFM stands, ten years after plantation.

Introduction

Open woodlands (OW) are low tree density stands, scattered within the closed-crown spruce-feathermoss (SFM) forest sub-zone of the Québec's boreal forest (Bergeron, 1996; Payette, 1992; Saucier et al., 2009; Manuel de foresterie, 2009). They are characterized by a sparse tree layer of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) (less than 25% cover) and a lichen mat (*Cladina* spp.) (more than 40% ground cover). Ericaceous shrub species (mainly *Kalmia angustifolia* L., *Ledum groenlandicum* Oeder, and *Vaccinium angustifolium* Ait.) are also frequently found in these stands. (Riverin and Gagnon, 1996; Simard and Payette, 2001). Approximately 1.6 M ha of the 23 M ha of Quebec's spruce-moss domain under forest management are represented by OWs (Anonymous, 2005). OWs formation results from consecutive major disturbances (wildfire and insect defoliation) within SFM stands which may lead to the progressive and permanent loss of the SFM stands (Gagnon and Morin, 2001; Jasinski and Payette, 2005; Payette et al., 2000). There is no evidence of natural redensification of OWs (Payette, 1992; Jasinski and Payette, 2005).

The presence of ericaceous shrub species such as *Kalmia angustifolia* is frequently considered as an indicator of low soil fertility. It has been reported that OWs cannot support productive stands, due to their infertile and fragile character (Bergeron, 1996; Walsh et al., 1997; Anonyme, 2003). However it is not clear if the underlying mechanism of growth limitation are related to intrinsic site fertility or to the competition induced by the presence of ericaceous shrubs or lichen mat. Limitations to afforestation have been identified in *Kalmia-Ledum* woodlands of the North American boreal forest, which share some similarities with OWs because of their low tree density and the presence of ericaceous shrubs (Inderjit and Mallik, 1996a; Yamasaki et al., 1998; Hébert et al., 2010 a; Hébert et al., 2010 b). In *Kalmia-Ledum* woodlands, reduced soil fertility,

allelopathic interference, competition for nutrients and water and impacts on mycorrhizal colonization have been identified as potential limitations for black spruce germination, growth and survival (Zhu and Mallik, 1994; Inderjit and Mallik, 1996b, 2002; Parker et al., 1997; Yamasaki et al., 1998; Bradley et al., 2000; Yamasaki et al., 2002; Thiffault and Jobidon, 2006). The high presence of lichen in OWs is also associated with the creation of a cooler microclimate at the ground surface, induced by its high albedo (Kershaw, 1978). However, the relationship between OW site fertility and the presence of ericads and lichens has not been investigated.

On sites dominated by *Kalmia angustifolia*, several studies have shown that the combination of different silvicultural approaches, such as site preparation combined with afforestation, had positive effects on soil fertility by decreasing the concentration of secondary compounds, (tannins and polyphenols) associated with ericads (Joanisse et al., 2007; Lebel et al., 2008; Moroni et al., 2009). In other stand types, an accelerated canopy closure through silvicultural intervention, and a concomitant reduction in ericaceous shrub cover improved soil properties for growth, 10 years after treatment (Bradley et al., 2000). Moreover, it has been showed that this improvement can persist in the longer term (Bennett et al., 2003).

Soil properties can be altered by the presence and growth of different species (Callaway and King, 1996; Jenny, 1941). Zinke (1962) suggested that the influence of individual trees create a mosaic pattern in forest soil characteristics associated with "single-tree-influence-circle". This study also mentioned the formation of a pH gradient, as the pH was lowest adjacent to the collier and increased progressively with distance from the collier. Twenty years before, Jamison (1942) observed that certain soil properties varied systematically with distance from individual orange trees in Florida orchards. This "island of fertility" phenomenon was confirmed and well

documented, mainly in arid regions around the globe. In general, soils under tree canopies usually have higher concentrations of organic matter, available nutrients and cation exchange capacity (CEC), better physical structure and faster water infiltration than soils in adjacent open areas (Jamison, 1942; Moore, 1980; Dahlgren et al., 1997; Moreno et al., 2007; Moreno and Obrador, 2007; Butterfield et Briggs, 2009; Jeddi and Chaieb, 2009). The functional trait approach is an interesting tool to understand this positive feedback between plant and soil (Orwin et al., 2010).

The functional traits approach aims to gain a more mechanistic understanding of how plant communities affect ecosystem functioning at different scales (Lavorel and Garnier, 2002; Grime, 2006; De Deyn, 2008). Functional traits as such as leaf or root size, longevity, phenology, morphology and physiology can substantially influence different mechanisms involved in the formation and the maintenance of islands of fertility (Garner and Steinberger, 1989). In grassland communities, Orwin et al. (2010) showed that plant species from a single habitat can result in a significant divergence in soil properties and functioning when grown in monoculture. Most of these divergences were linked to variation in plant traits associated with different growth strategies.

There is presently lack of scientific evidence that the OWs have intrinsically lower site fertility than the closed canopy BSFM stands. Girard (2004) found that there was no significant difference in soil solution nutrient concentrations between site-prepared OWs and managed BSFM stands. Moreover, it is documented that OWs have already supported productive stands in the past (Payette, 1992; Payette et al., 2000; Gagnon and Morin, 2001).

We present results obtained from an experimental plantation network established in 1999 throughout the BSFM sub-zone, where both OW and BSFM sites were scarified and planted with two native conifer species. The experiment was designed to test the afforestation potential of the OWs and the impact of the trees on soil fertility. The objectives of the study were (1) to establish the relative impacts of two species with different growth rates, black spruce and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), on the soil fertility in OWs and BSFM stands and (2) establish links between species traits and soil properties of the immediate edaphic environment in OWs and BSFM stands.

1. Materials and methods

1.1. Study site description

The experiment was carried out in seven experimental blocks situated at four locations in the black spruce-feather-moss bioclimatic domain of Québec's boreal forest, to the north of the Lac Saint-Jean, Qc, Canada (fig.1). All sites are located in the black spruce-feathermoss domain, the first site near the North shore of the Trenché River (centered at 48°26'38"N, 73°8'29"W), the second site near the south shore of the Broadback River (centered at 50°14'39"N, 74°19'8"W), the third site near the east shore of Péribonka Lake (centered at 50°08'24"N, 71°58'12"W) and the fourth site, Chibougameau (centered at 49°59'10"N, 74°12'17"W). The climate of this area is cool continental with a mean annual temperature varying from -5.5 °C to 5.2°C and total precipitations 932.2 mm, with 304.8 mm (32.6%) falling as snow (Environment Canada, 2010: 1- Chapais 49° 46' N, 74° 51' W, 2- Bonnard 50° 43' N, 71° 3' W, 3- Roberval 48°31'N, 72°16'W). Block selection was based on two main criteria: (i) the proximity of a pure BSFM stand and a OW showing the same geomorphologic characteristics (aspect, slope, soil deposit, drainage); (ii) both stand types must be over 70 years old and show the same age (± 10 years) at ground level, to make sure they originate from the same major disturbance.

Each of the seven blocks included BSFM and OW stands. In all blocks, BSFM stands were approximately 120 years of age and were characterized by at least 75% black spruce cover with jack pine as companion species. The understory included black spruce advance regeneration, a sparse shrub layer of *K. angustifolia* L., *L. groenlandicum* Oeder, *V. myrtilloides* Michx., *V. angustifolium* Ait., and *Gaultheria hispidula* (L.) Muhl. Ex Bigel., and a dense mat of mosses, mostly *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Ptilium*

crista-castrensis (Hedw.) De Not., *Rhythidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Polytrichum* spp., with some *Sphagnum* spp. The adjoining OWs were

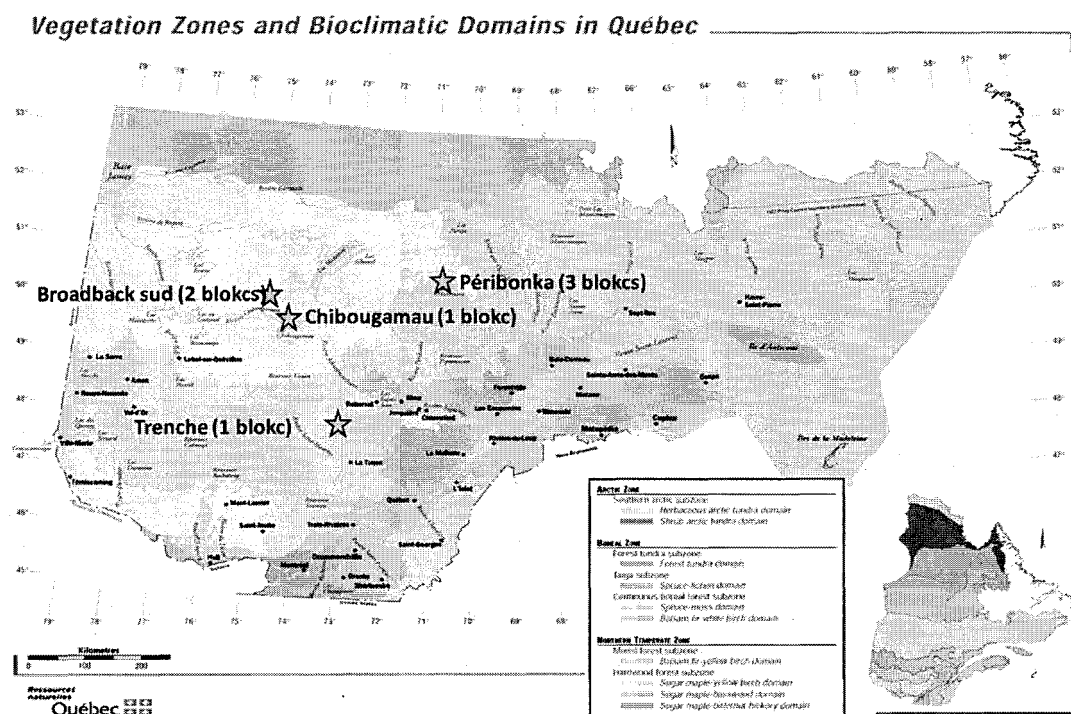


Fig. 1 Localisation of the fourth study sites at the West and North of the Lac St-Jean, Québec Canada.

composed of a sparse tree cover of black spruce of less than 25%, and a ground cover of lichen greater than 40%. The OWs also had a dense shrub layer composed of the same species found in the BSFM stands.

In general, experimental stands were on moderately deep (50-100 cm) to deep (>100cm) coarse glacial till deposits, overtopped by a mor humus with humo-ferric podzolic profiles. In the River Trenché site one block was on an ancient fluvial deposit, and in the Broadback site another block was on an ice-marginal deposit (based on ecoforestry map from the 3rd decennial forest inventory).

1.2. Experimental design and treatments

The experimental design was a seven –block, 2x3 split-plot design, with 2 different stand types (BSFM, OW) and three silvicultural treatments (scarification with planted black spruce, scarification with planted jack pine, and control). In OWs, the treatments included disk scarification (hydraulic TTS), followed by afforestation with black spruce and jack pine. In BSFM stands, it included whole-tree harvesting, followed by disk scarification and afforestation with the same species. Because of the combination of disk scarification and harvesting operations, approximately 30% of the BSFM stand area was disturbed twice (Harvey and Brais, 2002). Note that only BSFM stands were harvested before performing scarification so that these experimental plots in BSFM stands should be interpreted as the point of reference in silvicultural terms.

The planted seedlings were containerized jack pine and black spruce seedlings produced from local seeds using 67-cavity-containers with 50 cm³ root plug volume per cavity (IPL inc., Saint-Damien, Qc, Canada). Trees were planted at the sides of the furrow created by disk scarification, at 2m x 2m spacing in two randomized subplots within each of the main treatment plots, during summer-early fall of 1999, 2000 and 2001. Mean total height and stem diameter of the seedlings at planting time were 174 and 2.4 mm for jack pine, and 168 and 2.0 mm for black spruce, respectively.

1.3. Tree trait measurements

Morphological measurements were made on the two dominant trees of each subplot (species), including height, stem diameter, crown radius and height of the live crown. These trees were then carefully uprooted in order to extract roots down to a minimal diameter of 1 mm. Root length was measured on the two longest roots of the entire root system. All measurements were carried out in

June-August 2010. The 56 trees were brought back to the laboratory to measure the dry mass of the roots, stem, branches and foliage (plant components were dried at 65°C for 48 hours). Plant tissues were digested in H_2SO_4 -Se- K_2SO_4 ; total Kjeldahl N was analysed by spectrophotometry, while P, K, Ca and Mg were measured in digests by inductively coupled plasma analysis (Bremner and Mulvaney, 1982).

1.4. Soil sampling

An auger soil sampler was used to obtain samples of the forest floor (L, F and H layer) and the first B horizon. In each subplot, a transect of 20 sampling points were selected between the scarification furrows. Under each tree chosen for the morphological measurements, two sampling points were selected. Taking into account that trees were planted at two meters from each other, the first sampling point was at 30 cm, in order to collect soil under the tree canopy and the second sampling point was at 1 m from the base of the tree stem in order to collect soil between trees into the scarification furrows. At each sampling point, the first 10 cm of soil material was collected using a trowel. Generally, the samples contained a mix of organic (L, F and H layer) and mineral soil. Samples were collected in summer 2010; they were placed in a cooler in the field and transferred to a cool room (3°C) in the laboratory within 72 h. The samples associated with the two black spruce trees or the two jack pine trees of a same subplot were pooled to form a composite sample per species, resulting in 56 composite samples. Because the samples contained both organic and mineral material, they were sieved through 4 mm screens; this large mesh size allowed for the maintenance of the soil structure of the wet samples while homogenizing the material (for purposes of incubation experiment). Subsamples were then ground with a ball mill in preparation for exchangeable nutrients and total elements. The remainder of the soil sample was frozen until use in the incubation experiment.

1.5. Microcosm preparation

The method described by Paré et al. (2006) was used for the preparation of microcosms for the soil incubations. A 100 g subsample of thawed soil (organic and mineral mixed) was weighed into a 150 ml plastic container above a thin layer of mineral wool. To ensure that the soil was at field capacity at the beginning of the incubation, all microcosms were leached with 100 ml of demineralised water and left to drain, before weighing. During the incubation, containers were periodically weighed and water added if necessary to maintain constant soil water content (approximately every 4 days).

In February 2011, a total of 56 microcosms were incubated (7 blocks x 2 stand types x 2 species x 2 distances) in growth chambers in the dark at 20°C and 80% air humidity. Each microcosm was placed in a 500 ml Mason jar with a metal lid on which a septum was installed. The metal lid was not tightened onto the jar in order to enable air exchange and limit water losses during the 20 days of incubation.

1.6. Soil respiration and N mineralization

Before respiration measurements, the glass jars containing microcosms were sealed for about 24 h and then 30 minutes before the beginning of the measurements, the metal lid were removed. The initial (beginning of incubation) and final CO₂ concentrations (µl l⁻¹) were measured with a micro gas chromatograph (CP-4900, Varian Inc., Palo Alto, CA).

Before and after the incubation 56 subsamples of soil (organic and mineral mix) harvested at 30 cm and 1 m from trees, were extracted with KCl (2.0 M) to determine mineral N levels, and N mineralized (NO_3^- and NH_4^+) during the incubation.

1.7. Statistical analysis

Analysis of variance (ANOVA) was performed using a 7-complete block, split-plot design for each measured tree morphological variable, with stand type as the main plot and the silvicultural treatment as the subplot. For the soil variables, another split was added with two sampling distances (30 cm and 1 m). When a factor interacted with the distance factor, a priori contrast was performed to determine if there was an interaction with distance.

For each variable, homogeneity of the variance was verified by visual analysis of the residuals (Devore and Peck, 1994). When necessary, data were transformed (logarithmic and cube root transformation) in order to respect the fundamental assumptions of the ANOVA (Zar, 1999). All statistical analyses were processed using the REML procedure of JMP 8.0 software (SAS Institute, Cary, NC).

2. Results

2.1. Tree morphological traits

All tree morphological traits analysed were similar among stand types (OWs, BSFM stands). The crown radius is the only trait that shows a significant difference between stand types with exception of crown radius which is 16% higher in the BSFM stands than in the OWs (Table 1, Fig.2 B). However, black spruce morphological traits were significantly smaller than the ones from jack pine, which can be explain by the faster juvenile growth of the jack pine (Fig. 2 A, C). Indeed, site quality index (SQI) for black spruce is 5, which is low productivity. Also, tree morphological traits results showed no interaction between stand types and species.

Table 1 Summary of ANOVA (degrees of freedom and *P*-values) for total height (H), diameter (D), height of live crown (Hlc), crown radius (R), root length (RL) and total dry mass (DM_t) of planted black spruce and jack pine in open woodlands (OW) and black spruce feather moss stands (BSFM), 10 years after plantation, in scarified plots.

Sources of variation	H			D		Hlc		R		RL		DM _t	
	ndf	ddf	P	ddf	P	ddf	P	ddf	P	ddf	P	ddf	P
Block	6	6	0.3521	6	0.7893	6	0.3953	6	0.4391	6	0.6018	6	0.6462
Stand types (ST)	1	6	0.1470	6	0.0984	6	0.1054	6	0.0257	6	0.4905	6	0.0633
Species (S)	1	12	<0.0001	12	<0.0001	12	<0.0001	12	<0.0001	12	0.0992	12	<0.0001
STxS	1	12	0.2683	12	0.2818	12	0.7026	12	0.1048	12	0.9374	12	0.0716

Bold indicates significance ($P \leq 0.05$), ndf = numerator degrees of freedom, ddf = denominator degrees of freedom.

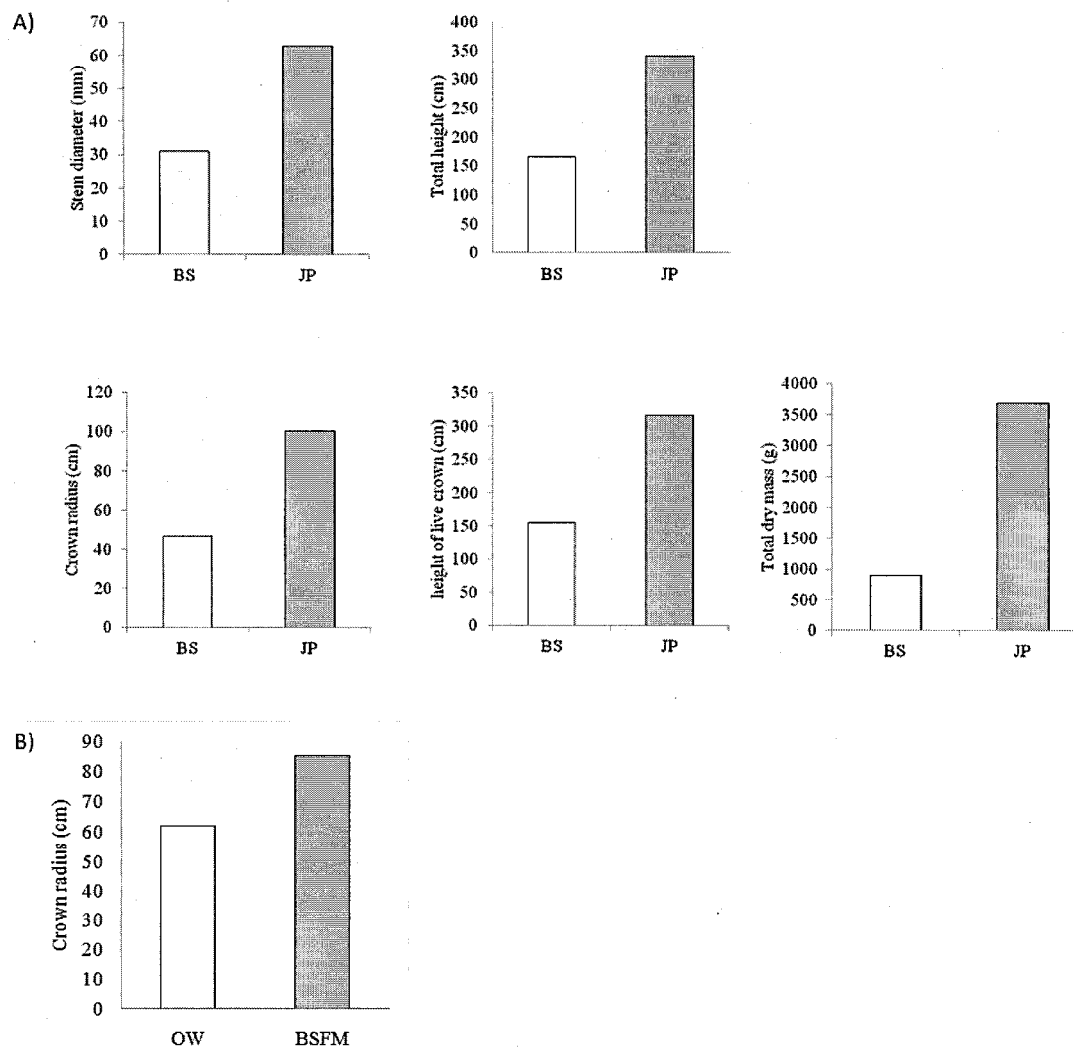


Fig. 2. Significant species and stand types effects on total height, stem diameter, crown radius, height of live crown, total dry mass (A) and crown radius (B) of jack pine (JP) and black spruce (BS) trees. Each bar in A, B and C represents the mean from seven blocks, two species and two samples per plot ($n = 28$ OW and BSFM). Abbreviations are as in Table 1.

2.2. Soil fertility

For the B horizon sampling, both BSFM stands and OWs, revealed no significant differences in nutrient concentrations (C_{tot} , N_{tot} , P, K, Ca, Mg, Mn, Al, Na, S), cation exchange capacity (CEC) and base saturation (BS). However, Fe concentration was significantly different between BSFM

stands and in OWs (Table 2). Concentrations of iron were 26% higher in BSFM stands than in OWs. Also the pH was less acidic in BSFM stands (4.22) than in OWs (4.02).

Table 2 Summary of ANOVA (degrees of freedom and *P*-values) for soil nutrient concentrations (N_{tot} , C_{tot} , K, Ca, Mg, Mn, Al, Fe, Na, S), pH, cation exchange capacity (CEC) and base saturation (BS) in the B horizon of mineral soil in control, planted black spruce and jack pine plots in open woodlands and black spruce feather moss stands, 10 years after plantation, in scarified plots.

Source of variation	<i>ndf</i>	<i>ddf</i>	C	N	K	Ca	Mg	Mn	Al	Fe	Na	S	pH	CEC	B
Block	6	6	0.1252	0.1505	0.2478	0.8230	0.5687	0.6126	0.1757	0.1274	0.2721	0.3942	0.2341	0.2205	0.04
Stand Types (ST)	1	6	0.1834	0.0980	0.4000	0.2719	0.3476	0.4147	0.1190	0.0428	0.0999	0.1526	0.0300	0.1084	0.76
Species	2	24	0.9122	0.7337	0.7108	0.6542	0.4132	0.8274	0.8782	0.5761	0.3492	0.2206	0.8890	0.8747	0.81
STxS	2	24	0.2559	0.4196	0.6817	0.6063	0.4400	0.5253	0.2963	0.9780	0.6714	0.7534	0.9440	0.4500	0.40

Bold indicates significance ($P \leq 0.05$), *ndf* = numerator degrees of freedom, *ddf* = denominator degrees of freedom, * log transformed data.

The superficial mineral soil collected at two different distances (30 cm and 1 m) from trees was characterized by significantly higher nutrient concentrations for 6 of 7 nutrients (C, N, and exchangeable K, Ca, Mg, Na) in BSFM stands compared to OWs independently of the species and distances (Table 3, Fig. 3). In the furrow locations (0-10 cm of mixed mineral/organic soil), as observed for the B horizon, pH was more acidic in BSFM stands (3.15) compared to OWs (3.75).

Nitrogen mineralization results showed an interaction between stand type and distance factors. The contrasts revealed the influence of distance in the BSFM stands for the total mineralizable nitrogen after 20 days incubation (net mineralization; Table 4). Figure 4 illustrates that nitrogen

mineralization was higher at 30 cm than at 1 m from tree stems in BSFM stands while there was no influence of distance in OWs. Soil respiration after 20 days

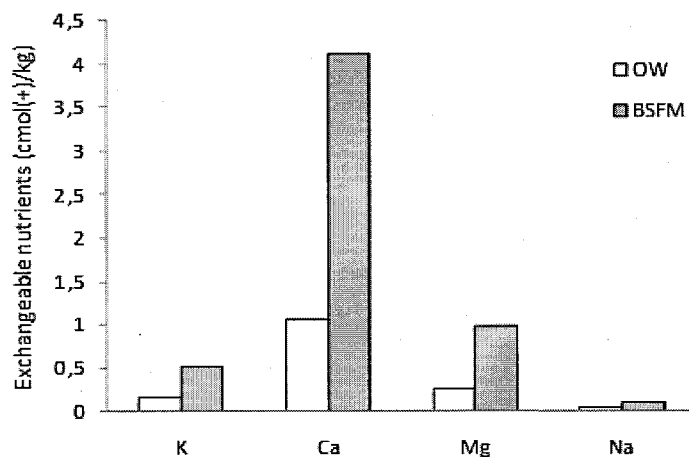


Fig. 3. Stand types effects on exchangeable nutrients measured in soil samples taken at 30 cm and 1 m from the trees. Each bar represents the mean from seven blocks, two species and two samples per plot ($n = 28$ OW and BSFM). Abbreviations are as in Table 3.

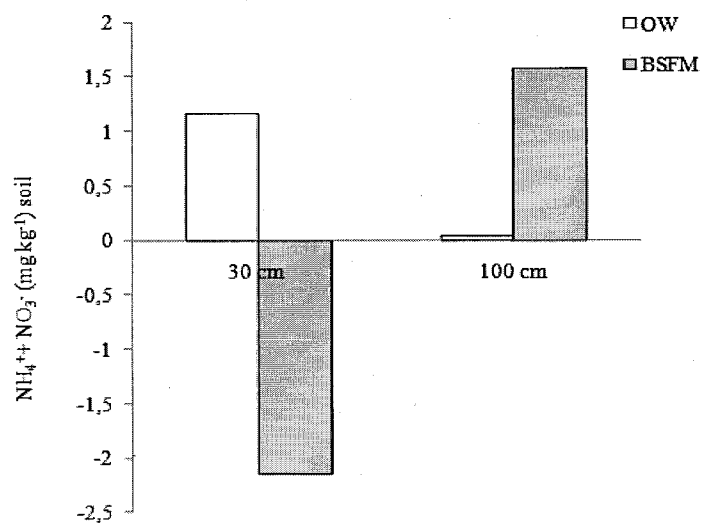


Fig. 4. Interaction between stand types and distances effects on total nitrogen available measured after incubation of soil samples taken at 30 cm and 1 m from the trees. Each bar represents the mean from seven blocks, two species and two samples per plot ($n = 28$ OW and BSFM). Abbreviations are as in Table 4.

of incubation was not influenced by the proximity of the tree, but was significantly influenced by the stand type (Table 5). Respiration was 54% higher in soils from BSFM stands compared to OW ones.

Table 3 Summary of ANOVA (degrees of freedom and *P*-values) for soil nutrient concentrations (C, N, Bray P, exchangeable K, Ca, Mg, Na) and pH from superficial soil samples (0-10 cm) taken at 30 cm and at 1 m of stems of planted black spruce and jack pine, in open woodlands and black spruce feather moss stands, 10 years after plantation in scarified plots.

Sources of variation	C			N		P		K		Ca		Mg		Na		pH	
	ndf	ddf	<i>P</i>	ddf	<i>P</i>	ddf	<i>P</i>	ddf	<i>P</i>	ddf	<i>P</i>	ddf	<i>P</i>	ddf	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>Ddf</i>
Block	6	6	0.0666	6	0.1161	6	0.2935	6	0.0153*	6	0.2570	6	0.1127	6	0.0077*	6	0.0179*
Stand types	1	6	0.0026*	6	0.0018*	6	0.0630*	6	0.0007*	6	0.0024*	6	0.0014*	6	0.0006*	6	0.0003*
Species (S)	1	12	0.4501	12	0.2883	12	0.8407	12	0.2965	12	0.3101	12	0.3562	12	0.3636	12	0.3130
ExS	1	12	0.3742	12	0.2745	12	0.4580	12	0.3146	12	0.2281	12	0.2329	12	0.6161	12	0.9429
Distance	1	24	0.2523*	24	0.1743*	24	0.0550*	24	0.0719	24	0.1586	24	0.2025	24	0.0514	24	0.4640
ExD	1	24	0.2348	24	0.2946	24	0.1618*	24	0.3144	24	0.3864	24	0.8254	24	0.2900	24	0.5554
ExD	1	24	0.5461	24	0.6143	24	0.0685	24	0.5092	24	0.3257	24	0.1644	24	0.2859	24	0.4983
ExSxD	1	24	0.6982	24	0.9096	24	0.5881	24	0.9457	24	0.8982	24	0.6138	24	0.5434	24	0.4179

Bold indicates significance ($P \leq 0.05$), ndf = numerator degrees of freedom, ddf = denominator degrees of freedom, * Transformed data; (log).

Table 4 Summary of ANOVA (degrees of freedom and *P*-values) for total available nitrogen (NH₄⁺ plus NO₃⁻) from superficial soil (0-10 cm) sampled at 30 cm and at 1 m from stems of planted black spruce and jack pine, in open woodlands and black spruce feather moss stands, 10 years after plantation in scarified plots.

Sources of variation	NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻		
	<i>ndf</i>	<i>ddf</i>	<i>P</i>
Block	6	6	0,8016
Stand types (ST)	1	6	0,6507
Species (S)	1	12	0,9559
STxS	1	12	0,8456
Distance (Dist)	1	24	0,1478
STxDist	1	24	0,0179*
Contrast			
DS ₃₀ vs DS ₁₀₀	1	23.19	0.4375
PM ₃₀ vs PM ₁₀₀	1	24.06	0.0170
DS ₃₀ vs PM ₃₀	1	9.19	0.1531
DS ₁₀₀ vs DS ₁₀₀	1	10.16	0.5014
SxDist	1	24	0,4714
STxSxDist	1	24	0,1445

Bold indicates significance ($P \leq 0.05$), *ndf* = numerator degrees of freedom, *ddf* = denominator degrees of freedom, 30 = soil sampled at 30 cm from the stem, 100 = soil sampled at 1 m from the stem, * Transformed data; (log).

Table 5 Summary of ANOVA (degrees of freedom and *P*-values) for soil microbial respiration from superficial soil samples (0-10 cm) taken at 30 cm and at 1 m of stems of planted black spruce and jack pine, in open woodlands and black spruce feather moss stands, 10 years after plantation in scarified plots.

Sources of variation	Respiration		
	ndf	ddf	<i>P</i>
Block	6	6	0,1159
Stand types (ST)	1	6	0,0004
Distance (Dist)	1	12	0,9566
STxDist	1	12	0,4906

Bold indicates significance ($P \leq 0.05$), ndf = numerator degrees of freedom, ddf = denominator degrees of freedom

2.3. Tree physiological traits

Subsamples from foliage of both black spruce and jack pine revealed no nutrient deficiency in either OWs or BSFM stands. Significant differences only appear between species (Table 6). As seen in figure 5, nitrogen concentration is 14% higher in black spruce than in jack pine. But potassium and calcium concentrations are respectively 11% and 20% higher in jack pine than in black spruce (Fig. 5).

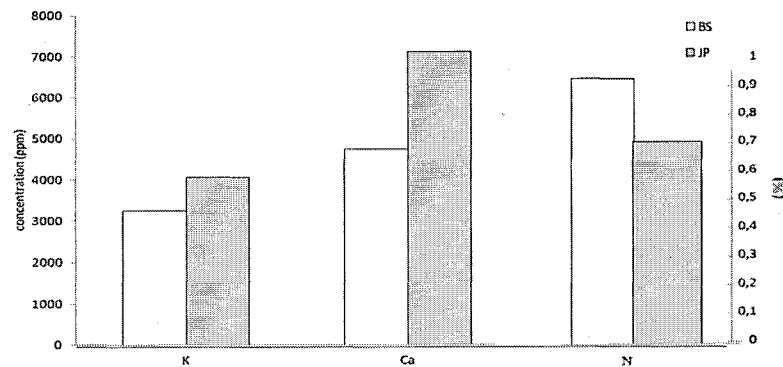


Fig. 5. Species effects on nitrogen, potassium and calcium concentration measured in foliage samples from black spruce and jack pine. Each bar represents the mean from seven blocks, two species and two samples per plot ($n = 28$ OW and BSFM). Abbreviations are as in Table 6.

Table 6 Summary of ANOVA (degrees of freedom and *P*-values) for foliar tissue nutrient concentrations (N, P, K, Ca, Mg) from planted black spruce and jack pine, in open woodlands and black spruce feather moss stands, 10 years after plantation in scarified plots.

Source of variation	P			K		Ca		Mg		N	
	<i>ndf</i>	<i>ddf</i>	<i>P</i>	<i>ddf</i>	<i>P</i>	<i>ddf</i>	<i>P</i>	<i>ddf</i>	<i>P</i>	<i>ddf</i>	<i>P</i>
Block	6	6	0.0703	6	0.4717	6	0.1721	6	0.3010	6	0.0046
Stand type (ST)	1	6	0.6281	6	0.1450	6	0.9180	6	0.6292	6	0.0906
Species(S)	1	12	0.5292	12	<0.0001	12	0.0030	12	0.1007	12	<0.0001
ST*S	1	12	0.6264	12	0.7881	12	0.9564	12	0.6799	12	0.6971

Bold indicates significance ($P \leq 0.05$), *ndf* = numerator degrees of freedom, *ddf* = denominator degrees of freedom

3. Discussion

3.1. Links between tree traits and soil nutrients

Growth and morphological traits of dominant trees, except crown radius, did not show significant differences, between OWs and BSFM stands, contrary to the results observed by Hébert et al. (2006) obtained for 3-yr-old seedlings on the same sites. It appears that 10 years after plantation, the afforested trees behave the same way, independently of the stands where they grow. Since no morphological difference between trees grown in OWs and BSFM stands was found 10 years after plantation, this suggests similar soil fertility for both stand types.

Site preparation (in this context, disk scarification) is known to enhance tree growth, through improved microclimate and increased nutrient availability (Bassman, 1989; Boucher et al., 1998; Ballard, 2000; Boateng et al., 2006; Hébert et al., 2006; Thiffault and Jobidon, 2006). However, we found that soil nutrient concentrations and tree growth responses are not closely related for either species, even if soil nutrient concentrations are significantly higher in BSFM stands. Moreover, foliar nutrient concentrations do not reflect the stand type differences measured in soil nutrient concentration. It appears that both tree species are able to acquire the same levels of required nutrients, independently of stand type. Thus, these two species appear to exhibit physiological plasticity which allows maintenance of relative growth rates, despite measured lower soil nutrient availability in OWs. This may be possible through increased nutrient use efficiency under lower nutrient availability (production of biomass maintained with lower nutrient uptake), or greater resorption of nutrients from live foliage (Boerner, 1984). The ability to compensate, or adjust metabolically, under changing or stressful conditions has been shown to be an important component in the evergreen strategy (Mooney, 1969; Chabot and Hicks, 1982).

Discrepancies between our results and the literature were noted for the foliar concentrations (Sheedy and Thomassin 1994). In this study, nitrogen concentration is under optimal concentration while calcium and potassium are over optimal concentration for black spruce and jack pine in the SFM stand.

3.2. Island of fertility effects?

Nitrogen mineralization varied as a function of distance from the tree stem in the BSFM stands only; nitrogen mineralization ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) was higher at 30 cm from the trees than at 1 m. These results support the hypothesis of an amelioration of soil resources under tree canopies with biomass accumulation or improved conditions for microbial activity in soil beneath vegetation patches (Jamison, 1942; Moore, 1980; Dahlgren et al., 1997; Moreno and Obrador, 2007; Moreno et al., 2007; Butterfield et Briggs, 2009; Jeddi and Chaieb, 2009). The results are also consistent with the positive feedback loop theory exposed by Van Breemen (1995).

The characteristics of the understory vegetation prior to silvicultural disturbances may explain why the so-called island of fertility effect is expressed only in BSFM stands. Since the latter were closed crown stands before harvest, they accumulated more organic matter (OM) with concomitant higher total nitrogen in the humus compared to OWs; this organic matter would normally be mixed into the mineral soil with disk scarification. Another difference between the stands relates to the presence of the residual lichen mat in the surroundings of black spruce and jack pine trees in OWs, even when restricted to the hummocks between the furrows of scarification trails. The lichen mat can contribute to the development of nutrient-poor soils by limiting the organic matter accumulation rate, compared to accumulation under a moss mat (Sedia and Ehrenfeld, 2005, 2006).

3.3. Stand types effects on soil respiration rates

Our results confirm that stand type significantly influences the activity of the soil microbial community. Heterotrophic soil respiration after incubation under optimum conditions was lower in superficial mineral soils from scarified furrows in OWs compared to BSFM stands. At least two hypotheses might explain the lower activity under OW vegetation. First, soil organic matter quality originating from dominantly lichen material is likely to be quite different from the chemical quality of organic matter originating from feathermoss (Sedia and Ehrenfeld, 2005, 2006). Similarly, potential allelopathic effects of lichen on the surrounding vegetation have been documented in many studies in the last decades (Vartia, 1973; Goldner et al., 1986; Elix, 1996). Lichens produce a variety of complex aromatic secondary metabolites, including depsides, depsidones, diphenyl ethers, pulvenic acids derivatives, terpenes and other compounds, and possibly may exhibit antibiotic properties (Sedia and Ehrenfeld, 2005). The microbial community then may be quite different between the OWs and the BSFM stands due to both organic matter quality and the presence of allelopathic interactions in the OWs.

3.4. Fertility vs species and stand types

Species with contrasting growth rates did not have differential effects on soil fertility after ten years, contrary to our hypothesis. However, the stand type influenced certain parameters of fertility. The results showed that soil pH was more acidic in BSFM (both superficial and B horizons). While we expected cationic competition in those stands, we observed higher exchangeable Ca, Al, Fe, Mg in BSFM stands compared to OWs. Vegetation characteristics before silvicultural disturbances may leave a legacy in the superficial mineral soil (Girard, 2004); greater root activity and turnover under a closed canopy could increase soil cation availability while organic layer originating from closed canopy could contribute to reduce mineral soil pH under BSFM stands (Riha et al., 1986; Rhoades, 1997).

We observed no significant differences between stand types for soil nutrients except Fe in the samples from first B horizon. Mixed organic-mineral soil samples, collected at 30 cm and 1 m from trees, showed higher nutrient concentrations (total N, C, and exchangeable K, Ca, Mg, Na). They were measured in BSFM stands compared to OWs, in the 0-10 cm layer in scarification furrows. Higher nutrient concentration in the mixed organic-mineral soil under BSFM stands may be the result of decomposition of humus more rich in cations under the former closed canopy black spruce forest. As well, the foliar and woody debris left after harvesting operations in BSFM stands could contribute to higher total N and Ca, as well as higher cation availability during decomposition of this relatively nutrient-rich material in the first years after harvest (Olsson et al., 1996; Bélanger et al., 2003; Belleau et al., 2006).

Results from an earlier study on the same younger plantations showed higher nutrient concentration of soil solution extracted in BSFM stands than in OWs (Girard, 2004); our more recent results confirm this difference between stand types. Ten years of tree growth did not yet mitigate the lower soil nutrient concentration in afforested OWs; this mitigation might be more likely to be observed at canopy closure, when tree effects are likely to be more evident (Butterfield et Briggs, 2009).

3.5. Conclusion

The present study is part of a larger project evaluating carbon sequestration in afforested open woodlands. Our study constitutes a further step in determining optimal practices for the afforestation of OWs, by measuring the potential impacts of black spruce (BS) and jack pine (JP) afforestation, two species with contrasting growth habits, on the soil of OWs in the spruce-feathermoss domain of the boreal forest.

The study showed no significant differences between stand types for tree growth. Moreover, foliar nutrient concentrations do not reflect the stand type differences measured in soil nutrient concentration. Therefore, it appears that both tree species are able to acquire the same levels of required nutrients, independently of stand type. The differences measured in soil nutrient concentration might be induced by the initial characteristics of both canopy and understory vegetation, prior to silvicultural disturbances. It appears to have an important legacy effect on the edaphic environment of OWs and BSFM stands, ten years after plantation. Results also demonstrated that ten yr-old conifers (BS, JP) can have a light but significant influence on their edaphic environment.

Acknowledgment

We would like to thank Alexandre Lefèvre, Benoit Allaire, Isabelle Côté, Marie Coyea, Isabelle Delisle, Olivier Fradette and Marianne Gagnon-Duchesne for their field and laboratory assistance. We also want to thanks Alain Brousseau from the the laboratory of the "Département des sciences du bois et de la forêt" of Laval University (Qc, Canada) and Rock Ouimet from the Direction de la Recherche Forestière for the soil and tissue analysis. We also want to thanks the Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale and FQRNT (to D.L), the NSERC (to J-F.B. and D.L.) and the Carbone boréal program who provided the funding for this research.

CHAPITRE 3

CONCLUSION

Cette étude avait pour but premier de documenter l'état de la fertilité des terrains dénudés secs (DS) du domaine bioclimatique de la pessière à mousses au sud de la limite nordique des forêts attribuables. Le second objectif était de vérifier l'influence des traits physiologiques et morphologiques des arbres plantés (Epn, Pig) dans les DS et les PM sur leur environnement édaphique immédiat. Trois ans après l'installation du dispositif, il avait été observé que les DS pouvaient supporter des plantations denses d'épinette noire et de pin gris à l'instar de leurs témoins productifs, les pessières à mousses (PM). Par contre, la croissance des plants ainsi que des concentrations en nutriments mesurées dans la solution de sol se sont avérées significativement inférieures dans les DS.

Les résultats de la présente étude suggèrent qu'après 10 ans de croissance les pins gris et les épinettes noires plantés dans les DS et les PM possèdent une plasticité physiologique étant donnée leur capacité à aller chercher les nutriments nécessaires au maintien d'une croissance comparable à celle des arbres dans les PM, et ce malgré une concentration inférieure en nutriments (C, N, K, Ca, Mg) dans le sol autour des arbres échantillonnés dans les DS. Cette infériorité sur le plan nutritionnel des DS pourrait être imputable à la qualité et/ou la quantité de la matière organique et/ou de la communauté microbienne du sol. Les deux types de peuplements (DS, PM) présentent une différence importante sur le plan de la végétation qui les caractérise, notamment la présence de lichen dans le premier et son absence dans l'autre. Les lichens étant reconnus pour leurs interactions allélopathiques négatives, pourraient donc avoir une influence sur l'environnement édaphique des DS. Cette allélopathie additionnée à la qualité de la matière organique pourrait expliquer, à tout le moins en partie, les différences observées entre les DS et les PM pour les concentrations en nutriments du sol entourant les arbres étudiés.

Cette étude a aussi permis d'observer quelques éléments scientifiques permettant de supporter l'hypothèse de la création d'îlots de fertilité autour des arbres. Cependant, ce phénomène a été observée uniquement dans les PM et non pas dans les DS comme le laissait présager la littérature. Encore une fois les interactions allélopathiques imputables au lichen ainsi que la qualité de la matière organique pourraient en partie justifier l'absence du phénomène "d'îlots de fertilité" dans les DS. Aussi, notons que la grande majorité des études sur le sujet, porte sur des dispositifs beaucoup plus âgé que le nôtre. Ainsi, il serait intéressant d'approfondir les impacts de la présence du lichen dans les terrains dénudés secs et de répéter l'expérience dans quelques années afin d'observer le développement et/ou la présence d'îlots de fertilité.

BIBLIOGRAPHIE

Anonyme, 2002. Normes d'inventaire forestier .Placettes-échantillons temporaires. Peuplements de 7 m et plus de hauteur. Direction des inventaires forestiers, Forêt Québec, Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs.

Anonyme, 2003. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'état. Loi sur les forêts. Les publications du Québec. Gouvernement du Québec, (Canada) 1-143.

Anonymous, 2005. Ministère des Ressources naturelles, de la faune et des parcs. Direction des inventaires forestiers, 3e inventaire écoforestier, Québec.

Ballard, T.M., 2000. Impacts of forest management on northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 37-42.

Bassman, J.H., 1989. Influence of two site preparation treatments on ecophysiology of planted *Picea engelmannii* × *glauca* seedlings. *Can. J. For. Res.* 19 1359-1370.

Bélanger, N., Paré, D., Yamasaki, S.H., 2003. The soil acid-base status of boreal black spruce stands after whole-tree and stem-only harvesting. *Can. J. For. Res.* 33, 1874-1879.

Belleau, A., Brais, S., Pare, D., 2006. Soil nutrient dynamics after harvesting and slash treatments in boreal aspen stands. *Soil Science Society of America Journal* 70, 1189-1199.

Bennett, J.N., Blevins, L.L., Barker, J.E., Blevins, D.P., Prescott, C.E., 2003. Increases in tree growth and nutrient supply still apparent 10 to 13 years following fertilization and vegetation control of salal-dominated cedar-hemlock stands on Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 33, 1516-1524.

Bergeron, J., 1996. Domaine de la pessière noire à mousses. dans *Manuel de foresterie*, Québec,, In: Bérard, J.A. Coté, M ed. p. 223-238.

Bloom, R.G.a.M., A.U., 2004. Indirect effects of black spruce (*Picea mariana*) cover on community structure and function in sheep laurel (*Kalmia angustifolia*) dominated heath of eastern Canada. *Plant and Soil* 265, 279-293.

Boily, J., Doucet, R., 1993. Juvenile growth of black spruce layers regenerating after cutting back of the dominant canopy. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 23, 1396-1401.

Bradley, R.L., Titus, B.D., Preston, C.M., Bennett, J., 2000. Improvement of nutritional site quality 13 years after single application of fertiliser N and P on regenerating cedar-hemlock cutovers on northern Vancouver Island, BC. *Plant and Soil* 223, 195-206.

- Bremner, J. M., and C. S. Mulvaney. 1982. Nitrogen - Total. In: Methods of Soil Analysis (A. L. Page et al., ed.) Agronomy Monograph 9, Part 2, 2nd ed. American Society of Agronomy, Madison, WI pp. 595-624.
- Boateng, J.O., Heineman, J.L., McClarnon, J., Bedford, L., 2006. Twenty year responses of white spruce to mechanical site preparation and early chemical release in the boreal region of northeastern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research-*Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 36, 2386-2399.
- Boerner, R.E.J., 1984. Foliar Nutrient Dynamics and Nutrient Use Efficiency of Four Deciduous Tree Species in Relation to Site Fertility. *Journal of Applied Ecology* 21, 1029-1040.
- Boucher, J.F., Wetzel, S., Munson, A.D., 1998. Leaf level response of planted eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seven years after intensive silvicultural treatments. *Forest Ecology and Management* 107, 291-307.
- Butterfield, B.J., Briggs, J.M., 2009. Patch dynamics of soil biotic feedbacks in the Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments* 73, 96-102.
- Callaway, R.M., King, L., 1996. Oxygenation of the soil rhizosphere by *Typha latifolia* and its facilitative effects on other species. *Ecology* 77, 1189-1195.
- Chabot, B.F., Hicks, D.J., 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 229-259.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, C., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., 2003. The strength of this approach is that it enables us to assess the interactions between organisms and their environment simultaneously on a large number of species, a prerequisite to address questions relative to species distribution, community assembly and ecosystem functioning. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- Dahlgren, R.A., Singer, M.J., Huang, X., 1997. Oak tree and grazing impacts on soil properties and nutrients in a California oak woodland. *Biogeochemistry* 39, 45-64.
- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11, 516-531.
- Denman, K.L.G., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P., Dickinson, R.E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P.L., Wofsy, S.C., Zhang, X., 2007. Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry, Chapter 7 in: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis, The IPCC Fourth Assessment Report*, Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Despons, M., Payette, S., 1992. Recent Dynamics of Jack Pine at Its Northern Distribution Limit in Northern Quebec. *Can.J.Bot.* 70, 1157-1167.

Devore, J., Peck, R., 1994. Introductory statistics, 2nd edition ed. West Publishing Company, St. Paul, MN, USA.

Dixon, R.K., Brown, S., Houghton, R.A., Solomon, A.M., Trexler, M.C., Wisniewski, J., 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263, 185-190.

Don, A., Kalbitz, K., 2005. Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages. *Soil Biol. Biochem.* 37, 2171-2179.

Doucet, R., Pineau, M., Ruel, J.-C., Sheedy, G., 1996. Sylviculture appliquée, chapitre 23 Manuel de Foresterie, Les Presses de l'Université Laval ed, Québec.

Elix, J.A., 1996. Biochemistry and secondary metabolites In: Nash TH III (ed) Lichen biology. Cambridge Univ. Press, pp. pp 154-180.

Fireman, M., Hayward, H.E., 1952. Indicator significance of some shrubs in the Escalante Desert, Utah. *Bo. Gaz.* 114, 143-155.

Gaboury, S., Boucher, J.-F., Villeneuve, C., Lord, D., Gagnon, R., 2009. Estimating the net carbon balance of boreal open woodland afforestation: A case-study in Quebec's closed-crown boreal forest *Forest Ecology and Management* 257, 483-494.

Gagnon, R., Morin, H., 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité. *Le naturaliste canadien* 125, 26-35.

Garner, W., Steinberger, Y., 1989. A proposed mechanism for the formation of fertile islands in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments* 16, 257-262.

Garnier, E., Navas, M.L., 2011. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*.

Girard, F., 2004. Intérenteraction compétitive entre les plans d'épinettes noires, des lichens et des éricacées dans les pessières à lichens trois ans après traitements de préparation de terrain. Master degree thesis. Université du Québec à Chicoutimi, Que., Canada.

Girard, F., Payette, S. Et Gagnon, R., 2008. Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 35, 529-537.

Global carbon project. 2011. Carbon Budget and trends 2010.
<http://www.globalcarbonproject.org/carbonbudget/>

Goldner, W.R., Hoffman, F.M., Medve, R.J., 1986. Allelopathic effects of *Cladonia cristatella* on ectomycorrhizal fungi common to bituminous strip-mine spoils. *Can J Bot* 64, 1586-1590.

- Gonzalez, E., 2011. Diversité et résilience végétales des pessières noires à lichens de la forêt boréale québécoise deux années après perturbations sylvicoles mémoire de maîtrise, Université du québec à Chicoutimi, Que., Canada.
- Gower, S.T., 2003. Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 169-204.
- Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17, 255-260.
- Grossnickle, S.C., 2000. Ecophysiology of northern spruce species, The performance of planted seedlings. Édité par NRC Research Press. Vancouver, BC. Canada, 293-313.
- Harradine, F.H., 1954. factors influencing the carbon and the nitrogen levels in california soils. Ph.D. Thesis University of California Soil Dept.
- Harvey, B., Brais, S., 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32, 653-666.
- Hébert, F., Boucher, J.-F., Bernier, P.-Y., Lord, D., 2006. Growth response and water relations of 3-year-old planted black spruce and jack pine seedlings in site prepared lichen woodlands. *Forest Ecology and Management* 223, 226-236.
- Hébert, F., Thiffault, N., Ruel, J.-C., Munson, A.D., 2010 a. Comparative physiological responses of *Rhododendron groenlandicum* and regenerating *Picea mariana* following partial canopy removal in northeastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 40, 1791-1802.
- Hébert, F., Thiffault, N., Ruel, J.-C., Munson, A.D., 2010 b. Ericaceous shrubs affect black spruce physiology independently from inherent site fertility. *Forest Ecology and Management*. 260, 219-228.
- Heinselman, M.L., 1981. Fire and Succession in the Conifer Forests of Northern North America. In *Forest Succession. Concepts and Application*. Springer-Verlag, New-York, NY, U.S.A.
- Hobbie, S.E., 1992. Effects of plant-species on nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.* 7, 336-339.
- Inderjit, Mallik, A.U., 1996a. Growth and physiological responses of black spruce (*Picea mariana*) to sites dominated by *Ledum groenlandicum*. *J. Chem. Ecol.* 22, 575-585.
- Inderjit, Mallik, A.U., 1996b. The nature of interference potential of *Kalmia angustifolia*. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 26, 1899-1904.
- Inderjit, Mallik, A.U., 2002. Can *Kalmia angustifolia* interference to black spruce (*Picea mariana*) be explained by allelopathy? *Forest Ecology and Management* 160, 75-84.

- Jamison, V.C., 1942. The slow reversible drying of sandy surface soil beneath citrus trees in central Florida. *Soil Science Society of America Journal* 7, 36-41.
- Jasinski, J.P.P., Payette, S., 2005. The creation of alternative stable states in the southern boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs* 75, 561-583.
- Jeddi, K., Chaieb, M., 2009. Using trees as a restoration tool in Tunisian arid areas: effects on understorey vegetation and soil nutrients. *Rangeland J.* 31, 377-384.
- Jenny, H., 1941. *Factors of soil formation*. McGraw-Hill.
- Joanisse, G.D., Bradley, R.L., Preston, C.M., Munson, A.D., 2007. Soil enzyme inhibition by condensed litter tannins may drive ecosystem structure and processes: the case of *Kalmia angustifolia*. *New Phytologist* 175, 535-546.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C., Garnier, E., 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Funct. Ecol.* 20, 21-30.
- Kershaw, K.A., 1978. Role of lichens in boreal tundra transition areas. *Bryologist* 81, 294-306.
- Lebel, P., Thiffault, N., Bradley, R.L., 2008. *Kalmia* removal increases nutrient supply and growth of black spruce seedlings: An effect fertilizer cannot emulate. *Forest Ecology and Management* 256, 1780-1784.
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545-556.
- Melillo, J.M., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Moore, B., Vorosmarty, C.J., Schloss, A.L., 1993. Global climate-change and terrestrial net primary production. *nature* 363, 234-240.
- Mooney, H.A., 1969. Dark respiration of related evergreen and deciduous Mediterranean plants during induced drought. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 96, 550-555.
- Moore, T.R. 1980. The nutrient status of subarctic woodland soils. *Artic Alp. Res.* 12: 147-160.
- Moreno, G., Obrador, J.J., 2007. Effects of trees and understorey management on soil fertility and nutritional status of holm oaks in Spanish dehesas. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 78, 253-264.
- Moreno, G., Obrador, J.J., Garcia, A., 2007. Impact of evergreen oaks on soil fertility and crop production in intercropped dehesas. *Agric. Ecosyst. Environ.* 119, 270-280.
- Morneau, C., Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. *Can. J. Bot.* 67: 2770-2782.

- Moroni, M.T., Thiffault, N., Titus, B.D., Mante, C., Makeschin, F., 2009. Controlling *Kalmia* and reestablishing conifer dominance enhances soil fertility indicators in central Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 39, 1270-1279.
- Nabuurs, G.J., Pussinen, A., van Brusselen, J., Schelhaas, M.J., 2007. Future harvesting pressure on European forests. *Eur. J. For. Res.* 126, 391-400.
- Olsson, B.A., Bengtsson, J., Lundkvist, H., 1996. Effects of different forest harvest intensities on the pools of exchangeable cations in coniferous forest soils. *Forest Ecology and Management* 84, 135-147.
- Orwin, K.H., Buckland, S.M., Johnson, D., Turner, B.L., Smart, S., Oakley, S., Bardgett, R.D., 2010. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *Journal of Ecology* 98, 1074-1083.
- Pare, D., Boutin, R., Larocque, G.R., Raulier, F., 2006. Effect of temperature on soil organic matter decomposition in three forest biomes of eastern Canada. *Can. J. Soil Sci.* 86, 247-256.
- Parker, W.C., Watson, S.R., Cairns, D.W., 1997. The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). *Forest Ecology and Management* 92, 19-28.
- Payette, S., 1992. Fire as a controlling process in the north American boreal forest. In *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., Simard, M., 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 30, 288-305.
- Payette, S., Delwaide, A., 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems* 6, 540-550.
- Prévost, M., 1996. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol et l'ensemencement naturel dans une pessière noire à mousses de la forêt boréale québécoise. *Can. J. For. Res.* 26, 72-86.
- Rhoades, C.C., 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35, 71-94.
- Riha, S.J., James, B.R., Senesac, G.P., Pallant, E., 1986. Spatial variability of soil pH and organic matter in forest plantations. *Soil Science Society of America Journal* 50, 1347-1352.
- Riverin, S., Gagnon, R., 1996. Dynamique de régénération d'une pessière à lichen dans la zone d'ela pessière noire à mousses, nord du Saguenay-lac-Saint-Jean (Québec). *Canadian journal forestry ressources* 26, 1504-1509.

- Rodriguez, A., Duran, J., Fernandez-Palacios, J.M., Gallardo, A., 2009. Spatial variability of soil properties under *Pinus canariensis* canopy in two contrasting soil textures. *Plant and Soil* 322, 139-150.
- Saucier, J.P., Grondin, p., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P.J.H., Brisson, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, É., Gauthier, S., Lavoie, C., Payette, S., 2009. «Écologie forestière», dans ORDRE DES INGÉNIEURS FORESTIERS DU QUÉBEC, *Manuel de foresterie*, 2e édition. Ouvrage collectif, Éditions MultiMondes, Québec, pp. 165-316.
- Sedia, E.G., Ehrenfeld, J.G., 2005. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. *Oecologia* 144, 137-147.
- Sedia, E.G., Ehrenfeld, J.G., 2006. Differential effects of lichens and mosses on soil enzyme activity and litter decomposition. *Biol. Fertil. Soils* 43, 177-189.
- Sheedy, G., Thomassin, C. 1994. Concentrations moyennes en éléments dans les aiguilles des plantations résineuses du Québec. Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources Naturelles du Québec. Rapport interne n°386. 20p.
- Simard, M., Payette, S., 2001. Black spruce decline triggered by spruce budworm at the southern limit of lichen woodland in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 31, 2160-2172.
- St-Pierre, H., Gagnon, R., Bellefleur, P., 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Can. J. For. Res* 22, 474-481.
- Thiffault, N., Jobidon, R., 2006. How to shift unproductive *Kalmia angustifolia* - *Rhododendron groenlandicum* heath to productive conifer plantation. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 36, 2364-2376.
- Thiffault, N., Titus, B.D., Munson, A.D., 2004. Black spruce seedlings in a *Kalmia-Vaccinium* association: microsite manipulation to explore interactions in the field. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 34, 1657-1668.
- Thiffault, N., Titus, B.D., Munson, A.D., 2005. Silvicultural options to promote seedling establishment on *Kalmia/Vaccinium*-dominated sites. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 110-121.
- Thomas, P.A., Wein, R.W., 1985. Delayed emergence of four conifers species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can.J.For.Res* 15, 727-729.
- Tremblay, M., 2009. Ensemencement naturel des pessières à lichens par l'épinette noire (*Picea mariana* (mill.) B.S.P.) : importance de la source de semences et de la qualité des lits de germination. Mémoire de maîtrise, Université du québec à Chicoutimi, Que., Canada.
- Van Breemen, N., 1995. Nutrient cycling strategies. *Plant and Soil* 168, 321-326.

Vartia, K.O., 1973. Antibiotics in lichens In: Ahmadjian V, Hale ME. (eds) The lichens. Academic, New York, 547-561.

Viereck, L.A., 1983. The effects on fire in black spruce ecosystems of Alaska and Northern Canada. In The role of fire in Northern Circumpolar ecosystems. John Wiley & Sons Ltd., Canada.

Viereck, L.A., Johnstoon, W.F., 1990. *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Black spruce. Vol. 1, Conifers. Agriculture Handbook 654.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.

Walker, L.R., Chapin, F.S., 1986. Physiological controls over seedling growth in primary succession on alaskan floodplain. *Ecology* 67, 1508-1523.

Walsh, R., Rhéaume, G., Marotte, P.-M., 1997. Cahier des objectifs de protection du règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine public (RNI). Gouvernement du Québec, Québec, p. 99p.

Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Egger, K.N., Titus, B.D., 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *Forest Ecology and Management* 105, 197-207.

Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Titus, B.D., 2002. Interactions among *Kalmia angustifolia*, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedlings in two boreal Newfoundland plantations of contrasting fertility. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32, 2215-2224.

Zar, J.H., 1999. Biostatistical analysis, 4th edition ed. Prentice Hall, N.J, p. 266 p.

Zasada, J.C., Sharik, T.L., Nygren, M., 1992. The reproductive process in boreal forest trees. In A systems analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Zhu, H., Mallik, A.U., 1994. Interactions between *kalmia* and black spruce- isolation and identification of allelopathic compounds. *J. Chem. Ecol.* 20, 407-421.

Zinke, P.J., 1962. The Pattern of Influence of Individual Forest Trees on Soil Properties. *Ecology Letters* 43, 130-133.