

CAROLINE LABERGE PELLETIER

L'ENVIRONNEMENT DES ÉRICACÉES DES FORÊTS DE L'EST DU QUÉBEC

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en sciences forestières
pour l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DES SCIENCES DU BOIS ET DE LA FORÊT
FACULTÉ DE FORESTERIE ET DE GÉOMATIQUE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2007

Résumé

L'objectif principal de l'inventaire écologique réalisé est la caractérisation des sites avec présence d'éricacées : *Rhododendron groenlandicum*, *Vaccinium* sp. et *Kalmia angustifolia*, des forêts de la Côte-Nord, ainsi que de comprendre davantage leurs exigences écologiques. Quarante-vingt-dix-sept sites ont été étudiés au nord de Baie-Comeau, tous provenant de pessières noires à mousses (*Picea mariana*) vierges. Le *Rhododendron* est l'espèce éricacée dont le recouvrement moyen du parterre forestier est le plus important suivi par les *Vaccinium* et le *Kalmia*. Leur présence a été associée aux pessières noires ouvertes et aux sols acides, de textures grossières et pauvres en éléments nutritifs. Leur recouvrement diminuait avec la dominance des sapins (*Abies balsamea*). Quatre associations végétales ont été identifiées. L'une d'elles regroupait les trois espèces d'éricacées et trois espèces de *Cladina*. Les résultats de cette recherche pourront aider à classifier les sites selon leur niveau de vulnérabilité à l'invasion par les plantes éricacées après coupe forestière.

Abstract

The objective of the present ecological inventory was to characterize the presence of three common ericad species: *Rhododendron groenlandicum*, *Vaccinium* species and *Kalmia angustifolia*, in Quebec North Shore forests, and to better understand their presence in relation to environmental factors. Ninety-seven sites within the undisturbed black spruce-feathermoss (*Picea mariana*) forest north of Baie-Comeau were selected for the study. *Rhododendron* had the highest mean cover, followed by *Vaccinium* and *Kalmia*. The presence of these species was associated with an open forest canopy, acid, coarse-textured and nutrient-poor soils. Ericads were strongly associated with black spruce-dominated forests, with presence decreasing as the balsam fir (*Abies balsamea*) component increased. Four vegetation associations were identified, including an Ericad-lichen group that included the three ericads and three *Cladina* species. Results may be used to help identify and classify sites vulnerable to ericaceous invasion after forest harvest.

Remerciements

Je remercie ma directrice de recherche, Alison Munson, professeure titulaire au département des sciences du bois et de la forêt de l'Université Laval, pour ses précieux conseils et sa grande disponibilité. Elle m'a également toujours encouragé à participer à de nombreux événements scientifiques. Je tiens également à remercier mon co-directeur Jean-Claude Ruel, professeur titulaire au département des sciences du bois et de la forêt de l'Université Laval et directeur de la *Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune*. J'aurai acquis, sous leur encadrement, une excellente formation académique. J'aimerais souligner ma reconnaissance à mon amoureux et ma famille pour leurs généreux encouragements et leur précieux soutien.

Mes remerciements aux chercheurs, professionnels de recherches, étudiants-chercheurs, assistants de terrain de la *Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune*, qui ont contribué à la réalisation de ce projet. De même que les nombreux partenaires industriels de la chaire de recherche et le Centre d'étude de la forêt pour le financement apporté à mon projet.

Finalement, une mention spéciale à mes amis, ainsi que les étudiants-chercheurs et Marie Coyea (responsable des travaux pratiques et de la recherche en écophysiologie) du laboratoire de nutrition et écologie des forêts de l'Université Laval, pour leurs conseils et leurs sourires, qui ont agrémenté mes journées de travail.

Table of contents

Résumé.....	i
Abstract	ii
Remerciements.....	iii
Table of contents	iv
List of tables.....	vi
List of figures.....	vii
1 Introduction.....	1
2 Revue des connaissances.....	3
2.1 Description de la région de l'étude.....	3
2.2 L'autécologie de l'épinette noire (<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP)	5
2.3 Les éricacées les plus communes de la forêt boréale de l'est du Québec	7
2.3.1 <i>Kalmia angustifolia</i> L. (Kalmia à feuilles étroites – <i>Crevard de moutons</i>).....	7
2.3.2 <i>Rhododendron groenlandicum</i> (Oeder) Kron et Judd (<i>Ledum groenlandicum</i> Retzius - Lédon du Groënland - <i>Thé du Labrador</i>).....	10
2.3.3 <i>Vaccinium</i> spp.	12
2.3.3.1 <i>Vaccinium angustifolium</i> Ait. (airelle à feuilles étroites, <i>bleuets</i>)	12
2.3.3.2 <i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx. (airelle fausse-myrtille, <i>bleuets</i>)	13
2.3.3.3 <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (airelle vigne d'Ida, <i>airelle rouge</i>).....	13
2.4 Études des éricacées en milieu forestier : impacts sur les sols et les conifères	14
2.5 La décomposition et la fertilité des sols.....	18
2.6 Adaptations des plantes aux conditions de sol infertile	19
2.7 Rôle des feuilles pour l'utilisation efficace des nutriments	21
2.8 Les éricacées et la productivité des stations forestières.....	23
2.9 Indicateurs végétaux	25
2.10 Synthèse de la revue des connaissances	27
3 Objectifs et hypothèses de recherche	30
3.1 Objectifs.....	30
3.2 Hypothèses.....	30
4 Materials and methods	32
4.1 Study area	32
4.2 Study design and data collection	33
4.2.1 Site selection.....	33
4.2.2 Stand description	33
4.2.3 Soil analysis.....	34
4.2.4 Inventory of vascular and nonvascular plants	34
4.2.5. Statistical analysis	35
5 Results.....	39
5.1 Site characteristics	39
5.2 Stand cover type characteristics.....	39
5.3 The presence of ericaceous species in stands originating from natural disturbances	45
5.4 Relationships between environmental variables and the presence of individual ericad species.....	48
5.5 Regeneration and tree growth in relation to ericaceous species presence	57
5.6 Relationship between stand cover types and the presence of ericaceous shrubs	60
5.7 Vegetation associations in the North Shore forests	64
5.7.1 Cluster analysis.....	64
5.7.2 Plant groups and stand cover types	66
5.7.3 Plant groups and environmental variables.....	68

6 Discussion	71
6.1 Stand cover type characteristics.....	71
6.2 The presence of ericaceous species in stands originating from natural disturbance.....	71
6.3 Relationships between environmental variables and the presence of individual ericad species.....	72
6.3.1 <i>Rhododendron groenlandicum</i> (Oeder) Kron et Judd	72
6.3.2 <i>Vaccinium</i> spp.	73
6.3.3 <i>Kalmia angustifolia</i> L.....	74
6.4 Regeneration and tree growth in relation to ericaceous species presence	76
6.5 Relationship between stand cover types and the presence of ericaceous shrubs	77
6.6 Vegetation associations in the North Shore forests	78
6.6.1 Plant indicators	78
6.6.2 Ericad and lichen group.....	78
6.6.3 Equisetum group.....	79
6.6.4 Moss group.....	80
6.6.5 Herb group.....	80
7 Conclusion	82
7.1 Implications for management	84
8 Bibliographie.....	86

List of tables

Table 1. Mean environmental characteristics, and mean nutrient concentrations for all stands (mean of 97 sites).	41
Table 2. Mean characteristics for each stand cover type (n = 97).	42
Table 3. Ground cover of vascular and nonvascular plants (%) (mean of 97 sites).	46
Table 4. Ericad and lichen cover according to stand cover type and density (n = 97).	47
Table 5. Multiple regression results for individual ericad shrubs (n = 97).	48
Table 6. Individual ericad species mean percent cover for ecological site types defined by the MRNQ (Ministère des ressources naturelles du Québec) typology (n = 97).	61
Table 7. Individual ericad species mean percent cover for ecological site types defined in typology of Côté (2006) (n = 97).	62
Table 8. Individual ericad species cover in relation to age class of stand cover type.	63

List of figures

Figure 1. <i>Kalmia angustifolia</i> L.	7
Figure 2. <i>Rhododendron groenlandicum</i> (Oeder) Kron et Judd.	10
Figure 3. <i>Vaccinium myrtilloides</i> Michx.	13
Figure 4. Coupe avec protection de la régénération et du sol (CPRS) effectuée en 1996 au nord de Baie-Comeau.	15
Figure 5. Study location and sites (Côté 2006).	32
Figure 6. The sampling site.	35
Figure 7. Canopy openness of four stand types (SbSb, SbBf, BfSb, BfBf) for a total of 97 sites.	43
Figure 8. Principal component analysis showing the position of stand cover types (a) according to their soil characteristics, and (b) according to their environmental characteristics.	44
Figure 9. Individual ericad cover in relation to stand cover type.	49
Figure 10. <i>Rhododendron</i> and <i>Vaccinium</i> cover in relation to black spruce stand canopy openness (means of 53 sites).	50
Figure 11. Individual ericad cover in relation to canopy openness for all stands (mean of 97 sites).	50
Figure 12. Principal component analysis showing the position of (a) <i>Rhododendron</i> (Rhodog), (b) <i>Vaccinium</i> (Vaccsp), and (c) <i>Kalmia</i> (Kalmiaa) according to soil nutrient conditions.	52
Figure 13. Canonical correlation analysis showing the position of individual ericad species according to their soil requirements.	53
Figure 14. Principal component analysis showing the position of (a) <i>Rhododendron</i> (Rhodog) (b) <i>Vaccinium</i> (Vaccsp), and (c) <i>Kalmia</i> (Kalmiaa) according to site environmental characteristics.	55
Figure 15. Canonical correlation analysis showing the position of individual ericad species according to their environmental requirements.	56
Figure 16. Principal component analysis showing individual ericad species distribution according to regeneration and growth parameters.	58
Figure 17. Canonical correlation analysis showing the position of individual ericad species according to growth parameters.	59
Figure 18. Dendrogram obtained by clustering 23 plant species based on their dissimilarity (Euclidean distance, Ward method, and hierarchical cluster).	65
Figure 19. Principal component analyses of plant species according to stand cover types.	67
Figure 20. Principal component analyses of plant species according to soil texture.	69
Figure 21. Canonical correlation analysis showing the position of plants according to their environmental and soil requirements.	70
Figure 22. Ericaceous shrubs on lichen mat in open black spruce stand of black spruce-feathermoss ecological domain, north of Baie-Comeau.	79

1 Introduction

Au Québec, un gradient croissant de précipitations d'ouest en est permet de distinguer la forêt boréale de l'Ouest, dont les caractéristiques sont modelées par le retour relativement fréquent du feu, de celle de l'Est que le climat humide met à l'abri du feu durant de très longues périodes (Ruel 2003; Pham et al. 2004). Ces forêts de l'Est sont donc peu soumises à des perturbations catastrophiques comme le feu, mais plutôt à la sénescence, aux chablis, aux épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)), ou de l'arpenteuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria* (Guenée)) et à la compétition pour les ressources par des plantes envahissantes comme les éricacées. Puisque l'aménagement durable des forêts est intimement lié aux régimes de perturbations naturelles, des pratiques forestières différentes doivent être envisagées pour les régions qui se distinguent par la longueur de leur cycle de retour du feu. Les efforts d'aménagement basés sur les perturbations naturelles ont surtout porté sur des territoires dominés par des forêts à structure équienne. Il en résulte un manque de connaissances sur les perturbations qui régissent les forêts de structure irrégulière et donc sur les stratégies sylvicoles à y adopter. Ces forêts irrégulières occupent une surface importante dans la partie de l'est de la forêt boréale canadienne et sont bien représentées sur la Côte-Nord du Québec. Ces dernières sont concentrées dans le sous-domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses de l'Est qui couvre plus de 230 000 km², soit 31% du territoire forestier productif provincial (Ruel 2003). Le climat régional, les perturbations naturelles et la physiographie de la zone boréale de l'est du Québec ont participé à y créer une diversité de régions écologiques caractérisées par des mosaïques de peuplements forestiers de compositions et de structures différentes (Pham et al. 2004).

Il est connu que les plantes ont la capacité de transformer leur environnement édaphique de façon à favoriser leur croissance et leur survie (Houle 2000). Dans des sites pauvres en éléments nutritifs, certaines plantes sont avantagées par leur grande capacité à obtenir les nutriments du sol (avantages physiologiques et biochimiques). Des études sur les forêts de l'est du Québec ont démontré des problèmes de régénération suite à l'envahissement des parterres forestiers par les plantes éricacées. Ce problème n'est pas exclusif à la région de la Côte-Nord. Il est également commun à plusieurs écosystèmes forestiers du Canada, mais aussi à des pays comme la Suède et la Nouvelle-Zélande. Diverses études (Wardle et al. 1998; Khanbabaee et van Ree 2001; Kraus et al. 2003a) ont démontré que les éricacées exercent des effets phytotoxiques sur leur environnement par la libération de composés secondaires comme les tannins. Des recherches menées au Québec

(Thiffault et al. 2004) et à Terre-Neuve (Titus et al. 1995a; Yamasaki et al. 1998) ont démontré un problème de régénération de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) sur des sites dominés par *Kalmia angustifolia* L., après coupe forestière. Ces sites sont caractérisés par la formation d'un humus épais et récalcitrant à la décomposition, par un faible taux de minéralisation et par un sol acide et pauvre en éléments nutritifs. Les semis d'épinette noire (EPN) ont une apparence chlorotique, leur croissance en hauteur et racinaire sont réduites et leurs associations mycorhiziennes sont affectées (Titus et al. 1995b; Thiffault et al. 2004; Kraus et al. 2003a). Le contenu en azote et en phosphore des feuilles des semis serait également affecté par la présence des éricacées (Yamasaki et al. 1998). Il existe une bonne documentation traitant du problème des éricacées en milieu forestier, mais rares sont les études concernant les éricacées de la forêt boréale de l'est du Québec.

L'intérêt majeur de la recherche entreprise est de permettre une première synthèse sur la classification et la répartition de la végétation des sites sur sols minéraux de la Côte-Nord ainsi que la formulation d'hypothèses sur son dynamisme. Elle permettra de préciser le comportement écologique de certaines espèces et peuplements forestiers. L'approche retenue vise à mettre en évidence les relations entre la composition et la structure de la végétation en regard aux facteurs environnementaux. L'objectif principal de l'inventaire écologique réalisé est la caractérisation des sites avec présence d'éricacées de la forêt boréale de la Côte-Nord. Ceci pourrait aider à classer les sites selon leur niveau de vulnérabilité à l'envahissement par les plantes éricacées en se basant sur des facteurs environnementaux et des indicateurs végétaux. Une revue de littérature décrit brièvement les forêts d'épinette noire de l'est du Québec. Elle présente également l'autécologie de l'épinette noire, les éricacées communes à l'est du Québec, les diverses adaptations des plantes des milieux infertiles ainsi que les divers effets des éricacées sur leur environnement.

2 Revue des connaissances

2.1 Description de la région de l'étude

Les sites de l'étude sont dans la zone boréale au Québec, qui se situe approximativement au sud du 52° N et sa limite nord correspond en gros à la limite de la forêt commerciale. Elle est caractérisée par des forêts ouvertes à fermées à mousses et herbacées, dominées par l'épinette noire, le sapin ou les deux à la fois (Lavoie 1989). Les dépôts minces supportent une végétation appauvrie et perturbée par les feux, composée le plus souvent de *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum*, *Vaccinium angustifolium*, *V. myrtilloides*, *V. vitis-idaea* et d'épinette noire.

Le domaine de la pessière noire à mousses est le plus vaste domaine bioclimatique du Québec. Ce domaine constitue la partie est d'une vaste étendue de pessières qui traverse le Canada. Au Québec, le domaine de la pessière noire est centré sur le réservoir Manicouagan. Il forme une bande de près de 300 km de largeur à partir de l'ouest de l'Abitibi et de la Baie-James jusqu'à l'extrémité est de la Côte-Nord (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Il fait aussi une incursion en altitude dans l'extrémité est de la Gaspésie (Chic-Chocs). Le domaine de la pessière noire à mousses possède une température moyenne annuelle variant de 0°C à près de -2,5°C. Les sols minéraux sont podzolisés et le pergélisol discontinu apparaît près des limites nord du domaine (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Des différences dans le régime des précipitations, le cycle de feux de même que la répartition et la composition des forêts divisent cette vaste étendue en deux sous-domaines, soit celui de l'ouest (continental) et celui de l'est (maritime).

Le sous-domaine bioclimatique de la pessière à mousses de l'est, situé le long de la Côte-Nord, est relativement humide (maritime). Les précipitations totales annuelles sont supérieures à 1000 mm (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Les conditions climatiques qui y règnent sont propices au développement de la pessière noire à sapin, de la pessière noire à mousses sur les sites mésiques et de la sapinière en bas de pente. L'étage supérieur (ou montagnard) est formé des secteurs dont le développement de la végétation est influencé par une humidité atmosphérique et une pluviométrie supérieures à celles des basses altitudes avoisinantes (altitude > 650 m sur la Côte-Nord). Les régions écologiques du sous-domaine bioclimatique de l'est sont le

réservoir Outardes Quatre, le Lac Fleur-de-May, la rivière Olomane, le Lac Fonteneau, le réservoir Manicouagan, le réservoir Pipmuacan et le Monts Chic-Chocs.

En général, la pessière à épinette noire est caractérisée par un sol pauvre et acide. Les conditions écologiques des stations de la forêt boréale de l'est du Canada sont habituellement caractérisées selon la classe de drainage, qui est rapportée comme une variable déterminante pour la qualité de station et la composition phytologique. Selon les résultats obtenus par Blais (2000), les stations les moins bien drainées sont moins fertiles que les stations mésiques et les différences de croissance chez l'épinette noire, issue de marcottes, sont attribuées à la classe de drainage: les stations mésiques sont plus appropriées à cette essence que les stations humides. Il est cependant difficile de déterminer et de mesurer les facteurs édaphiques qui sont fortement reliés à la fertilité des stations. Blais (2000) suggère que la pessière à mousses sur till mésique pourrait évoluer en pessière à *Kalmia* après coupe lorsque la régénération préétablie n'est pas suffisamment abondante. Ceci permettrait au *Kalmia* de prendre de l'expansion en raison de la rapidité et de l'agressivité de cette éricacée à envahir les sites. Le peuplement qui en résulterait serait de plus faible qualité de station et de plus faible surface terrière.

La pessière noire à mousses et la pessière noire à sapin et à mousses sont les communautés forestières des milieux mésiques. Ces forêts sont généralement denses (> 40 %) et dominées par l'épinette noire. Le sapin peut être localement bien représenté. Les feuillus de lumière sont faiblement représentés (≤ 25 %) alors que le recouvrement par les éricacées (*Rhododendron groenlandicum*, *Vaccinium angustifolium*, *Vaccinium myrtilloides*, *Vaccinium vitis-idaea* et *Kalmia angustifolia*) demeure inférieur à 40%. Les herbacées sont principalement représentées par quelques espèces boréales dont *Clintonia borealis* et *Maianthemum canadense* qui n'apparaissent que sporadiquement. Le parterre forestier est couvert d'un tapis de mousses hypnacées, principalement formé de *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis* et *Dicranum sp.* Lorsque le drainage se détériore, les hygrophytes comme les sphaignes apparaissent (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996).

Le dynamisme des pessières noires mésiques est principalement associé aux feux de fréquence, d'intensité et d'étendue variables. Le climat plus humide des pessières noires de l'est fait en sorte que ces forêts sont moins régulièrement soumises aux feux catastrophiques. Dans ces conditions, des trouées peuvent être induites par la dégradation naturelle de la forêt, comme la chute

des arbres due au vieillissement de la forêt. À ce propos, les épinettes noires dépassent rarement les 200 ans et les sapins dépassent rarement les 100 ans. Ces derniers sont fréquemment affectés par la carie du cœur (Pham et al. 2004). Ces ouvertures de la canopée peuvent participer à créer des lits de germination favorables à l'installation de semis et à la croissance des marcottes d'épinette noire. Cependant, elles peuvent aussi favoriser l'envahissement des parterres par les éricacées. Ce phénomène pourrait faire évoluer les pessières noires à mousses vers des pessières noires à éricacées de structure inéquienne (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996).

La structure des pessières noires varie considérablement en fonction du mode de régénération et des perturbations. Le feu est responsable de la régénération de la plupart des pessières noires naturelles dont la structure est équienne. Les peuplements de seconde venue issus de coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) sont constitués principalement d'épinettes d'origine végétative (marcottes) et démontre une structure plutôt irrégulière attribuable à une période plus ou moins longue d'établissement (Blais 2000). En l'absence de feux de forêt, le marcottage constitue le principal mode de régénération de l'épinette noire; ces pessières ont une épaisse couche de matière organique non favorable à la germination et à la croissance des semis (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Ceci crée un nouveau type de peuplement différent des pessières vierges en termes de structure et de patron de croissance.

2.2 L'autécologie de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP)

L'épinette noire est l'une des espèces d'arbres les plus abondantes au Québec et en Amérique du Nord. L'aire de distribution de l'épinette noire couvre la presque totalité du Canada en plus des États américains des Grands Lacs. Cette espèce est distribuée dans l'ensemble du Québec et est économiquement importante pour l'industrie forestière de cette province. Elle est grandement utilisée par les papeteries et comme matériel de construction. Ce conifère constitue à lui seul près de 44% du volume résineux sur pied en forêts résineuses et mélangées dans la zone d'inventaire intensif du Québec (Blais 2000). Sa longévité est de 170-200 ans. Il est commun d'observer des chablis lorsque les arbres atteignent l'âge de 80-100 ans (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). À maturité, l'épinette noire est un conifère de petite à moyenne taille, arborant généralement une hauteur de 15 m (Sims et al. 1990).

La production de semences se fait à partir de 10-15 ans, mais est optimale entre 50 et 150 ans. Leur viabilité au sol est faible, mais leur germination est bonne sur un mélange de sol minéral et de matière organique, sur un humus brûlé et sur des sphaignes à croissance lente; elle est mauvaise sur la litière de feuillus et sur les mousses hypnacées. Aussi, des stress nutritifs peuvent retarder la reproduction (Chapin 1980). Le dynamisme des pessières noires mésiques est principalement associé aux feux de fréquence, d'intensité et d'étendue variables. Les graines conservées dans les cônes matures de la partie supérieure des épinettes noires, et qui ont résisté à la chaleur, permettent la régénération après feu. Le feu favorise d'ailleurs l'établissement de l'épinette noire en détruisant l'humus à divers degrés, exposant ainsi le sol minéral. L'installation rapide et abondante de la régénération mène à la formation de pessières noires équiennes (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Cette dynamique peut cependant être atténuée. La régénération après perturbation peut être rare en raison d'un lit de germination composé de matière organique carbonisée ou trop épaisse, d'un manque de semences, d'un ensemencement sporadique associé à un climat défavorable, à un drainage non adéquat, à un cycle de feu lent et à la présence d'une végétation compétitrice. Ces phénomènes mènent à la formation de peuplements de faible densité et de structures diverses.

L'épinette noire se retrouve sur une variété de sols, qu'ils soient secs, ombragés, minéraux ou organiques (Sims et al. 1990). Les sites les plus favorables à l'établissement des épinettes noires sont néanmoins caractérisés par un sol minéral de profondeur modérée de texture moyenne à grossière et des sols d'argile structurés. Les sites les moins favorables sont associés à des sols superficiels de texture fine et très secs (Buse et Baker 1990 dans Sims et al. 1990). Le régime d'humidité et d'aération influence davantage la croissance que le régime nutritif. L'épinette noire requiert une surface bien aérée pour la survie et le fonctionnement des racines. Cette espèce d'arbre est tolérante au gel, mais intolérante aux inondations prolongées de plus de 48 jours (Sims et al. 1990). Les racines de l'épinette noire sont dispersées peu profondément dans le sol. Celles des jeunes semis pénètrent rarement plus profondément que 5 cm pour la première année, mais de fortes racines se développent les années suivantes. La présence d'ectomycorhizes affecte positivement la croissance des semis d'épinettes noires. La croissance de l'épinette noire est plus lente que la plupart des arbres et arbustes auxquels cette essence est associée. Ces derniers peuvent induire une importante compétition lorsqu'ils sont abondants (Anonyme 1999). L'épinette noire est généralement considérée comme tolérante à l'ombre. Les semis d'épinette noire peuvent survivre longtemps sous couvert (faible intensité lumineuse), mais leur croissance sera réduite (Klinka et al. 1982). Le sapin baumier a une meilleure tolérance à l'ombre que l'épinette noire. L'abondance du

sapin baumier tend d'ailleurs à augmenter dans les vieux peuplements d'épinette retrouvés sur sols plus riches, alors que l'épinette maintient sa dominance sur sols plus pauvres.

2.3 Les éricacées les plus communes de la forêt boréale de l'est du Québec

2.3.1 *Kalmia angustifolia* L. (*Kalmia* à feuilles étroites – *Crevard de moutons*)

La taille de *Kalmia angustifolia* L. (*Kalmia*) varie entre 15 et 100 cm de hauteur et les tiges sont irrégulièrement ramifiées. Les rameaux sont grêles, brun rougeâtre à gris, mats et pubérulents supérieurement ou glabres. Les feuilles sont opposées ou ternées, simples, elliptiques-lancéolées à oblongues, entières, planes et généralement obtuses. Les fleurs sont petites et roses, de 5-7 mm de diamètre (Jobidon 1995) (Fig.1).



Figure 1. *Kalmia angustifolia* L.

C'est une espèce boréale du nord-est américain, depuis le Manitoba jusqu'au Labrador et à Terre-Neuve, vers le sud jusqu'en Géorgie. Au Québec, l'aire du *Kalmia angustifolia* L. (*Kalmia*) s'étend jusqu'au 54^e degré de latitude. Le *Kalmia* se retrouve sur des sols podzoliques et pourrait participer au processus de podzolisation. Le *Kalmia* est fréquemment retrouvé sur des sols de textures grossières, bien drainés et acides. Il peut vivre sur des sols secs, sableux, rocheux, humides et même sur des tourbières. Selon une étude autécologique de *Kalmia* réalisée à Terre-Neuve par

Mallik en 1994 (Jobidon 1995), l'habitat idéal de cette éricacée serait un peuplement clairsemé (couverture 15 à 20 %) d'épinette noire, âgé de 40 à 45 ans, reposant sur une couche organique de 10 cm à 15 cm et un sol sec. Le *Kalmia* est un arbuste tolérant à une ombre partielle (Yamasaki et al. 1998). Il serait moins vigoureux sous un peuplement fermé d'épinette noire. Cependant, il se propage rapidement suite à une perturbation qui ouvre le couvert forestier (ex : coupes forestières, feux, chablis et épidémies d'insectes) (Titus et al. 1995a; Wallstedt et al. 2002; Bloom et Mallik 2004).

À Terre-Neuve, Heikurainen (1968, dans Jobidon 1995) a mesuré un pH de 3,45 et des concentrations en éléments nutritifs relativement basses (N= 0,33 %, P= 0,023 % et K= 0,036 %) sur une station à *Kalmia* et à épinette noire. Encore à Terre-Neuve, l'humus brut d'une station de *Kalmia* atteint 293 tonnes/ha, comparativement à 65 et 87 tonnes/ha pour des peuplements de sapin et d'épinette noire respectivement (Damman 1971). La disponibilité des éléments nutritifs est réduite puisque la minéralisation des sites à *Kalmia* est ralentie. Ceci peut compromettre la succession et l'établissement d'une régénération forestière. Small (1972) rapporte que les pourcentages d'azote, de phosphore et de potassium dans les feuilles de *Kalmia* sont semblables à ceux retrouvés dans les aiguilles d'épinette noire. Le *Kalmia* résorbe une forte proportion de ces éléments avant la chute des feuilles, ce qui lui permet de survivre dans des milieux pauvres en azote et en phosphore. Le *Kalmia* profiterait d'une utilisation efficace de l'azote prélevé, ce qui lui permettrait de synthétiser de grandes quantités de substances courantes de la photosynthèse par unité d'azote, plus que celles des espèces à feuilles décidues du même milieu. Le taux photosynthétique net en lumière saturante est environ deux fois plus élevé que chez l'épinette noire (Small 1972). La surface foliaire de *Kalmia* en forêt intacte est nettement plus importante que celle de *Kalmia* dans les stations perturbées : des feuilles plus larges permettent une meilleure efficacité photosynthétique en milieu de faible intensité lumineuse.

Le *Kalmia* fleurit aux mois de juin ou juillet, mais ses fleurs sont peu pollinisées par les abeilles parce qu'elles sont pauvres en nectar (Hall et al. 1973; Heinrich 1976). Le *Kalmia* se reproduit majoritairement par voie végétative, soit le marcottage, les rejets à la base de la tige et par le développement de rhizomes, ce qui leur confère une bonne résilience suite à une perturbation. Le marcottage se rencontre davantage chez les individus plus âgés et dans les habitats non perturbés, ce qui n'est pas le cas pour la formation des rejets et des rhizomes. En moyenne, un plant âgé de cinq ans produirait 36 rhizomes secondaires, qui contribueraient le plus à la reproduction végétale et qui

pourraient atteindre au total une longueur de 750 cm, chacun pouvant mesurer de 7 à 100 cm (Mallik 1993). Les rhizomes secondaires et tertiaires se développent d'abord horizontalement dans le sol puis surgissent du sol pour former une tige. Parfois, ils peuvent poursuivre leur croissance souterraine et développer des rejets à partir de bourgeons dormants (les rhizomes tertiaires se développent seulement lors de la deuxième année). La hauteur maximale de *Kalmia* serait d'environ 1 mètre et la croissance en longueur de ses rhizomes secondaires peut atteindre près d'un mètre en une seule année.

L'ouverture du couvert forestier induit par la coupe forestière favorise le développement du *Kalmia*, habituellement déjà présent sous le couvert. Cependant, la probabilité d'invasion d'un parterre de coupe par le *Kalmia* est moindre s'il était absent du peuplement avant la coupe (Richardson 1979). La profondeur d'enfouissement des rhizomes du *Kalmia* est en moyenne de 8 cm dans un sol minéral et de 31 cm dans une tourbière (Flinn et Wein 1977), ce qui pourrait lui assurer une survie suite au passage d'un feu de forte intensité. Le scarifiage réduit l'invasion du *Kalmia* (Thiffault et al. 2003). Suite à une préparation du terrain, des petits sacs de fertilisants, déposés à la base des semis d'épinette noire, peuvent aider la croissance des semis (Thiffault et al. 2004). Le dégagement manuel (Hall et al. 1973) et le brûlage dirigé (Mallik 1993) ne maîtrisent pas le *Kalmia*.

2.3.2 *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd (*Ledum groenlandicum* Retzius - Lédon du Groënland - Thé du Labrador)

Le *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd (*Rhododendron*) mesure entre 30 et 100 cm de hauteur et les tiges sont irrégulièrement ramifiées. Les rameaux sont grêles, bruns rougeâtres et luisants. Les feuilles sont alternes, simples, oblongues à entières et à marges fortement révolutes. Leur face inférieure est densément rousse et tomenteuse. Les fleurs sont petites, blanches, de 8-10 mm de diamètre (Jobidon 1995) (Fig.2).



Figure 2. *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd.

C'est une espèce boréale nord-américaine, depuis l'Alaska jusqu'au Groenland et à Terre-Neuve et vers le sud, jusqu'en Pennsylvanie et dans l'État de Washington. Au Québec, l'aire du *Rhododendron* s'étend jusqu'au 60° degré de latitude. Le *Rhododendron* est souvent retrouvé sur des sites humides comme les tourbières à sphaignes. Il est également davantage retrouvé sur des sols de texture moyenne plutôt que de texture fine. Il est généralement associé à des peuplements ouverts et nordiques d'épinette noire ou blanche et de mélèze. Cet arbuste croît principalement sur des dépôts glaciaires et lacustres, et quelquefois sur des dépôts organiques et fluvioglaciaires. Il se retrouve majoritairement sur des humus de type Mor ou sur de la tourbe et parfois sur des sols organiques. Les sols à *Rhododendron* ont habituellement une texture grossière à moyenne où le drainage varie de bon à très mauvais (Jobidon 1995). Les résultats d'une étude menée par Munson et Timmer (1989), dans le nord de l'Ontario, ont montré que les sols des stations à *Rhododendron* et sphaignes ont un rapport C/N élevé (40), un pH faible (3.3) et une faible concentration de l'azote (0.94 %) et en phosphore (0.06 %) dans la matière organique superficielle.

Le *Rhododendron* satisfait 71-79 % des exigences de ses parties aériennes par le prélèvement direct au sol (Chapin 1983). Il est donc peu dépendant de réserves en N et P (accumulés pour assurer sa croissance). Les concentrations foliaires en N, K et P diminuent avec le vieillissement de la feuille (Reader 1978). Le *Rhododendron*, tout comme le *Kalmia*, utilise très efficacement l'azote prélevé ainsi que les autres éléments. Son taux photosynthétique net en lumière saturante est environ trois fois plus élevé que chez l'épinette noire (Small 1972). Comme le *Kalmia*, le *Rhododendron* produit plus de substances courantes de la photosynthèse par unité d'azote que les espèces décidues de même milieu et que l'épinette noire (Small 1972). Certaines caractéristiques foliaires du *Rhododendron* (i.e. cuticule épaisse et forte pubescence abaxiale) pourraient prévenir des contraintes édaphiques comme une faible disponibilité en eau durant l'hiver (Reader 1979).

La floraison a lieu de la fin mai à la fin juin. Ses fleurs sont butinées par les abeilles et les mouches. Cette éricacée produit un grand nombre de semences. Elles sont dispersées par le vent et leur longévité est d'environ 1 an (Jobidon 1995). Les graines du *Rhododendron* ont besoin d'un important apport lumineux pour germer, ce qui pourrait expliquer la faible présence du *Rhododendron* sous un peuplement forestier dense. En milieu forestier, la reproduction végétative est davantage utilisée. Le *Rhododendron* se reproduit végétativement par ses tiges aériennes pour y former des racines et de nouvelles tiges aériennes. Les rhizomes se situent à environ 15-20 cm sous le sol, mais n'exploitent pas le sol minéral sous la couche d'humus (Calmes et Zasada 1982). Le *Rhododendron* impose une féroce compétition pour l'azote et le phosphore envers l'épinette noire. Pour une même masse racinaire, le *Rhododendron* prélève davantage d'éléments nutritifs que l'épinette noire. En plus, son système racinaire est enfoui moins profondément que celui de l'épinette noire et le prélèvement des éléments nutritifs s'effectue plus tôt au printemps (Chapin 1983; Chapin et Tryon 1983). Cet arbuste éricacée conserve ses feuilles pour deux saisons de croissance. Quarante pourcent de ses feuilles tombent lors de la première saison et la majorité tombe l'année suivante (Reader 1980). Après la fonte de la neige, les feuilles de *Rhododendron* n'ont besoin que de deux semaines pour reverdir (Prudhomme 1983).

L'ouverture de la canopée associée à la coupe forestière stimule la propagation du *Rhododendron*. Un feu n'affecte pas négativement l'occupation du *Rhododendron* si ce dernier a ses rhizomes implantés assez profondément dans le sol. Il y a peu d'information sur la préparation de terrain et le dégagement manuel et chimique de cette espèce d'éricacée. On peut supposer que ce

serait similaire à *Kalmia*; cependant, les parties souterraines du *Rhododendron* sont implantées plus profondément dans le sol que le *Kalmia*.

2.3.3 *Vaccinium* spp.

Les *Vaccinium* spp. (du portugais *airella*, du latin *atra* : «brûlé») sont de la famille des éricacées (Anonyme 2006a). Ce sont des petits arbustes de 20 à 60 cm de haut. Leur répartition géographique s'étend des zones circumboréales aux montagnes des zones tropicales, en Amérique du Nord et dans les massifs anciens de l'Europe. Comme toutes les éricacées, ce sont des plantes acidophiles. Les feuilles sont coriaces, alternes, lancéolées, elliptiques, ovale ou arrondies, entières ou dentées. Le feuillage est habituellement persistant, seules quelques espèces étant caduques. Les fleurs éclosent au printemps et en été. Elles sont solitaires à l'aisselle des feuilles ou en grappes axillaires ou terminales. Elles sont petites, cylindriques, globuleuses ou campanulées, vertes, blanches, roses ou rouges. Les fruits sont des baies sphériques rouges, bleues ou noires. Les baies sont comestibles. Les espèces *Vaccinium angustifolium*, et *V. myrtilloides* sont d'ailleurs cultivées pour leurs fruits (Anonyme 2006a).

2.3.3.1 *Vaccinium angustifolium* Ait. (airelle à feuilles étroites, bleuets)

Le *Vaccinium angustifolium* est un arbuste de 30-60 cm, étalé et très ramifié, formant habituellement de denses colonies, croissant dans l'est de l'Amérique du Nord. Les racines peuvent atteindre 91 cm sous la surface du sol, alors que les rhizomes ligneux atteignent 5-6 cm de profondeur (Anonyme 2006b). Les feuilles sont caduques de 2 à 4 cm de long, sont finement dentées, luisantes, vert foncé, tournant au rouge l'automne. Au printemps apparaissent les fleurs campanulées de 5 à 10 mm, blanches ou rosées, réunies en grappes pendantes de 3 à 5 cm de long. Les fruits sont des baies sphériques (bleuets) de 1 à 2 cm de diamètre, de couleur noire bleutée et sucrées. Cette espèce de *Vaccinium* a une grande importance économique dans l'est de l'Amérique du Nord, et notamment au Québec dans les régions du Saguenay-Lac-Saint-Jean et de la Côte-Nord (Marie-Victorin 1995 ; MAPAQ 2005). Cette plante est retrouvée dans divers habitats, soit les forêts mixtes de conifères et les forêts de feuillus, en tourbière, dans les champs et tolère une grande gamme de climats (Anonyme 2006b). *Vaccinium angustifolium* est habituellement associée à un sol acide, bien drainé, de texture moyenne. Cette éricacée est bien adaptée au feu. Elle se régénère à

partir de ses rhizomes après que le feu ait endommagé les parties aériennes. L'augmentation rapide de son recouvrement sur le sol après feu peut être due en partie à l'effet simultané de l'addition de nutriments par les dépôts de cendres ou le changement de pH. Les graines sont dispersées par les animaux. La reproduction végétative est le principal mode de régénération (Anonyme 2006b).

2.3.3.2 *Vaccinium myrtilloides* Michx. (airelle fausse-myrtille, bleuets)

Le *Vaccinium myrtilloides* est un arbuste de 30 cm commun des milieux secs au sol grossier ou les lieux humides comme les tourbières. Il partage souvent les mêmes habitats que le *Vaccinium angustifolium*. Les fleurs sont campanulées, blanches ou rosées (Grelet et al. 2003; Anonyme 2006a) (Fig. 3).



Figure 3. *Vaccinium myrtilloides* Michx.

2.3.3.3 *Vaccinium vitis-idaea* L. (airelle vigne d'Ida, airelle rouge)

Le *Vaccinium vitis-idaea* est un sous-arbrisseau rampant de 10 à 30 cm. Son aire de distribution s'étend de l'Arctique, au Nord de l'Eurasie, du Japon et de l'Amérique du Nord. Il croît dans les forêts ouvertes, les tourbières et les champs. Les feuilles sont persistantes et coriaces. Elles mesurent de 15 à 40 mm de long, elles sont obovales, luisantes, vert foncé et elles sont légèrement échancrées à leur extrémité. Les fleurs apparaissent entre mai et juillet. Elles mesurent de 5 à 7 mm de long, sont campanulées, blanches à rose foncé, s'épanouissant en grappes compactes de 2 à 5 cm. Les fruits sont des baies sphériques de 3 à 6 cm de diamètre, rouge vif et elles ont un goût acide

(Anonyme 2006a). *Vaccinium vitis-idaea* est une éricacée adaptée aux environnements pauvres en azote (Grelet et al. 2003).

2.4 Études des éricacées en milieu forestier : impacts sur les sols et les conifères

Plusieurs recherches effectuées sur le terrain ont tenté de mieux comprendre les mécanismes avec lesquels les éricacées «manipulent» leur environnement à leur avantage. Les problèmes de régénération des conifères en présence d'éricacées ne sont pas uniques au Québec. Par exemple, selon des études effectuées sur la côte ouest du Canada (Preston 1999), l'invasion des stations par l'éricacée *Gaultheria shallon* Pursh. est un obstacle à la régénération. Ce phénomène est également constaté dans d'autres écosystèmes, notamment en Suède en présence d'*Empetrum hermaphroditum* Hagerup et en Nouvelle Zélande par *Calluna vulgaris* (L.) Hull (Wardle et al. 1998). Les études menées par Thiffault et al. (2004) ont démontré une forte invasion de *Kalmia angustifolia* L. lors de l'ouverture de la canopée au nord-ouest du Québec. La coupe forestière la plus utilisée sur la Côte-Nord est la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) (Fig.4). Ce traitement cause de grandes ouvertures de la canopée. En pleine lumière, le taux photosynthétique des éricacées est deux à trois fois plus élevé que chez les épinettes noires (Small 1972; Wallstedt et al. 2002). Ceci peut favoriser l'invasion des éricacées aux dépens de la régénération des semis d'épinette noire. Il a d'ailleurs été suggéré que l'implantation des éricacées, dont le genre *Kalmia*, pourrait induire un changement de la végétation et ce particulièrement dans les sites pauvres en nutriments.



Figure 4. Coupe avec protection de la régénération et du sol (CPRS) effectuée en 1996 au nord de Baie-Comeau.

Note : Important recouvrement du sol par le *Kalmia angustifolia* (arbuste arborant des fleurs roses en avant plan).

Dans le podzol ferro-humique de la pessière noire à mousses, la décomposition des débris et le recyclage des éléments se font très lentement et sont principalement assurés par des champignons saprophytes et mycorhiziens (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Les associations mycorhiziennes sont des associations entre les racines de plantes vasculaires et d'hyphes fongiques (Quirion et Bourbeau 1996); les hyphes fongiques améliorent la capacité d'absorption des éléments nutritifs de la plante-hôte et ces champignons mycorhiziens obtiennent directement les composés carbonés dont ils se nourrissent de la plante hôte (Moore et al. 1998). Comme beaucoup d'autres composés secondaires des plantes, les tannins sont reconnus pour leur rôle dans la survie des plantes. Il est connu que les tannins ont des effets répulsifs contre les herbivores, assurant ainsi la survie des plantes. Cependant ce ne serait pas leur unique rôle. La compétition pour les éléments nutritifs serait une autre fonction des tannins. Ces derniers peuvent affecter le cycle des nutriments en inhibant la décomposition de l'humus, en complexant des protéines, en induisant de la toxicité pour les communautés microbiennes et en inhibant les activités enzymatiques. Une étude menée par Kraus et al. (2003a) a d'ailleurs démontré que les tannins inhibent l'activité microbienne en inhibant les enzymes extracellulaires, en rendant non disponibles certains substrats nécessaires à la

croissance microbienne et en agissant directement sur le métabolisme des microorganismes décomposeurs. Aussi, les enzymes microbiennes, qui sont protéiques, sont susceptibles à la complexation avec les tannins (Kraus et al. 2003a).

La concentration des tannins varie selon les plantes et une même plante peut produire une variété de tannins (Kraus et al. 2003a). D'ailleurs, une forte concentration de tannins peut être retrouvée dans presque toutes les parties des plantes vasculaires, comme l'écorce, le bois, les feuilles, les fruits, les racines et les graines (Khanbabae et van Ree 2001). Certaines hypothèses (Titus et al. 1995a) suggèrent que les conditions du milieu telles que la disponibilité des nutriments, du CO₂, de l'eau, de l'ozone, de la lumière et de la température influencent la production de tannins. Des études (Titus et al. 1995a; Chaves et Escuder 1999) suggèrent qu'un excès de carbone, par rapport à d'autres nutriments comme l'azote, augmente le contenu en composés secondaires riches en carbone comme les polyphénols plutôt qu'en composés riches en nutriments comme les protéines. D'ailleurs, une étude menée par Titus et al. (1995b) a démontré que les sites peu fertiles étaient davantage peuplés de plantes à haute teneur en composés secondaires que les sites plus riches en éléments nutritifs. L'abondance des tannins suggère qu'ils jouent un rôle important dans la survie et l'évolution de la plante. Un plus faible taux de décomposition permet un meilleur synchronisme entre la minéralisation et l'assimilation, ce qui contribue à réduire les pertes des nutriments (processus relatif aux sites pauvres en nutriments).

Certaines études proposent que les tannins inhibent la nitrification (Howard et Howard 1993; Schimel et al. 1996; Bradley et al. 2000; Kraus et al. 2003a). Ce phénomène peut avoir des effets positifs pour l'écosystème en réduisant les pertes d'azote, car le NH₄⁺ est moins soumis au lessivage que le NO₃⁻. Le maintien de l'azote sous forme de NH₄⁺ peut bénéficier aux plantes qui assimilent bien le NH₄⁺. La complexation des métaux et des nutriments cationiques est un autre effet positif des tannins. Les phénols sont de forts agents chélateurs des métaux. Cette complexation des métaux affecte les concentrations des cations, leur mobilité et leur disponibilité biologique. Les tannins peuvent complexer l'aluminium, ce qui contribue à diminuer sa toxicité dans le sol (Kraus et al. 2003b). Aussi, les tannins augmenteraient la disponibilité du phosphore pour les plantes en interagissant avec les oxydes métalliques. Il a été démontré que les substances humiques formées des résidus de plantes riches en tannins comportaient une meilleure capacité d'échange cationique (CEC) que celles provenant de plantes pauvres en tannins (Schnitzer et al. 1984; Stevenson 1994). Plusieurs observations amènent à croire que les tannins seraient une évolution convergente par

rapport au cycle des nutriments : par exemple, les communautés de plantes riches en tannins sont retrouvées sur des sols pauvres et acides et il y a une variation interspécifique dans la concentration des tannins le long des gradients édaphiques (Kraus et al. 2003a). Leurs effets seraient donc à un niveau écosystémique ce qui pourrait, à long terme, changer la biodiversité du site (Wardle et al. 1998).

Des études en plantations forestières effectuées au centre de Terre-Neuve attribuent la diminution de la hauteur des épinettes noires (EPN) à une augmentation du couvert de *Kalmia angustifolia* L. suite à une coupe forestière (Titus et al. 1995a; Wallstedt et al. 2002). Ces études proposaient aussi que *Kalmia* soit un indicateur d'un sol pauvre en nutriments et dont le taux de minéralisation serait faible. Une large quantité d'azote serait immobilisée dans une couche organique, ce qui le rendrait non disponible aux épinettes noires (Wardle et al. 1998). Une fois retrouvées dans la litière, les tannins des feuilles de *Kalmia* nuiraient à la germination des graines des épinettes noires, en contrôlant la disponibilité de l'azote et en retenant les éléments nutritifs en complexes récalcitrants (Mallik 1995). *Kalmia* pourrait également libérer des composés hydrosolubles qui auraient des effets inhibiteurs à la formation normale des racines et à l'association mycorhizienne de l'épinette noire (Zhu et Mallik 1994; Yamasaki et al. 2002).

Une étude menée par Yamasaki et al. (1998) a démontré, à la fois sur le terrain et en serre, que *Kalmia* nuit à la croissance des semis d'épinette noire, diminue la concentration des éléments nutritifs des feuilles et nuit à la croissance racinaire et à la relation symbiotique avec des ectomycorhizes (ECM) des semis d'épinette noire. La croissance, la nutrition et l'association mycorhizienne sont toutes interreliées puisque les champignons mycorhiziens dépendent du carbone fixé par la plante hôte lors de la photosynthèse et la fixation du carbone dépend largement de la nutrition foliaire, particulièrement l'azote. L'apport en azote du feuillage est en retour contrôlé par l'apport nutritif assuré par les mycorhizes. *Kalmia* développe un important système de fines racines qui prolifèrent très bien dans la couche organique du sol. Des concentrations plus faibles de N et P ont été retrouvées dans le feuillage des semis d'EPN poussant à proximité de *Kalmia*. Ceci suggère que *Kalmia* nuit à la disponibilité de ces nutriments. Sur des sites pauvres, les semis auront tendance à mettre davantage d'énergie au développement de leurs racines que de leurs feuilles ce qui peut expliquer en partie le faible taux de N et P dans le feuillage des semis poussant sur des sites pauvres. Cependant, en réaction à la forte compétition pour les ressources qu'induit *Kalmia* sur les semis d'épinette noire, on s'attendrait à retrouver une bonne inoculation mycorhizienne de ces

semis pour augmenter leurs apports nutritifs. Cependant, l'étude a démontré que ces semis étaient moins inoculés que ceux établis loin de *Kalmia*. Autre fait important, l'étude a démontré que la disponibilité de N et P, contrôlée par l'activité microbienne, serait grandement diminuée en présence de *Kalmia*. En ce qui concerne les concentrations de K, Ca et Mg, qui dépendent des réservoirs échangeables du sol, elles ne seraient pas affectées (Yamasaki et al. 1998).

La simple compétition pour les ressources par *Kalmia* n'est peut-être pas seule responsable de cette carence en N et P dans le feuillage des semis d'EPN. Yamasaki et al. (1998) suggèrent que *Kalmia* réduit la capacité du sol et de l'humus à minéraliser les nutriments ou l'absorption des nutriments par les semis d'épinette. Toutefois, ces effets nutritionnels ne seraient pas induits assurément par une compétition directe pour les nutriments. À ce propos, Zhu et Mallik (1994) ont identifié huit composés phénoliques présents dans le feuillage de *Kalmia* qui peuvent réduire le taux de développement des tissus racinaires des EPN. Des études menées par Zhu et Mallik (1994) et Titus et al. (1995a) ont démontré que les composés secondaires produits par *Kalmia* peuvent nuire à l'inoculation des racines des semis d'EPN par des champignons mycorhiziens et ce en serre et au champ. L'un des pathogènes connus des racines des EPN est le *Phialocephala dimorphospora*. Ce champignon pseudomycorhizien peut affecter les racines des EPN et devenir pathogène sous certaines conditions. Une plus grande présence de ce pathogène est retrouvée chez les semis poussant à proximité de *Kalmia*. Il a également été démontré que *Kalmia* diminue le taux de vrais mycorhizes des semis, ce qui augmente leur sensibilité aux pathogènes. Une fertilisation en N et P peut aider à corriger le manque nutritionnel des semis, mais ne peut pas compenser pour tous les problèmes induits par *Kalmia*. Yamasaki et al. (1998) suggèrent que l'inoculation des semis d'épinette par des ectomycorhizes résistantes pourrait améliorer leur croissance.

2.5 La décomposition et la fertilité des sols

La matière organique est de première importance pour le maintien à long terme de la productivité primaire des écosystèmes forestiers. Sa décomposition est grandement influencée par les conditions écologiques locales comme le climat, la végétation et le matériel d'origine. Dans les forêts boréales, la matière organique s'accumule à la surface du sol sous forme d'humus de type Mor. Cet humus est la conséquence d'une décomposition primaire par les champignons saprophytes et mycorhiziens, menant à une décomposition incomplète et à une immobilisation des nutriments

(Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). En fait, il existe trois causes majeures d'une décomposition incomplète qui mène à l'accumulation de l'humus : (i) le climat (température et degré d'humidité); (ii) les caractéristiques physiques et chimiques de la litière (particulièrement de la lignine et des phénols); (iii) l'abondance et la composition de la matrice microbienne et végétale. Les deux premiers facteurs influencent grandement l'activité microbienne. Un excès d'humidité, une déficience en oxygène et des conditions climatiques froides sont des causes d'accumulation de la matière organique et du ralentissement de sa minéralisation (Prescott et al. 2000).

La nature du matériel organique est néanmoins plus importante que le climat lors des dernières phases de la décomposition. Avec le temps, il en résulte une réduction considérable de la disponibilité des éléments nutritifs et une réduction de la productivité des sites. La lignine et la cutine offrent une forte résistance à la décomposition. Les composés phénoliques comme les acides phénoliques, les tannins, les quinones, les acides humiques et les acides fulviques, contribuent également à l'accumulation de la matière organique à la surface du sol (Camiré 2002). La litière produite par les conifères est de qualité nettement inférieure à celle des feuillus. La litière d'aiguilles des conifères contient de grandes quantités de tannins et de polyphénols qui les rendent indigestes pour un grand nombre de saprophytes et qui pourraient avoir des effets phytotoxiques sur les organismes vivant à proximité. Les saprophytes sont d'ailleurs faiblement représentés dans les Mors ce qui contribue en partie à l'obtention d'un rapport carbone : azote (C/N) élevé. Ce type d'humus comporte généralement une teneur en carbone organique variant de 44 à 52 %, un rapport C/N de 20 à 35 et un pH de 3,0 à 4,5 (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Les feux de forêt, les épidémies d'insectes et les coupes forestières influencent également le taux d'accumulation de l'humus. Par exemple, un feu de surface réduit la litière sèche, améliorant de la sorte la qualité du lit de germination.

2.6 Adaptations des plantes aux conditions de sol infertile

La richesse du sol influence les caractéristiques nutritionnelles des plantes. Les plantes des milieux riches en éléments nutritifs ont un taux de croissance relativement élevé. En réponse à un stress nutritif, elles augmentent la capacité d'absorption de leurs racines pour les nutriments limitants, augmentent le ratio racine/pousse, diminuent le taux photosynthétique et diminuent leur rendement reproductif (Chapin 1980). Ces réponses nutritionnelles diffèrent grandement de celles

des plantes de milieux moins fertiles. Les plantes des sols infertiles croissent plus lentement que celles des sols fertiles. Elles ont un taux d'absorption faible, qui n'augmente que faiblement en réponse à un apport d'éléments nutritifs (Chapin 1980). Par conséquent, elles n'absorberont pas plus de nutriments lorsqu'elles se retrouvent dans des habitats riches en nutriments. Seulement des quantités similaires seront prélevées. Habituellement, la capacité d'absorption des racines chez les espèces à croissance rapide d'habitats fertiles est plus grande que chez les plantes d'habitats infertiles et ce, sous toutes les conditions de croissance. Il est suggéré par Chapin (1980) que les plantes d'habitats infertiles auront généralement un V_{\max} (vitesse maximale de renouvellement) inférieur et probablement un faible K_M (mesure l'affinité de l'enzyme pour le substrat) de l'absorption des nutriments par rapport aux plantes d'habitats fertiles. Il est tout de même important de prendre en considération les particularités et les besoins nutritifs des plantes puisque la fertilité d'un site est un terme relatif au besoin de ces dernières. Ces dernières ont diverses stratégies pour modifier la disponibilité des nutriments à la surface de leurs racines.

L'apport en nutriments des plantes de milieux infertiles est maximisé grâce à un ratio racine/pousse élevé et à des associations mycorhiziennes plutôt qu'avec une capacité d'absorption élevée des racines. Selon Chapin (1980) la longévité des racines des plantes des milieux pauvres est supérieure à celle des milieux riches : les associations mycorhiziennes y sont plus développées; elles prolongent d'ailleurs la vie des racines et la capacité d'absorption des racines qui décroît généralement avec l'âge des racines (Chapin 1980). L'énergie requise pour maintenir l'association avec les champignons mycorhiziens est moindre que celle nécessaire à la production de racines d'une aire de surface équivalente (les racines ont des diamètres de 10 à 100 fois plus gros que ceux des mycorhizes) (Chapin 1980). Les mycorhizes permettent un meilleur apport des nutriments qui diffusent lentement dans le sol (phosphate > ammonium > potassium > nitrate). À titre d'exemple, le transport du phosphate à la surface des racines via les hyphes mycorhizées peut être 1 000 fois plus rapide que la diffusion directe du sol via les racines (Chapin 1980). Les associations mycorhiziennes sont davantage développées dans les sols infertiles; cependant, il n'est pas clairement connu si les plantes de ces habitats ont des caractéristiques qui faciliteraient les associations mycorhiziennes (la longévité des racines pourrait peut-être favoriser l'établissement des mycorhizes). À ce propos, la présence de *Kalmia* favorise la formation de pseudo-mycorhizes sur les radicelles des épinettes noires (Yamasaki et al. 1998). Ces dernières nuisent à la nutrition des semis puisqu'elles limitent le pouvoir d'association de l'épinette noire avec ses mycorhizes bénéfiques (Thiffault et Grondin 2003).

2.7 Rôle des feuilles pour l'utilisation efficace des nutriments

L'augmentation de la longévité des feuilles ainsi qu'une réduction du taux de production des feuilles sont des réponses phénotypiques communes des conifères, des graminées et des arbustes en réponse à un stress nutritif modéré (Chapin 1980). Les caractéristiques physiologiques du feuillage des conifères peuvent contribuer à mieux comprendre celles du feuillage des éricacées, puisqu'on y retrouve une certaine similitude.

Des stress nutritifs sévères induisent la sénescence des feuilles de toutes plantes, mais les espèces adaptées aux sites infertiles (ex : conifères sclérophylliens) retiennent leurs feuilles sous des conditions de faibles disponibilités des nutriments, comparativement aux plantes d'habitats fertiles. Il existe plusieurs avantages à l'augmentation de la longévité des feuilles dans les sites pauvres en nutriments (Chapin 1980). Dans les milieux où la photosynthèse est possible pendant la majeure partie de l'année, les feuilles de conifères permettent une meilleure balance du budget de carbone que les feuillus et ce, en climat égal. Cependant, il est à noter que le taux photosynthétique diminue avec l'âge des feuilles. Chapin (1980) suggère que la rétention du feuillage permet à la plante de survivre lors de périodes où les réserves en nutriments sont insuffisantes pour maintenir la production de feuilles. Les espèces d'arbres retrouvées dans les environnements pauvres (ex : les conifères) ont un taux de résorption des nutriments de leurs tissus sénescents très élevé. La rétention du feuillage de l'épinette noire (période qui peut atteindre 25 ans) lui permet d'occuper des stations à faible teneur en azote; la sénescence des feuilles des conifères coïncide avec la repousse de nouvelles feuilles, ce qui permettrait un recyclage des nutriments des vieilles vers les nouvelles feuilles (Chapin 1980). Cependant, une étude menée par Jonasson (1989, dans Aerts et Chapin 2000) démontre qu'il est impossible de tirer une conclusion sur l'importance des réserves en nutriments simplement en comparant la perte des nutriments des vieux tissus avec l'apport en nutriments aux nouveaux tissus; l'élimination des vieilles feuilles avant la repousse de nouvelles feuilles des conifères, n'a eu aucun effet sur la concentration en nutriments des nouvelles feuilles. Néanmoins, puisque les feuilles des conifères contiennent une portion non négligeable du capital nutritif et qu'elles sont une source nutritive disponible tout au long de l'année pour les herbivores, les feuilles des conifères sont protégées par de fortes concentrations de composés anti-herbivores, comme les tannins et la lignine. Ces défenses sont d'autant plus développées dans les milieux pauvres où les plantes ne peuvent pas se permettre de perdre les nutriments conservés dans les feuilles (Chapin 1980).

La dominance des conifères en milieux pauvres est généralement expliquée par leur NUE («nutrient-use efficiency» : l'efficacité à utiliser les nutriments) plus élevée que celle des feuillus (Aerts 1995). Par exemple, les feuilles sclérotiques permettent une réduction du lessivage des nutriments des feuilles. Un angle prononcé et une cuticule bien développée et pubescente réduisent le contact de l'eau avec la feuille. La réduction du lessivage et une retranslocation plus efficace des nutriments des feuilles sénescentes sont des avantages évolutifs. En général, les nutriments sont lessivés selon cet ordre : $K > N > P$ (Chapin 1980). Aerts (1995) suggère qu'un faible indice du taux de pertes de nutriments et un haut NUE sont corrélés positivement. La longévité des feuilles des arbres et arbustes conifériens peut aller d'1 à 40 ans, mais en général, elle est d'1 à 4 ans (Aerts 1995). La longévité des feuilles est habituellement corrélée négativement avec le taux maximal de photosynthèse, la concentration d'azote dans les feuilles et l'aire spécifique des feuilles (SLA : leaf area per unit leaf mass) (Aerts 1995).

L'utilisation efficace des nutriments peut être une adaptation importante envers des stress nutritifs. L'efficacité est généralement définie par la quantité de matière sèche produite par gramme de nutriments. Les taux de la respiration, de la photosynthèse et de l'assimilation nette par gramme de nutriments sont des mesures qui permettent d'évaluer l'efficacité de l'utilisation des nutriments (des taux élevés, indiquent une bonne efficacité). Les tissus des espèces de sites infertiles sont habituellement moins riches en nutriments que les espèces de sites riches : l'énergie est davantage utilisée pour les tissus de structure (Chapin 1980).

La physiologie des espèces à croissance lente est ajustée à la faible disponibilité des nutriments, alors que celle des espèces à croissance rapide est ajustée à une plus grande disponibilité des nutriments. Les espèces à croissance lente, qui absorbent les nutriments en excès par rapport au besoin immédiat de croissance (consommation de luxe) pendant un reflux de nutriments, peuvent utiliser ces réserves pour supporter la croissance après que les ressources du sol aient diminué. Un faible taux de croissance augmente la période allouée pour la croissance sur les réserves nutritives et augmente la probabilité de survie jusqu'au prochain flux de nutriments. Le maintien de l'activité méristématique et le potentiel à répondre à une augmentation de l'apport nutritif sont des caractéristiques des espèces à croissance lente des milieux pauvres. En ce qui concerne les plantes à croissance rapide des milieux fertiles, leurs méristèmes épuisent les réserves nutritives des tissus, effectuent la différenciation des cellules, tout en inhibant leurs réponses à une augmentation de la disponibilité des nutriments. En contrepartie, les plantes à croissance lente des

sites infertiles prennent plus de temps que les espèces à croissance rapide à accumuler les réserves nécessaires à la reproduction. Il est à noter que les habitats pauvres en éléments nutritifs, qui supportent seulement des taux de croissances faibles, sont dominés par des espèces pérennes plutôt que par des espèces annuelles (Chapin 1980).

En résumé, les plantes des milieux infertiles sont tolérantes aux stress nutritionnels. Leurs taux de croissance, photosynthétique et d'absorption des nutriments sont faibles. Leurs besoins annuels en nutriments sont réduits puisqu'elles limitent leur production de tissus et leurs pertes en nutriments dus à la sénescence et au lessivage (Chapin 1980). Ces adaptations ont néanmoins des conséquences sur la physiologie et le coût de synthèse des feuilles, sur la production de la matière sèche, sur la décomposition de la litière et sur les réponses aux changements de l'environnement (Aerts 1995). Les études sur la nutrition des plantes sauvages permettent une meilleure compréhension des combinaisons de caractères qui permettent une exploitation efficace des environnements de différentes fertilités.

2.8 Les éricacées et la productivité des stations forestières

L'indice de qualité de station (IQS) se définit comme l'évaluation quantitative de la productivité d'un sol pour la croissance d'une forêt, compte tenu de l'environnement existant ou spécifié (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). Il intègre l'influence des facteurs de stations (dépôt, drainage, pente, climat) et des facteurs génétiques régissant la croissance d'une espèce dans un milieu donné. La hauteur des arbres dominants et codominants à un âge donné est la mesure la plus corrélée à la capacité de production d'une station de peuplement équiennne de densité normale. L'évaluation de l'IQS se complique dans les peuplements inéquiennes, car la notion d'âge n'a plus de sens à moins qu'on isole des unités suffisamment homogènes (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). L'utilisation des courbes d'indice de qualité de station est limitée pour les forêts boréales mixtes et de structure irrégulière puisque la relation hauteur-âge est souvent peu exprimée; les variations de micro-sites à l'intérieur des placettes (typique des sols du bouclier canadien au Québec) pourraient induire une certaine variation de l'IQS pour les types forestiers et à l'intérieur d'une même station écologique (Blais 2000). Afin de solutionner ce problème posé par l'âge, il est suggéré de mesurer la relation entre la hauteur dominante et le diamètre des arbres dominants (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996).

Dans son étude, effectuée dans la région écologique des Basses collines de la rivière Ashpamshuan appartenant au domaine écoclimatique de la sapinière à bouleau blanc, Blais (2000) répartit différents types forestiers en trois groupes de qualité de station (en se basant sur ses calculs des IQS). La pessière à mousses et celle à sapin occupaient les stations les plus fertiles. La pessière à sphaignes et la pessière à éricacées occupaient des stations de fertilité moyenne. La pessière à mousses, éricacées et cladonies et la pessière à cladonies s'associaient aux stations pauvres. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle les types forestiers sont de bons indicateurs de l'indice de qualité de station. Son étude a aussi démontré que la pessière à éricacées peut être retrouvée sur une variété de stations écologiques sans noter de différences significatives de l'indice de qualité de station. Blais (2000) suggère que dans la perspective d'invasion par les éricacées, une carte écoforestière intégrant les caractéristiques du sol (régime hydrique et nutritif) et la densité des peuplements puisse représenter une méthode alternative à la détermination de l'indice de qualité de station pour les pessières noires de seconde venue. Les différences de qualité de station peuvent être démontrées sur la base de deux classifications stationnelles, l'une basée sur les indicateurs végétaux et l'autre basée sur les caractéristiques permanentes du milieu. Des relations entre les indices de fertilité et les caractéristiques du milieu pourraient être établies (Blais 2000).

Les indicateurs stationnels comprennent à la fois le régime hydrique du sol (dépôt de surface et classe de drainage) et le régime nutritif (largement influencé par la végétation présente). Ces indicateurs stationnels pourraient être complétés par les caractéristiques physiques du sol, la topographie et certaines propriétés chimiques du sol (par exemple : pH, CEC, ratio C :N). La qualité et la disponibilité des éléments nutritifs du sol sont largement influencées par le dépôt et le drainage en plus des végétaux présents. Blais (2000) suggère que l'indice de qualité de station est corrélé à l'historique du peuplement et fortement corrélé aux régimes écologiques (régime hydrique et nutritif). Par exemple, dans le cas de l'épinette noire, la présence de certains végétaux (ex : *Kalmia*) exprime davantage l'historique du peuplement (Blais 2000).

Les semis ainsi que les marcottes préétablies permettent habituellement la régénération des pessières noires après coupe ou feu, aux endroits où le sol minéral est mis à nu et dans les dépressions humides. Selon Linteau (1955, dans Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996), les pessières noires mésiques appartiennent à la classe de fertilité II (12.5 m de hauteur à 50 ans pour l'épinette noire). La pessière noire à éricacées forme des forêts moins denses que la pessière noire à mousses et la pessière noire à sapin et à mousses. La densité des strates arborescentes varie

habituellement de 25 à 40 %. Les trouées favorisent le développement des éricacées qui dominent une strate muscinale importante. Ces communautés appartiennent à la classe de fertilité III de Linteau (1955, dans Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996) (10 m de hauteur à 50 ans pour l'épinette noire). La pessière noire à éricacées et la pessière noire à sphaignes s'établissent dans des milieux mal drainés alimentés essentiellement par les précipitations. Ces dernières sont peu productives et sont classées dans la classe de fertilité IV de Linteau (1955, dans Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996), l'indice de qualité de station pour l'épinette noire et le sapin baumier est de 7-8 m de hauteur à 50 ans.

Les prévisions de croissance et de production des peuplements de seconde venue préoccupent de plus en plus les forestiers et les industries de la transformation de la matière ligneuse puisqu'elles peuvent être déterminantes dans les calculs de la possibilité de la récolte (Blais 2000). À cet égard, la détermination de l'indice de qualité de station est essentielle pour estimer la productivité des peuplements futurs à l'aide de tables de production. Certaines méthodes de mesure de la productivité des sites sont basées sur la végétation ou le type d'habitat, les facteurs environnementaux comme le sol, les conditions climatiques et topographiques et les processus physiques et biophysiques qui contrôlent la productivité. Par exemple, l'accumulation de la matière organique affecte la rétention de l'humidité et la disponibilité des éléments nutritifs dans l'horizon de surface (Blais 2000) et le ratio de C : N donne une indication du taux de décomposition de la matière organique. L'étude actuelle pourrait servir à identifier les associations végétales et les variables environnementales liées à la croissance et à la productivité des stations des pessières noires de l'est du Québec.

2.9 Indicateurs végétaux

Certaines espèces végétales sont de bons indicateurs écologiques puisqu'elles sont relativement abondantes dans un territoire donné. Les indicateurs écologiques sont définis comme des «espèces végétales, qui, dans un milieu donné, possèdent des caractéristiques vitales qui permettent de déterminer la nature de certains facteurs environnementaux (type de climat, de sol, etc) ou d'en apprécier l'intensité» (Quirion et Bourbeau 1996). En fait, les indicateurs végétaux reflètent le régime nutritif et le régime hydrique du sol. Par exemple, le *Vaccinium angustifolium*, la pinède à pin gris et la lande boisée à épinette noire et lichens colonisent souvent les sables fluvio-

glaciaires et sont favorisés par les feux. Les cladonies (strate inférieure) sont communes des milieux ouverts puisque ces plantes sont favorisées par la disponibilité de la lumière. Elles induisent d'ailleurs elles-mêmes des conditions qui limitent l'expansion de la couverture forestière (Lavoie 1989). Ces milieux forestiers à parterre de cladonies sont caractérisés par des sites excessivement à bien drainés, sans drainage oblique. Pour leur part, les milieux forestiers à sphaignes ont des sols imparfaitement à très mal drainés (l'épaisseur de l'humus augmente proportionnellement avec le ralentissement du drainage) et ceux à mousses sont des sites bien à modérément bien drainés. À ce propos, les peuplements caractérisés par une dominance de *Ptilium crista-castrensis* sont plus fermés et ont un humus plus épais (plus âgés) que les peuplements caractérisés par un parterre à *Pleurozium schreberi*. Blais (2000) suggère que la présence de l'*Hylocomium splendens* est reliée à la quantité de bois mort au sol (un facteur autre que la fertilité du site).

Les relations stations écologiques-fertilité, bien qu'elles existent, sont complexes et difficiles à démontrer. À cet égard, de plus amples recherches sont nécessaires pour évaluer l'impact de la présence de *Kalmia* sur les stations mésiques. Elles permettront d'adapter les méthodes de récolte et d'interventions sylvicoles aux réalités du milieu, ainsi que les normes de régénération après coupe. Ces adaptations pourront aider à améliorer la productivité des sites. Les liens qui unissent les indicateurs végétaux et l'indice de qualité de station sont complexes. L'utilisation des caractéristiques de la végétation en sous-étage et les caractéristiques permanentes de la station, telles que le type de sol et la topographie, pourraient améliorer l'estimation de la qualité de station. Ces indicateurs permettraient d'ailleurs de classer les stations selon leur niveau de productivité. Il serait également intéressant qu'il soit possible à l'aide de photographies aériennes de créer des cartes de recouvrement par les éricacées. Ces cartes pourraient être utilisées au niveau des opérations de planification des inventaires sylvicoles.

Il est reconnu dans la littérature qu'une ouverture du couvert forestier liée au feu, à la coupe ou au vieillissement de la forêt peut favoriser un envahissement par les éricacées. Dans la partie nord du domaine de la pessière noire à mousses, les lichens crustacés, les cladonies, les mousses polytriques et hypnacées se succèdent au cours de la recolonisation après feu (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). L'importance relative des phénomènes d'interférences des éricacées peut varier selon les caractéristiques stationnelles et donc selon le type écologique du site (Thiffault et Grondin 2003). Lavoie (1989) a étudié les types socio-écologiques de végétation des sols minéraux de la Moyenne-et-Basse-Côte-Nord de la pessière noire, à *Pleurozium schreberi* et à

Rhododendron groenlandicum. Selon cette étude, la présence de *Rhododendron groenlandicum* est indicatrice de forêts âgées et ouvertes. Les sols de cette région sont caractérisés par des tills et quelque peu sablonneux. Le drainage varie de bon à modéré, jamais oblique. L'humus y est épais, le ratio C/N est élevé (>40) et le pH acide (3.0-3.5). Le passage de la formation de la pessière à épinette noire à celle de la sapinière et à celle de la bétulaie correspond au passage progressif vers des peuplements de plus grandes tailles, plus fermés, davantage liés au drainage oblique et caractérisés par une plus grande richesse floristique, des humus plus minces, avec des ratio C/N plus bas et des mesures de pH moins acides. Le passage de la formation de la pessière à épinette noire à celle de la sapinière et à celle de la bétulaie correspond donc au passage progressif vers des peuplements plus productifs.

2.10 Synthèse de la revue des connaissances

Le domaine de la pessière noire à mousses est le plus vaste des domaines bioclimatiques du Québec. Des différences dans le régime des précipitations, le cycle de feux de même que la répartition et la composition des forêts divisent cette vaste étendue en deux sous-domaines, soit celui de l'ouest (continental) et celui de l'est (maritime). Dans la forêt boréale de l'est du Québec, l'intervalle entre deux feux successifs peut dépasser la longévité des espèces présentes; les arbres dépérissent et se renversent, contribuant ainsi à développer une structure irrégulière et plus diversifiée. Des observations sur les forêts de l'est du Québec ont démontré que certains de ces peuplements ouverts présentent des problèmes de régénération suite à l'envahissement des parterres forestiers par les éricacées. Les cinq espèces les plus communes de ces forêts sont le *Kalmia angustifolia* L., le *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd, le *Vaccinium angustifolium* Ait., le *V. myrtilloides* Michx et le *V. vitis-idaea* L. Ces plantes sont généralement associées aux sites acides, pauvres en nutriments et de texture grossière (Mallik et Inderjit 2004). Leur important système racinaire souterrain, des associations mycorhiziennes éricoïdes très efficaces et la production de tannins font d'elles de féroces compétiteurs pour les éléments du milieu. Des études (Zhu et Mallik 1994; Titus et al. 1995b; Yamasaki et al. 1998; Kraus et al. 2003a) suggèrent que les éricacées affectent le cycle des nutriments en inhibant la décomposition de la matière organique par la formation de complexes protéines-tannins. Les effets des tannins dans les sols, les facteurs environnementaux qui influencent la production et la décomposition des tannins et les effets de ces polyphénols sur les organismes du sol sont encore trop peu connus. Il a néanmoins été démontré à la fois sur le terrain et en serre que *Kalmia* nuit à la croissance des semis, diminue la concentration des

éléments nutritifs des feuilles, nuit à la croissance racinaire et à la relation symbiotique avec des ectomycorhizes des semis d'épinette noire (Wardle et al. 1998; Khanbabaee et van Ree 2001; Kraus et al. 2003a).

Les études sur la nutrition des plantes sauvages donnent des connaissances de base afin d'aménager de façon appropriée les conditions de fertilité des sols. Ce type de connaissance est également utile à notre compréhension des modèles évolutifs des communautés naturelles. Il est connu que les plantes obtiennent leurs éléments essentiels de la dégradation graduelle des roches en particules minérales et de la décomposition de l'humus. Selon les conditions du milieu, leur acquisition peut être affectée par la capacité d'échange cationique du sol, le pH du sol, les chélateurs et la présence d'autres organismes vivants. Néanmoins, les plantes qui croissent sur des milieux infertiles ont diverses caractéristiques physiologiques qui leur permettent de tolérer des stress nutritionnels. À ce propos, la dominance des conifères dans les environnements pauvres en nutriments peut s'expliquer en partie par des taux réduits de croissance, de photosynthèse et des mécanismes qui augmentent l'efficacité d'absorption des nutriments. Leur besoin annuel en nutriments est faible, ce qui limite leur production de tissus et leurs pertes de nutriments dus à la sénescence et au lessivage. Pour leur part, le *Kalmia*, tout comme le *Rhododendron* (et fort probablement le *Vaccinium*), utilisent très efficacement l'azote prélevé ainsi que les autres éléments. L'accumulation d'une épaisse couche d'humus de type Mor, pauvre en éléments nutritifs, est associée aux plantes de fortes teneurs en tannins ou autres composés polyphénoliques, comme les éricacées. Ceci constitue une stratégie permettant aux plantes de milieux pauvres de former une épaisse couche d'humus afin de conserver les nutriments comme l'azote et le phosphore sous forme organique.

Bien que les outils mécaniques comme le scarifiage et la correction nutritive via la fertilisation, puissent améliorer la régénération des semis des conifères, une meilleure connaissance de l'autécologie des éricacées permettra une meilleure gestion de leurs populations. Pour prévenir le problème d'invasion des éricacées, il importe d'appliquer une approche globale à l'aménagement forestier qui identifie les conditions à risque, et en évitant des stratégies qui risquent de perpétuer les populations d'éricacées. Pour ce faire, avant de récolter un site, il serait important de prévoir comment s'y déroulera la succession et quel serait l'effet de cette succession sur la qualité future de la station.

Les résultats de l'étude courante permettront potentiellement une intégration de la gestion des éricacées dans une typologie axée sur l'aménagement écosystémique. De plus, la recherche permettra d'accroître les connaissances et l'expertise requise pour élaborer des stratégies sylvicoles adaptées à la forêt boréale de structure irrégulière de l'est du Québec dans une perspective écosystémique.

3 Objectifs et hypothèses de recherche

3.1 Objectifs

1. Caractériser l'environnement, la présence des éricacées et les sols de tous les sites à l'étude.
2. Comparer les types de couverts forestiers de l'étude
3. Quantifier la présence des éricacées dans les peuplements issus de perturbations naturelles dans les forêts de la Côte-Nord.
4. Comprendre davantage les exigences écologiques des plantes éricacées.
5. Évaluer l'impacte de la présence des éricacées sur la régénération et la croissance de l'épinette noire et du sapin baumier.
6. Quantifier la présence des éricacées selon la classification typologique du MRNQ et de celle de Côté (2006).
7. Identifier les associations végétales les plus importantes de ces forêts.

3.2 Hypothèses

- Les sites à éricacées sont semblables aux sites à lichens de type cladonie identifiés par Lavoie (1989) et Blais (2000).
- Les éricacées sont majoritairement retrouvées dans les peuplements d'épinettes noires.
- L'abondance relative des différentes espèces d'éricacées varie selon les conditions édaphiques (drainage et texture du sol); les plantes éricacées sont plus abondantes sur les sites caractérisés par les sols pauvres et à texture grossière (Titus et al. 1995a; Yamasaki et al. 1998; Preston 1999; Kraus et al. 2003b).

- Le recouvrement du parterre forestier par les éricacées augmente avec l'ouverture de la canopée (Small 1972; Yamasaki et al. 1998; Wallsted et al. 2002; Thiffault et al. 2004).
- La présence des éricacées nuit à la régénération et à la croissance de l'épinette noire et du sapin baumier (Titus et al. 1995; Yamasaki et al. 1998; Wallstedt et al. 2002; Kraus et al. 2003).
- La typologie du MRNQ et de Côté (2006) permettront de confirmer que les éricacées sont majoritairement retrouvés dans les peuplements d'épinettes noires.

4 Materials and methods

4.1 Study area

This study was conducted in the black spruce-feathermoss ecological domain of eastern Quebec, Canada (49,94° N to 51,30N; 66,77°W to 69,56°W), north of Baie-Comeau near René Levasseur Island and the hydroelectric reservoir known as Manic 5 in the Manicouagan Côte-Nord region (Fig. 5). The study area is found in the Manic reservoir landscape unit of the ecological district 'Hautes collines du réservoir Outardes' (6i; Robitaille and Saucier 1998), and is characterized by moderate hilly topography, high and round hills with moderate and regular slopes. Mean altitude is 499 m. The bedrock consists of sedimentary rock of crystalline nature and metamorphic gneiss; till and fluvio-glacial deposits are common (Robitaille and Saucier 1998). The region has a subpolar subhumid continental climate with a mean annual temperature of -2.5 to 0.0°C. Mean annual precipitation is 1300 mm with 350 to 400 cm of snow. The growing season is only 140 days.

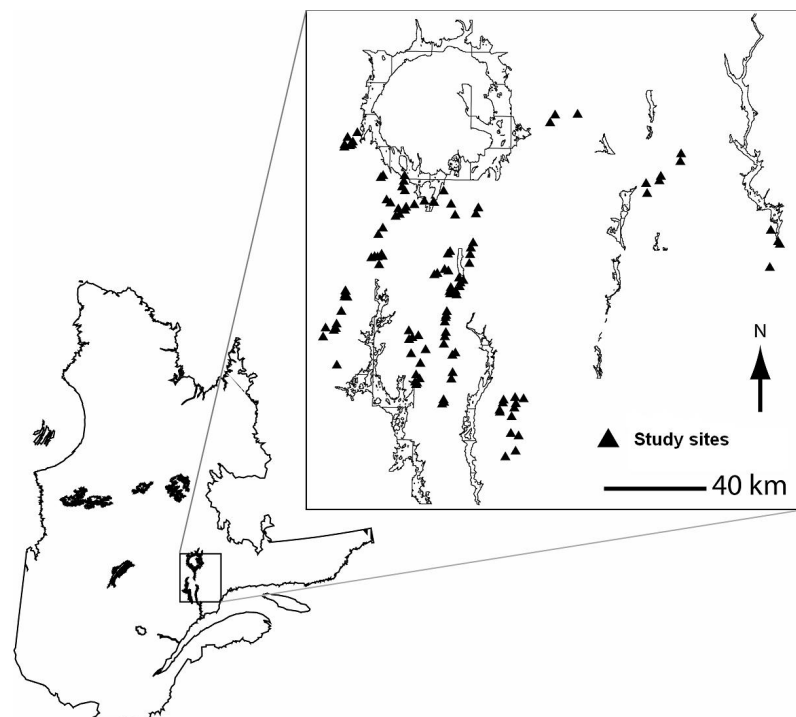


Figure 5. Study location and sites (Côté 2006).

4.2 Study design and data collection

4.2.1 Site selection

Ninety-seven sites were selected for the study. Potential sites were first identified by photointerpretation, based on stand composition from aerial photographs at 1:8000 scales. The stand species composition was based on the proportion of dominant and co-dominant trees. The sites were a minimum of 50 m from the road and the distance between two sites was a minimum of 2 km.

4.2.2 Stand description

A circular main plot of 400 m² (radius of 11.28 m) was located at random and established in each stand. All merchantable trees in the main plot were counted by species and measured for diameter at breast height (DBH). The age of the dominant(s) black spruce tree(s) (measured at 1 m height, using an increment corer) was used to estimate stand age. The age of one black spruce or the mean age of two black spruce trees was used for statistical analyses, depending on the presence of dominant black spruce. These dominant trees were measured for diameter at breast height and height.

Canopy openness (%), the proportion of area unoccupied by the projected cover of tree crowns, was determined in the middle of the main plot. Stand type of each site was identified in the field according to the tree species composition of the main plot of 400 m². Slope (%) was taken with a clinometer and aspect corresponded to the magnetic orientation (001° to 360°) of the slope. Type and depth of surficial deposit, and soil drainage were evaluated in a single soil profile per site.

4.2.3 Soil analysis

Soil samples were taken from the mineral C horizon for soil texture evaluation in the laboratory. Humus type and depth were determined in the same profile. Bulk density of humus was obtained from the mean value of two samples of humus (15 x 15 cm). Four humus samples without litter were sampled and pooled per site before laboratory analyses. Mineral horizon soil samples were also sampled for laboratory analyses. Laboratory analyses of humus included total carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium. Laboratory analyses of mineral soil evaluated total nitrogen and total phosphorus, according to Parkinson and Allen (1975), exchangeable bases (Na, Mg, Ca, K), exchangeable acidity (Al^{3+} and H^+), and cation exchange capacity (CEC).

At each site, pH (0.01M CaCl_2) of humus and mineral soil was determined. Organic carbon was measured after digestion with a solution of dichromate of potassium and with a solution of ferrous sulphate, according to Walkley-Black (1934). Exchangeable bases (K, Na, Ca and Mg) and acidity (H^+) were determined with an unbuffered saline solution, following the method of Amacher et al. (1990). Cation exchange capacity (CEC) was measured as the sum of exchangeable cations, according to Amacher et al. (1990). Base saturation was calculated by dividing exchangeable bases by the CEC. The texture of the mineral soil was evaluated in the C horizon of each profile, using densimetry, following the method of Bouyoucos (1962).

4.2.4 Inventory of vascular and nonvascular plants

The main plot was divided into 20 sub-plots of 4m^2 , arranged in a cross (Fig. 6). The second sub-plot of each branch of the cross was used to evaluate the percent cover of shrubs, herbs, mosses, and lichens (macrolichens; less common crustose lichens, fungi, and liverwort were not included). We then calculated a mean for the site from the four subplots. The pre-established cover classes used were: 0-5 %, 5-10 %, 10-20 %, 20-40 %, 40-60 %, 60-80 %, 80-100 % and 100% (area entirely covered by the species). Tree seedlings (>5cm and <1.3 m of height) were counted by species in a 1m^2 plot in the north-west corner of each 4m^2 subplot.

Four stand cover types were identified: 1) Black spruce stands (SbSb) are composed mainly of black spruce, with cover >75% of the conifer basal area; 2) Black spruce-balsam fir stands

(SbBf) where black spruce cover is 50-75% of conifer basal area and balsam fir is the second dominant species; 3) Balsam fir-black spruce stands (BfSb) where balsam fir cover is 50-75% of conifer basal area and black spruce is the second dominant species; and 4) Balsam fir stands (BfBf) are mainly composed of balsam fir with cover >75% of the conifer basal area. Age classes were defined as follows: 50 yrs (41-60 years), 70 yrs (61-80 years), 90 yrs (81-100 years), and 120 yrs (101 years and more).

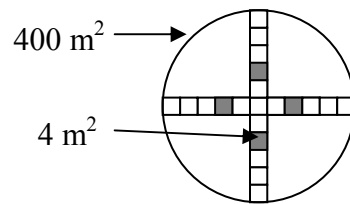


Figure 6. The sampling site.

The sampling site was composed of a circular main plot of 400 m² (radius of 11.28 m) divided into 20 sub-plots of 4 m². The second sub-plot (in gray) of each branch of the cross was used to evaluate ground cover of vascular and nonvascular plants (%). Tree seedlings were counted by species in a 1 m² plot in the north-west corner of each 4 m² subplot.

4.2.5. Statistical analysis

A series of descriptive statistics, SAS software version 9.1 (SAS Institute 2005), were used to evaluate site characteristics according to environmental variables, ericad cover, and soil characteristics. Mean values of structural parameters mean values were evaluated for all stands without stand cover type discrimination. The environmental variables were: canopy openness, humus thickness, slope, drainage, mineral soil depth, soil texture (sand, silt, loamy sand, sandy loam, and silt loam), black spruce merchantable tree diameter at breast height, and dominant black spruce mean age. The ericads were: *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron. and Judd., *Vaccinium angustifolium* Ait., *Vaccinium vitis-idea* L., *Vaccinium myrtilloides* Mitchx., and *Kalmia angustifolia* L. The soil variables were: humus pH, humus carbon: nitrogen ratio, humus carbon total concentration, humus nitrogen total concentration, humus phosphorus total concentration, humus potassium total concentration, mineral soil pH, mineral soil carbon: nitrogen ratio, mineral soil carbon total concentration, mineral soil nitrogen total concentration, mineral soil potassium total concentration, mineral soil calcium total concentration, mineral soil magnesium total

concentration, mineral soil sodium total concentration, mineral soil acidity (H^+), mineral soil cation exchange capacity, mineral soil base saturation, sand, silt, and clay.

Analysis of variance (SAS Institute 2005) was applied to evaluate stand cover type characteristics and to quantify the presence of ericaceous species (*Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia*) in stands originating from natural disturbance in the North Shore forests (SbSb, SbBf, BfSb, and BfBf). Means were compared by Tukey's test according to stand cover types. Principal component analysis (PCA), XLSTAT-Pro software (Addinsoft 2006), was performed to visualize stand cover types in relation to environmental and soil characteristics. PCA was also an aid to reduce variable redundancy. Principal component analysis used the correlation among the environmental variables to develop small sets of components that empirically summarize the correlations among those variables. Variability was measured using a correlation matrix. Varimax, an orthogonal rotation, was used after extraction to maximize high correlations and minimize low ones (Tabachnick 2001).

A series of descriptive statistics and a series of multiple regression analyses (SAS institute 2005) were used to study the relationship among site characteristics and the presence of ericaceous shrubs. The stepwise procedure was used as an aid for selecting and assessing models for ericaceous species. This statistical regression was used to find the best predictive equation for the ericaceous cover. Several variables (environmental, plant and soil variables) were combined into a predicted variable to produce the highest correlation with the single variable, the ericaceous species (in a method described by Tabacknick 2001). The plant variables were: *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron. and Judd., *Vaccinium angustifolium* Ait., *Vaccinium vitis-idea* L., and *Vaccinium myrtilloides* Mitchx., *Kalmia angustifolia* L., *Gaultheria hispidula* L. Muhl., *Rubus chamaemorus* L., *Cornus canadensis* L., *Clintonia borealis* (Ait.) Raf., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum canadense* Desf., *Oxalis montana* Raf., *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern., *Lycopodium* spp., *Trientalis borealis* Raf., *Carex* spp., *Equisetum* spp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Sphagnum* spp., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Dicranum* spp., *Polytrichum* spp., *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich. Qualitative variables (stand cover types and soil textures) were converted into a set of dichotomous variables by dummy variables coding with 1s and 0s (Tabachnick 2001). Variables were selected for their correlation with the dependant variable (ericaceous species) with an error risk of $\alpha = 0.20$. Variables were then included or omitted from the

equation according to a probability level of 0.05. The relationship among environmental variables, included in the model, and the presence of ericaceous shrubs were evaluated using a series of descriptive statistics. Collinearity was checked with an option for model checking within PROC REG (SAS institute 2005). Ericaceous species were arcsine transformed, “angular transformation”, prior to analysis (Zar 1974). Slope expositions were cosine transformed (Zar 1974). Principal component analysis, XLSTAT-Pro software (Addinsoft 2006), was used to identify ericaceous shrub’s distribution according to environmental and soil characteristics. Canonical correspondence analysis (CCA), PC-ORD software (McCune and Mefford 1999), was another statistical method used to underline differences among environmental and soil nutrient variables and the presence of ericaceous shrubs. This method seeks the combinations of environmental variables or soil variables that best explain the variation of the ericaceous cover (Tabachnick 2001).

Analysis of variance (SAS Institute 2005) was used to evaluate regeneration and tree growth measures for each stand cover type (SbSb, SbBf, BfSb, and BfBf). Principal component analysis, XLSTAT-Pro software (Addinsoft 2006), was used to visualize individual ericad species distribution according to regeneration and growth parameters. Canonical correlation analysis was also used to underline differences among individual ericad species, as well as regeneration of black spruce and balsam fir, and growth parameters of black spruce.

An analysis of variance (SAS Institute 2005), with Tukey’s test, was applied to the mean percent cover of *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* within stand cover types, within ecological site types defined by the MRNQ typology and within ecological site types defined in typology of Côté (2006). Three typology classifications were used. One was based on stand cover types (SbSb, SbBf, BfSb, and BfBF). The second was the typology formulated by the MRNQ. MRNQ ecological types are as following: RE10, black spruce-lichen type, shallow soil, variable soil texture, xeric to hydric drainage; RE11, black spruce-lichen type, shallow to deep soil, coarse soil texture, xeric-mesic drainage; RE12, black spruce-lichen type, thin to deep soil, medium soil texture, mesic drainage; RE20, black spruce-feathermoss or -ericad type, shallow soil, variable soil texture, xeric to hydric drainage; RE21, black spruce with feathermoss or ericad species, shallow to deep soil, coarse soil texture, xeric-mesic drainage; RE22, black spruce stand with feathermoss or ericad species, shallow to deep soil, medium soil texture, mesic drainage; RE25, black spruce stand with feathermoss or ericad species, shallow to deep soil, medium texture, subhydric drainage; RS20, balsam fir/black spruce type, shallow soil, variable soil texture, xeric to hydric drainage;

RS22, balsam fir/black spruce type, shallow to deep soil, medium soil texture, mesic drainage; RS25, balsam fir/black spruce type, shallow to deep soil, medium soil texture, subhydric drainage; RS2A, balsam fir/black spruce stand, with seepage. The third was the typology recently formulated by Côté (2006). Côté (2006) ecological types are as following: Type 1, young even-aged black spruce stands; Type 2, even-aged black spruce stands; Type 3, uneven-aged black spruce-balsam fir stands; Type 4, uneven-aged balsam fir-black spruce stands; Type 5, open black spruce stands; and Type 6, non-regenerated black spruce/balsam fir stands. An ANOVA (Tukey's test) was also carried out to evaluate the mean percent cover of *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* within stand age classes.

Cluster analysis, using Ward's method, and principal component analysis (XLSTAT 2006) were used to identify the most important vegetation associations found in the forests of the North Shore region. Cluster analysis allowed detection of vegetation groups with complementary characteristics, allowing us to see higher intra-group homogeneity and higher heterogeneity between groups. The aim of cluster analysis is to sort different objects into groups (Tabachnick 2001). In this case, hierarchical cluster analysis was used where large clusters were composed of smaller clusters (Mefford 1999). Various measures of species richness and diversity were calculated by the mean number of species for all stands. A proximity measure between two plant species was done by measuring their dissimilarity. Relative Euclidean distance was used as dissimilarity index. Ward's method was linkage methods used to measure dissimilarity between plant species. Principal component analysis was also used to identify plant groups. By adding stand cover types, environmental variables, and soil nutrient variables, we were able to identify plant associations depending on site characteristics.

5 Results

5.1 Site characteristics

The study was based on 97 conifer-dominated stands: 53 stands were composed principally of black spruce (SbSb), 17 were composed of black spruce–balsam fir (SbBf), 9 were composed of balsam fir–black spruce (BfSb), and 18 stands were composed of balsam fir (BfBf). Dominant trees had a mean height of 16 m, with a height range from 9 to 27 m. Mean canopy openness was 46% and ranged from 10-90 %. Forest humus depth averaged 22 ± 2 cm, and the mor humus was characterized by a high C:N ratio (mean 57 ± 2) and a mean pH of 2.8. Mean pH of the mineral soil was 4.4. Soils are dominantly humo-ferric podzols (Soil Classification Working Group 1998). Particle size class of the C horizon was dominated by sand (mean of 72% sand). Other environmental and soil variables are summarized in table 1.

5.2 Stand cover type characteristics

Black spruce stands (SbSb) can be characterized by important canopy openness, flat ground, coarse soil texture, low nutrient availability, and a younger establishment age (126 years old for SbSb stand, 148 years old for SbBf, 169 years old for BfSb, and 141 years old for BfBf). Balsam fir stands (BfBf) were denser (closed canopy) and found mainly on slopes. Humus pH was less acidic than in black spruce stands, the humus was also richer in total P, in exchangeable bases, and had a lower C:N ratio than that in black spruce stands (Table 2). In general, results showed that canopy openness differed among stand cover types (SbSb, SbBf, BfSb, and BfBf), decreasing with an increase in presence of balsam fir ($p = 0.0011$, Fig. 7) and showed that cover types with black spruce dominancy are characterized by lower fertility compared to those dominated by balsam fir (Table 2, and fig. 8.a).

Stand cover types in relation to soil fertility and soil chemistry variables are presented in a principal component analysis (PCA) (Fig.8.a). The first two principal components (PC) explained 47.1 % of the variation. PC 1, which explained 29.6 % of the variation, was mainly linked to humus C:N ratio, mineral soil pH and base saturation on the negative side, and humus total P and K, and

pH on the positive side. Therefore, the first PC could be interpreted as a gradient of nutrient availability. The second PC, which explained 17.94 % of the variation, was negatively correlated to sand and positively correlated to silt and clay. Therefore, the second PC could be interpreted as a gradient of soil texture. Mineral soil exchangeable bases (individual bases versus exchange capacity) did not have a strong representation on the principal components. This PCA, that combines correlation circle information on soil richness and stand cover types, showed that SbSb is associated with soil characterized by a low nutrient availability; it was presented on the negative side of the PC1. BfBf is associated with a high nutrient availability; it was presented on the positive side of the PC1 (Fig. 8.a).

Relations among stand cover types and environmental characteristics are presented on figure 8.b. The first two PC axes explained 40.2 % of the variation in the environmental characteristics matrix. The first PC represented 21.2 % of the variation. This axis was positively correlated with canopy openness, mean dominant black spruce age and the cosine of the exposure (West-East). Site slope was negatively correlated with the first PC. The first principal component may be interpreted as a gradient of light available to plants. SbSb was located in the area of the ordination associated with greater light availability, whereas BfBf was located on the opposite part of the ordination. The second PC explained 19 % of the variation. Humus depth and drainage were positively correlated with the second PC. Mineral soil depth and canopy openness were negatively correlated with this axis. The second PC may be interpreted as a gradient of soil moisture and soil depth. BfBf was located in the area of the ordination associated with greater humidity and thicker humus, whereas SbSb was located on the opposite part of the ordination, associated with deeper mineral soil and drier soil (Fig. 8.b).

We can see on figure 8 that SbSb and BfBf are separated in space, suggesting that they have different environmental and soil richness requirements in the study region. SbBf and BfSb are situated between the latter two stand cover types, closer to BfBf. However, the length of their respective lines indicates that they are poorly represented on the principal component.

Table 1. Mean environmental characteristics, and mean nutrient concentrations for all stands (mean of 97 sites).

Variable	Mean	Min	Max	Std Error	Coeff of variation
Environmental variables					
Canopy openness (%)	46	10	90	2	44
Humus thickness (cm)	22	5	100	2	68
Slope (°)	11	0	50	1	95
Soil depth (cm)	70	15	100	3	41
Soil texture: Sand (%) ¹	11				
Soil texture: Silt (%) ¹	3				
Soil texture: Loamy sand (%) ¹	27				
Soil texture: Sandy loam (%) ¹	53				
Soil texture: Silt loam (%) ¹	6				
Ericad species cover					
<i>Rhododendron</i> (%)	15	0	75	2	135
<i>Vaccinium</i> (%)	8	0	41	1	120
<i>Kalmia</i> (%)	6	0	48	1	181
Humus samples					
pH	2.8	2.3	4.3	0.0	12.3
C:N	57	24	91	2	26
C (%)	50.7	26.2	57.0	0.7	12.6
N (%)	1.0	0.5	1.8	0.0	27
P total (ppm)	797	350	2962	38	47
K total (ppm)	945	484	2310	28	29
Mineral soil samples					
pH	4.4	3.5	5.7	0.1	10
C:N	32	3	95	2	52
C (%)	1.7	0.3	13.5	0.2	111
N (%)	0.1	0.0	0.6	0.0	133
K (cmol(+).kg ¹)	0.0	0.0	0.3	0.0	76
Ca (cmol(+).kg ¹)	0.4	0.0	6.0	0.1	194
Mg (cmol(+).kg ¹)	0.1	0.0	1.0	0.0	189
Na (cmol(+).kg ¹)	0.0	0.0	0.3	0.0	85
Acidity (H+) (cmol(+).kg ¹)	1.0	0.0	10.3	0.2	149
CEC (cmol(+).kg ¹)	1.6	0.1	12.5	0.2	122
Base saturation (%)	0.5	0.0	1.0	0.0	68
Sand (%) ²	72.1	32.0	100.0	1.4	19
Silt (%) ²	20.6	0.0	63.0	1.3	61
Clay (%) ²	7.3	0.0	16.5	0.3	44

Note: 1. Textural class (see textural classe abacus): percentage of the sites with this soil texture. 2. Mean percent of each particle size in soils across the 97 sites.

Table 2. Mean characteristics for each stand cover type (n = 97).

Variable	Stand cover type				F	p
	SbSb (n = 53)	SbBf (n = 17)	BfSb (n = 9)	BfBf (n = 18)		
Environmental variables						
Canopy openness (%)	52 b	47 ab	46 ab	30 a	5.8	0.0011
Humus thickness (cm)	23	20	22	21	0.2	0.8833
Slope (°)	9 a	8 a	16 ab	19 b	5.3	0.0020
Mineral soil depth (cm)	71	75	74	61	0.8	0.4972
Black spruce mean age (year)	126 a	148 ab	169 b	142 ab	3.5	0.0180
Black spruce mean height (m)	15	22	18	19	2.6	0.0605
Black spruce DBH (cm)	194 a	233 b	269 b	263 b	13.9	< .0001
Merchantable trees DBH (cm)	14 a	17 b	20 c	19 c	33.8	< .0001
Black spruce regeneration number (no/m ²)	1	2	1	1	1.7	0.1760
Balsam fir regeneration number (no/m ²)	0 a	3 b	5 bc	6 c	20.5	< .0001
Ericad species cover						
<i>Rhododendron</i> (%)	24.3 b	5.7 a	0.0 a	2.5 a	12.1	< .0001
<i>Vaccinium</i> (%)	11.7 b	5.8 a	1.0 a	0.9 a	11.0	< .0001
<i>Kalmia</i> (%)	10.5 b	2.5 a	0.2 a	0.0 a	6.9	0.0003
Humus samples						
pH	2.6 a	2.9 bc	2.7 ab	3.1 c	9.9	< .0001
C:N	62 b	54 ab	49 a	45 a	9.0	< .0001
C (%)	51.3	50.6	52.2	48.4	1.1	0.3586
N (%)	0.9 a	1.0 ab	1.1 b	1.1 b	8.3	< .0001
P total (ppm)	671 a	1006 b	779 ab	982 b	6.2	0.0007
K total (ppm)	887	1043	945	1023	2.0	0.1190
Mineral soil samples						
pH	4.5	4.4	4.3	4.3	0.7	0.5302
Sand (%)	72.8	69.7	75.4	70.6	0.4	0.7252
Silt (%)	20.1	22.6	17.4	21.5	0.4	0.7748
Clay (%)	6.5	8.4	8.3	8.1	2.8	0.0468
C:N	31	33	31	32	0.1	0.9655
C (%)	1.6	1.8	1.6	2.1	0.4	0.7826
N (%)	0.1	0.0	0.1	0.1	0.2	0.8697
K (cmol(+).kg ⁻¹)	0.0	0.0	0.1	0.0	0.8	0.4985
Ca (cmol(+).kg ⁻¹)	0.4	0.2	1.1	0.4	2.6	0.0605
Mg (cmol(+).kg ⁻¹)	0.1	0.0	0.1	0.1	0.7	0.5793
Na (cmol(+).kg ⁻¹)	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.1218
Acidity (H+) (cmol(+).kg ⁻¹)	1.0	0.9	0.7	1.3	0.3	0.8267
CEC (cmol(+).kg ⁻¹)	1.4	1.4	2.0	2.0	0.7	0.5698
Exchangeable bases	0.4 a	0.5 ab	1.2 b	0.7 ab	2.9	0.0391
Base saturation (%)	48.0	40.0	66.0	39.0	1.8	0.1556

Notes: ANOVAs were used to compare means between stand cover types. Means followed by the same letter are not statistically different ($p > 0.05$), Tukey's test. Stand cover type codes are as following: SbSb, black spruce; SbBf, black spruce/balsam fir; BfSb, balsam fir/black spruce; BfBf, balsam fir.

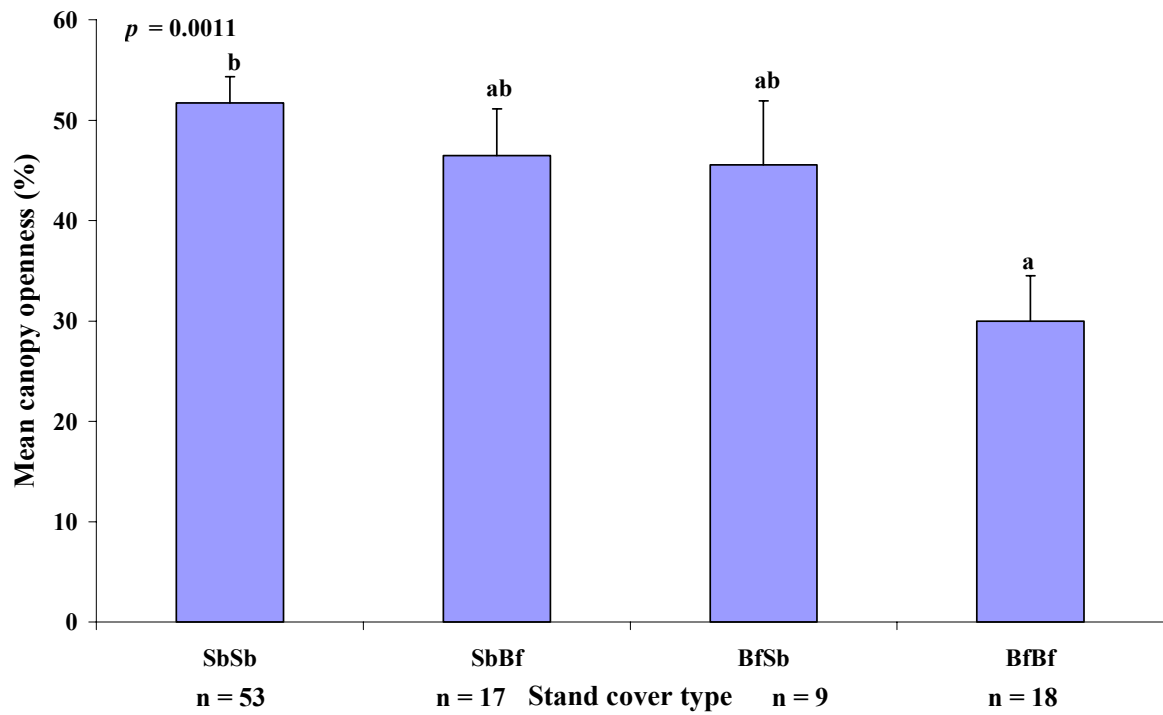


Figure 7. Canopy openness of four stand types (SbSb, SbBf, BfSb, BfBf) for a total of 97 sites.

Stand cover type codes are as following: SbSb, black spruce; SbBf, black spruce/balsam fir; BfSb, balsam fir/black spruce; BfBf, balsam fir. Different letters indicate significant differences between stand cover types, Tukey's test ($\alpha = 0.05$).

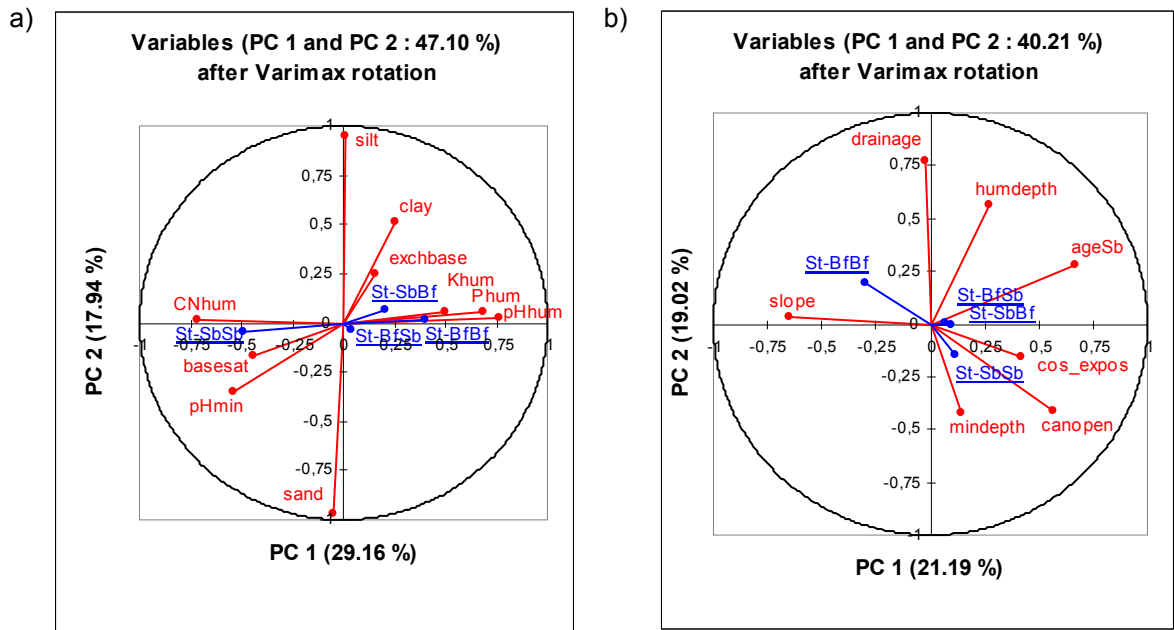


Figure 8. Principal component analysis showing the position of stand cover types (a) according to their soil characteristics, and (b) according to their environmental characteristics.

Only environmental and soil variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species and stand cover types are indicated. Environmental variable codes are as follows: slope; drainage; humdepth, humus thickness; ageSb, dominant black spruce mean age; cos_expos, cosines of site exposition; canopen, canopy openness; mindepth, mineral soil depth. Stand cover type codes are as following: St-SbSb, black spruce; St-SbBf, black spruce/balsam fir; St-BfSb, balsam fir/black spruce; St-BfBf, balsam fir. Soil variables codes are as follows: CNhum, humus carbon-nitrogen ratio; silt; clay; exchbase, mineral soil exchangeable bases; Khum, humus total potassium; Phum, humus total phosphorus; pHhum, humus pH; sand; pHmin, mineral soil pH basesat, mineral soil base saturation.

5.3 The presence of ericaceous species in stands originating from natural disturbances

A total of 23 species were observed in the study plots: 6 non-commercial woody species of which 4 are ericaceous species, 7 herbs, 2 species of the fern family, 5 moss species, and 3 lichens (Table 3). *Vaccinium* species (*Vaccinium angustifolium* Ait., *V. vitis-idaea* L. and *V. myrtilloides* Michx.) were the most frequently found ericaceous species, followed by *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron and Judd, and *Kalmia angustifolia* L (76 %, 69 %, and 52 % respectively; n = 97). Of the three most abundant ericads, *Rhododendron* had the highest mean cover (15 %; range between 0-75 %), *Vaccinium* had a mean cover of 8 %, (range between 0-41 %), and *Kalmia* had a mean cover of 6 % (range between 0-48 %).

A high cover of *Rhododendron*, *Kalmia*, *Vaccinium* and lichens (*Cladina* spp.) was found in the majority of open black spruce stands (25-40 % stand canopy cover; Table 4). However, these species were also present in denser stands, suggesting a potential problem with ericaceous shrubs after canopy removal during harvest (41-60 % stand canopy cover, and 61-80 % stand canopy cover; Table 4).

Table 3. Ground cover of vascular and nonvascular plants (%) (mean of 97 sites).

Non-commercial woody species	Std			Max	Frequency	Coeff of variation
	Mean	Error	Min			
<i>Rhododendron groenlandicum</i> (Oder) Kron and Judd.	15	2	0	75	69	135
<i>Vaccinium spp.</i>	8	1	0	41	76	120
<i>Kalmia angustifolia</i> L.	6	1	0	48	52	181
<i>Gaultheria hispidula</i> L. Mühl.	11	1	0	56	89	102
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	0,5	0,2	0	11	18	340
Vascular species						
<i>Cornus canadensis</i> L.	2	0,4	0	26	70	149
<i>Clintonia borealis</i> (Ait.) Raf.	1	0,2	0	8	41	178
<i>Linnaea borealis</i> L.	1	0,2	0	11	35	218
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.	1	0,3	0	17	30	250
<i>Oxalis montana</i> Raf.	0,7	0,5	0	50	5	704
<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fern.	0,7	0,2	0	16	26	301
<i>Lycopodium spp.</i>	0,4	0,1	0	7	23	284
<i>Trientalis borealis</i> Raf.	0,3	0,1	0	6	20	277
<i>Carex spp.</i>	0,1	0,1	0	5	7	483
<i>Equisetum spp.</i>	0,1	0,03	0	2	7	398
Bryophyte species						
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	37	2	0	75	99	51
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	21	2	0	70	81	91
<i>Sphagnum spp.</i>	13	2	0	75	55	148
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G.	8	2	0	70	50	186
<i>Dicranum spp.</i>	3	1	0	40	77	174
<i>Polytrichum spp.</i>	0,7	0,2	0	11	30	241
Lichen species						
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	6	2	0	90	32	267
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Nyl.	2	0,5	0	29	37	231
<i>Cladina mitis</i> (Sandst.) Hustich	1	0,2	0	15	24	258

Table 4. Ericad and lichen cover according to stand cover type and density (n = 97).

Stand canopy cover (%)	Mean percentage cover (%)					
	<i>Rhododendron groenlandicum</i>	<i>Vaccinium</i> spp.	<i>Kalmia angustifolium</i>	<i>Cladina stellaris</i>	<i>Cladina rangiferina</i>	<i>Cladina mitis</i>
SbSb (n=53)						
61-80 %	16 a	8 a	5 a	1 a	1	1
41-60 %	6 a	4 a	4 a	3 a	2	1
25-40 %	34 b	16 b	15 a	17 b	5	1
	$p = 0.0006$	$p = 0.0024$	$p = 0.018^1$	$p = 0.0054$		
SbBf (n=17)						
> 80 %	0	1	0	0	0	1
61-80 %	2	2	1	0	0	0
41-60 %	8	6	5	0	0	0
25-40 %	6	8	2	0	5	1
BfSb (n=9)						
61-80 %	1	1	0	0	0	0
41-60 %	1	1	0	0	0	0
25-40 %	0	0	0	3	1	0
BfBf (n=18)						
> 80 %	0 a	0 a	0 a	0	0	0
61-80 %	1 a	1 a	0 a	0	0	0
41-60 %	1 a	0 a	0 a	0	0	0
25-40 %	34 b	10 b	1 a	0	0	1
	$p < .0001$	$p < .0001$	$p < .0001^2$			

Note: Means followed by the same letter are not statistically different ($p > 0.05$), Tukey's test.

1. No significant difference was identified due to unbalanced observation's number for SbSb canopy covers. *Kalmia* standard error was 3.09 for SbSb (61-80 %), 4.82 for SbSb (41-60 %), and was 2.37 for SbSb (25-40 %). 2. No significant difference was identified due to unbalanced observation's number for BfBf canopy covers; only one site had presence of *Kalmia*.

5.4 Relationships between environmental variables and the presence of individual ericad species

Rhododendron percent cover was explained by four variables ($R^2 = 0.51$, $p < .0001$, Table 5). *Rhododendron* percent cover was higher in open black spruce stand cover type (SbSb; Figs. 9, and 10), while it was also present, with a lower mean cover, in denser black spruce stand cover types (Table 4); *Rhododendron* percent cover increased with greater opening of the canopy (Fig. 11). The abundance of *Rhododendron* percent cover was also explained by the presence of *Sphagnum*, while silt loam soil texture was negatively correlated with cover of *Rhododendron*.

Table 5. Multiple regression results for individual ericad shrubs (n = 97).

Explicative variable	<i>F</i>	<i>p</i>	Positive correlation	Negative correlation
<i>Rhododendron</i>				
Stand SbSb	54.35	< .0001	X	
<i>Sphagnum</i>	14.26	0.0003	X	
Canopy openness	12.15	0.0008	X	
Silt loam soil texture	5.91	0.017		X
<i>Vaccinium</i>				
Stand BfBf	26.78	< .0001		X
Stand BfSb	20.93	< .0001		X
Canopy openness	16.28	0.0001	X	
<i>Equisetum</i>	11.37	0.0011		X
Sand soil texture	10.74	0.0015	X	
<i>Lycopodium</i>	6.02	0.0161		X
<i>Kalmia</i>				
<i>Rhododendron</i>	36.27	< .0001	X	
<i>Cladina stellaris</i>	20.38	< .0001	X	
Black spruce dominant mean age	14.98	0.0002		X
Slope	14.88	0.0002		X
Sandy loam soil texture	9.47	0.0028		X
Clay	7.83	0.0063		X

Note: For each ericad species, explicative variables are enumerated in order of decreasing importance. All explicative variables are continuous except for stand cover types that are discreet.

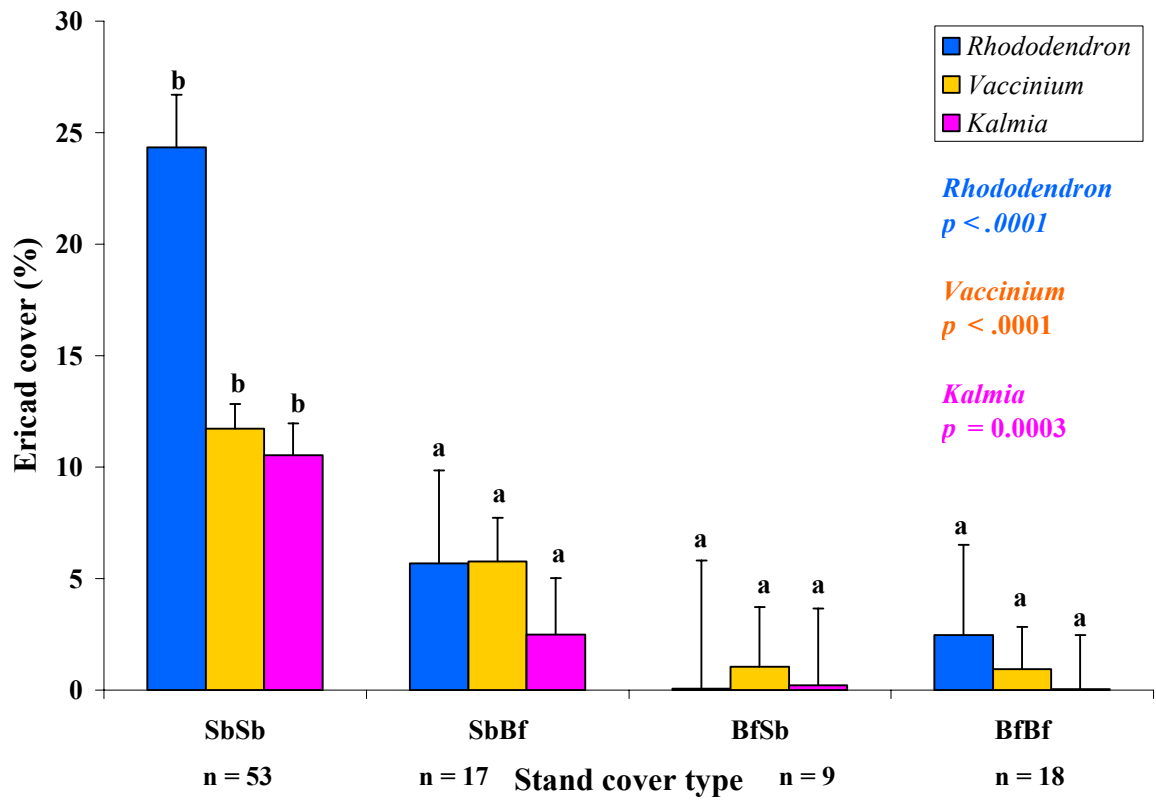


Figure 9. Individual ericad cover in relation to stand cover type.

Stand cover type codes are as following: SbSb, black spruce; SbBf, black spruce/balsam fir; BfSb, balsam fir/black spruce; BfBf, balsam fir. Different letters indicate significant differences between stand cover types, Tukey's test ($\alpha = 0.05$).

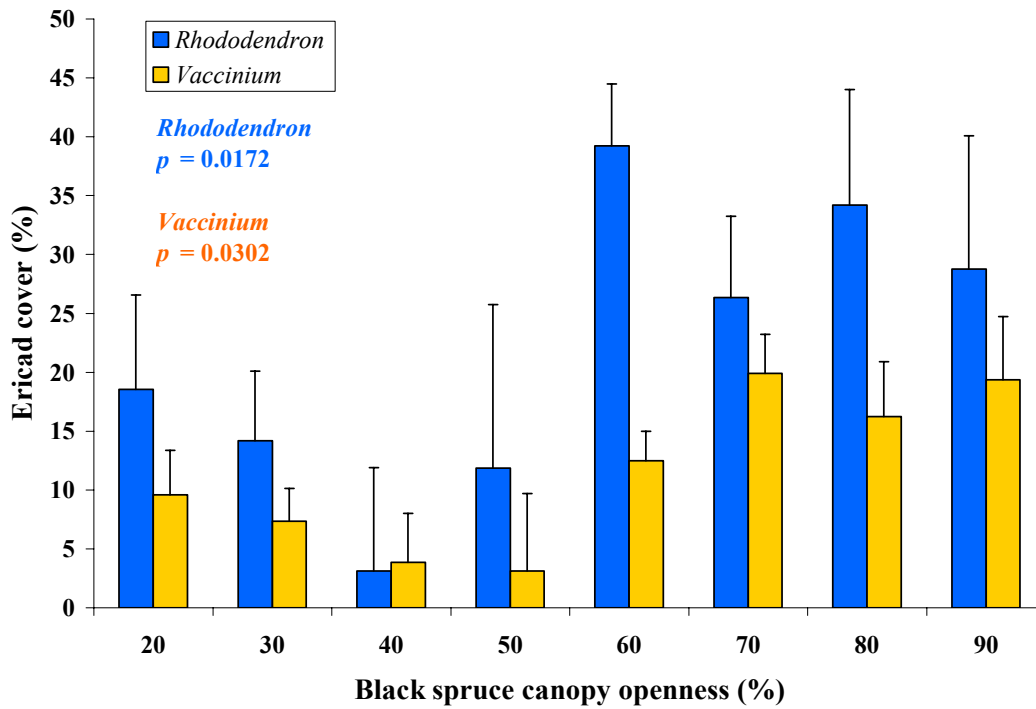


Figure 10. *Rhododendron* and *Vaccinium* cover in relation to black spruce stand canopy openness (means of 53 sites).

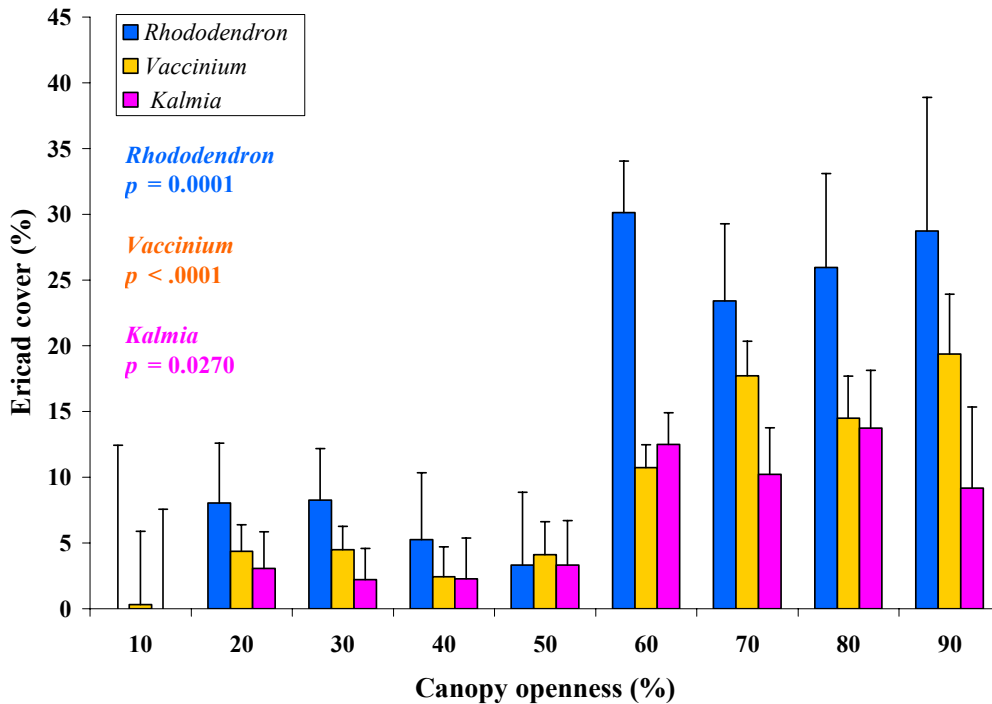
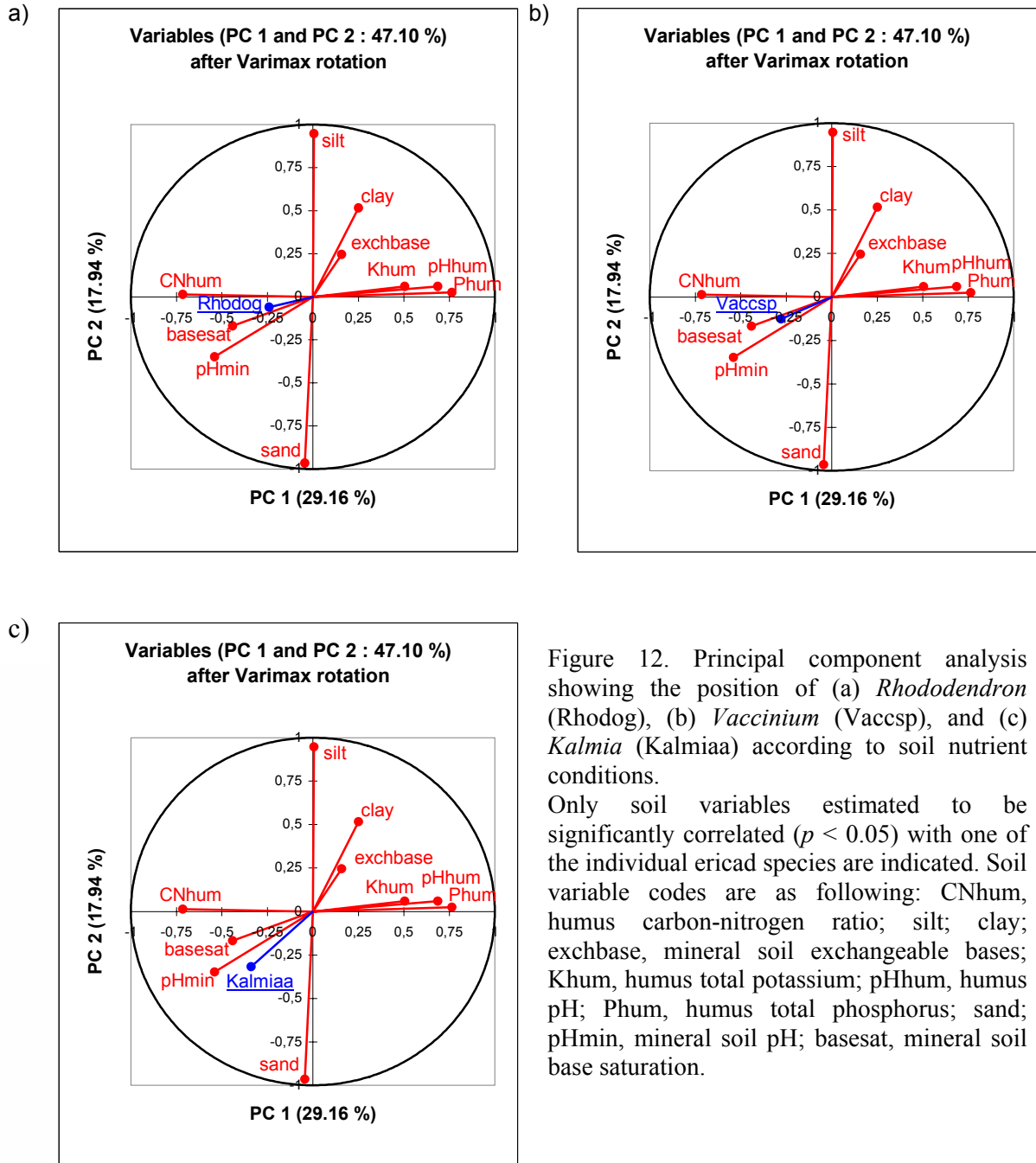


Figure 11. Individual ericad cover in relation to canopy openness for all stands (mean of 97 sites).

Six variables best explained percent cover of *Vaccinium* ($R^2 = 0.58$, $p < .0001$, Table 5). The abundance of *Vaccinium* species was explained by the openness of the canopy (Fig. 11) and the presence of a sand texture. On the other hand, when the cover of *Equisetum*, *Lycopodium* and balsam fir increase, the abundance of *Vaccinium* decreases. As observed for *Rhododendron*, *Vaccinium* was found mainly in open SbSb stands (Figs. 9, and 10).

Kalmia percent cover was explained by six variables ($R^2 = 0.63$, $p < .0001$, Table 5). *Kalmia* was found on sites where *Rhododendron* and *Cladina stellaris* were present. *Kalmia* cover (12.5 %) was higher in 90 yr-old stands, and decreased with stand age. *Kalmia* was more commonly found associated with flat topography and coarse soil texture.

Individual ericad species presence in relation to soil fertility and soil chemistry variables is presented in the principal component analysis (PCA) (Fig. 12). The first two principal components (PC) explained 47.1 % of the variation in species presence. PC 1, which explained 29.16 % of the variation, was mainly linked to humus C:N ratio, mineral soil pH and base saturation on the negative side, and humus total P and K, and pH on the positive side. Therefore, the first PC could be interpreted as a gradient of nutrient availability. The second PC, which explained 17.94 % of the variation, was negatively correlated to sand and positively correlated to silt and clay. Therefore, the second PC could be interpreted as a gradient of soil texture. Mineral soil exchangeable bases (individual bases versus exchange capacity) did not have a strong representation on the principal components. This PCA, that combines correlation circle information on soil richness and ericaceous species, showed that ericaceous species are associated with soil characterized by high humus C:N ratio, low humus pH, a coarse soil texture, and low nutrient availability (Fig. 12). *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* were situated on the same side as SbSb (Fig. 8.a), showing that these ericads were found in a similar environment.



An additional perspective of relations among individual ericad species presence and their soil requirements is presented by a canonical correlation analysis (Fig. 13). This graphic allows one to differentiate individual ericad species in term of soil requirements. Soil variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species are indicated. The first axis was positively correlated with silt and clay (fine soil texture) and was negatively correlated with sand (coarse soil texture). The first axis may be interpreted as a gradient of soil texture. The second axis was positively correlated with mineral soil pH, humus total P and K, and was negatively correlated with base saturation, humus pH, and exchangeable bases. The second axis may be interpreted as a gradient of base cation availability. *Kalmia* was found on the negative side of both axes. *Kalmia* cover was positively associated with percent of sand in mineral soil, higher base saturation and relatively higher mineral soil pH. It was negatively associated with finer soil textures (silt and clay), and with greater base cation availability. *Vaccinium* was found on the positive side of both axes. It was positively associated with finer soil textures, and with humus total P and K. *Rhododendron* was on the positive side of the first axis and on the negative side of the second axis. Its presence was positively associated with the finest soil texture (clay), high exchangeable bases, higher humus pH, and lower mineral soil pH. The humus C:N ratio was poorly represented on the figure, indicating that this variable could not differentiate the three ericad species; all three species are found on sites with high humus C:N rate.

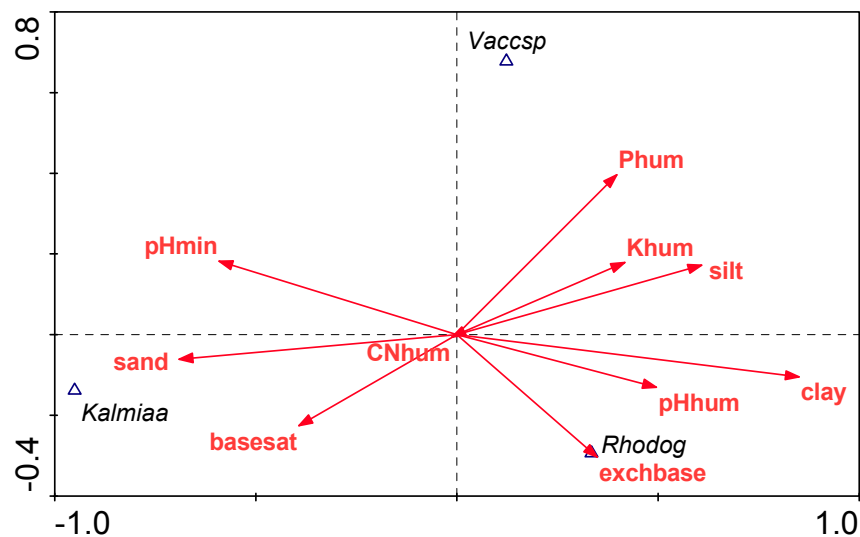


Figure 13. Canonical correlation analysis showing the position of individual ericad species according to their soil requirements.

Individual ericad species, and soil variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species are indicated. Individual ericad species codes are as following: *Kalmiaa*, *Kalmia angustifolia* L.; *Rhodog*, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; *Vaccsp*, *Vaccinium* spp. Soil nutrient codes are as following: pHmin, mineral soil pH; Phum,

humus total phosphorus; Khum, humus total potassium; silt; clay; pHhum, humus pH; exchbase, exchangeable bases; basesat, base saturation; CNhum, humus C:N ratio; sand.

Relations among environmental characteristics and individual ericad shrub species presence are presented on figure 14. The first two PC axes explained 40.2 % of the variation in the environmental characteristics matrix. The first PC represented 21.2 % of the variation. This axis was positively correlated with canopy openness, mean dominant black spruce age and the cosine of the exposure (West-East). Site slope was negatively correlated with the first PC. The first principal component may be interpreted as a gradient of light available to plants. The ericaceous species were located in the area of the ordination associated with greater light availability. Stands with black spruce presence were also located in the same area, whereas balsam fir stands were located on the opposite part of the ordination (Fig. 8.b). The second PC explained 19 % of the variation. Humus depth and drainage were positively correlated with the second PC. Mineral soil depth and canopy openness were negatively correlated with this axis. The second PC may be interpreted as a gradient of soil moisture and soil depth.

The three individual ericad species are found in a similar environment (Fig. 14). Nevertheless, we can see that *Rhododendron* was on the upper side of the second PC, whereas *Vaccinium* and *Kalmia* are on the lower side of the second PC. *Rhododendron* seems to tolerate more humid soil drainage conditions compared to the other two species. *Rhododendron* percent cover was higher on the extremes of the drainage gradient, that is, either dry or humid soil (28 % for class 1, and 28 % for class 6), *Vaccinium* percent cover was well distributed among all drainage class, but slightly higher on dry sites (11 % for class 0), and *Kalmia* percent cover was higher on dry sites (20 % for class 0, and 32 % for 1). *Vaccinium* and *Kalmia* appear to have higher needs in terms of light availability and mineral soil depth than was observed for *Rhododendron*. Also, the three individual ericad species are negatively correlated with site slope.

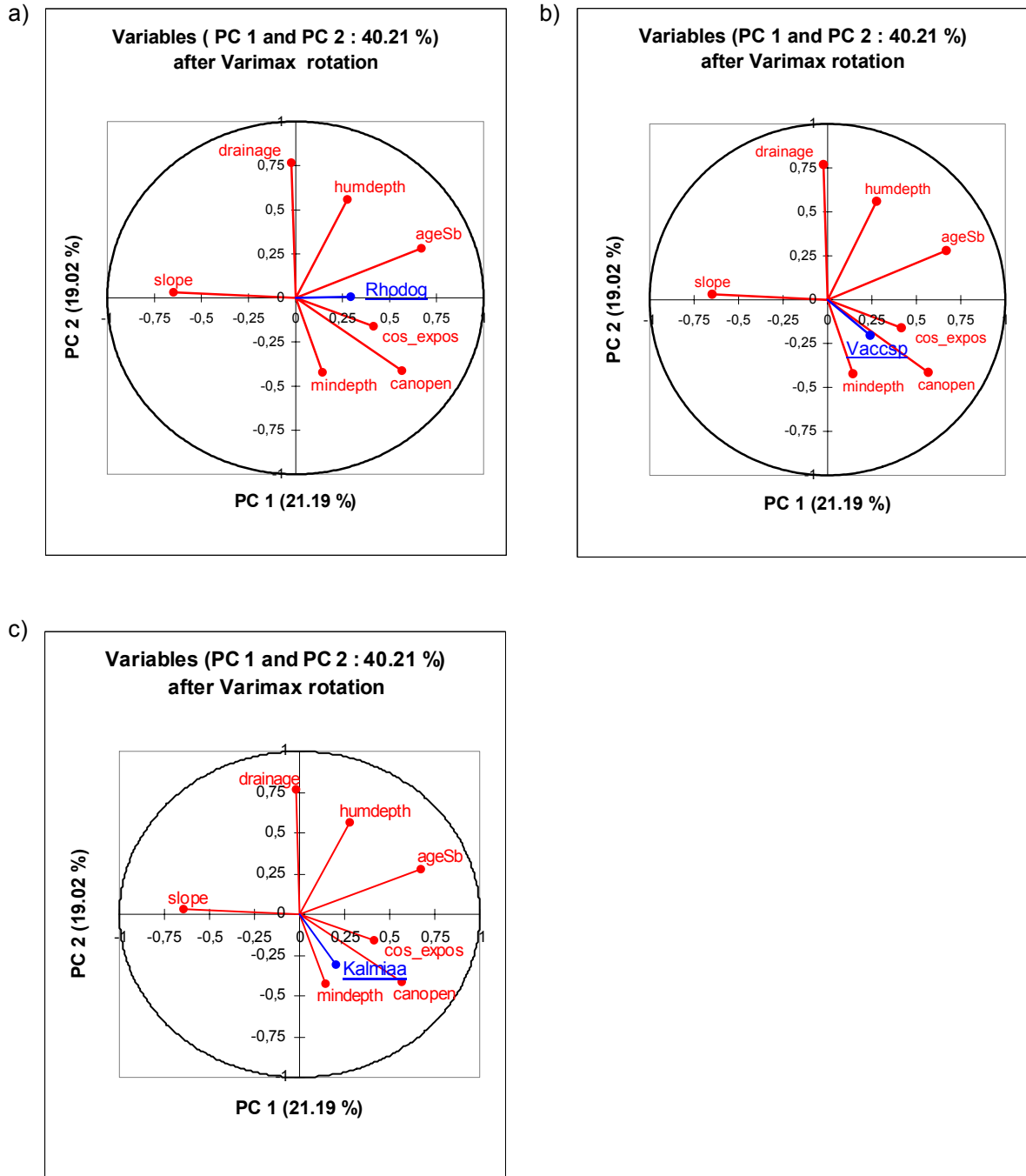


Figure 14. Principal component analysis showing the position of (a) *Rhododendron* (Rhodog) (b) *Vaccinium* (Vaccsp), and (c) *Kalmia* (Kalmiaa) according to site environmental characteristics.

Only environmental variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species are indicated. Environmental variable codes are as following: slope; drainage; humdepth, humus thickness; ageSB, dominant black spruce mean age; cos_expos, cosines of the exposition (west to east); canopen, canopy openness; mindepth, mineral soil depth.

Relations among environmental characteristics and individual ericad shrub species presence are shown on figure 15. Individual ericad species in this case are associated with specific environmental variables. On the negative side of the first axis, *Kalmia* was positively associated with an eastern exposition and negatively associated with poor drainage, steeper slopes and black spruce age. On the positive side of the first axis, *Rhododendron* was positively correlated with humus depth, black spruce age, and soil moisture (slow drainage) contrary to *Kalmia*. *Vaccinium* was also represented on the positive side of the first axis, but on the negative side of the second axis. This ericad was positively associated with greater mineral soil depth, tolerated steeper slopes and greater soil humidity than *Kalmia*. The canopy openness was poorly represented on this figure, indicating that this variable could not distinguish individual ericad species. All three species had a high affinity with canopy openness.

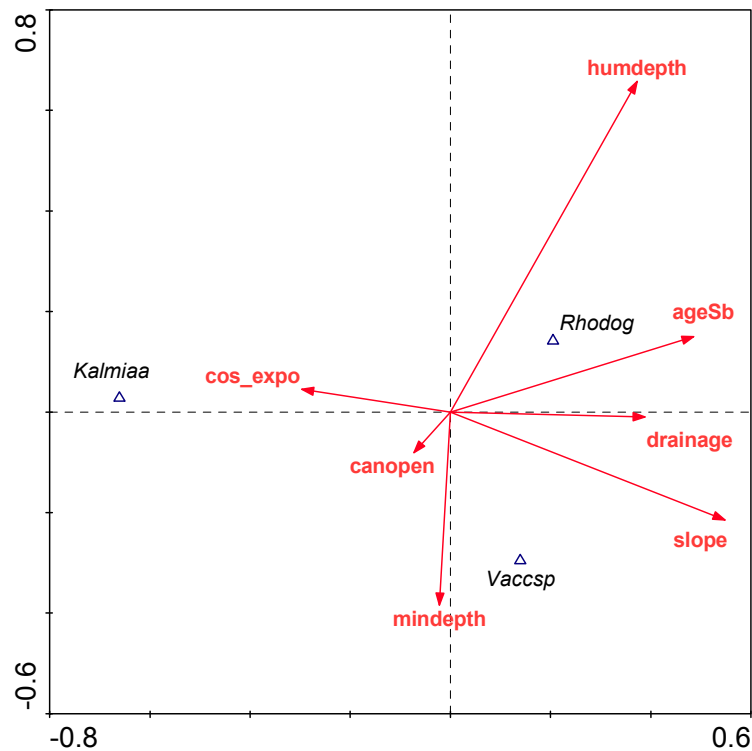


Figure 15. Canonical correlation analysis showing the position of individual ericad species according to their environmental requirements.

Individual ericad species, and environmental variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species are indicated. Individual ericad species codes are as following: *Kalmiaa*, *Kalmia angustifolia* L.; *Rhodog*, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; *Vaccsp*, *Vaccinium* spp. Environmental variable codes are as following: *cos_expos*, cosines of the exposition (west to east); *humdepth*, humus thickness; *ageSB*, dominant black spruce mean age; *drainage*; *slope*; *mindepth*, mineral soil depth; *canopen*, canopy openness.

5.5 Regeneration and tree growth in relation to ericaceous species presence

Individual ericad species distribution in relation to black spruce and balsam fir regeneration and black spruce growth parameters is presented on figure 16. The first two principal components explained 61.9 % of the variation in the ericaceous presence in relation to tree regeneration and growth. The first component represented 39.9 % of the variation. Black spruce merchantable tree mean diameter at breast height (DBH), dominant black spruce mean DBH, balsam fir regeneration, and black spruce mean height were positively correlated with this component. The second component represented 22.1% of the variation and Sb regeneration presence was positively correlated with this component. Individual ericad shrub species (*Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia*) were on the opposite side of the tree growth variables, indicating a negative association between ericads and black spruce merchantable tree mean DBH, dominant black spruce mean DBH, and black spruce mean height. Concerning the relation between ericads and black spruce regeneration, the figure 16 showed no significant correlation; there is an angle of almost 90° between their vectors. Information on regeneration and growth measures for all stands are presented in table 2.

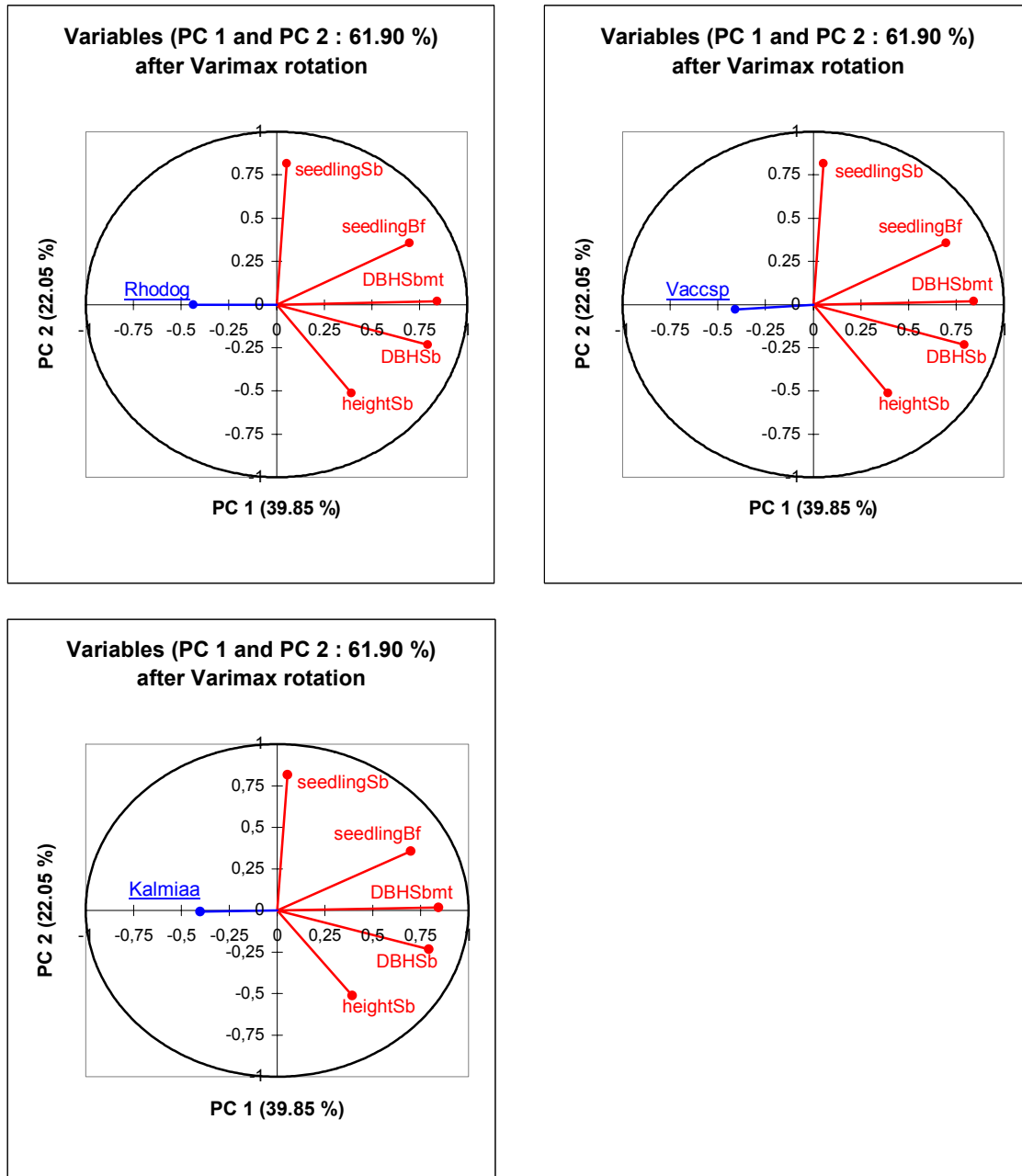


Figure 16. Principal component analysis showing individual ericad species distribution according to regeneration and growth parameters.

Individual ericad species codes are as following: *Kalmiaa*, *Kalmia angustifolia* L.; *Rhodog*, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; *Vaccsp*, *Vaccinium* spp. Growth parameter codes are as follows: *seedlingSb*, regeneration of black spruce seedlings; *seedlingBf*, regeneration of balsam fir seedlings; *DBHSbmt*, black spruce merchantable tree diameter at breast height; *DBHSb*, black spruce diameter at breast height; *heightSb*, black spruce height.

Kalmia was clearly negatively correlated to black spruce merchantable tree mean DBH, dominant black spruce mean DBH, balsam fir and black spruce regeneration, and black spruce mean height. *Vaccinium* was positively associated with balsam fir regeneration, black spruce merchantable tree mean DBH, and dominant black spruce mean DBH. *Rhododendron* was positively associated with black spruce regeneration and black spruce mean height (Fig. 17).

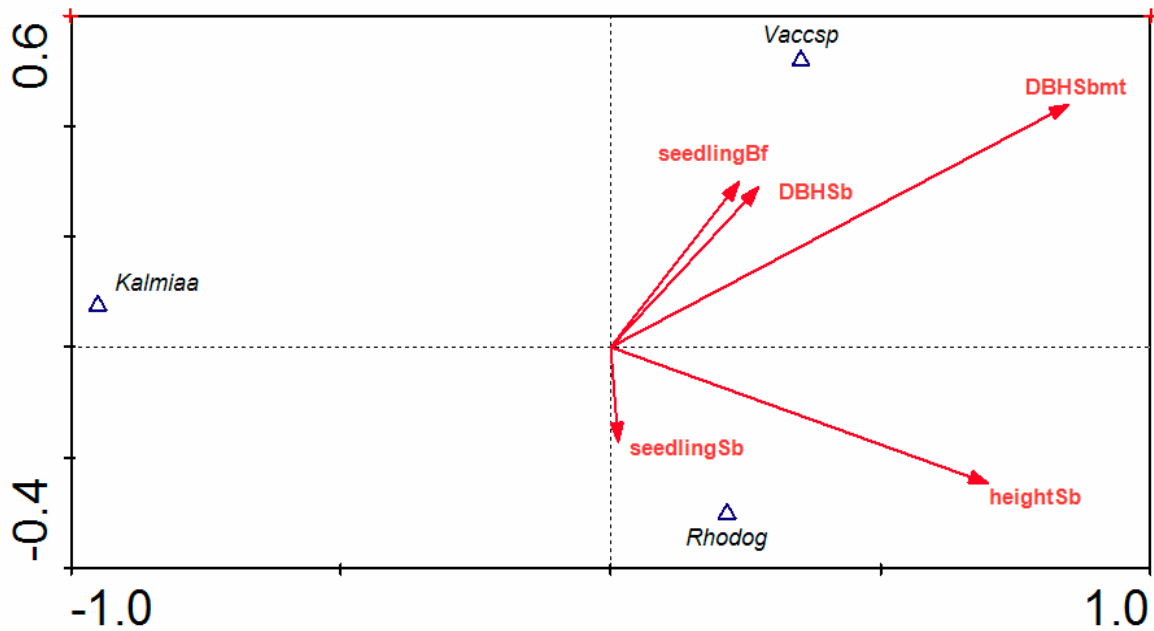


Figure 17. Canonical correlation analysis showing the position of individual ericad species according to growth parameters.

Individual ericad species, and growth variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species are indicated. Individual ericad species codes are as following: *Kalmiaa*, *Kalmia angustifolia* L.; *Rhodog*, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; *Vaccsp*, *Vaccinium* spp. Growth parameter codes are as follows: seedlingBf, regeneration of balsam fir seedling; DBHSb, black spruce diameter at breast height; DBHSbmt, black spruce merchantable tree diameter at breast height; heighthSb, black spruce height; seedlingSb, regeneration of black spruce seedlings.

5.6 Relationship between stand cover types and the presence of ericaceous shrubs

Percent cover of *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* differed among cover types ($p < .0001$, $p < .0001$, $p = 0.0003$, respectively; Tukey's test; Table 2). Their covers were consistently higher in SbSb (Total of 47 % cover for the three ericaceous shrubs) and decreased with increasing presence of balsam fir; cover decreased within SbBf (total of 15 % cover for the three ericaceous shrubs), BfSb (total of 1 % cover for the three ericaceous shrubs), and BfBf (total of 4 % cover for the three ericaceous shrubs) (Fig. 9).

The typology formulated by the MRNQ for the study region includes twelve types, according to locality, site physical characteristics (soil texture and drainage), forest type, and vegetation composition. *Rhododendron* cover tended to be higher in types RE10, RE21, RE11, RE20, and RE22, RE25, and was significantly lower on types RE12, RS22, RS25, RS20, and RS2A respectively ($p = 0.0003$). *Vaccinium* cover was highest in RE21, RE10, RE11, and RE20, and significantly lower in RS25, RE25, RS22, and RS2A respectively ($p < .0001$). Finally, *Kalmia* mean cover was highest in RE11, RE12, and RE10, and significantly lower in RE21, RE25, RS20, RE22, RS22, RS25, and RS2A respectively ($p < .0001$) (Table 6).

Table 6. Individual ericad species mean percent cover for ecological site types defined by the MRNQ (Ministère des ressources naturelles du Québec) typology (n = 97).

Mean cover (%)	Ecological types						
	RE10	RE11	RE12	RE20	RE21	RE22	RE25
<i>Rhododendron</i>	50 b	29 ab	8 a	27 ab	34 ab	19 ab	18 ab
<i>Vaccinium</i>	12 ab	12 ab	11 ab	12 ab	23 b	9 ab	4 a
<i>Kalmia</i>	18 ba	35 b	20 bc	12 ba	9 ba	6 ba	9 ba
Total (%)	80	76	39	51	66	34	31
N	1	3	2	3	9	35	5

<i>Following...</i>	RS20	RS22	RS25	RS2A	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Rhododendron</i>	0 a	6 a	4 a	0 a	3.82	0,0003
<i>Vaccinium</i>	8 ab	3 a	5 a	0 a	5.97	< .0001
<i>Kalmia</i>	9 ba	1 a	0 a	0 a	4.57	< .0001
Total (%)	16	10	9	0		
N	5	21	1	12		

Note: Ecological types are as following:

RE10, black spruce-lichen type, shallow soil, variable soil texture, xeric to hydric drainage;

RE11, black spruce-lichen type, shallow to deep soil, coarse soil texture, xeric-mesic drainage;

RE12, black spruce-lichen type, thin to deep soil, medium soil texture, mesic drainage;

RE20, black spruce-feathermoss or -ericad type, shallow soil, variable soil texture, xeric to hydric drainage;

RE21, black spruce with feathermoss or ericad species, shallow to deep soil, coarse soil texture, xeric-mesic drainage;

RE22, black spruce stand with feathermoss or ericad species, shallow to deep soil, medium soil texture, mesic drainage;

RE25, black spruce stand with feathermoss or ericad species, shallow to deep soil, medium texture, subhydric drainage;

RS20, balsam fir/black spruce type, shallow soil, variable soil texture, xeric to hydric drainage;

RS22, balsam fir/black spruce type, shallow to deep soil, medium soil texture, mesic drainage;

RS25, balsam fir/black spruce type, shallow to deep soil, medium soil texture, subhydric drainage;

RS2A, balsam fir/black spruce stand, with seepage.

Values with the same letter (comparing percent cover among ecological site types) are not significantly different, Tukey's test ($\alpha = 0.05$).

The typology recently formulated for the same study region was composed of six types (MSc thesis, Côté 2006) according to species composition, tree state (health), and stand diameter structure. *Rhododendron* mean percent cover was higher within Types 5, 2, and 1, and significantly lower in Types 4, and 6. *Vaccinium* percent cover was higher in Types 5, 6, 2, and 1, and lower in Type 4. *Kalmia* cover was higher in Type 5 and significantly lower in Type 4 (Table 7).

Table 7. Individual ericad species mean percent cover for ecological site types defined in typology of Côté (2006) (n = 97).

Mean cover (%)	Ecological types						F	p
	1	2	3	4	5	6		
<i>Rhododendron</i>	22 b	24 b	11 ab	2 a	27 b	0 a	5,4	0,0002
<i>Vaccinium</i>	10 b	12 b	6 ab	1 a	13 b	13 ab	6,5	< .0001
<i>Kalmia</i>	13 bc	8 abc	3 ab	0 a	17 c	8 abc	4,8	0.0006
Total (%)	45	44	20	3	57	21		
N	14	27	23	24	7	2		

Notes: Ecological types are as following: Type 1, young even-aged black spruce stands; Type 2, even-aged black spruce stands; Type 3, uneven-aged black spruce-balsam fir stands; Type 4, uneven-aged balsam fir-black spruce stands; Type 5, open black spruce stands; and Type 6, non-regenerated black spruce/balsam fir stands. Values with the same letter (comparing percent cover among ecological site types) are not significantly different, Tukey's test ($\alpha = 0.05$).

Type 1 was represented by young even-aged SbSb stands originating from fire or other intense perturbations. Type 2 was even-aged SbSb stands that were older than those in Type 1. Few balsam fir were found in this second group. Type 6 consisted of non-regenerated SbBf stands; regeneration was lacking and was composed mainly of balsam fir. Type 3 was uneven-aged black spruce-balsam fir stands (SbBf) dominated by balsam fir regeneration. Type 4 was uneven-aged balsam fir-black spruce stands (BfSb). This type was the oldest and was positively associated with class B density (canopy closed at 61-80 %). Balsam fir regeneration was predominant (MSc thesis, Côté 2006). Type 5 was represented by an open black spruce (SbSb) stands, closely related to density class D (canopy closed at 25-40 %). Most natural gaps were the consequence of natural perturbations rather than tree mortality (Côté 2006).

The mean percent cover of *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* within stand age classes was evaluated (Table 8). Only the percent cover of *Rhododendron* varied with age of black spruce stands, showing higher cover with increasing age of this stand cover type ($p = 0.0115$).

Table 8. Individual ericad species cover in relation to age class of stand cover type.

Black spruce stands (SbSb)				
Age categories	N	<i>Rhododendron</i> cover (%)	<i>Vaccinium</i> cover (%)	<i>Kalmia</i> cover (%)
50	2	10 a	16	2
70	6	19 a	6	7
90	9	6 a	7	15
120	36	31 b	14	10
p		0.0115	0.1654	0.5223
SbSb mean age =126 years old				

Black spruce/balsam fir stands (SbBf)				
Age categories	N	<i>Rhododendron</i> cover (%)	<i>Vaccinium</i> cover (%)	<i>Kalmia</i> cover (%)
50	1	0	1	0
70	1	0	0	0
120	15	6	7	3
p		0.7121	0.3833	0.7901
SbBf mean age =148 years old				

Balsam fir stands (BfBf)				
Age categories	N	<i>Rhododendron</i> cover (%)	<i>Vaccinium</i> cover (%)	<i>Kalmia</i> cover (%)
70	1	0	0	0
90	2	0	0	0
120	15	3	1	0
p		0.8641	0.7876	0.9151
BfBf mean age =142 years old				

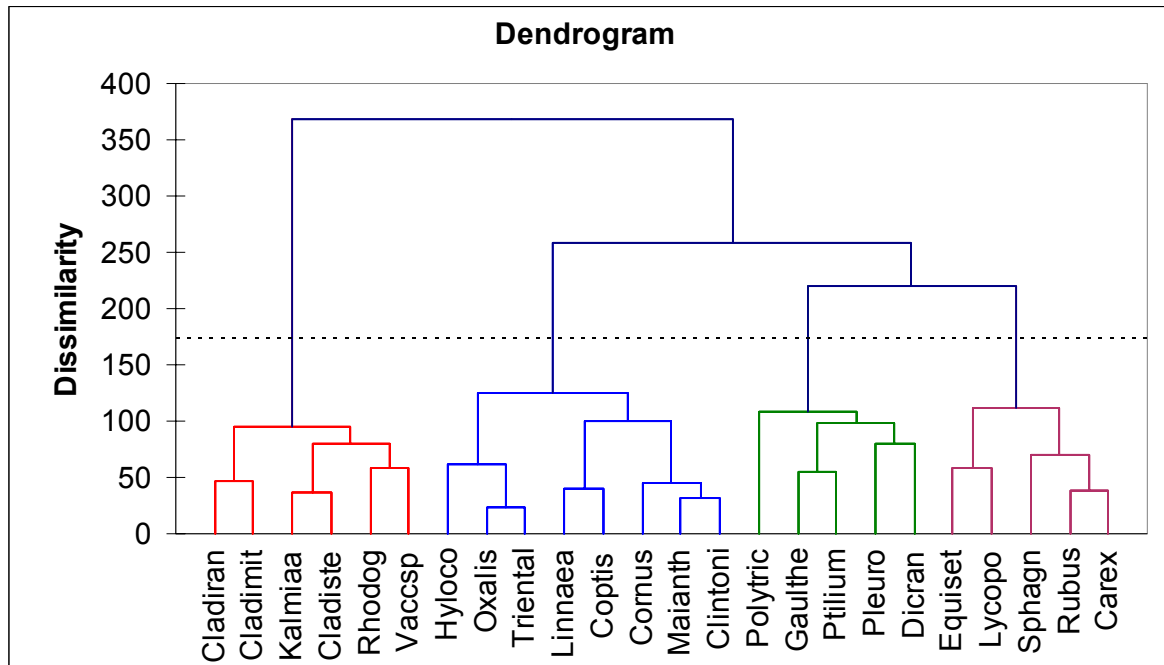
Note: Mean percent cover of individual ericad species were evaluated according to age class within black spruce, black spruce/balsam fir, and balsam fir stand cover types. Values with the same letter are not significantly different (comparing percent cover among age classes), Tukey's test ($\alpha = 0.05$). BfSb was not included due to low number of observations.

5.7 Vegetation associations in the North Shore forests

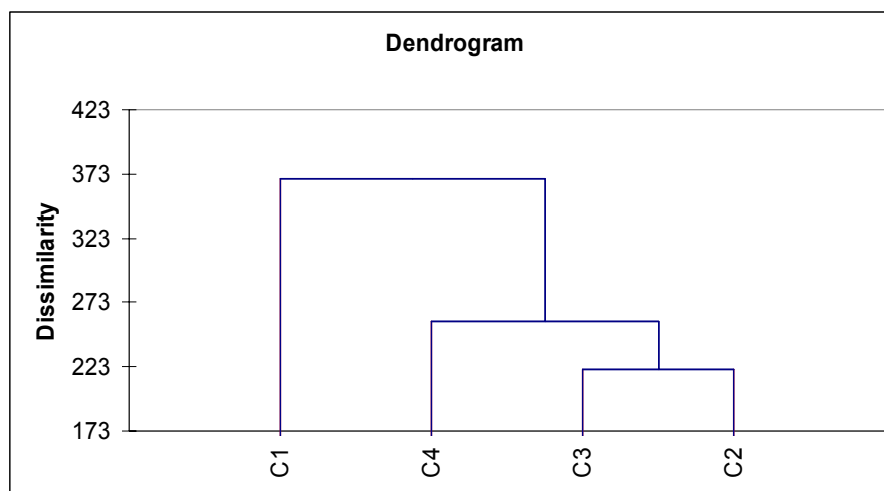
5.7.1 Cluster analysis

Four plant groups were identified (Fig. 18.a). The dotted line represents truncation and allows the identification of four plant associations (Fig. 18.ab). The first group (Ericad and lichen group) was composed of ericaceous species (*Kalmia*, *Rhododendron*, and *Vaccinium*) and lichen species (*Cladina stellaris*, *C. mitis*, and *C. rangiferina*). The second group (Equisetum group) was composed of *Sphagnum* spp., *Rubus chamaemorus*, *Equisetum* spp., *Lycopodium* spp., and *Carex* spp. The third group (Moss group) was composed of an ericad: *Gaultheria hispidula* and four bryophytes: *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* spp. and *Polytrichum* spp. The fourth group (Herb group) was composed mainly of boreal herb species: *Clintonia borealis*, *Trientalis borealis*, *Maianthemum canadense*, *Linnaea borealis*, *Coptis groenlandica*, *Oxalis montana*, *Cornus canadensis* and one bryophyte, *Hylocomium splendens* (Fig. 18.c).

a)



b)



c)

Central objects and their group				
1	Kalmiaa: Ericad and lichen group			
2	Equisetum: Equisetum group			
3	Dicran: Moss group			
4	Linnaea: Herbs group			

Classes	1	2	3	4
Objects	6	5	5	8
Sum of weight	6	5	5	8
Intra-class variance	9587,120	10046,204	9801,434	10333,775
Barycentre minimal distance	72,663	67,965	70,917	64,464
Barycentre mean distance	88,922	88,964	87,666	93,629
Barycentre maximale distance	100,087	98,019	108,293	111,869
	Kalmiaa	Rubus	Gaulthe	Cornus
	Rhodog	Carex	Pleuro	Maianth
	Vaccsp	Sphagn	Polytric	Oxalis
	Cladiste	Equiset	Dicran	Linnaea
	Cladiran	Lycopo	Ptilium	Clintoni
	Cladimit			Coptis
				Triental
				Hyloco

Figure 18. Dendrogram obtained by clustering 23 plant species based on their dissimilarity (Euclidean distance, Ward method, and hierarchical cluster).

a) Cluster dendrogram presents groups of plant species, and then sub-groups. b) The dotted line presents truncation and allows the identification of four homogeneous groups. c) Plant classification in groups. Plant codes are as follows: Kalmiaa, *Kalmia angustifolia* L.; Rhodog, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; Vaccsp, *Vaccinium* spp.; Cladiste, *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo; Cladiran, *Cladina rangiferina* (L.) Nyl.; Cladimit, *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich; Rubus, *Rubus chamaemorus* L.; Carex, *Carex* spp.; Sphagn, *Sphagnum* spp.; Equiset, *Equisetum* spp.;

Lycopo, *Lycopodium* spp.; Gaulthe, *Gaultheria hispidula* L. Mühl.; Pleuro, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.; Polytric, *Polytrichum* spp.; Dicran, *Dicranum* spp.; Ptilium, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.; Cornus, *Cornus canadensis* L.; Maianth, *Maianthemum canadense* Desf.; Oxalis, *Oxalis montana* Raf.; Linnaea, *Linnaea borealis* L.; Clintoni, *Clintonia borealis* (Ait.) Raf.; Coptis, *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern.; Triental, *Trientalis borealis* Raf.; Hyloco, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. Each group of plants had an identifying color, which is used for their identification on correlation circles (PCA).

5.7.2 Plant groups and stand cover types

Stand distributions among plant groups are presented on figure 19. The first two principal components of the PCA explained 32 % of the variation in plant species. The first PC represents 19.9 % of the variation and the second PC represents 12.1 % of the variation. On the negative side of the first PC, and on the positive side of the second PC, we found the Ericad and lichen group. This group was associated with SbSb stands. On the positive side of the first PC, and the positive side of the second PC, we found the Equisetum group, located between SbSb and BfBf stands. On the positive side of the first PC and the negative side of the second PC, we found the Herb group, which was associated with BfBf stands. The third group (Moss group) was situated on the negative side of the first PC and the negative side of the second PC, more closely associated with SbBf stands.

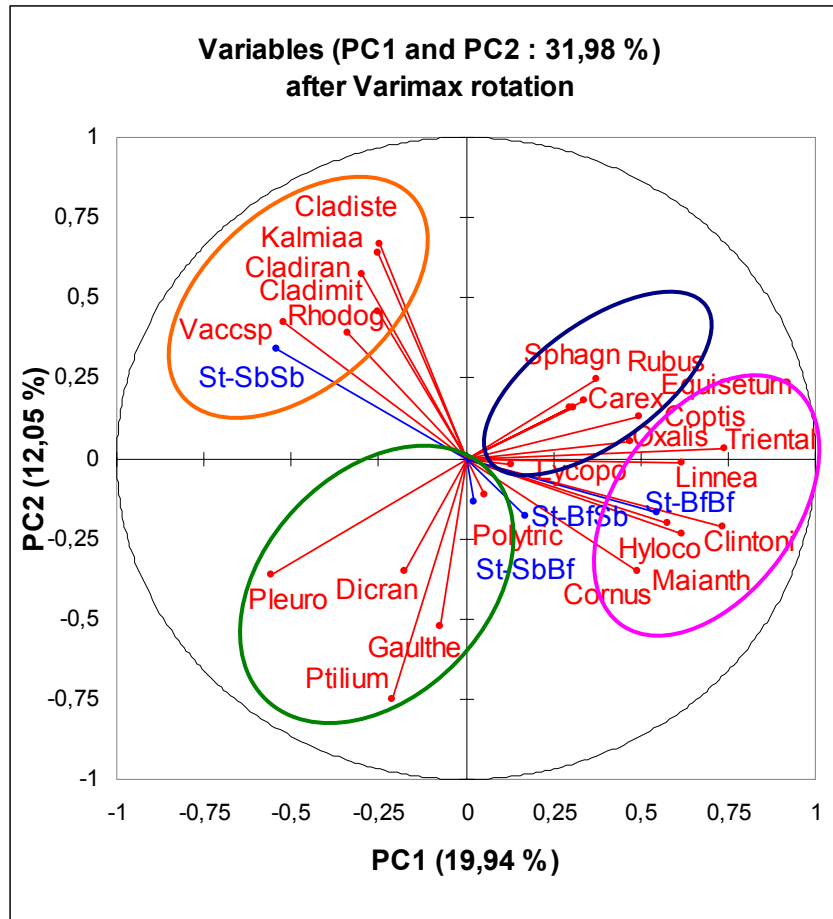


Figure 19. Principal component analyses of plant species according to stand cover types.

Plant codes are as following: Kalmiaa, *Kalmia angustifolia* L.; Rhodog, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; Vaccsp, *Vaccinium* spp.; Rubus, *Rubus chamaemorus* L.; Gaulthe, *Gaultheria hispidula* L. Mühl.; Cornus, *Cornus canadensis* L.; Clintoni, *Clintonia borealis* (Ait.) Raf.; Carex, *Carex* spp.; Triental, *Trientalis borealis* Raf.; Coptis, *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern.; Linnea, *Linnaea borealis* L.; Maianth, *Maianthemum canadense* Desf.; Oxalis, *Oxalis montana* Raf.; Ptilium, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.; Hyloco, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.; Pleuro, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.; Polytric, *Polytrichum* spp.; Dicran, *Dicranum* spp.; Sphagn, *Sphagnum* spp.; Equisetum, *Equisetum* spp.; Lycopo, *Lycopodium* spp.; Cladiste, *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo; Cladiran, *Cladina rangiferina* (L.) Nyl.; Cladimit, *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich. Stand cover type codes are as following: St-SbSb, black spruce type; St-SbBf, black spruce/balsam fir; St-BfSb, balsam fir/black spruce; St-BfBf, balsam fir. Colored ellipses were made by hand and regroup vegetation species in their plant group according to cluster analysis.

5.7.3 Plant groups and environmental variables

Biplots of plant groups and soil texture permitted to see the plant associations with regards to the soil texture (Fig. 20). The Ericad and lichen group was associated with sandy soil, the *Equisetum* group with no particular soil texture (organic layer more important) and the Moss group with fine texture (silt loam soil). The Herb group was most closely associated with intermediate soil textures (loam, sandy loam).

The ordination of species gives rise to clusters corresponding to habitat characteristics (Fig. 21). On the left side of the axis 1, we found the Ericad and lichen group associated with canopy openness, sandy soil, low-fertility soils and SbSb stands. On the opposite side of axis 1, still at the top of the second axis, we found the Herb group associated with relatively higher humus pH, mineral soil with higher CEC, higher exchangeable bases, older stands, a more humid soil, and BfBf stands. Between those two groups, we found the *Equisetum* group associated with greater humus depth, mineral soil with relatively higher base saturation, exchangeable acidity, and humus phosphorus, situated between SbSb stands and BfBf stands. On the lower side of axis 2, we found the Moss group associated with high humus total K, greater site slope, greater silt and clay in the mineral soil, deeper mineral soils, SbBf stands and BfSb stands.

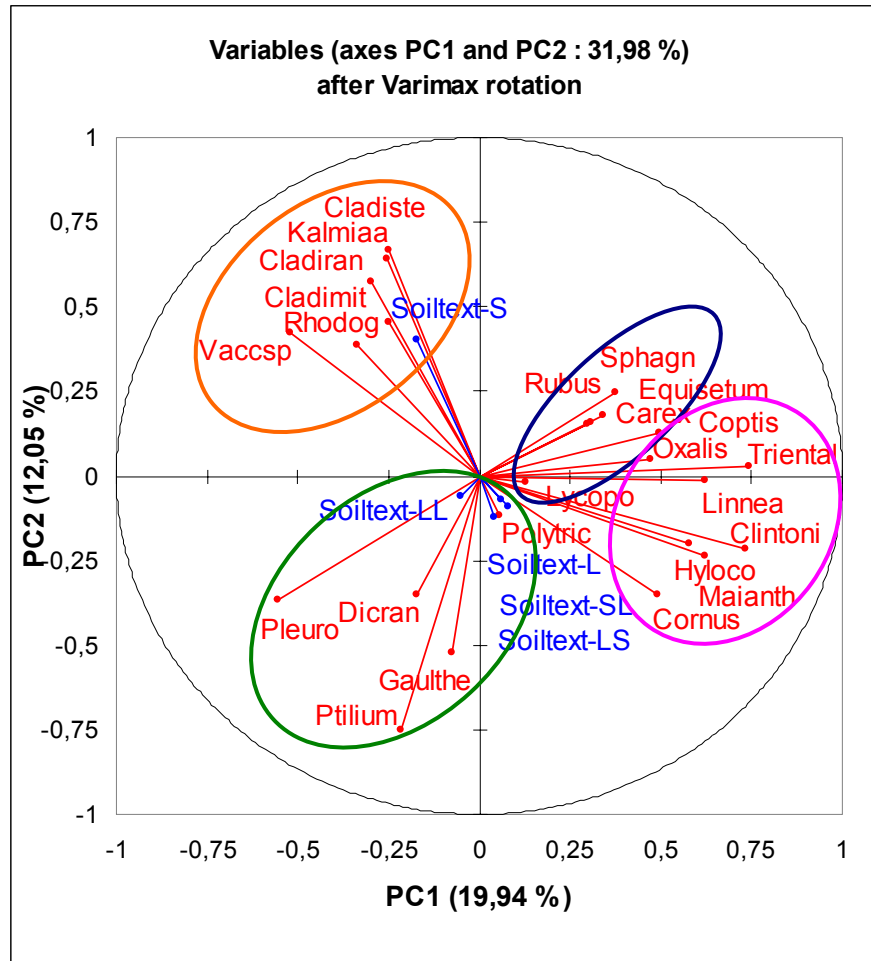


Figure 20. Principal component analyses of plant species according to soil texture.

Plant codes are as following: Kalmiaa, *Kalmia angustifolia* L.; Rhodog, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; Vaccsp, *Vaccinium* spp.; Rubus, *Rubus chamaemorus* L.; Gaulthe, *Gaultheria hispidula* L. Mühl.; Cornus, *Cornus canadensis* L.; Clintoni, *Clintonia borealis* (Ait.) Raf.; Carex, *Carex* spp.; Triental, *Trientalis borealis* Raf.; Coptis, *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern.; Linnea, *Linnaea borealis* L.; Maianth, *Maianthemum canadense* Desf.; Oxalis, *Oxalis montana* Raf.; Ptilium, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.; Hyloco, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.; Pleuro, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.; Polytric, *Polytrichum* spp.; Dicran, *Dicranum* spp.; Sphagn, *Sphagnum* spp.; Equisetum, *Equisetum* spp.; Lycopo, *Lycopodium* spp.; Cladiste, *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo; Cladiran, *Cladina rangiferina* (L.) Nyl.; Cladimit, *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich. Soil texture codes are follows: Soiltext-S, sand; Soiltext-L, loam; Soiltext-SL, loamy sand; Soiltext-LS, sandy loam; Soiltext-LL, silt loam. Colored ellipses were made by hand and regroup vegetation species in their plant group according to the cluster analysis.

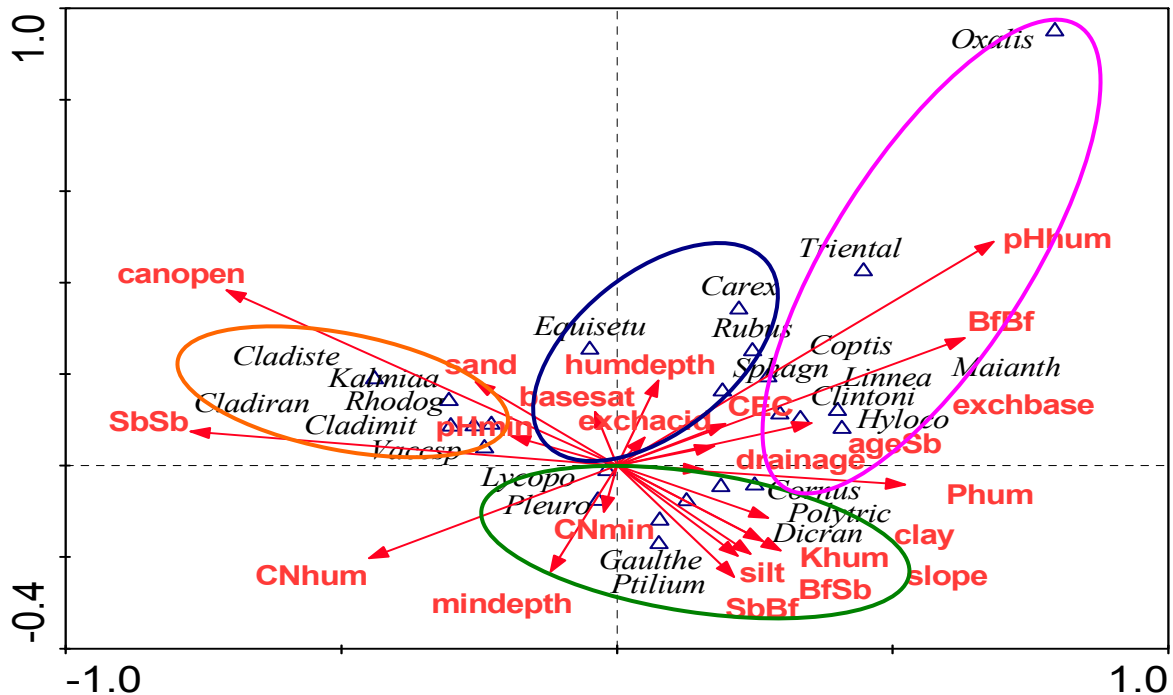


Figure 21. Canonical correlation analysis showing the position of plants according to their environmental and soil requirements.

Plants, environment, and soil variables estimated to be significantly correlated ($p < 0.05$) with one of the individual ericad species are indicated. Plant codes are as following: *Kalmiaa*, *Kalmia angustifolia* L.; *Rhodog*, *Rhododendron groenlandicum* (Oder) Kron and Judd.; *Vaccsp*, *Vaccinium* spp.; *Rubus*, *Rubus chamaemorus* L.; *Gaulthe*, *Gaultheria hispidula* L. Mühl.; *Cornus*, *Cornus canadensis* L.; *Clintoni*, *Clintonia borealis* (Ait.) Raf.; *Carex*, *Carex* spp.; *Triental*, *Trientalis borealis* Raf.; *Coptis*, *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern.; *Linnea*, *Linnaea borealis* L.; *Maianth*, *Maianthemum canadense* Desf.; *Oxalis*, *Oxalis montana* Raf.; *Ptilium*, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.; *Hyloco*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.; *Pleuro*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.; *Polytric*, *Polytrichum* spp.; *Dicran*, *Dicranum* spp.; *Sphagn*, *Sphagnum* spp.; *Equisetu*, *Equisetum* spp.; *Lycopo*, *Lycopodium* spp.; *Cladiste*, *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo; *Cladiran*, *Cladina rangiferina* (L.) Nyl.; *Cladimit*, *Cladina mitis* (Sandst.) Hustich. Environmental variable codes are as follows: drainage; humdepth, humus thickness; mindepth, mineral soil depth; ageSb, black spruce age; canopen, canopy openness; slope. Nutrients codes are as following: sand; Phum, humus total phosphorus; pHhum, humus pH; Khum, humus total potassium; clay; exchbase, exchangeable bases; exchacid, mineral soil H⁺; CEC, cation exchange capacity; silt; CNhum, humus C:N ratio; CNmin, mineral soil C:N ratio; basesat, base saturation; pHmin, mineral soil pH. Stand cover type codes are as following: SbSb, black spruce; SbBf, black spruce/balsam fir; BfSb, balsam fir/black spruce; BfBf, balsam fir. Colored ellipses were made by hand and regroup vegetation species in their plant group according to the cluster analysis.

6 Discussion

6.1 Stand cover type characteristics

The present study showed that black spruce (SbSb) and balsam fir (BfBf) stands frequently had opposite correlation relations with the same environmental, plant and soil variables and appeared to have different environmental and soil richness requirements. BfBf are characterized by a closed canopy, by steeper slopes, more humid soil, a deep humus layer with higher pH, and a soil richer in nutrients. In contrast, SbSb are characterized by an open canopy, deeper, drier and more nutrient-poor mineral soil, and a humus recalcitrant to decomposition (high C:N ratio). SbBf and BfSb are situated between the latter two types, closer to BfBf (Table 5, and Fig. 8).

The results are in keeping with Lavoie (1989), who studied the vegetation on mineral soil of the «Moyenne-et-Basse-Côte-Nord» boreal zone close to the present study, characterized the forest as open to closed, inhabited by moss, herbs, and dominated by black spruce and balsam fir (Lavoie 1989). *Rhododendron*, *Kalmia* and *Vaccinium* were the common ericaceous shrubs described. Black spruce stands were characterized by poor and acid soil with a boreal climatic condition. Stands opened up progressively toward the north, where lichen groups began to prevail. In this same region, Blais (2000) showed that sites with poor drainage are less fertile than those with mesic drainage. Blais (2000) also suggested that black spruce feathermoss sites on mesic till could evolve toward black spruce-*Kalmia* sites after forest harvest, where pre-established regeneration was insufficient.

6.2 The presence of ericaceous species in stands originating from natural disturbance

Results of the present study show that *Vaccinium* species (*Vaccinium angustifolium* Ait., *V. vitis-idaea* L., and *V. myrtilloides* Michx.) were found most frequently in North Shore forests, followed by *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron and Judd and *Kalmia angustifolia* L. *Rhododendron* had the highest mean cover, followed by *Vaccinium* and *Kalmia* (Table 1).

There are few studies that have similarly described the overall ericaceous community. A study by Bloom and Mallik (2004) in Newfoundland, on a site burned in 1961, reported that the dwarf shrub understory was dominated by the ericaceous species *Kalmia* (40 to 80 % cover), with presence of *Vaccinium angustifolium* (< 20 % cover), *Rhododendron canadense* (< 15 % cover) and occasionally *Rhododendron groenlandicum* (< 10 % cover). *Cladina mitis* and *C. rangiferina* typically dominated the ground surface. A forest-heath ecotone was evident on well-drained sites along the disturbance perimeter resulting in a narrow band of open black spruce-*Cladina-Kalmia* vegetation. The soil characteristics noted by Bloom and Mallik (2004) were similar to those of the present study (Table 1); soils were highly acidic (pH 3.5 to 4), they were nutrient poor (< 1 % of total nitrogen) and had negligible rates of N mineralisation ($0.1 \text{ mg kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$).

6.3 Relationships between environmental variables and the presence of individual ericad species

6.3.1 *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron et Judd

Rhododendron cover was highest in the open SbSb. It was also present but with a lower cover in denser SbSb (Table 4). Canopy openness induced by anthropic perturbations as forest clear cutting or by natural perturbations as fire or wind throw stimulates *Rhododendron* spread. It is not surprising that *Rhododendron* is found in the most open forest conditions; its growth and spread after canopy opening can be partly due to its photosynthetic rate in saturated light, which is three times higher than for black spruce (Small 1972). Its important requirement for light could explain the low presence of *Rhododendron* under a denser canopy.

We observed *Rhododendron* on sites characterized by drainage that was either relatively rapid (1-2) or slow (5-6). In other studies, *Rhododendron* has been more frequently reported on very humid sites such as peat bogs or marginally commercial forests (Vitt and Slack 1975; Munson and Timmer 1989; Lavoie et al. 2006). The positive correlation of *Rhododendron* cover with *Sphagnum* cover in the present study confirms its tolerance for higher humidity, compared to the other two ericad species (Table 5, and Fig. 15). *Rhododendron* was associated with coarse soil texture (Table 5, and Fig. 20) but could also be found on soil with a higher percentage of fines soil texture (Fig.

13). This could also contribute to explain why *Rhododendron* was observed on sites characterized by slow drainage (5-6).

Rhododendron cover was negatively correlated with silt loam soil texture, supporting observations that it tolerates nutrient-poor soil conditions (Table 5, and Fig. 13). It is not possible to say whether this is due to its poorer competitive ability on more fertile sites, or a true preference for lower fertility. *Rhododendron* keeps its leaves for two growing seasons, which allows the plant to benefit from internal cycling of nutrient elements taken up during the growing season (Chapin and Tryon 1983), and to initiate new growth without the need for nutrient uptake. As well, photosynthesis is possible for a longer period of the year when leaves are evergreen; its leaves need only two weeks after snow melting to recover green color.

In the present study, humus thickness associated with *Rhododendron* presence was between 20 to 60 cm. Calmes and Zasada (1982) reported that *Rhododendron*'s roots are generally found between 15 and 20 cm under surface, without exploitation of the mineral soil under humus layer. According to this present study, *Rhododendron* was common on acid, mor humus and on soils characterized by coarse or medium mineral soil texture.

6.3.2 *Vaccinium* spp.

Vaccinium spp. cover increased with opening up of the canopy (Fig. 11) and was low in stands were balsam fir dominated (Fig. 9). These stands were denser and soils were more fertile compared to black spruce stands (Fig. 8.ab). As observed for *Rhododendron*, *Vaccinium* was mostly found in open SbSb (Fig. 10). Bloom and Malik (2004) also associated increasing cover of *Rhododendron* and *Vaccinium* with open heath conditions. In the present study, *Vaccinium* was negatively associated with the presence of *Equisetum* and *Lycopodium*, which are both found in denser balsam fir-dominated stands (Fig. 19). *V. myrtilloides* has the ability to modify its leaf morphology and biomass allocation in response to change in understory irradiance (Moola and Mallik 1998). Plasticity of biomass allocation has been suggested to enhance the ability of shade tolerant species to survive for long periods under low light condition (Chazdon 1985; Messier and Kimmins 1992) and may explain rapid spread of species such as *Vaccinium* after canopy opening.

Vaccinium species were most strongly associated with acidic, nutrient-poor soil with coarse texture (Fig. 12). Nevertheless, we observed *Vaccinium* on sites characterized by a range of drainage (1 to 5). This ericad could also be found on slopes, which suggests that it tolerates occasional seepage and increased soil humidity. *Vaccinium* spp were also associated with deeper mineral soil (Fig. 15), which are likely fluvioglacial plains in the region studied. Unlike the two other ericads, *Vaccinium* spp were associated with important concentration of P and K in the humus layer (Fig. 13), however we are not able to explain this association without further study.

6.3.3 *Kalmia angustifolia* L.

Kalmia was associated with the presence of *Rhododendron* and *Cladina stellaris* in open black spruce cover types, and practically absent of BfBf (Tables 2 and 5; Figs. 9 and 19). *Kalmia* was negatively correlated to slope, stand maturity, and soil humidity (Table 5, and Fig. 15). Moreover, correlation analyses shown that balsam fir presence was greater on slopes, (Fig. 8.b) as also found by Blais (2000). *Kalmia* cover was higher in stands of 90 yr, and decreases with stand age. *Kalmia angustifolia* has been observed to have a higher leaf area index, above-ground productivity and seed viability under partial shade of black spruce, with intermediate levels of light availability (Mallik 1994; Bloom and Mallik 2004). Moreover, in older forest, high plant cover and multi-layer vegetation, including non-merchantable trees, can induce a greater competition for resources than in younger forest. Interaction between plants can occur both horizontally in the same vegetation layer and vertically between different plant layers (Shevtsova et al. 1995). The quantity of available light that reaches the soil is reduced, and soil humidity may increase. These effects may explain the decrease of *Kalmia* cover in older forest and its higher cover on easterly-exposed sites, where the vegetation layer could be less opaque (Fig. 15).

Kalmia was negatively correlated to sandy loam soil and soil high in clay (Table 5). Soil particle size influences both drainage and nutrient availability. The capacity of soil to retain nutrients depends largely on the presence of clay particles, which have a high cationic exchange capacity compared to sand. Sandy loam soils are generally less acid, higher in nutrients, and have better water retention capacity compared to soil with sandy or loamy sand texture. *Kalmia* root growth is well supported by coarse soil, poor in nutrients, well-drained and acid (Hall et al. 1973). Jobidon (1995) also reports that *Kalmia* is common to coarse soil, well-drained and acid but tolerates humid soil such as in peat bogs. We did not observe this association with higher soil

humidity in North Shore forests, where *Kalmia* was mainly associated with dry sites (class 0 and 1). *Kalmia* had a stronger association with coarse soil texture than the two other ericaceous shrubs (Fig. 13).

This present study showed that the ideal habitat for *Kalmia* is represented by an open 90 yr-old black spruce on poor and dry soil. *Kalmia* reabsorbs a high proportion of N, P, and K before leaves fall (Small 1972) and this characteristic allows their persistence on soil poor in N and P. *Kalmia* cover increases with the opening of the canopy, but this species also tolerates shade (Mallik 1994). Several studies (Hall 1955; van Nostrand; Waa 1982 in Jobidon 1995) have shown that if *Kalmia* is present in the site before perturbation, even in low quantity, the canopy opening will stimulate *Kalmia* invasion. Nevertheless, the invasion probability decreases if *Kalmia* was absent from stand before the harvest (Richardson 1979).

In boreal forest of eastern Quebec, we know that the interval between two successive fires can exceed tree species longevity (Ruel 2003; Pham et al. 2004). Black spruce longevity is between 170-200 years, but it is common to observe blowdown as early as 80-100 years old (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 1996). During this period, trees decay and eventually fall, contributing to an irregular and diversified stand structure. Stands are also characterized by large snags, woody debris on the ground, a well-developed low shrub stratum, and a thick humus layer. The accumulation of organic matter affects the humidity and the nutrient availability of the surface horizon (Page 1976).

An important cover of *Rhododendron*, *Kalmia*, and *Vaccinium* was found in the majority of open black spruce stands (60 to 90 % stand canopy openness; Fig. 11). However, these species were also present in denser stands, suggesting a potential problem with ericaceous shrubs after canopy removal during harvest. In the North shore region of Quebec, harvest with protection of the regeneration and soil (CPRS) is the practice most often employed on black spruce stands. However, this practice opens the canopy to almost full light, and under these conditions, the photosynthetic rate of ericaceous species increase considerably (Wallsdtedt et al. 2002). *Kalmia* photosynthetic rate was measured to be also two times higher than that of black spruce (Small 1972), under full light in bog conditions. Many ericaceous understory plants such as *Rhododendron groenlandicum* (Inderjit and Mallik 1996), *Kalmia angustifolia* (Mallik 1994), *Vaccinium angustifolium* (Anonyme 2006b) and *Gaultheria shallon* (Preston 1999) exhibit vigorous growth and spread following disturbance such

as fire or harvest. These species respond to overstory removal with a survival strategy that promotes rapid site colonization and resistance to invasion by other species (Moola and Mallik 1998). Their capacity to increase allocation of biomass to organs that maximize the capture of above and below-ground resources contributes to their success.

In conclusion, *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* were associated with open black spruce stands (Fig. 9) characterized by forest humus that was characterised by a high humus C:N, and by an acid and nutrient-poor mineral soil (Fig. 21). Although a majority of our sites were mesic, *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* percentage cover were higher on dry sites or humid soil (only for *Rhododendron*) (Figs. 14, and 15). Canopy openness, stand cover type, soil texture and plant indicators are environmental factors that help to explain ericaceous presence in the uneven-aged forests of the North shore region of Quebec.

6.4 Regeneration and tree growth in relation to ericaceous species presence

Our results show that individual ericad shrub species (*Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia*) inhibit tree growth and regeneration (Fig. 16). Results also suggest that *Kalmia* had a stronger inhibitory effect on regeneration and tree growth than *Rhododendron* and *Vaccinium* (Fig. 17). Studies of the mechanisms of this negative effect have often been carried out with seedlings, either under field or control conditions. Yamasaki et al. (1998) showed that *Kalmia* is very well adapted to poor and acidic sites and may therefore compete with black spruce seedling for site resources. This latter study also demonstrated that *Kalmia* inhibits black spruce seedling growth, decreases needle nutrient concentration, root growth and negatively affects ectomycorrhizal relations. Studies by Titus et al. (1995a) and Zhu and Mallik (1994) showed that secondary compounds produced by *Kalmia* can inhibit root inoculation of black spruce seedlings by mycorrhizal fungi. More studies of the precise mechanisms of competition by *Rhododendron* and *Vaccinium* are needed to better understand their negative effect on tree regeneration and growth.

6.5 Relationship between stand cover types and the presence of ericaceous shrubs

Our analyses showed that ericad species had higher percent covers in stands composed of black spruce (Table 2). These stand types are characterized by a relatively open canopy, flat ground, coarse soil texture, mesic drainage, acid soil poor in nutrients, and the presence of lichens in addition to ericad species (Figs. 8, 19, and 21). Otherwise, ericad species ground cover was low in stands dominated by balsam fir (Fig. 9). These latter stands were denser (closed canopy) and found mainly on slopes. Drainage was slower, the humus pH was less acidic compared to black spruce stands, the humus was also richer in P, in exchangeable bases, and had a lower C:N ratio (Fig. 8.ab).

Within the MRNQ site typology, mean percent cover of ericads was consistently high in types RE10 and RE11 (all three species) (Table 6). The first type is a black spruce-lichen forest on shallow and variable soil textured, with xeric-hydric drainage. The second type is a black spruce-lichen forest on coarse-textured soil, with xeric-mesic drainage. These represent the types where we consistently found higher cover of ericads in the North Shore forests. These results support the idea that ericad species are associated with SbSb with a lichen understory, on coarse soil texture with a xérique to mesic drainage. The mean percentage cover of ericads was lower in types RS20, RS22, RS25, and RS2A (Table 6). They represent types of BfSb forests on medium soil texture and mesic to hydric drainage (MNRQ 2003). Sites with seepage (RS2A) were characterized by consistently low percent cover of ericads.

Since the typology of Côté (2006) was developed using the same data set as the present study, relationships with this typology are somewhat clearer. Type 5 was characterized by a high cover of all ericad species, which is consistent, since these are relatively open black spruce stands, according to this structure-based typology (Table 7). However, cover was also high in younger even-aged black spruce stands (Types 1, and 2). For all three species, there was low affinity for Type 4, which is dominated by balsam fir. There was no significant indication that ericads were higher in younger stands (less time since last fire disturbance) (Table 7).

In conclusion, these three stand typologies showed the same trends; ericad species are found in open stands dominated by black spruce and percent cover decreases with the increase of balsam

fir presence. We conclude that edaphic characteristics and stand cover types are main modulators of ericad species presence.

6.6 Vegetation associations in the North Shore forests

6.6.1 Plant indicators

Species composition can be used to assess potential site productivity, environmental limitations, and species suitability (Smith et al. 1997; Blais 2000). The underlying principle is that understory plants are more sensitive to variability in site factors reflecting the nutrient and water status of the soil than are large trees. This mode of classification seems to be most successful where climatic conditions are restrictive, as it is in the boreal forests (Smith et al. 1997).

6.6.2 Ericad and lichen group

The first group was composed of ericaceous species: *Kalmia angustifolia*, *Rhododendron groenlandicum*, *Vaccinium* spp (*V. angustifolium*, *V. myrtilloides*, *V. vitis-idaea*), and lichen species (*Cladina stellaris*, *C.rangiferina*, *C. mitis*) (Fig.18.c). This group is associated with open black spruce stands with xeric to mesic, sandy and acid soil, poor in nutrients (Figs. 19, 20, and 21; Rouleau et al. 1990). The type of deposit could be coarse till or fluvioglacial. Older black spruce stands, where tree mortality makes openings, are typically characterized by this group of plants, which has a strong affinity for light. Their frequency decreases with the deterioration of drainage conditions and this group is absent in presence of oblique drainage. *Cladonia* and ericads had a higher percent cover on drier sites (Figs. 14, and 21). According to previous studies in undisturbed forests of the North Shore region (Lafond 1960 and Linteau 1955 in Blais 2000), the black spruce-ericad site type is found on a range of drainage conditions. However, Lavoie (1989) reported that *Vaccinium angustifolium*, *Cladina rangiferina* and *C. stellaris* are less competitive when environmental conditions are more favourable, compared to more extreme conditions (of drainage and nutrients).

Lichen establishment appears gradually following a first stage of ericad shrubs. Subsequently, these species create conditions that limit expansion of forest cover by inhibiting regeneration (Gagnon 1998; Côté 2003). Bloom and Mallik (2004) reported for Newfoundland that within the *Kalmia*-black spruce forest type, two sub-associations occur on mesic soils: *Kalmia* black-spruce forest and *Cladina-Kalmia* black spruce forest. Sites disturbed more frequently may succeed to *Cladina-Kalmia* barrens, without forest cover. The influence of disturbance history on conifer regeneration is suspected to be an important determinant of the specific vegetation type resulting from disturbances, such as fire and logging, which remove the forest canopy (Bloom and Mallik 2004).

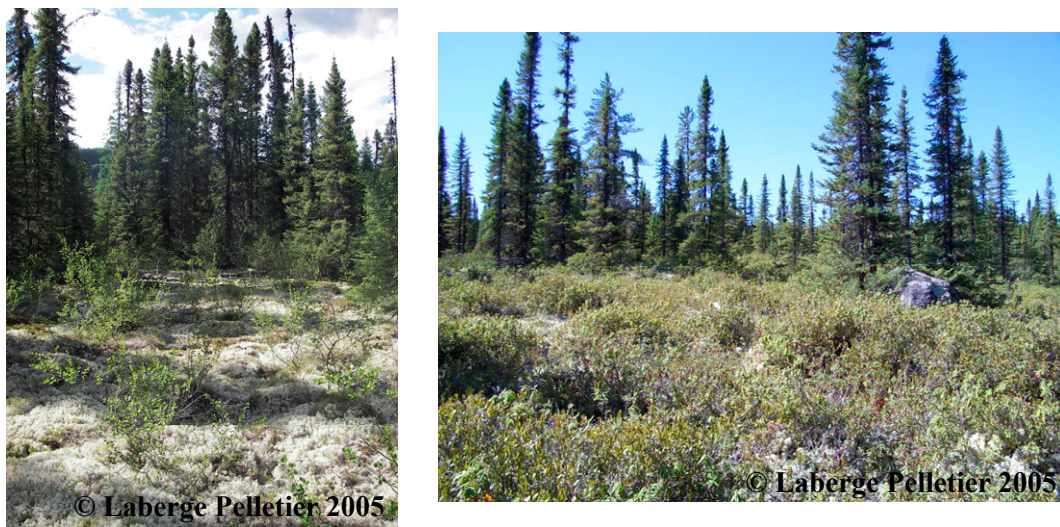


Figure 22. Ericaceous shrubs on lichen mat in open black spruce stand of black spruce-feathermoss ecological domain, north of Baie-Comeau.

6.6.3 Equisetum group

The second group was composed of *Rubus chamaemorus*, *Carex* spp., *Sphagnum* spp., *Equisetum* spp., and *Lycopodium* spp. These plants are ubiquitous species found in our study region in variable stand cover types of balsam fir. Soil fertility was intermediate in the range of North Shore sites, characterized by imperfect to poorly-drained soil without oblique drainage. Humus was acid, of low fertility and characterized by a high C:N (Figs. 19, 20, and 21). Humus thickness increases proportionally with poorer drainage (Lavoie 1989).

6.6.4 Moss group

The third group was composed of an ericad (*Gaultheria hispidula*) and four bryophytes (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum* spp., *Dicranum* spp., and *Ptilium crista-castrensis*). This group was associated with black spruce-balsam fir stands (SbBf) on fine-textured deep mineral soil, with high humus C:N. This group was more common on slopes, where the soil could benefit from seepage (Figs. 19, 20, and 21). The mixed black spruce feathermoss and balsam fir stands are generally characterized by higher fertility, as observed by Blais (2000). This forest type is relatively dense, which limits understory shrubs and herbaceous plants (Bouliane 2002). The moss species are considered sciaphile and tolerate well to moderately-well drained soil. In other regions, this group would indicate among the most productive black spruce site types (Munson and Timmer 1989).

6.6.5 Herb group

The fourth group was composed mainly of boreal herb species (*Cornus canadensis*, *Maianthemum canadense*, *Oxalis montana*, *Linnaea borealis*, *Clintonia borealis*, *Coptis groenlandica*, *Trientalis borealis*), and one bryophyte (*Hylocomium splendens*). The floristic composition of the fourth group, which is more diversified than the other groups, is an index of higher forest productivity (Gerardin 1983 in Lavoie 1989). These plants were associated with balsam fir stands (BfBf) of variable density on finer-textured soil with drainage ranging from well to poor, and oblique drainage. Humus was generally less acid and more fertile (Figs. 19, 20, and 21). *Hylocomium splendens* presence has been previously related to the quantity of woody debris on the ground rather than site quality (Blais 2000). Bloom and Mallik (2004) found a similar understory herbaceous group in boreal forest of Terra National Park, Newfoundland (*Clintonia borealis*, *Cornus canadensis*, *Maianthemum canadense*, *Trientalis borealis*, and *Coptis trifolia*).

Lavoie (1989) also regrouped plants on mineral soil sites of the «Moyenne et Basse Côte-Nord» into ecological groups. Some similarity between his regrouping and the present one are evident. For example, similar to our Ericad and lichen group, he regrouped *Vaccinium angustifolia*, *Cladina stellaris*, and *C. rangiferina*.; Black spruce, *Rhododendron groenlandicum*, and *Vaccinium vitis-idaea* formed another group; *Pleurozium schreberi*, *Abies balsamea*, *Ptilium crista-castrensis* and *Gaultheria hispidula* were grouped together, similar to our Moss group; balsam fir, *Cornus*

canadensis, *Hylocomium splendens*, and *Lycopodium annotinum* were associated, similar to our Herb group except for *Lycopodium* which was associated with the Equisetum group in the present study; *Sphagnum* spp., *Rubus chamaemorus*, *Equisetum sylvaticum*, and *Carex trisperma* formed another group, similar to our Equisetum group; finally, *Clintonia borealis*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum canadense*, *Trientalis borealis*, and *Coptis groenlandica* were associated together, which is similar to our Herb group.

Blais (2000) found that black spruce feather moss and balsam fir stands of the North Shore are characterized by higher site index (IQS), followed by black spruce-sphagnum stands, black spruce-ericad stands (medium site index), followed by black spruce feathermoss, ericads and cladonia, and finally black spruce-cladonia stands, the poorest stations. This latter study showed that on mesic sites (fluvioglacial and till), the basal area of spruce stands with ericads was significantly lower than that of black spruce feathermoss stands. *Sphagnum* and *Cladina* spp. are generally associated with *Rhododendron* and *Kalmia* invasion and can accentuate black spruce regeneration problems and limit the growth of trees already present. As well, sphagnum growth pushes black spruce seedlings, forcing them to develop a root system increasingly deeper in the organic soil, which induces a real stagnation of growth (McEwen 1966). As a result, drainage classes have been reported as the main variable that determines the quality of a site, due to the particular ecological conditions of the boreal forest of the eastern part of Canada (Bélanger et al. 1995).

7 Conclusion

The first objective of the study was to quantify the presence of ericaceous species in stands originating from natural disturbance in forest ecosystems of the Quebec North Shore. Results show that 1) *Vaccinium* species (*V. angustifolium* Ait., *V. vitis-idaea* L. and *V. myrtilloides* Michx.) were most frequent in North Shore forests, followed by *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron and Judd and *Kalmia angustifolia* L.; 2) *Rhododendron* had the highest mean cover, followed by *Vaccinium* and *Kalmia*.

The second objective was to study the relationship between environmental variables and the presence of ericaceous shrubs. Results showed that the degree of canopy opening, stand type, soil texture, soil nutrient levels, soil humidity and certain companion plants were associated with the presence of ericaceous species in forests of the Quebec North Shore region. Extensive cover of *Rhododendron*, *Vaccinium*, *Kalmia* were found in association with lichens (*Cladina* spp.) in low density black spruce stands. In general, *Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia* were associated with sites characterized by high humus C:N ratio, and dry, acid, coarse-textured and nutrient-poor mineral soil. *Rhododendron* was found on a broader gradient of soil humidity, while *Kalmia* was particularly associated with drier soils. Individual ericad species (*Rhododendron*, *Vaccinium*, and *Kalmia*) were also associated with poor conifer regeneration and reduced tree growth (negative association between ericads and black spruce DBH, and height).

The third objective was to identify the most important understory vegetation associations in these forests. Species composition can be used to assess potential productivity, limitations set by environmental factors, and species suitability. Four associations were identified using cluster analysis. The Ericad and lichen group was associated with conditions of open black spruce stands with mesic, sandy and acid soil, poor in nutrients. The humus of this plant group is acid with a high C:N ratio. Ericad cover increases significantly with increased canopy openness. The Equisetum group is composed of ubiquitous species in forests intermediate between those dominated by either black spruce or balsam fir. Soil fertility was intermediate in the range of North Shore sites, while drainage was imperfect to poor, the organic layer tended to be deeper, without oblique drainage (seepage). Humus was acid, and characterized by a high C:N ratio. The Moss group was found in black spruce stands or black spruce-balsam fir stands. This group was associated with relatively

fine-textured deep mineral soil, with high humus C:N; sites were commonly on slopes. The Herb group was associated with open to closed balsam fir stands. The site quality status was higher than that of the other groups, as measured by finer soil texture, higher CEC, higher soil base cation status, higher humus pH, and oblique drainage. Sites of this group were characterized by well to poorly-drained soils. The floristic composition of this group was more diversified than the other groups, also an indication of better forest productivity.

We then evaluated our sites in the context of three different classification systems: 1) stand cover types (based on the proportion of dominant and co-dominant trees); 2) MRNF ecological types used on cover type maps from aerial photographs at 1:8000 scales (MRNQ 2003); and 3) a recently-developed forest typology for the same region (MSc thesis, Côté 2006). The general observation from this analysis is that ericad species are found in open stands dominated by black spruce, and that their percentage cover decreased with the increase of balsam fir presence. The edaphic characteristics, and stand cover types seem to be the main modulators of the ericad species presence.

The results showed that black spruce stands (SbSb) and balsam fir stands (BfBf) had different environmental and soil richness requirements in the study region. Specific associated vegetations were also identified in association with each of these cover types. Black spruce stands were characterised by important canopy openness, flat ground, the presence of *Rhododendron*, *Vaccinium* spp., *Kalmia*, and *Cladina* spp., coarse soil texture, low nutrient availability, low humus pH, and high humus C:N ratio. In contrast, balsam fir stands were dense (closed canopy) and found mainly on slopes. Humus pH was less acidic, the humus was also richer in P, in exchangeable bases, and had a lower C:N ratio compared to black spruce stands. The soil of this stand cover type was also more humid. Ericad and lichen species were associated with black spruce stands, while a more diversified floristic composition was associated with balsam fir stands. In general, results showed that cover types with black spruce dominance are characterized by lower fertility compared to those dominated by balsam fir.

7.1 Implications for management

Results of the study are consistent with previously proposed hypotheses regarding the characteristics of the environment of ericaceous shrubs in forest ecosystems of the Quebec North Shore: 1) the relative abundance of ericad species varied depending on soil conditions, 2) ericaceous shrubs were most prevalent on nutrient-poor and coarse-textured soil, 3) ericads were associated with stands characterized by greater canopy opening and 4) ericads were associated with stands characterized by an important ground lichen (*Cladina* spp.) presence. Even prior to harvest, there was a variable cover of ericad species in the black spruce stands, suggesting a potentially increasing problem with ericaceous shrubs after canopy opening following harvest. The plasticity of ericads has been used to explain their ability to survive for long periods under low light condition and then expand and spread after canopy opening. The current harvest strategy of protection of regeneration and soil (CPRS) is likely to provoke this expansion, since the canopy does open to full light conditions, where the photosynthetic rate of ericaceous species can increase considerably.

The results suggest that identification of the poor, coarse-textured soils on maps of soil deposits (e.g. fluvioglacial sands), would be useful to indicate sites vulnerable to ericad invasion. As well, lower density black spruce stands must be considered vulnerable, according to our results. Stands aimed at black spruce production on mesic stations deserve a particular attention; these sites should be treated with some caution to avoid further expansion of ericads and deterioration of site quality. Studies by Thiffault et al. (2004) suggest that scarification combined with or without fertilization may aid conifer establishment. Other options, such as maintaining a certain canopy cover, either by CPPTM, or partial cutting, in order to reduce light availability, are currently being tested (PhD thesis of F. Hébert).

Our data were able to show that the presence of ericaceous species is associated with poorer growth and regeneration of conifers, even in these mature stands. Further research into mechanisms of site degradation is recommended in order to determine the specific chemical processes driving the patterns observed. Such data are necessary to determine the landscape-level impacts of forest canopy removal on long-term species richness and productivity of black spruce-ericad stands in this region. The information from the present study will contribute to a strategy for ericad management in the region, however, integration with the forest site typology developed will be necessary to best utilize the results presented here.

Finally as an answer to the «what comes first, the chicken or the egg?» question¹; we can maintain that ericaceous shrubs colonize poor and acid soils, but their presence may also accentuate the poverty of soil. A better knowledge of the ericad autecology will permit a better management of this vegetation and will contribute to ensure forest regeneration.

1. Frequently asked question at conferences

8 Bibliographie

- Aerts, R. 1995. The advantage of being evergreen. *Tree* **10**: 402-407.
- Aerts, R. and Chapin, F.S. III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of process and patterns. *Adv. Ecol. Res.* **30**: 1-67.
- Amacher, M.C., Henderson, R.E., Breithaupt, M.P., Seale, C.L., and LaBauve, J.M. 1990. Unbuffered and buffered salt methods for exchangeable cations and effective cation-exchange capacity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **54**:1036-1042.
- Anonyme. 1999. Citing online sources: Internet. Available at http://willow.ncfes.umn.edu/silvics_manual/Volume_1/picea/mariana.htm [cited on 1999-08-30].
- Anonyme. 2006a. Citing online sources: Internet. Available at <http://fr.wikipedia.org/wiki/airelle.htm> [cited on 2006-07-14].
- Anonyme. 2006b. Citing online sources: Internet. Available at <http://www.rook.org/earl/bwca/nature/shrubs/vacciniuman.html> [cited on 2006-07-14].
- Bélangier, L., Payette, S., Morel, S., Béjin, J., Meek, P., Bertrand, L., Beauchesne, P., Lemay, S., and Pineau, M. 1995. Indices de qualité de station du sapin baumier dans le sous-domaine écologique de la sapinière à bouleau blanc humide. *For. Chron.* **71**(3): 317-325.
- Blais, M.-J. 2000. Qualité de station pour l'épinette en relation avec les caractéristiques stationnelles et végétales. Mémoire M.Sc. Faculté de foresterie et de géomatique. Université Laval, Québec. 51 p.
- Bloom, R.G., and Mallik, 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 Soil* **265**: 279-293.
- Bouliane, J. 2002. Un enjeu de la biodiversité? Les vieilles pessières noires boréales de la Côte-Nord du Québec. Mémoire M.Sc. Faculté de foresterie et de géomatique. Université Laval, Québec. 60 p.
- Bouyoucos, G.J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analyses of soils. *Agronomy J.* **54**:464-465.
- Bradley, R.L., Titus, B.D., and Preston C.P. 2000. Changes to mineral N cycling and microbial communities in black spruce humus after addition of (NH₄)₂SO₄ and condensed tannins extracted from *Kalmia angustifolia* and Balsam fir. *Soil Biol. Biochem.* **32**: 1227-1240.
- Bunnell, F.L. 1990. Reproduction of salal (*Gaultheria shallon*) under forest canopy. *Can. J. For. Res.* **20**: 91-100.
- Calmes, M.A., and Zasada, J.C., 1982. Some reproductive traits of four shrub species in the black spruce forest type of Alaska. *Can. Field Nat.* **96**:35-40.

- Camiré, C. 2002. Sol forestier-FOR-11295. Notes de cours. Université Laval, Québec. 1526 p.
- Chapin, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 233-260.
- Chapin, F.S. III. 1983. Nitrogen and phosphorus nutrition and nutrient cycling by evergreen and deciduous understory shrubs in an Alaskan black spruce forest. *Can. J. For. Res.* **13**: 773-781.
- Chapin, F.S., III, and Tryon, P.R. 1983. Habitat and leaf habit as determinants of growth, nutrient absorption, and nutrient use by Alaskan taiga forest species. *Can. J. For. Res.* **13**: 818-826.
- Chaves, N. et Escuder, J.C. 1999. Variation of flavonoid synthesis induced by ecological factors. In *Principales and Practices in Plant Ecology – Allochemicals Interactions*. Eds. Inderjit, K.M., Dakshini, M., and Foy, C.L. pp.267-285. CRC Press, Boca Raton.
- Chazdon, R.L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception two understory palm species. *Am. J. Bot.* **72**: 1493-1502.
- Côté, D. 2003. Expansion des milieux ouverts à lichens dans le domaine de la pessière à mousses. pp. 175-190. *Dans Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière*. P. Grondin et A. Cimon, coordonnateurs. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier. Québec.
- Côté, G. 2006. Élaboration d'une typologie forestière adaptée à la forêt boréale irrégulière. Mémoire M.Sc. Faculté de foresterie et de géomatique. Université Laval, Québec. 71 p.
- Damman, A.W.H. 1971. Effect of vegetation changes on the fertility of a Newfoundland forest site. *Ecol. Monogr.* **41**: 253-270.
- Flinn, M.A. et Wein, W. 1977. Depth of underground plant organs and theoretical survival during fire. *Can. J. Bot.* **55**: 2550-2554.
- Gallardo, J.F., Saavedra, J., Martin-Patino, T., and Millan, A. 1987. Soil organic matter determination. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.* **18**: 699-707.
- Grelet, G.-A., Alexander, I.J., Millard, P., and Proe, M.F. 2003. Does morphology or the size of the internal nitrogen store determine how *Vaccinium* spp. respond to spring nitrogen supply? *Func. Ecol.* **17**: 690-699.
- Hall, I.V. 1955. Floristic changes following the cutting and burning of a woodlot for blueberry production. *Can. J. Agric. Sci.* **35**:143-152.
- Hall, I.V., Jackson, L.P. and Everett, C.F. 1973. The biology of Canadian weeds. 1. *Kalmia angustifolia* L. *Can. J. Plant Sci.* **53**: 865-873.
- Heinrich, B. 1976. Flowering phenologies : bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology* **57**: 890-899.
- Houle, G. 2000. Écologie générale-BIO-10055. Notes de cours. Université Laval, Québec. 182 p.

- Howard, P.J.A., and Howard, D.M. 1993. Ammonification of complexes prepared from gelatine and aqueous extracts of leaves and freshly fallen litter of trees on different soil types. *Soil Biol. Biochem.* **25**: 1249-1256.
- Inderjit, and Mallik, A.U. 1996. Growth and physiological responses of black spruce (*Picea mariana*) to sites dominated by *Ledum groenlandicum*. *J. Chem. Ecol.* **22**: 575-585.
- Jobidon, R. 1995. Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec : revue de littérature. Dir. Rech. For. Min. Res. Nat. Qc. Mém. Rech. For. 117 p.
- Khanbabae, K., and van Ree, T. 2001. Tannins: classification and definition. *Nat. Prod. Rep. Soc. Chem.* **18**: 641-649.
- Klinka, K., Feller, M.C., et Scagel, R.K. 1982. Characterization of the most productive ecosystems for the growth of engelmann spruce [*Picea engelmanni* Parry ex. Engelm.] in Southwestern British Columbia, BC Min. For., Victoria, BC. Land Manage. Rep. No. 9. 80 p.
- Kraus, T.E.C., Dahlgren, R.A., and Zasoski, R.J. 2003a. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems- a review. *Plant Soil* **256**: 41-66.
- Kraus, T.E. C., Yu, Z., Preston, C.M., Dahlgren, R.A., and Zasoski, R.J. 2003b. Linking chemical reactivity and protein precipitation to structural characteristics of foliar tannins. *J. Chem. Ecol.* **29**: 704-729.
- Lavoie, G. 1989. Classification et répartition de la végétation des sols minéraux de la Moyenne-et-Base-Côte-Nord, Québec/Labrador. Mémoire M.Sc. Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation. Université Laval, Québec. 280 p.
- Lavoie, M., Paré, D., and Bergeron, Y. 2006. Unusual effect of controlling aboveground competition by *Ledum groenlandicum* on black spruce (*Picea mariana*) in boreal forested peatland. *Can. J. For. Res.* **36**: 2058-2062.
- Mallik, A.U. 1993. Ecology of a forest weed of Newfoundland: vegetative strategy of *Kalmia angustifolia*. *Can. J. Bot.* **71**: 161-166.
- Mallik, A.U. 1994. Autecological response of *Kalmia angustifolia* to forest types and disturbance regimes. *For. Ecol. Manage.* **65**: 231-249.
- Mallik, A.U. 1995. Conversion of temperate forests into heaths: role of ecosystem disturbance and ericaceous plants. *Environ. Manage.* **19**: 695-684.
- Mallik, A.U., and Inderjit. 2004. *Kalmia angustifolia*: Ecology and Management. *Weed Tech.* **15** : 858-866.
- Marie-Victorin, F. 1995. Flore laurentienne. Troisième édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal. 1093 p.
- McEwen, J.K. 1996. An effect of *Sphagnum* on the growth of black spruce. *For. Chron.* **42**: 175-183.

- Messier, C., and Kimmins, J.P. 1992. Growth of western red cedar seedlings in relation to microtopography, forest floor nutrient status, and fireweed and salal on clear-cut sites in coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.* **22**:273-278.
- Ministère de l'agriculture, des pêches et de l'alimentation du Québec (MAPAQ). 2005. Monographie de l'industrie du bleuet au Québec. MAPAQ, Québec. 54 p.
- Ministère des ressources naturelles du Québec (MRNQ). 2003. Guide de terrain d'identification du type écologique. Sous-domaine de la pessière à mousse de l'est. Direction des inventaires forestiers. Division classification écologique et productivité des stations. Forêt Québec, Québec. 35 p.
- Moola, F.M., and Mallik, A.U. 1998. Morphological plasticity and regeneration strategies of velvet leaf blueberry (*Vaccinium myrtilloides* Michx.) following canopy disturbance in boreal mixedwood forest. *For. Ecol. Manage.* **111**:35-50.
- Moore, R., Clark, W.D., and Vodopich, D.S. 1998. Botany, 2nd ed. WCB McGraw-Hill, New York. 919 p.
- Munson, A.D., and Timmer, V.R. 1989. Site-specific growth and nutrition of planted *Picea mariana* in the Ontario Clay Belt. I. Early performance. *Can. J. For. Res.* **19**: 162-170.
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. 1996. Manuel de foresterie. Les presses de l'Université Laval, Québec. 1428 p.
- Page, G. 1976. Quantitative evaluation of site potential for spruce and fir in Newfoundland. *For. Sci.* **22**(2): 131-143.
- Parkinson, J.A., and Allen, S.E. 1975. A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.* **6**(1): 1-11.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal of Quebec. *Can. J. For. Res.* **34**: 353-364.
- Prescott, C., Maynard, D.G., and Laiho, R. 2000. Humus in northern forests: friend or foe? *For. Ecol. Manage.* **133**: 23-36.
- Preston, C.M. 1999. Condensed tannins of salal (*Gaultheria shallon* Pursh.): a contributing factor to seedling "growth check" on northern Vancouver Island? *Plant Polyphenols 2: Chemistry, Biology, Pharmacology, Ecology*, Edited by Gross et al. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, New York. pp. 825-841.
- Prudhomme, T.I. 1993. Carbon allocation to antiherbivore compounds in a deciduous and an evergreen subarctic shrub species. *Oikos* **40**: 344-356.
- Quirion, P., and Bourbeau, P. 1996. Lexique des sciences biologiques. Coop Comptoir Sciences, Université Laval, Québec. 733 p.
- Reader, R.J. 1978. Contribution of overwintering leaves to the growth of three broad-leaved, evergreen shrubs belonging to the Ericaceae family. *Can. J. Bot.* **56**: 1248-1261.

- Reader, R.J. 1979. Impact of leaf-feeding insects on three bog ericads. *Can. J. Bot.* **57**: 2107-2112.
- Reader, R.J. 1980. Effects of nitrogen fertilizer, shade and the removal of new growth on longevity of over wintering bog ericad leaves. *Can. J. Bot.* **58**: 1737-1743.
- Richardson, J. 1979. Releasing softwood regeneration from overtopping alders. *Environ. Can. For. Serv. Newfoundland. For. Res. Cent. Inf. Rep.*N-X-169. 24 p.
- Robitaille, A., and Saucier, J-P. 1998. Paysage régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Québec. 213 p.
- Rouleau, R. et al. 1990. Petite flore forestière du Québec. Les publications du Québec, Québec. 249 p.
- Ruel, J-C. 2003. Projet de chaire de recherche CRSNG-Industrie, Sylviculture et faune de la forêt boréale. Université Laval, Québec. pp.7-31.
- Schimmel, J.P., Van Cleve, K., Cates, R.G., Clausen, R.T.P., and Reichardt, P.B. 1996. Effects of balsam poplar (*Populus balsamifera*) tannins and low molecular weight phenolics on microbial activity in taiga flooplain soil: implications for change in N cycling during succession. *Can. J. Bot.* **74**: 84-90.
- Schnitzer, M. Barr, M., et Hartenstein, R. 1984. Kinetics and characteristics of humic acids produced from simple phenols. *Soil Biol. Biochem.* **26**: 371-376.
- Shevtsova, A., Ojala, A., Neuvonen, S., Vieno, M., and Haukioja, E. 1995. Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community : annual variation and above-ground interactions with neighbours. *J. Ecol.* **83**: 263-275.
- Sims, R.A., Kershau, H.M., and Wickware, G.M. 1990. Autecology of major tree species in the north central region of Ontario. COFRDA Report 3302. Ministry of Supply and Seviles, Canada, Ministry of Natural Ressources, Ontario. pp. 29-37.
- Small, E. 1972. Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in bog plants. *Can. J. Bot.* **50** (11): 2227-2233.
- Smith, D.M., Larson, B.C., Kelty, M.J., and Ashton, P.M.S. 1997. The practice of silviculture, Applied forest ecology, 9th edition. John Wiley & Sons, Inc. 537 p.
- Soil classification working group. 1998. The Canadian system of soil classification. 3rd edition. NRC Research Press. Ottawa. 164 p.
- Stevenson, F.J. 1994. Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions. John Wiley and Sons, New York. 496 p.
- Thiffault, N., Cyr, G., Prigent, G., Jobidon, R., and Charrette, L. 2004. Régénération artificielle des pessières noires à éricacées : effet du scarifiage, de la fertilisation et du type de plants après 10 ans. *For. Chron.* **80**: 141-149.
- Thiffault, N., and Grondin, P. 2003. Envahissement des parterres de coupe par les éricacées. *Dans : Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière. Dir. Rech. For. Min. Res. Nat. Qc.* pp.103-130.

- Thiffault, N., Jobidon, R., and Munson, A. D. 2003. Performance and physiology of large containerized and bare root spruce seedlings in relation to scarification and competition in Quebec (Canada). *Ann. For. Sci.* **60**: 645-655.
- Titus, B.D., Sidhu, S.S., and Mallik, A.U. 1995a. A summary of some studies on *Kalmia angustifolia* L. encroachment on disturbed sites in central Newfoundland. *In: The scientific challenge of our changing environment. Edited by J. Hall and M. Wadleigh. Canadian Global Change Program, Incidental Report Series IR93-2. Can. Glo. Chan. Secr., Ottawa. pp.12-13.*
- Titus, B.D. Sidhu, S.S., and Mallik, A.U. 1995b. A summary of some studies on *Kalmia angustifolia* L.: a problem species in Newfoundland forestry. *Nat. Res. Can. Inf. Rep. N-X-296.*
- van Nostrand, R.S. 1971. Strip cutting black spruce in central New-Ffoundland to induce regeneration. *Can. For. Serv. Publ.*1294 p.
- Vitt, D.H., and Slack, N.G. 1975. An analysis of the vegetation of sphagnum-dominated kettle-hole bogs in relation to environmental gradients. *Can. J. bot.* **53**: 332-359.
- Wallstedt, A., Coughlan, A., Munson, A.D., Nilsson, M-C., and Margolis, H.A. 2002. Mechanisms of interaction between *Kalmia angustifolia* cover and *Picea mariana* seedlings. *Can. J. For. Res.* **32**: 2022-2031.
- Wardle, D.A., Nilson, M-C., Gallet, C., and Zackrisson, O. 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biol. Rev.* **73**: 305-319.
- Yamasaki, S.H., Fyles, J. Egger, K., and Titus, B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *For. Ecol. Manage.* **105**: 197-207.
- Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., and 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. *Can. J. For. Res.* **32**: 2215-2224.
- Zhu, H., and Mallik, A.U. 1994. Interactions between *Kalmia* and black spruce: isolation and identification of allelopathic compounds. *J. Chem. Ecol.* **20**: 407-421.