



# **Contributions des effets directs et indirects du broutement et de la compétition à la performance des plants de sapin baumier**

**Mémoire**

**Maxime Brousseau**

**Maîtrise en biologie**  
Maître ès sciences (M.Sc.)

Québec, Canada

© Maxime Brousseau, 2017

**Contributions des effets directs et indirects du  
broutement et de la compétition à la performance des  
plants de sapin baumier**

**Mémoire**

**Maxime Brousseau**

Sous la direction de :

Jean-Pierre Tremblay, directeur de recherche

Nelson Thiffault, codirecteur de recherche

## RÉSUMÉ

Une augmentation considérable de l'abondance des grands herbivores a des répercussions majeures sur la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes forestiers ce qui peut entraîner des échecs de régénération chez de nombreuses espèces d'arbres. Cependant, la réduction de l'abondance des herbivores ne garantit pas le rétablissement d'espèces sensibles au broutement. Dans un tel contexte, la plantation d'arbres peut être utilisée afin de restaurer le couvert forestier. Le succès des plantations avec des espèces d'origines vulnérables au broutement est potentiellement contraint à la fois par le broutement résiduel et la compétition pour les ressources par la régénération naturelle d'autres espèces. Notre objectif principal était d'évaluer les relations directes et indirectes entre le broutement par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*; Zimm.) et les changements dans la compétition sur la performance du sapin baumier en plantation dans un contexte de réduction de la densité des grands herbivores. À l'aide d'une expérience contrôlée, nous avons démontré que le cerf de Virginie induit simultanément un effet direct négatif par le broutement des flèches apicales et un effet indirect positif sur les plants en diminuant la compétition pour la lumière induite par les espèces compagnes. Les effets directs négatifs, cependant, l'emportent sur les avantages d'une disponibilité accrue en lumière. Contrairement à nos prédictions, la préparation de terrain et le dégagement mécanique n'ont pas eu d'effets positifs sur la performance et la survie des plants et n'ont pas diminué de manière significative la compétition pour les ressources à moyen terme. Nous proposons de poursuivre les recherches afin de cibler une densité de cerfs qui maximise les effets positifs du broutement tout en minimisant les effets négatifs et que, dans ce contexte, la prescription pour la préparation du terrain et le dégagement mécanique devrait reposer sur d'autres considérations que la promotion de la croissance des plants.

## **SUMMARY**

High abundance of large herbivores has major impacts on the composition, structure and functioning of forest ecosystems, which can result in regeneration failures of many tree species. Reduction of the large herbivore, however, does not warrant successful recovery of species sensitive to browsing. In such contexts, planting in combination with silvicultural treatments can be used to restore forest cover over large areas. Our main objective was to evaluate the direct and indirect relationships between white-tailed deer browsing, changes in biotic and abiotic factors induced by site preparation and mechanical release at the tree level on survival and performance of planted balsam fir under reduced deer density. Using a controlled experiment, we demonstrated that white-tailed deer induces both a direct negative effect by browsing on apical shoots of fir, and a positive indirect effect on planted seedlings by decreasing competition for light from palatable species. The magnitude of direct negative effects, however, outweighs the benefits of increased light availability. Contrary to predictions, site preparation as well as mechanical release did not have a positive effect on seedling performance and survival and did not significantly reduce competition for resources. We propose to continue research to find a target deer density that maximizes positive effects of browsing and minimize its negative effects. In this context, prescription for site preparation and mechanical release should be based on considerations other than promoting seedlings growth.

## TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	iii
Summary .....	iv
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures .....	viii
Remerciements.....	xi
Avant-propos.....	xiii
Introduction générale .....	1
La compétition végétale pour les ressources .....	1
La gestion de la végétation concurrente.....	3
Le scarifiage.....	3
Le dégagement mécanique.....	4
Caractéristiques des dommages causés par les grands herbivores.....	5
Modèle d'étude: Les plantations expérimentales de sapin baumier à l'île d'Anticosti ..	8
L'écologie du sapin baumier.....	10
Objectifs et hypothèses .....	10
Approche méthodologique.....	11
Chapitre principal.....	13
Abstract.....	16
Introduction.....	18
Materials and methods .....	20
Study area.....	20
Experimental design.....	20
Data collection .....	23
Seedling responses .....	23
Treatment effects on seedling environment.....	23

Statistical analyses .....	23
Results.....	25
Seedlings survival .....	25
Seedling morphology .....	27
Browsing probability .....	29
Competitive environment.....	31
Discussion.....	34
Effect of browsing on balsam fir seedlings.....	34
Effects of silvicultural treatments on fir seedlings and their surrounding environment.....	35
Management implications and recommendations.....	36
Acknowledgements.....	37
Bibliography .....	38
Conclusion Générale.....	43
Effets des traitements sylvicoles sur les plants de sapin et leur environnement.....	44
Utilisation d’analyses de pistes causales.....	46
Problématique en relation avec le choix des variables dans les modèles .....	47
Limites de l’étude .....	49
Suggestions de recherche.....	51
Conclusion .....	51
Bibliographie générale .....	53
Annexe 1 .....	60
Annexe 2 .....	61
Annexe 3 .....	63
Annexe 4 .....	64
Introduction.....	64
Methods.....	64
Results.....	65

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Contribution des différents auteurs de l'article présenté au chapitre principal..xiii

Table 1 ANOVA summary for mechanical release, mechanical site preparation and deer exclusion effects on morphological parameters and terminal/lateral browsing probability of planted balsam fir seedlings on Anticosti Island (Canada) after seven growing seasons (2015 measurement). We determined the effect of treatments on morphological parameters by using general linear mixed models or generalized linear mixed model with a binomial distribution for browsing occurrence. Exclusion treatment and related interactions were not considered when analyzing browsing occurrence as we only selected seedlings in the presence of deer. Blocks and interactions involving blocks were considered as random effects. df = numerator, denominator degrees of freedom; h:d ratio = height / diameter ratio. Statistically significant effects ( $p \leq 0.05$ ) are indicated in bold and statistical trends ( $p \leq 0.1$ ) are indicated in italic. .... 28

Table 2 ANOVA results for survival of balsam fir seedlings before (2009–2013) and after the application of mechanical release (2015) for mechanical release (MR), site preparation (SP) and deer exclusion (EX) and their interactions. d.f = numerator , denominator degree of freedom. Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold and statistical trend ( $p < 0.1$ ) in italic. .... 60

Table 3 ANOVA summary for mechanical release, mechanical site preparation and deer exclusion effects on cover and modal height of 6 species groups in sampling plots centered on the planted balsam fir seedlings. We sampled vegetation in June 2015 in a 7-year-old fir plantation on Anticosti Island (Canada). We used mixed linear models with a normal distribution. Blocks and interactions involving blocks were considered as random effects. df = numerator, denominator degrees of freedom; h:d ratio = height / diameter ratio. Statistically significant effects ( $p \leq 0.05$ ) are indicated in bold and statistical trends ( $p \leq 0.1$ ) are indicated in italic. .... 61

Table 4 Model fit for the seven hypotheses of dependence and independence relationships between balsam fir seedling height, % cover of palatable species (deciduous and raspberries cover) and experimental treatments (white-tailed deer exclusion, site preparation and mechanical release; Figure 6). Hypotheses are sorted in an ascending order based on their  $AIC_c$  value. C = C–statistic, df = degrees of freedom, p = null probability, k = number of parameters needed to fit the model,  $AIC_c$  and  $\Delta AIC_c$  are the Akaike’s information criterion corrected for small sample sizes and the difference in  $AIC_c$  relative to the most parsimonious hypothesis (here, hypothesis no. 6),  $\omega$  gives the model weight (Shiple 2013). .... 68

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 Example of one experimental block within a 2500 trees/ha plantation, with details of one main plot that received a mechanical release treatment in July 2013. This treatment was done at the tree level over a radius equivalent to 1.5 times the length of the longest branch of the target seedling. Subplots were submitted to a mechanical site preparation treatment (1-year delay between plantation and site preparation; spring 2008, no delay between plantation and site preparation; June 2009, or left untreated). Sub-subplots correspond to the deer exclusion treatment where 8 seedlings were planted in exclosures (no browsing - solid lines) and 16 seedlings in an adjacent area accessible to deer (management enclosure density - dotted lines). In total, 432 standard seedling stocks (110 cm<sup>3</sup> container) originating from a continental seed source in a governmental nursery (Saint-Modeste, Quebec; 48°26'N; 65°35'W) were planted in 2009..... 22

Figure 2 a) Balsam fir survival % (mean  $\pm$  standard error) in the presence of white tailed deer compared to the fenced area, where deer were absent and b) for the site preparation treatment (no site preparation, 1-year delay between plantation and site preparation; spring 2008 or no delay between plantation and site preparation; June 2009). Survival was monitored in October 2009 (end of the 1<sup>st</sup> growing season), 2010 (2<sup>nd</sup> growing season), 2013 (5<sup>th</sup> growing season), and 2015 (7<sup>th</sup> growing season). We analyzed survival with a binomial distribution using a logit link function. Fixed and random effects (blocks and interactions involving blocks) were adjusted for data collected before and after the onset of the mechanical release treatment in 2013.... 26

Figure 3 Decreasing predicted probabilities for white-tailed deer browsing on terminal shoot (a) and increasing probabilities for lateral shoots (b) as a function of planted balsam fir seedling height (cm). Seedlings were planted in June 2009 on Anticosti Island (Canada). Browsing occurrence on terminal shoot was measured after the 1<sup>st</sup>, 2<sup>nd</sup>, 5<sup>th</sup> and 7<sup>th</sup> growing season (n=965). We also monitored lateral browsing at the same time except during the 5<sup>th</sup> growing season (n=769). We used a logistic regression with individual trees, blocks and interactions involving blocks as random effects. Gray areas present 95% confidence intervals, excluding the residual variance. .... 30

Figure 5 Mean photosynthetic active radiation (% PAR) seven years after planting as a function of balsam fir seedling height. Solid line represents seedlings in the presence of deer; dashed line represents seedlings planted in the absence of deer. Vertical lines define the seedling height where full sunlight is reached. We used general linear mixed models with blocks, interactions involving blocks and tree id as random effects. Gray areas correspond to standard error of the mean. .... 33

Figure 5 Density of deciduous stem was lower in the presence of white tailed deer (dark gray) compared to the fenced area, where deer were absent (pale gray). We measured height classes from 1.3 m up to 3 m. Analyses performed on square root transformed data; we present mean + SE calculated on the original scale. .... 63

Figure 6 Directional acyclic graphs representing 7 possible hypotheses of dependence and independence relationships between balsam fir seedling height, % cover of palatable



species (deciduous and raspberries cover) and experimental treatments (white-tailed deer exclusion, site preparation and mechanical release). Hypotheses 3 and 7 are essentially nested within hypotheses 4, 5 and 6, which are more general models. We collected data in 2015 from a 7-year-old experimental balsam fir plantation on Anticosti Island. We tested the models using directional separation tests and AICc.  
..... 67

- *À mon père.*

## REMERCIEMENTS

Le chemin est parfois long et sinueux, mais c'est en regardant derrière que l'on remarque l'ampleur du travail accompli. Ce chemin s'est pavé avec l'aide et le support de plusieurs personnes, premièrement avec celui de ma famille. Ma mère, Josée Baribault, qui m'a toujours épaulé et m'a offert les outils pour aller au-delà de mes ambitions. Je te serais toujours reconnaissant pour ta force et ta persévérance. Ton travail passe souvent sous silence, mais ne sera jamais oublié. Celui de mes grands-parents, pour leur inébranlable réconfort. Celui de mon oncle, de ma tante et de mon cousin pour leurs conseils et leur lucidité. Merci pour les valeurs que vous m'avez transmises et merci d'avoir été présent, de près ou de loin, tout au long de ce grand parcours.

Le laboratoire Côté-Tremblay, dans lequel j'ai évolué durant plus de deux ans, est probablement l'un des plus beaux et des plus motivants milieux de travail dans lequel j'aurai eu la chance de travailler. La grandeur des gens qui le compose reflète celle de ceux qui les choisissent. Merci à Dalie, mon humoriste, ma psychologue, mon amie. Je me considère chanceux d'avoir pu partager le même bureau que toi. Ton sourire et ton imperturbable joie de vivre auront illuminé chacun de mes matins. Émilie, Michael, Sabrina, Mael, Mathieu, Clara et tous les autres, votre aide et votre professionnalisme auront été des plus appréciés et m'auront permis de cheminer dans mes réflexions et mon travail. Ce fut un privilège d'évoluer parmi vous tous.

Merci à, Evelyne Lemay, mon assistante de terrain et de vie, sans qui mon été passé à l'île n'aurait certainement pas été aussi agréable. Tu as supporté mes nombreuses blagues de mauvais goût, de longues journées de travail et des températures pas toujours clémentes toujours en gardant le sourire, ta bonne humeur et ta rigueur au travail. Merci de m'avoir enduré dans les moments plus difficiles et de m'avoir aidé à devenir une meilleure personne.

Merci aussi à mes amis, mes colocataires, les gens de l'île d'Anticosti, Aimée, Stéphane et tous ceux et celles que j'ai côtoyés, pour le bon temps passé avec vous. Les petits moments passés en votre compagnie m'ont fait décrocher, rire et procrastiner.

Ce projet n'aurait jamais vu le jour sans Steeve Côté, titulaire de la Chaire de recherche. Merci pour ton appui et ton inspiration qui nous pousse à toujours nous dépasser. Un merci

particulier à Jean-Pierre Tremblay, mon directeur, qui a su me faire entièrement confiance du début à la fin. Merci pour toute la liberté que tu m'as accordée. Je n'ai peut-être pas réussi à faire le nœud du trucker's hitch, mais j'ai réussi à ne pas me pendre avec la corde que tu m'as laissée. Ton soutien moral et ton enthousiasme pour chacun de mes projets ont été très motivants et très appréciés. Merci également à Nelson Thiffault, mon maître Jedi. Tu as su m'initier aux rudiments de la force et me guider vers le côté lumineux. Peu d'étudiants peuvent dire qu'ils ont déjà vu leur directeur et leur co-directeur à genoux dans la bouette à essayer de dégager un F-250 à l'aide de truelles. On a avancé loin ensemble malgré le fait qu'on n'avait pas de par pis pas de 4. Vous êtes des collègues, des amis, mais surtout des modèles, desquels j'essaie de m'inspirer.

Merci.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise rapporte le contexte, la méthodologie, les résultats et l'interprétation d'un projet de recherche sur la contribution des effets directs et indirects du broutement et de la compétition à la performance des plants de sapin baumier. Il est divisé en cinq parties principales: une introduction générale, un chapitre principal rédigé sous la forme d'un article scientifique en anglais, une conclusion générale ainsi que trois annexes où sont présentés des détails analytiques. L'article sera soumis pour publication dans une revue scientifique de calibre international. En tant qu'auteur principal de l'article, j'étais responsable du développement des hypothèses et prédictions, de l'élaboration des protocoles, de la collecte et de l'analyse des données ainsi que de la rédaction. Les trois chercheurs qui seront coauteurs de l'article sont:

- Jean-Pierre Tremblay, directeur de maîtrise, professeur au département de biologie de l'université Laval.
- Nelson Thiffault, chercheur à la Direction de la recherche forestière (DRF) du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.
- Julien Beguin, chercheur au Centre de foresterie des Laurentides.

Tableau i Contribution des différents auteurs de l'article présenté au chapitre principal

	M. Brousseau	J.-P. Tremblay	N. Thiffault	J. Beguin
Conception du projet		X	X	
Financement *		X	X	
Mise en place du projet		X	X	
Prise de données	X			
Analyses statistiques	X			
Interprétation des résultats	X	X	X	X
Rédaction	X			
Révision	X	X	X	X
Approbation finale	X	X	X	X

\* L'appui financier à cette recherche fait partie du programme de recherche du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) par l'entremise de Steeve Côté, titulaire de la Chaire de recherche industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

Les sylviculteurs ont souvent recours à la plantation afin de suppléer aux carences en quantité ou en qualité de la régénération naturelle et d'utiliser pleinement la capacité productive d'un site (Doucet et al. 2009). La plantation forestière peut être un outil de restauration active afin de favoriser la transition des écosystèmes forestiers dégradés vers des états plus naturels (Stanturf et Madsen 2002, Paquette et Messier 2010, Gosse et al. 2011). Contrairement à la plantation à des fins de production forestière, le succès des efforts de restauration dépend du contrôle de la perturbation à l'origine de la dégradation (Hobbs et Norton 1996). Lorsqu'à forte densité, les grands herbivores peuvent avoir des répercussions importantes sur la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Rooney et Waller 2003, Côté et al. 2004). Ils peuvent à la fois avoir des effets directs par leur broutement et indirects en modifiant le rang de dominance des arbres et leurs interactions avec les espèces à proximité. Dans un tel contexte, Hobbs et al. (2011) soutiennent que la simple plantation d'essences en raréfaction a peu de chance de succès. La plantation forestière demeure tout de même une approche intéressante afin de restaurer le couvert forestier sur de grandes superficies (Stanturf et Madsen 2002, Paquette et Messier 2010). Beaucoup d'emphase a été mise par le passé sur la compétition pour les ressources en plantation, mais une sylviculture intégrant à la fois les grands herbivores et la compétition est nécessaire dans un contexte de restauration suite à un échec de régénération causé par l'herbivorisme (Wisdom et al. 2006).

### ***La compétition végétale pour les ressources***

La compétition réfère à une interaction négative entre des individus ayant des besoins semblables et s'approvisionnant sur une même ressource disponible en quantité limitée. Pour faire face à la compétition, les végétaux ont développé différentes stratégies adaptatives et exhibent des traits faisant varier leur degré de compétitivité. En se basant sur les différentes formes de croissance, il est possible de distinguer 5 grands groupes de plantes arborant chacun une variété de traits phénotypiques souterrains et aériens faisant varier leur habileté à compétitionner pour les ressources (Balandier et al. 2006, Bell et al. 2011). On y retrouve les graminées, les herbacées, les arbustes à couvert dense, les arbustes de mi-étage et les arbres. La compétition pour les nutriments et l'eau se fait principalement

à travers le système racinaire des végétaux. Les graminées (p. ex. *Calamagrostis canadensis*, (Michx.) P.Beauv.) sont reconnues pour leur compétitivité au niveau des ressources du sol, principalement dans les premières années suite à une perturbation puisqu'elles utilisent le même horizon de sol que les jeunes semis d'arbres (Balandier et al. 2006). Leur réseau racinaire très dense et peu profond est composé d'une grande quantité de racines fines ne nécessitant que peu d'investissement contrairement à certains arbres, ce qui leur permet de rapidement coloniser un site et de s'accaparer des ressources (McDonald 1986, Balandier et al. 2006). Certaines herbacées et plusieurs arbres ont un enracinement beaucoup plus profond leur permettant d'accéder à davantage de ressources (Balandier et al. 2006).

Contrairement à la compétition pour les ressources du sol, la compétition au niveau aérien a reçu plus d'attention. Cette dernière est plus facilement observable et quantifiable et, contrairement à la compétition au niveau du sol, n'implique qu'une seule ressource : la lumière. Il s'agit peut-être d'une des raisons expliquant pourquoi la compétition au niveau aérien est généralement considérée comme étant plus affectée par la végétation concurrente (Jobidon 1994, Balandier et al. 2006). La lumière est une ressource disponible en grande quantité à condition que le végétal soit le premier à coloniser un site récemment perturbé ou qu'il soit capable de rapidement s'élever au-dessus de la végétation avoisinante. Les espèces d'herbacées et d'arbustes potentiellement problématiques pour la régénération forestière en forêt boréale comportent entre autres le framboisier (*Rubus idaeus* Linn.; Fox (1986), Ruel (1991)), l'épilobe à feuilles étroites (*Chamerion angustifolium* (Linn) Holub; Lieffers et Stadt (1994), Landhäusser et al. (1996)) et différentes éricacées (p. ex. *Kalmia angustifolia* Linn., *Vaccinium* sp.; Thiffault et al. (2013)). Contrairement aux autres types de végétation, les arbres ont une hauteur supérieure à certains compétiteurs ainsi qu'une grande surface foliaire. Une fois établi, cela leur permet d'avoir une influence marquée durant plusieurs années en surcimant la végétation à proximité, contrairement aux herbacées et aux arbustes qui ont une influence plus limitée.

Une emphase a été mise sur les processus de compétition, mais il existe également plusieurs fonctions de facilitation entre les différentes espèces. Par exemple, McDonald (1986) mentionne que les graminées, bien qu'elles ne soient pas désirables dans les premières

années d'une plantation, peuvent ensuite être bénéfiques pour les arbres plantés en empêchant de manière mécanique et chimique l'implantation d'arbustes à racines profondes. Ces interactions positives peuvent particulièrement être importantes dans un contexte de forte densité d'herbivores dans la mesure où elles peuvent influencer la résistance ou la vulnérabilité au broutement (Barbosa et al. 2009, Herfindal et al. 2015).

### ***La gestion de la végétation concurrente***

La compétition pour les ressources est probablement l'un des concepts ayant le plus d'influence en sylviculture (Puettmann et al. 2012) puisqu'elle joue un rôle central dans l'organisation et la succession des communautés végétales. La compétition peut avoir des effets néfastes sur la croissance, la reproduction et la survie d'un ou de plusieurs individus, dirigeant ainsi en partie la succession forestière (Thompson et Pitt 2003, Balandier et al. 2006). En plantation, la compétition pour les ressources entre la végétation concurrente et l'espèce plantée a été ciblée comme étant le principal facteur limitant l'établissement et la croissance initiale (Walstad et Kuch 1987). Afin d'optimiser la croissance et la survie d'une espèce cible, il existe plusieurs traitements sylvicoles permettant de réduire la compétition végétale pour les ressources. L'objectif de ces traitements n'est pas « d'éliminer toutes les plantes autres que l'espèce désirée, mais plutôt de procurer à cette dernière les conditions qui lui permettront d'occuper la position dominante dans le peuplement » (Doucet et al. 2009). Le scarifiage et le dégagement mécanique sont deux traitements couramment utilisés ayant le potentiel d'offrir une position avantageuse à l'essence visée (Balandier et al. 2006, Wiensczyk et al. 2011).

### ***Le scarifiage***

Le scarifiage, ou préparation de terrain, vise à recréer le rôle écologique qu'ont les perturbations naturelles en influençant, entre autres, la température du sol, la disponibilité en eau, la densité apparente du sol, l'environnement des organismes décomposeurs et les processus de minéralisation (Örlander et al. 1990). C'est un type de traitement non commercial qui a pour but premier de créer suffisamment de microsites favorables à l'établissement et à la croissance de la régénération naturelle ou artificielle (Prévost 1992). L'horizon de sol exposé par le traitement est susceptible de modifier le régime thermique du sol et indirectement l'activité microbienne, favorisant ainsi la décomposition et la



croissance racinaire (Prévost 1992). L'exposition du sol minéral et son mélange à l'humus créent alors des conditions propices à la germination et offrent une position avantageuse à l'essence plantée. Lorsqu'appliqué au bon moment et à la bonne intensité, le scarifiage offre une option pour contrôler l'envahissement par des espèces indésirables sur des sites récemment perturbés (Wiensczyk et al. 2011). Il est également utile pour l'élimination des débris de coupes et l'amélioration de l'accès au site dans l'éventualité où celui-ci est reboisé (Prévost 1992, Prévost et Thiffault 2013). Typiquement, la mise en terre des plants doit cependant être faite le plus rapidement possible suite au traitement afin de bénéficier des conditions environnementales favorables avant l'envahissement par la végétation concurrente (Thiffault et al. 2003).

Le scarifiage peut cependant avoir des effets adverses puisque la végétation concurrente est susceptible de profiter de la création de bons microsites autant, sinon plus, que les essences plantées (Prévost 1992). Chez les espèces à rhizomes telles que les graminées, cette manipulation du sol peut causer une fragmentation et une dispersion des rhizomes, favorisant ainsi leur prolifération. Il est donc difficile de contrôler ce genre de compétiteurs à l'aide de moyens mécaniques (Balandier et al. 2006, Beaudet et al. 2013). Une attention particulière doit donc être portée aux conditions du site, à la composition de la végétation et au risque d'envahissement lors de la prescription d'un tel traitement.

#### *Le dégagement mécanique*

Le dégagement mécanique est un traitement sylvicole d'éducation de peuplement largement utilisé afin de favoriser la survie et la croissance de la régénération désirée. Au Québec, depuis l'interdiction de l'utilisation des phytocides sur les terres publiques en 2001, le dégagement mécanique est la seule solution applicable au stade de semis afin de libérer de la végétation concurrente les arbres d'avenir d'essences désirées, généralement dans une optique d'augmentation de la production ligneuse (Thiffault et Roy 2011, Thiffault et Hébert 2013). Grâce au dégagement mécanique, les gains de croissance en diamètre de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) atteignent 25 à 43 % après cinq ans dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh; Jobidon et al. (1999)) et 24 % après dix ans dans la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.; Jobidon et Charette (1997)). Les gains potentiels en volume sont tout aussi impressionnants

avec des augmentations de l'indice de volume des tiges à la récolte de 50 à 500% par rapport aux tiges des parcelles sans dégagements (Wagner et al. 2006). Toutefois, les gains dépendent de la tolérance à l'ombre de l'essence plantée (Beaudet et al. 2013). Les essences tolérantes à l'ombre semblent mieux répondre à une augmentation de la disponibilité des ressources créées par l'enlèvement continu des plantes herbacées (Wagner et al. 1999).

Les effets attendus du dégagement mécanique peuvent cependant être compromis par la réaction des espèces coupées puisque celle-ci peut être fortement variable d'une espèce à l'autre (Wiensczyk et al. 2011, Beaudet et al. 2013). Pour ce qui est de l'épilobe et du framboisier par exemple, le traitement est peu efficace, car il entraîne une reprise à court terme (Beaudet et al. 2013). De même, certains feuillus réagissent rapidement et produisent une quantité abondante de rejets de souche après traitement, ce qui peut augmenter le pourcentage de couverture après coupe (Safford et al. 1990, Baleshta et al. 2015).

Dans n'importe quelle prescription sylvicole, le sylviculteur doit être « en mesure d'évaluer [...] la réaction prévisible de l'espèce choisie à la modification des interactions entre les espèces présentes » (Doucet et al. 2009). En faisant référence aux espèces présentes, on sous-entend les espèces végétales, mais l'on pourrait également étendre cette affirmation aux espèces animales puisqu'elles peuvent également affecter de manière directe ou indirecte l'espèce cible. À forte densité, les grands herbivores peuvent avoir des effets sur la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes forestiers et les effets des traitements sylvicoles peuvent s'avérer inefficaces, voire contraires à ceux attendus. La performance des végétaux n'est pas seulement déterminée par la quantité de nutriments absorbée, mais également par la quantité de nutriments perdus, phénomène récurrent lors d'épisodes de broutement (Balandier et al. 2006).

### ***Caractéristiques des dommages causés par les grands herbivores***

La sylviculture a traditionnellement accordé moins d'importance à la consommation par les grands herbivores qu'à la compétition pour les ressources. Pourtant, à forte densité, les grands herbivores peuvent altérer la composition, la structure et les fonctions des écosystèmes en interagissant avec la production primaire, les cycles de nutriments et les propriétés du sol (Pastor et al. 1993, Côté et al. 2004, Hobbs 2006). En Amérique du Nord, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*; Zimm.) et l'orignal (*Alces alces* Linn.) seraient

en partie responsables de la diminution de l'abondance du sapin baumier (*Abies balsamea* L. Mill. ; Isle Royale; Brandner et al. (1990), Terre-Neuve; McLaren et al. (2004), Anticosti; Barrette et al. (2014)), du cèdre blanc (*Thuja occidentalis* Linn.; Rooney et Waller (2003)), de la pruche (*Tsuga canadensis* Linn.; Rooney et Waller (2003)) et de l'if du Canada (*Taxus canadensis* Marsh.; Waller et Alverson (1997)). L'ampleur des changements causés par les grands herbivores amène même certains auteurs à les considérer comme une perturbation naturelle, au même titre que les feux de forêt ou les épidémies d'insectes (Edenius et al. 2002, Hobbs 2006, Seidl et al. 2011). Le broutement, cependant, se distingue par ses caractéristiques temporelles, sa spécificité et la synergie qu'il peut avoir avec les autres types de perturbations.

Contrairement à plusieurs types de perturbations, les effets du broutement sont moins spectaculaires étant donné la faible magnitude des dégâts causés ainsi que l'horizon temporel sur lequel s'opèrent les changements. Le broutement, contrairement à d'autres types de perturbation, est chronique, c'est-à-dire que le retour entre les épisodes de broutement est très court et persiste sur une longue période de temps. Un broutement répété prévient alors la croissance en hauteur des arbres et les maintient accessibles à l'herbivore, favorisant un broutement subséquent (Gill 2006). Cela peut conduire à une diminution de la croissance ou à une mortalité indirecte causée par un changement dans le rang de dominance de l'arbre et dans ses interactions avec les espèces à proximité (Kupferschmid et al. 2013).

Les herbivores sont également sélectifs, c'est-à-dire qu'ils consomment certaines espèces de façon disproportionnée par rapport à leur disponibilité (Westoby 1974, Price 1991, Bailey et al. 1996). Les bêtes doivent évidemment être en mesure d'atteindre leur nourriture, ciblant par le fait même les stades de début de succession ou la régénération préétablie, à l'inverse des autres types de perturbations. Ces modifications de la strate basse peuvent créer un avantage compétitif apparent pour les espèces non broutées et ainsi modifier les processus de succession (Hester et al. 2006, Tremblay et al. 2006). Cette altération de la composition en espèces peut créer un effet de rétroaction menant vers des voies de succession alternatives (Suding et al. 2004, Hidding et al. 2013). Le climat peut également augmenter la spécificité des dommages. Durant la saison froide, la neige peut contraindre

les herbivores dans leur accès à la végétation. Dans les régions où le broutement est sévère, on peut assister à des échecs de régénération chez les espèces d'arbres et d'arbustes constituant une forte proportion du régime hivernal des ongulés (Waller et Alverson 1997, Rooney et Waller 2003).

Les herbivores, en plus de sélectionner activement certaines espèces d'arbres, ciblent spécifiquement certaines parties des végétaux. Toutefois, la sévérité de la perte de tissus dépend de la nature de ceux-ci ainsi que de la partie endommagée (Hester et al. 2006). De plus, les végétaux ne réagissent pas tous de la même façon aux dommages. Contrairement aux décidus, les conifères à feuillage persistant ont un lent renouvellement de leur appareil photosynthétique et emmagasinent des réserves de carbone dans leurs feuilles tandis que les décidus en entreposent dans leur tronc et leurs racines (Gill 2006). La biomasse aérienne des résineux représente donc la majeure partie de leurs réserves disponibles pour la repousse (Häsler et al. 2008). Les nouvelles poussent et les tissus méristématiques ont généralement une concentration plus élevée en azote et en hydrate de carbone. Leur perte est proportionnellement plus coûteuse que celle de tissus non méristématiques (Edenius 1993, Hester et al. 2006). Les arbres à croissance indéterminée, par exemple l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.) Voss), sont pour la plupart plus tolérants au broutement et sont capables de maintenir leur valeur adaptative (survie et reproduction) en compensant rapidement la perte de tissus durant la même saison de croissance (De Jager et al. 2009). Chez les arbres à croissance déterminée, tels que le sapin baumier, des dommages à la flèche terminale causent une perte de la dominance apicale et entraînent une perte nette de tissus photosynthétiques, mais peuvent également occasionner une modification de la forme de croissance et un délai de croissance pouvant atteindre plusieurs années (Moncrieff et al. 2013). L'ablation de la flèche terminale est le dommage le plus fréquent en plantation (Bergqvist et al. 2001) et peut diminuer la croissance et la survie des arbres plantés.

Dans certaines circonstances, la spécificité des herbivores peut se révéler bénéfique et être utilisée comme moyen de gestion de la compétition végétale (Fraser et al. 2001). Serra et al. (2014) ont démontré que l'utilisation de moutons (*Ovis aries* Linn.) peut être une méthode efficace afin de contrôler la végétation et ainsi de promouvoir la croissance du pin tordu (*Pinus contorta* Douglas ex. Loudon) et de l'épinette hybride (*Picea glauca* x *P.*

*engelmannii* Parry ex Engelm.). De même, en milieu naturel, l'orignal aurait pour effet de libérer les semis d'épinette blanche et de sapin baumier en broutant les espèces décidues à proximité, diminuant du même coup la compétition pour les ressources (Posner et Jordan 2002, McLaren et al. 2009). Il faut donc bien comprendre et bien gérer les interactions entre plantes et herbivores afin d'en maximiser les bénéfices.

Les coupes forestières, en modifiant les conditions abiotiques, créent un environnement favorable pour plusieurs espèces consommées par les herbivores et peuvent contribuer à l'augmentation de leur densité. Les nombreux travaux sylvicoles appliqués après la récolte peuvent également affecter les sources de nourriture et la distribution spatiale des animaux. En supprimant la végétation de sous-bois, le dégagement mécanique ou chimique peut rediriger le broutement vers les arbres plantés et ainsi avoir un effet contraire à celui désiré. Par exemple, la coupe des espèces compagnes dans une plantation peut contribuer à augmenter le risque de broutement par l'orignal et le chevreuil (*Capreolus capreolus* Linn.), étant donné le manque de nourriture alternative (Nikula et al. 2008, Ward et al. 2008). De la même façon, Miller et al. (2006) suggèrent que le contrôle de la végétation peut augmenter le broutement puisque les arbres restants sont plus apparents et deviennent alors la source principale de nourriture. À l'opposé, dans des plantations de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*, Linn.) en Finlande, aucun effet négatif du dégagement mécanique n'a été détecté (Heikkilä et Härkönen 1996, Härkönen et al. 1998). Les auteurs recommandent au contraire de couper les bouleaux (*Betula pendula* Roth. et *B. pubescens* Ehrh.) surcimant les arbres plantés afin d'éviter d'attirer les orignaux et ainsi diminuer les risques de dommage sur les pins. Ces études, en apparence contradictoire, démontrent l'importance de mieux comprendre les interactions entre les traitements sylvicoles et les grands herbivores.

***Modèle d'étude: Les plantations expérimentales de sapin baumier à l'île d'Anticosti***

Lorsque surabondants, les grands herbivores causent d'importants dommages aux écosystèmes forestiers, particulièrement suite à des introductions ou à leur colonisation de milieux insulaires (p. ex. Haida Gwaii, Vourc'h et al. (2001); Isle Royale, McInnes et al. (1992); Terre-Neuve, McLaren et al. (2004); Nouvelle Zélande, Wardle et al. (2001)). Nous avons effectué une étude sur l'île Anticosti (7 943 km<sup>2</sup>, Québec, Canada, 49° 44' 01" N, 63° 44' 22" O), qui est un très bon exemple de milieu où l'introduction du cerf de Virginie

a occasionné d'importants changements dans la composition et l'abondance de plusieurs espèces végétales et animales (Côté et al. 2004). Vers la fin du 19<sup>e</sup> siècle, ce sont quelque 200 cerfs de Virginie qui y ont été introduits (Newsom 1937). Libre de tout prédateur naturel suite à la disparition de l'ours noir (*Ursus americanus* Pallas), leur population a alors grimpé pour atteindre une densité de plus de 20 cerfs /km<sup>2</sup> (Potvin et Breton 2005). La chasse sportive ne récolte qu'approximativement 5% du cheptel annuellement. Ce sont donc principalement les conditions climatiques hivernales rigoureuses qui limitent la population de cerfs de Virginie (Huot et Lebel 2012).

La surabondance du cerf de Virginie à Anticosti a entraîné une forte pression de broutement sur les espèces végétales préférées du cerf et ainsi la quasi-disparition de la strate arbustive et de la régénération du sapin baumier (Potvin et al. 2003). Un suivi mené sur 3 ans estimait que les cerfs étaient responsables de  $64 \pm 11\%$  de la mortalité des semis dans les blocs de coupes étudiés (Tremblay et al. 2007). La végétation potentielle en sapinières à bouleau blanc occupait près de 40% de la superficie de l'île avant l'introduction du cerf et n'en recouvre aujourd'hui plus que 20% (Barrette et al. 2010). Cette raréfaction des sapinières s'est faite au profit d'autres espèces plus résistantes ou tolérantes au broutement et l'on assiste maintenant à une lente conversion des sapinières vers des pessières à épinettes blanches et graminées. Cette conversion occasionne une modification de qualité de la litière et peut entraîner une diminution de la minéralisation de l'azote (Pastor et al. 1993). Cet effet négatif sur le cycle de l'azote a le potentiel de réduire à long terme la productivité de l'écosystème et de le maintenir dans un état alternatif si aucune action n'est rapidement prise (Harrison et Bardgett 2004, Dufresne et al. 2009). Des mesures de gestion doivent par conséquent être entreprises afin d'améliorer la régénération du sapin baumier si l'on ne veut pas assister à la disparition des sapinières, ce qui est possiblement à prévoir d'ici 30 à 40 ans (Potvin et al. 2003).

Différentes méthodes ont été utilisées afin de régénérer les sapinières (Beguin et al. 2016), mais la plus utilisée jusqu'à maintenant est la construction de blocs clôturés autour des secteurs récemment récoltés. Les chasseurs sont ensuite invités à y accentuer la pression de chasse afin de réduire localement les densités de cerfs à une densité inférieure à 15 cerfs /km<sup>2</sup> (Beaupré et al. 2005, Tremblay et al. 2007). Or, la régénération demeure déficiente

dans certains secteurs. C'est pourquoi la plantation de sapin baumier à l'intérieur de ces exclos s'est montrée une avenue afin « d'assurer une présence suffisante de sapins qui produiront, à la suite du retrait de la clôture, de la nourriture à long terme pour les cerfs » (Beaupré et al. 2004). Le sapin baumier est cependant une essence rarement utilisée en plantation et dont les réactions face aux différents traitements sylvicoles traditionnellement utilisés demeurent encore peu étudiées dans de telles circonstances.

### *L'écologie du sapin baumier*

Le sapin s'accommode à la plupart des conditions de croissance, pourvu que l'humidité ne soit pas limitante (Frank 1990). Outre la litière et l'humus qui sont de piètres sites de germination, le sapin peut se reproduire sur une variété des lits de germination et croître sur une large gamme de sols (Frank 1990). Cet arbre est représentatif des régions froides et pluvieuses où les cycles de feux sont relativement longs. Ce sont plutôt les épidémies d'insectes ravageurs et les chablis qui sont les principaux agents de perturbation naturelle caractérisant la dynamique de régénération de cet arbre (Saucier et al. 2009b).

Cette essence est très tolérante à l'ombre, c'est-à-dire qu'elle a la capacité de se développer et de croître malgré une faible quantité de lumière incidente (Martin et Gower 1996). Le sapin ne nécessite que 10% de lumière incidente lors de sa germination et peut tolérer aussi peu que 50% de pleine lumière lors de sa phase de croissance (Frank 1990). Cette forte tolérance à l'ombre lui permet d'adopter une stratégie de régénération qui consiste à créer une banque de semis préétablis sous couvert. Celle-ci est très efficace et ne nécessite généralement pas de travaux de reboisement. Elle lui permet également de rapidement dominer un site suite à une perturbation ce qui lui a même valu l'expression «ensapinage» qui désigne une augmentation de la proportion de sapin dans un peuplement au détriment d'autres essences (Grondin et al. 2003). Bien que sa stratégie de régénération soit efficace dans la plupart des cas, elle le rend également vulnérable face aux perturbations pouvant affecter la banque de semis, tel que le broutement (Hidding et al. 2012).

### ***Objectifs et hypothèses***

Afin de restaurer une espèce en déclin dans un contexte où une perturbation chronique à l'origine de la situation est toujours active, nous devons connaître les interactions influençant sa croissance et sa survie afin d'utiliser les traitements sylvicoles appropriés.

Notre objectif est donc d'évaluer les effets directs et indirects du broutement par le cerf de Virginie en interaction avec les changements dans les facteurs biotiques et abiotiques causés par les traitements sylvicoles sur la performance du sapin baumier en plantation.

Nous formulons l'hypothèse que les effets positifs indirects du broutement par le cerf, en diminuant le couvert de la végétation accompagnatrice, ne compensent pas les effets négatifs directs sur les plants de sapins dont le mode de croissance déterminé limite la capacité compensatoire. Nous prédisons que le broutement réduira la taille et la survie des plants malgré une diminution du couvert et de la hauteur des espèces compétitrices.

Nous émettons également l'hypothèse qu'un délai entre la préparation de terrain et la plantation diminue les gains de ce genre de traitement en laissant le temps à la végétation accompagnatrice s'installer. Nous prédisons une croissance et une meilleure survie inférieures des plants lorsqu'il n'y a aucun délai entre la préparation de terrain et la plantation.

Finalement, nous formulons l'hypothèse que le dégagement mécanique améliore la survie et la croissance des plants en diminuant la compétition, mais que l'effet est réduit par la présence de cerf. Nous prédisons qu'en présence de cerfs, les sapins dégagés seront plus visibles et subiront davantage de broutement, diminuant les effets positifs du dégagement.

### ***Approche méthodologique***

Le secteur à l'étude a été récolté en 2004 et la construction de l'enclos de gestion, d'une superficie de 8,92 km<sup>2</sup>, a eu lieu en 2005. La densité de cerfs avait été initialement estimée à 24,7 cerfs/km<sup>2</sup> lors de sa construction et a par la suite diminué pour atteindre près de 15 cerfs/km<sup>2</sup>, soit l'objectif de gestion (Gaétan Laprise 2015, communication personnelle). Des plantations expérimentales de sapin baumier ont ensuite été établies en 2009 afin de tester les effets simples et les interactions du dégagement mécanique, de la préparation de terrain et de la présence/absence du cerf de Virginie sur la performance des sapins plantés. Le dégagement mécanique consistait en la coupe de la végétation à l'aide d'une débroussailleuse dans un rayon de 1,5 x la longueur de la plus longue branche de chaque plant. Pour ce qui est de la préparation de terrain, à l'intérieur de trois parties adjacentes de 50 m de large, le sol était soit préparé mécaniquement en juin 2008 (délai de 1 an entre la



préparation du site et le traitement), en juin 2009 (c'est-à-dire aucun délai entre le scarifiage et la plantation) ou n'avait subi aucun traitement. Nous avons planté 8 semis de sapin baumier à l'intérieur d'exclos et 16 semis dans une section adjacente non clôturée où les cerfs avaient accès. Au total, ce sont 432 semis de sapin baumier qui ont été mis en terre à une densité de  $\sim 2\,500$  arbres / ha. Les semis ont été produits sur une période de 2 ans à partir d'une source de semences continentales dans une pépinière gouvernementale (Saint-Modeste, Québec), en utilisant des conteneurs de  $110\text{ cm}^3$ .

Pour les fins de l'article, nous avons utilisé une approche analytique traditionnelle, pour laquelle nous avons analysé les effets des traitements et de leurs interactions en utilisant des modèles linéaires généralisés mixtes et des régressions logistiques. Nous avons également fait des analyses exploratoires dans le cadre desquelles nous avons utilisé des analyses de pistes afin de comparer la force des effets de la consommation par le cerf de Virginie et de la compétition pour les ressources sur la morphologie des sapins plantés. Ces analyses figurent en annexe.

## **CHAPITRE PRINCIPAL**

### **Contributions of direct and indirect effects of browsing and competition to the performance of balsam fir seedlings**

MAXIME BROUSSEAU <sup>1,2</sup>, JEAN-PIERRE TREMBLAY <sup>1,2,3</sup>, NELSON THIFFAULT <sup>2,4</sup> and JULIEN BEGUIN <sup>5</sup>

<sup>1</sup>Chaire de recherche industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti

<sup>2</sup>Centre d'étude de la forêt, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6

<sup>3</sup>Département de biologie, Université Laval, Québec, QC, G1V 0A6

<sup>4</sup>Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2700 Einstein, Québec, QC, G1P 3W8

<sup>5</sup>Centre de foresterie des Laurentides, Québec, Québec, G1V 4C7





## ABSTRACT

Large herbivores overabundance has major impacts on the composition, structure, and functioning of forest ecosystems, which can result in regeneration failures of many tree species. Reduction of large herbivore itself, however, does not warrant successful establishment of tree species sensitive to browsing. In such contexts, planting in combination with silvicultural treatments can be used to restore forest cover over large areas. Using an experimental plantation on Anticosti Island (Quebec, Canada), we investigated direct and indirect effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) browsing on planted balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) seedlings performance (growth and survival) and how it modifies the expected effects of site preparation and mechanical release. After seven growing seasons, we observed that seedling height, leader length and ground-level diameter were 30% bigger in fenced plots compared to unfenced ones as a result of cumulative browsing. Seedling survival was low at 62% and was not significantly affected by treatments. Site preparation and mechanical release did not significantly improve morphological parameters and did not increase browsing occurrence on fir, probably because they had little influence on surrounding species that compete for resources and may hide seedlings from deer. By diminishing palatable species cover and modal height, browsing also acted as a release treatment for balsam fir seedlings allowing them to reach full sunlight between 125 cm to 146 cm tall compared to 161 cm to 184 cm for seedlings in the absence of deer. Controlled deer densities below 15 deer/km<sup>2</sup>, although causing direct damage, allow growth and survival of planted fir seedlings and plays an important role in reducing competition from palatable species. We propose that managers aim at a target deer density that promotes browsing positive effects and that in such context, prescription for site preparation and mechanical release should be based on other considerations than promoting seedling growth, such as facilitating practical reforestation work.

Key-words: Balsam fir, herbivore exclusion, mechanical release, site preparation, white-tailed deer, browsing, competition, light.



## INTRODUCTION

Silvicultural treatments usually focus on creating favorable growth conditions for trees by diminishing competition with surrounding vegetation. Overabundant populations of large herbivores however, have major impacts on the composition, structure, and functioning of forest ecosystems (Rooney and Waller 2003, Côté et al. 2004), yet these impacts are generally neglected in forest planning and practices. At high density, chronic browsing can lead to the rarefaction of vulnerable tree species through targeted direct selection or indirect changes in biotic interactions with neighboring plants, which may result in cascading effects on focal plants (Beguín et al. 2011). Therefore, a better understanding of the relationship between browsing, silviculture and tree performance is needed to restore declining tree species and to maintain the natural ecological processes that favor their regeneration.

Large herbivores can have direct on growth and survival and indirect thought modulations on competition with other species effects on vegetation. Chronic browsing directly affects palatable species by reducing their foliage biomass, with impacts on carbohydrate production through photosynthesis (Gill 1992). Damage severity usually depends on browsing intensity and the type of tissue removed (Hester et al. 2006). Indirect effects occur when resource availability is changed affecting tree survival or growth (Gill 2006). For example, large herbivores can promote the spread of more resistant or tolerant species to browsing (Kalisz et al. 2014), which can, in turn, impact the establishment and growth of less tolerant species (Waller and Maas 2013). A way to reduce direct and indirect effect of browsing is to reduce herbivore density.

Large herbivore reduction in itself, however, does not warrant successful establishment of tree species sensitive to browsing if natural regeneration stocking is lacking (Hobbs et al. 2011, Hidding et al. 2013, Nuttle et al. 2014). In such contexts, planting can be used to restore forest cover over large areas (Stanturf and Madsen 2002, Paquette and Messier 2010). Silvicultural practices influencing biotic factors (e.g. reduced competition, shelter conditions, nursing effects) and management of resource availability (e.g. light, water, nutrients) can promote planted seedling establishment, survival, and growth (Grossnickle 2016). In the boreal forest context, mechanical site preparation and vegetation control are

silvicultural treatments frequently used to improve seedling's initial growing environment (Wiensczyk et al. 2011). Mechanical site preparation aims at creating favorable microsites by mixing the mineral and organic layers of the soil, improving soil properties for seedling establishment (e.g. water content, temperature, and bulk density; Löff et al. (2012)). It also reduces competing vegetation cover, usually resulting in increased tree growth and survival (Prévost 1992). Vegetation management based on mechanical or chemical means can also be used during the early stage of seedling establishment to control unwanted species (Wiensczyk et al. 2011). It is necessary to evaluate how silviculture interacts with herbivores in order to prevent unwanted outcomes, which can ultimately lead to non-optimal choice of mitigating methods. For example, vegetation removal in a Scots pine (*Pinus sylvestris* Linn.) plantation and a white pine (*Pinus strobus* Linn.) plantation has been shown to increase the risk of browsing by moose and deer (*Capreolus capreolus*) on remaining trees, given the lack of alternative food (Nikula et al. 2008, Ward et al. 2008).

Our main objective was to assess the direct and indirect relationships between i) browsing by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), ii) changes in biotic and abiotic factors resulting from silviculture, and iii) planted balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) performance (growth and survival) in a context of reduced large herbivores density. To test these complex interactions, we used an experimental design in which we controlled for the presence-absence of white-tailed deer and used site preparation and mechanical release to manipulate biotic and abiotic conditions for planted balsam fir seedlings. Based on the top-down direct and indirect effects, we expected deer exclusion to benefit seedling height, diameter, terminal shoot length and survival by preventing direct browsing. At high herbivore density, heavy browsing usually results in a reduction in tree survival and growth (Hidding et al. 2012, Palik et al. 2015). For the same reason, deer exclusion is expected to benefit palatable species cover and height at the tree level and density at the plot level. We predict that site preparation and mechanical release would decrease competition levels, thus resulting in an overall improvement of seedling performance. However, reduced competition cover was expected to increase browsing probability (Saunders and Puettmann 1999, Nikula et al. 2008).



## MATERIALS AND METHODS

### *Study area*

We conducted this study on Anticosti Island (7 943 km<sup>2</sup>; Québec, Canada, 49°44'01"N, 63°44'22"W), located within the eastern balsam fir–white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) bioclimatic domain described by Saucier et al. (2009). The maritime climate of the island is characterized by an average annual precipitation of 930 mm (Environnement Canada 2016). Mean temperature in January and July is –10.7 °C and 16.4 °C, respectively (Environnement Canada 2016). Pre-industrial forests were dominated by mature stands composed mainly of balsam fir, white spruce (*Picea glauca* (Moench.) Voss) and paper birch (Potvin et al. 2003). Our experimental design (see below) was within the Vaureal formation, characterised by calcarenite with calcareous mudstone interbeds (Long and Copper 1987).

Approximately 200 white-tailed deer were introduced on Anticosti Island in 1896-97 (Newsom 1937). Without natural predators, the population increased rapidly and reached > 20 deer/km<sup>2</sup> in the last decades (Potvin and Breton 2005, Rochette and Gingras 2007), despite marked environmental stochasticity (Simard et al. 2010). Despite the relatively short browsing history, deer have transformed the plant communities, converting the balsam fir forests into white spruce dominated forests (Potvin et al. 2003, Tremblay et al. 2006, Barrette et al. 2014).

### *Experimental design*

To conduct our study, we selected a large management enclosure (11,3 km<sup>2</sup>) erected after clearcutting in 2005, as part of an integrated forest management plan to promote the natural regeneration of balsam fir (Beaupré et al. 2005). Inside the enclosure, build with barbwire fences 3 meters high, sport hunting and culling were used to reduce local deer densities to a target density of < 15 deer/km<sup>2</sup> (Tremblay et al. 2007). Within the enclosure, we selected 3 uniform experimental blocks slightly bigger than one hectare each and characterized by sandy-loam textured soils with a 20 cm organic layer. We planted nursery-grown balsam fir seedlings in June 2009 in an experimental design testing factorial combinations of mechanical release, mechanical site preparation, and deer presence-absence on plantation success. The experimental layout consisted of a split-split-plot design with 3 randomized

blocks (Figure 1). Each block was composed of 2 main plots ( $\sim 150 \text{ m} \times 40 \text{ m}$  each) to which we randomly assigned a mechanical release treatment (with or without; Figure 1). We performed mechanical release at the tree level with a motor-manual brush saw in August 2013, over a radius equivalent to 1.5 times the length of the longest branch of the target seedling. Within each main plot, subplots consisted of three 50 m wide adjacent sections in which the soil was either mechanically prepared with a passive disk trencher in June 2008 (1-year delay between plantation and site preparation), in June 2009 (no delay between plantation and site preparation), or left untreated (Figure 1). Following site preparation in June 2009, we excluded deer from half of the sub-subplots by creating experimental exclosures using 2.4 m-high wire fences (Figure 1). We then planted 8 small size seedlings (110 cm<sup>3</sup> containers; average height =  $24 \pm 1 \text{ cm}$ ) in each exclosure (6 m  $\times$  8 m) and 16 in the unfenced part (20 m  $\times$  20 m), for a total of 432 observational units corresponding to a density of  $\sim 2\,500$  trees/ha. Each seedling were identified with a permanent tag for long-term measurements (Figure 1). Seedlings were produced over 2 years from a continental seed source in a governmental nursery (Saint-Modeste, Quebec; 48°26'N; 65°35'W).

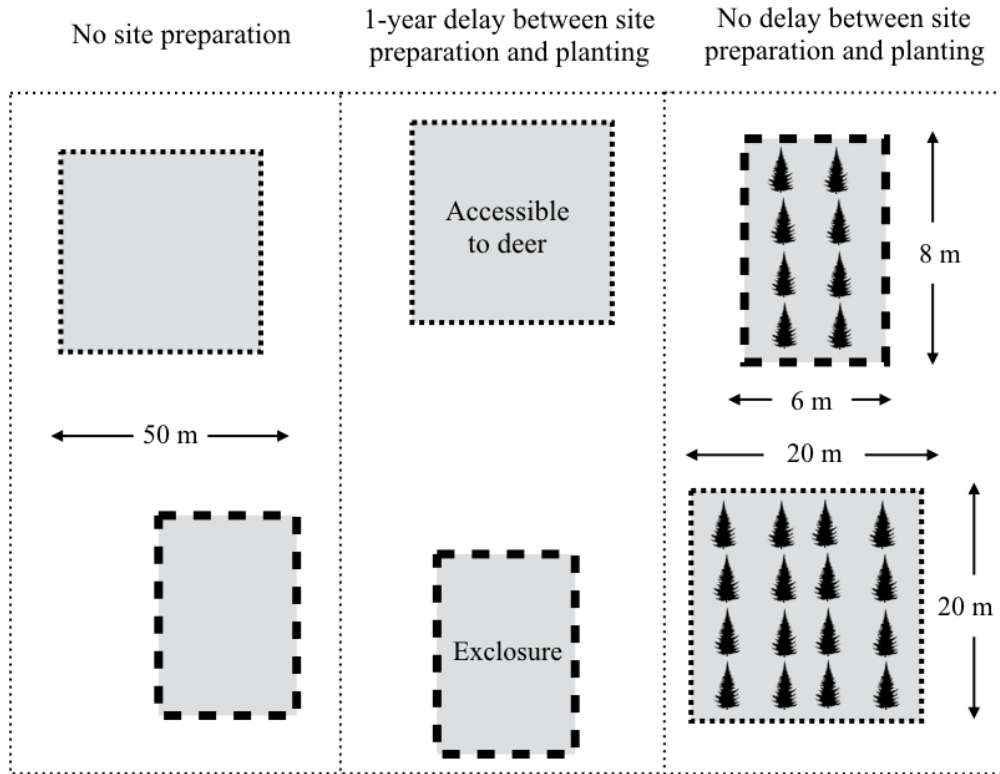


Figure 1 Example of one experimental block within a 2500 trees/ha plantation, with details of one main plot that received a mechanical release treatment in July 2013. This treatment was done at the tree level over a radius equivalent to 1.5 times the length of the longest branch of the target seedling. Subplots were submitted to a mechanical site preparation treatment (1-year delay between plantation and site preparation; spring 2008, no delay between plantation and site preparation; June 2009, or left untreated). Sub-subplots correspond to the deer exclusion treatment where 8 seedlings were planted in exclosures (no browsing - solid lines) and 16 seedlings in an adjacent area accessible to deer (management enclosure density - dotted lines). In total, 432 standard seedling stocks (110 cm<sup>3</sup> container) originating from a continental seed source in a governmental nursery (Saint-Modeste, Quebec; 48°26'N; 65°35'W) were planted in 2009.

## ***Data collection***

### *Seedling responses*

We monitored seedling survival, height (cm), ground level diameter (cm) and browsing on terminal shoots in October 2009 (end of the 1<sup>st</sup> growing season), 2010 (2<sup>nd</sup> growing season), 2013 (5<sup>th</sup> growing season), and 2015 (7<sup>th</sup> growing season) and calculated the height:diameter ratio (h:d ratio). We also monitored the occurrence of browsing on lateral shoots except in 2013. In 2015, we further measured terminal shoot length (cm) and estimated the percent of browsed shoots for browsed seedlings using 10% classes.

### *Treatment effects on seedling environment*

In July 2015, we visually estimated the percent vegetation cover in sampling plots centered on the planted seedlings. Sampling plot radius was equal to twice the tree crown's length, with a minimum plot radius of 1.13 m. We estimated modal height (cm) and horizontal cover for 6 functional groups of silvicultural interest (conifers, deciduous species, tall herbaceous species, small herbaceous species, graminoids, and raspberries (*Rubus idaeus* Linn.); adapted from Balandier et al. (2006)) using 10% cover classes. We assessed light interception by measuring the percent of photosynthetic active radiation (PAR %) using an AccuPAR ceptometer (Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA) on cloudless days between 10:00 and 14:30 hours (Jobidon 1992). We calculated PAR % at 1) mid-height, 2) at the tip of the terminal shoot, and 3) above the vegetation (full sunlight) using two orthogonal measurements each time. We expressed average readings as a percent of the full sunlight level. Within each sub-subplot, we counted the number of saplings with diameter  $\geq 1$  and  $< 9$  cm at 1.3 m by height class (1.3 – 2 m, 2 – 3 m, > 3 m) to calculate stem density for conifers (black spruce (*Picea mariana* Mill. BSP), white spruce, and balsam fir) and deciduous species (white birch, balsam poplar (*Populus balsamifera* Linn.), trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.), pin cherry (*Prunus pensylvanica* Linn. f.), willow (*Salix sp.*) and American mountain ash (*Sorbus americana* Marsh.)).

## ***Statistical analyses***

We analyzed the effects of mechanical release, site preparation, deer exclusion and their interactions (fixed effects) on survival (binomial variable) with the GLIMMIX procedure in SAS (v. 9.4, SAS Institute, Cary, NC, USA) using a logit link function. Fixed and

random effects were adjusted for data collected before or after the onset of the mechanical release treatment in 2013. We considered blocks and interactions involving blocks as random effects. We analyzed morphological measurements of seedlings (height, diameter, terminal shoot length, h:d), % cover of competing vegetation and modal height of each functional group, % PAR and number of saplings per hectare using general linear mixed models with the *lmer* function of the *lme4* package v. 1.1-10 (Bates et al. 2015) in R v. 3.2.2 (R Core team 2015). We used the *glmer* function from the same package to analyze the effect of treatments on browsing occurrence. To evaluate the effect of mechanical release, we had to constrain our analysis on 2015 observations. To evaluate browsing probability as a function of seedlings height, we used a logistic regression with data from 2009 to 2015 outside exclosures and considered individual trees as a random effect. Tree height was included as an explanatory variable when analyzing treatment effects on % PAR, given the close relationship between height and the probability of receiving full sunlight. We verified normality and homoscedasticity assumptions using standard graphical approaches and performed transformations prior to analyses when necessary. For clarity convenience, we present data on their original (unstranformed) scale. We used  $\alpha = 0.05$  as a significance level for all analyses. Treatments for which a significant effect was detected were compared using *a posteriori* least square mean tests.

## ***Results***

### *Seedlings survival*

We observed that 62% (n=266) of the planted seedlings survived until 2015. Before the onset of the mechanical release treatment, survival was influenced by the interaction between deer exclusion and time ( $F_{1,1248} = 3.19, p = 0.04$ ), however, yearly differences in survival between fenced and unfenced seedlings were not statistically significant (Appendix 1). After the onset of the mechanical release treatment (post 2013), none of the treatments significantly influenced survival, although it tended to be lower when deer were excluded ( $56.0 \pm 5.4\%$ ; mean  $\pm$  standard error) compared to control conditions ( $65.7 \pm 4.1\%$ ) ( $F_{1,12} = 3.51, p = 0.09$ ; Figure 2). For the site preparation treatment, we observed a trend for higher survival in non-scarified plots than scarified plots ( $F_{2,8} = 3.48, p = 0.08$ ; Figure 2).

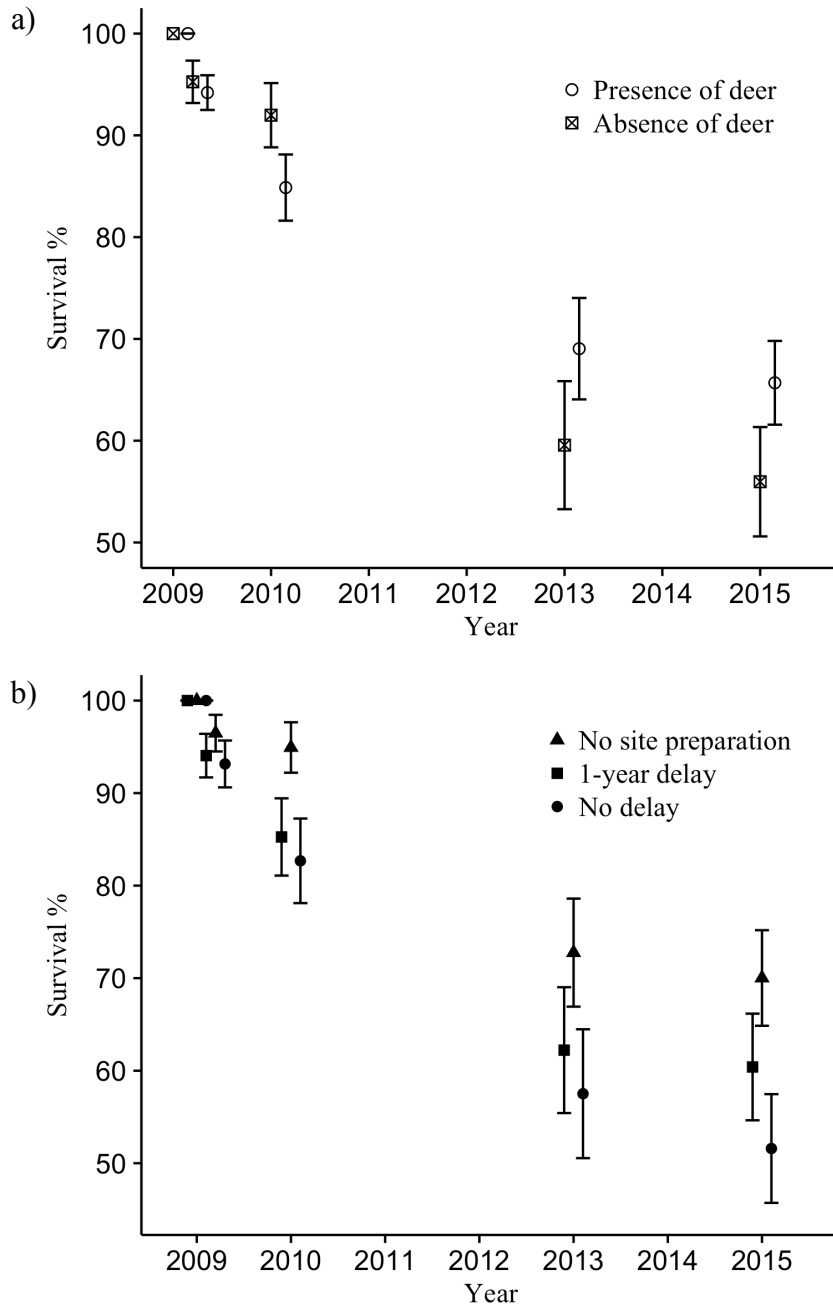


Figure 2 a) Balsam fir survival % (mean  $\pm$  standard error) in the presence of white tailed deer compared to the fenced area, where deer were absent and b) for the site preparation treatment (no site preparation, 1-year delay between plantation and site preparation; spring 2008 or no delay between plantation and site preparation; June 2009). Survival was monitored in October 2009 (end of the 1<sup>st</sup> growing season), 2010 (2<sup>nd</sup> growing season), 2013 (5<sup>th</sup> growing season), and 2015 (7<sup>th</sup> growing season). We analyzed survival with a binomial distribution using a logit link function. Fixed and random effects (blocks and

interactions involving blocks) were adjusted for data collected before and after the onset of the mechanical release treatment in 2013.

### *Seedling morphology*

Seven years after planting, seedling height, leader length and ground-level diameter were respectively  $130 \pm 7$  cm,  $24 \pm 2$  and  $2.6 \pm 0.2$  in fenced plots which were significantly bigger than in unfenced plots at  $97 \pm 3$  cm,  $17 \pm 1$  and  $1.9 \pm 0.1$  in unfenced ones (Table 1). The delay between site preparation and planting did not influence any of the response variables (Table 1). Mechanical release had no significant effect on seedling height, but trees that were released from competition using mechanical release tended to have a larger diameter ( $2.4 \pm 0.1$  cm vs.  $1.6 \pm 0.1$  cm) and a smaller h:d ratio ( $50 \pm 1$  vs.  $59 \pm 1$ ) than trees that had not been released (Table 1).



Table 1 ANOVA summary for mechanical release, mechanical site preparation and deer exclusion effects on morphological parameters and terminal/lateral browsing probability of planted balsam fir seedlings on Anticosti Island (Canada) after seven growing seasons (2015 measurement). We determined the effect of treatments on morphological parameters by using general linear mixed models or generalized linear mixed model with a binomial distribution for browsing occurrence. Exclusion treatment and related interactions were not considered when analyzing browsing occurrence as we only selected seedlings in the presence of deer. Blocks and interactions involving blocks were considered as random effects. df = numerator, denominator degrees of freedom; h:d ratio = height / diameter ratio. Statistically significant effects ( $p \leq 0.05$ ) are indicated in bold and statistical trends ( $p \leq 0.1$ ) are indicated in italic.

Source of variation (fixed effects)	df	Seedling height		Leader length		Ground-level diameter		h:d ratio		Terminal browsing		Lateral browsing	
		F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Mechanical release (MR)	1,2	5.57	0.14	7.28	0.11	<i>12.92</i>	<i>0.07</i>	<i>9.39</i>	<i>0.10</i>	0.40	0.59	3.79	0.19
Site preparation (SP)	2,8	0.96	0.42	1.10	0.38	1.15	0.37	2.56	0.14	0.23	0.80	2.16	0.18
MR×SP	2,8	1.50	0.28	2.87	0.12	1.17	0.36	0.78	0.49	0.14	0.87	0.35	0.71
Exclusion (EX)	1,12	<b>13.77</b>	<b>0.00</b>	<b>5.73</b>	<b>0.03</b>	<b>5.85</b>	<b>0.03</b>	0.91	0.36	-	-	-	-
MR×EX	1,12	2.45	0.14	1.25	0.29	1.24	0.29	0.45	0.52	-	-	-	-
SP×EX	2,12	1.25	0.32	0.01	0.99	0.83	0.46	0.98	0.40	-	-	-	-
MR×EX×SP	2,12	0.43	0.66	0.21	0.81	0.48	0.63	1.23	0.33	-	-	-	-

### *Browsing probability*

In 2015, out of the 186 seedlings still alive, 46% experienced browsing (9 experienced lateral and terminal browsing, 75 lateral browsing only and 2 terminal shoot only). Neither site preparation nor mechanical release influenced terminal or lateral browsing occurrence on fir seedlings in 2015 (Table 1). Site preparation ( $F_{2,8} = 2.08, p = 0.19$ ) and mechanical release ( $F_{1,2} = 6.48, p = 0.13$ ) did not impact the proportion of browsed shoots for seedlings that had experienced browsing in 2015. Cumulative browsing on terminal shoot (ranging from 0 to 4 browsing events) had a negative effect on height ( $F_{1,162} = 3.8, p = 0.05$ ) and diameter ( $F_{1,163} = 5.3, p = 0.02$ ). Seedling height and diameter were respectively  $5.4 \pm 2.7$  cm and  $0.13 \pm 0.05$  cm smaller at each browsing event, compared to seedlings that did not undergo browsing. Over the 2009–2015 period, browsing probability on terminal shoots decreased ( $F_{1,864} = 60.49, p < 0.001$ ) while browsing probability of lateral shoots increased ( $F_{1,676} = 20.01, p < 0.001$ ) as a function of seedling height (Figure 3).

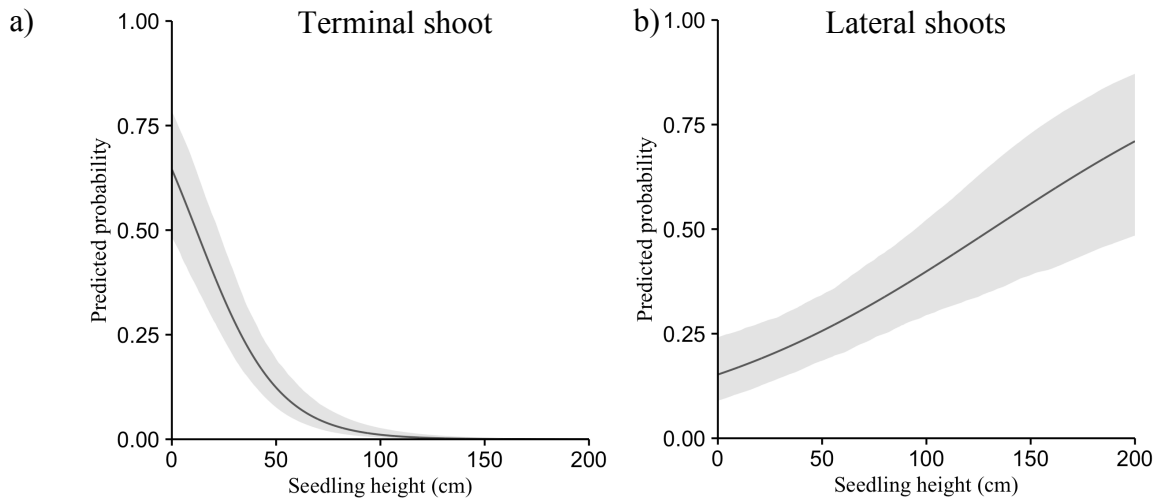


Figure 3 Decreasing predicted probabilities for white-tailed deer browsing on terminal shoot (a) and increasing probabilities for lateral shoots (b) as a function of planted balsam fir seedling height (cm). Seedlings were planted in June 2009 on Anticosti Island (Canada). Browsing occurrence on terminal shoot was measured after the 1<sup>st</sup>, 2<sup>nd</sup>, 5<sup>th</sup> and 7<sup>th</sup> growing season (n=965). We also monitored lateral browsing at the same time except during the 5<sup>th</sup> growing season (n=769). We used a logistic regression with individual trees, blocks and interactions involving blocks as random effects. Gray areas present 95% confidence intervals, excluding the residual variance.

### *Competitive environment*

The cover and modal height of large herbaceous species decrease from  $35 \pm 2 \%$  and  $94.7 \pm 3.0$  cm in fenced plots to  $18 \pm 1 \%$  and  $62.6 \pm 1.4$  cm in unfenced plots ( $F_{1,12} = 21.0$ ;  $p < 0.01$  and  $F_{1,12} = 43.8$ ,  $p < 0.01$ , respectively). The effects of the mechanical release on the height of large herbaceous species was dependent on the delay in site preparation ( $F_{2,8} = 5.33$ ;  $p = 0.03$ ). A 1-year delay between site preparation and planting led to a  $16.1 \pm 6.8$  cm increase in modal height of tall herbaceous species in released plots ( $t_{9,1} = -2.0$ ;  $p = 0.08$ ;) while it decreased from  $80.0 \pm 5.8$  cm to  $67.4 \pm 3.0$  cm in unprepared plots when released ( $t_{8,1} = 2.2$ ;  $p = 0.06$ ). Other paired combinations of site preparation and mechanical release were not significant ( $|t| < 1.96$ ,  $p > 0.1$ ).

In fenced plots, the cover of graminoids tended to increase in prepared plots (1-year delay =  $56.4 \pm 4.0 \%$  and no delay =  $53.5 \pm 5.1 \%$ ), compared to unprepared plots ( $34.5 \pm 3.3 \%$ ; site preparation X deer exclusion:  $F_{2,12} = 3.39$ ,  $p = 0.07$ , *a posteriori* mean comparisons respectively  $t_{25,3} = 2.3$ ;  $p = 0.03$  and  $t_{25,4} = 2.0$ ;  $p = 0.06$ ). We did not find any difference between site preparation levels in unfenced plots (unprepared:  $61.8 \pm 3.8 \%$  vs 1-year delay:  $62.3 \pm 2.8 \%$  ( $t_{14,9} < 0.1$ ;  $p = 0.99$ ), unprepared vs no-delay:  $51.5 \pm 3.8 \%$  ( $t_{15,7} = -1.6$ ;  $p = 0.13$ ) and 1-year delay vs no-delay ( $t_{16,0} = 1.6$ ;  $p = 0.13$ )).

Deer exclusion increased the cover of deciduous species in unprepared plots (site preparation X deer exclusion:  $F_{2,12} = 3.75$ ,  $p = 0.05$ ; no deer:  $18.6 \pm 4.5 \%$ ; with deer:  $9.3 \pm 2.2 \%$ ,  $t_{8,7} = -3.3$ ;  $p = 0.01$ ), whereas its impact was not significant in prepared plots (1-year delay:  $t_{11,8} = 0.7$ ;  $p = 0.50$ ; no-delay:  $t_{13,1} = -0.9$ ;  $p = 0.40$ ). We noticed a trend for an interaction between mechanical release and deer exclusion ( $F_{1,12} = 4.04$ ;  $p = 0.07$ ) suggesting a higher cover of deciduous in fenced than unfenced plots without mechanical release (respectively  $22.6 \pm 4.6\%$  and  $13.5 \pm 2.2 \%$ ;  $t_{14} = -2.6$ ;  $p = 0.02$ ) while there was no difference when mechanical release was carried out (respectively  $7.0 \pm 1.6 \%$  and  $8.2 \pm 1.3 \%$ ;  $t_9 = 0.1$ ;  $p = 0.92$ );). Finally, the delay in site preparation influenced the cover of raspberry ( $F_{2,8} = 4.81$ ;  $p = 0.04$ ); a 1-year delay between site preparation and planting increased raspberry cover from  $22.5 \pm 2.6 \%$  (no-delay) to  $38.9 \pm 2.4 \%$  ( $t_{20,1} = 3.1$ ;  $p = 0.01$ ), but we did not detect any difference between 1-year delay and unprepared plots ( $28.6$

$\pm 2.3\%$ ;  $t_{18.4} = 1.57$ ;  $p = 0.13$ ); We did not detect any effects of the treatments on conifers and small herbaceous cover or height (Appendix 2).

We observed no difference in the density of conifers stems among treatments ( $374 \pm 57$  stem/ha). The density of deciduous stem decreased from  $575 \pm 96$  stem/ha in fenced stems to  $244 \pm 96$  stem/ha in unfenced stems ( $F_{1,2} = 13.63$ ,  $p < 0.003$ , Appendix 3).

The difference in % PAR increased as a function of seedling height until unfenced seedlings reach full sunlight around 146 cm tall compared to 184 cm for seedlings in the absence of deer ( $F_{1,259} = 8.33$ ,  $p = 0.004$ ; Figure 5).

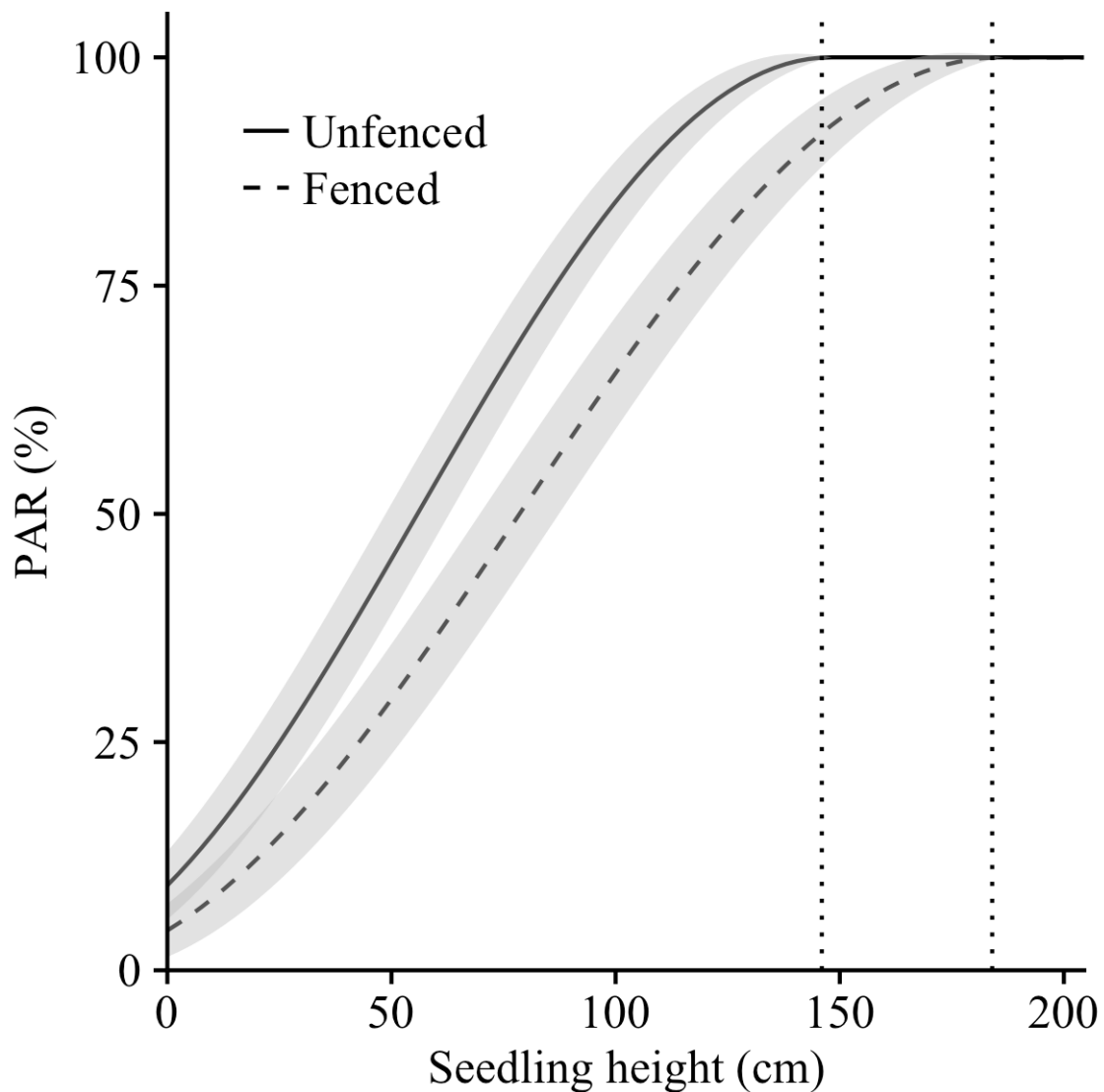


Figure 4 Mean photosynthetic active radiation (% PAR) seven years after planting as a function of balsam fir seedling height. Solid line represents seedlings in the presence of deer; dashed line represents seedlings planted in the absence of deer. Vertical lines define the seedling height where full sunlight is reached. We used general linear mixed models with blocks, interactions involving blocks and tree id as random effects. Gray areas correspond to standard error of the mean.

## DISCUSSION

### *Effect of browsing on balsam fir seedlings*

Using a controlled field experiment, we showed that white-tailed deer browsing is simultaneously inducing a negative direct effect and a positive indirect effect on planted fir seedlings. Deer browsing on surrounding species modifies vegetation structure and composition towards more open environments, improving light conditions for the planted seedlings. The magnitude of the negative direct effects on seedling height, however, far outweighs the potential benefit from deer on survival or from an increased light availability.

Contrary to our prediction, deer exclusion did not improve survival, although survival was generally low. It suggests that, at deer density under 15 deer/km<sup>2</sup>, browsing pressure allows growth and survival of balsam fir (Tremblay et al. 2007) and plays a role in reducing competition from palatable species. During the 2010-2013 period, we noticed a shift in survival between fenced and unfenced plots, which could indicate an increase in competition for resources from palatable species following harvesting, and recovery following deer exclusion. Although balsam fir is very shade tolerant, competition for other resources than light may drive survival of fir at the late seedling stage. The trend for higher survival in the presence of deer may also indicate that browse induced mortality acts on longer time scale than what we measured in the present study (Bergerud and Manuel 1968).

We observed that planted seedling height, diameter and terminal shoot length were smaller in the presence of white-tailed deer as a consequence of cumulative browsing effects. Browsed trees need to allocate resources to damaged tissues and then have fewer resources to invest in growth (Wallgren et al. 2014). This is expected for diameter growth specifically, as it is not a priority in conifer resource allocation (Lanner 1985, Morris et al. 1990). White-tailed deer browsing negatively influenced height and diameter with similar effect sizes, which could explain the lack of statistical significance for the h:d ratio.

We found that browsing probability decreased for terminal shoot and increased for lateral shoots as seedlings gained height. As terminal shoots become unavailable, deer appear to switch to lateral shoots, which are readily available and become more abundant and visible as seedlings grow. This may increase browsing probability for seedlings as their height

increases (Nikula et al. 2008, Faure-Lacroix et al. 2013). A similar shift from terminal to lateral shoot was observed for white-tailed browsing on white pine. Shift occurred at 140 cm for white pine, a limit probably set by the height of adult deer (Saunders 1988).

Browsing by white-tailed deer acted as a release treatment for balsam fir seedlings by diminishing the cover of deciduous and large herbaceous species, creating favorable growth conditions. Consistent results have been found for deer and moose browsing, suggesting that large browsers can indeed provide a release effect from competition for less preferred trees (Posner and Jordan 2002, McLaren et al. 2009, Dalgleish et al. 2015). Graminoids then tend to increase following palatable species decline and further prevent the establishment of other species by actively competing for resources and creating low quality germination sites (Rooney 2001, Beguin et al. 2011, Gosse et al. 2011).

### ***Effects of silvicultural treatments on fir seedlings and their surrounding environment***

The rationale behind the use of silvicultural treatment in plantation establishment is to improve seedling microclimate conditions by manipulating soil properties and reducing competition for resources to promote seedlings growth and survival (Wiensczyk et al. 2011). We did not find any effect of site preparation on seedling performance or survival. Thiffault et al. (2003) also found that site preparation did not affect 3<sup>rd</sup> year height nor diameter of black spruce, a shade-tolerant species. Although not statistically significant, seedlings in the no-delay treatment tended to have lower survival compared to control seedlings planted without site preparation. Lower survival can be a result of the negative effect of site preparation on soil properties, as it modifies the hydraulic regime by simultaneously increasing evapotranspiration and water retention (Örlander et al. 1990). Water stress may have increased mortality for the recently planted seedlings characterized by superficial root systems (Örlander et al. 1990). The objective of site preparation was also to decrease competition from surrounding vegetation but, graminoids took advantage of the recently disturbed sites. By dispersing and fragmenting rhizomes, site preparation probably promoted the proliferation of graminoids (Beaudet et al. 2013). White-tailed deer strengthen this positive effect of site preparation on graminoids by browsing on palatable species that were competing with them (Rooney 2008, Beguin et al. 2011). As a result, site preparation should be used with care as it can lead to multiple interactions with soil physical



and chemical properties that affect plant performance and can be a poor tool for vegetation management in some circumstances (Löf et al. 2012).

Contrary to our predictions, mechanical release did not stimulate seedling height, terminal shoot length or survival. Although not statistically significant, the size effect of mechanical release on diameter suggests that released trees may have benefited from an increase in resources availability. This effect, however, probably only occurred during a short period of time as we did not observe major impacts of the treatment on competing vegetation cover or modal height two years following treatment application. The rapid regrowth of the surrounding plants, which could be due to their tolerance to browsing (Coughenour 1985, Safford et al. 1990, Baleshta et al. 2015), or the invasion of cleared plots by competitive species can explain this low difference between treatment levels (Hart and Comeau 1992, Wiensczyk et al. 2011). We have not found support for the use of mechanical release in this context, although this treatment can have positive effects on seedling performance and survival when used with other conifer species (Wagner et al. 2006, Cyr and Thiffault 2009). Balsam fir is a very shade tolerant specie with an aggressive regeneration strategy; this specie is rarely used in plantations (Frank 1990). This may partly explain the difference between our results and other studies that focused on other conifer species.

## **MANAGEMENT IMPLICATIONS AND RECOMMENDATIONS**

In a context of high density of large herbivore, the objectives of common silvicultural treatments used in forest management may not be met due to the direct damage due to selective browsing and their impacts on vegetation composition and structure. Our findings emphasize the need to reduce the direct effect of browsing on terminal shoots of seedlings under 150 cm, as they are most vulnerable to white-tailed deer at this stage. To promote fir seedling growth and survival, managers should adopt a target deer density that reduce negative effects (see Tremblay et al. 2006, 2007) while promoting positive effects by reducing vegetation competition for light without damaging fir. Site preparation and mechanical release treatments must take into account vegetation composition, as the treatments could be ineffective or even negatively affect planted seedlings by promoting unwanted species such as graminoid, that can further inhibit natural regeneration

(Balandier et al. 2006). When large herbivores are abundant, prescriptions for site preparation should therefore be based on other considerations than promoting seedling growth, such as facilitating practical reforestation work if required (see Thiffault et al. 2003). Mechanical release at the tree level is not required when deer density reach a level where competition by shrubs and small trees is controlled by selective browsing.

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

Financial support was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Chair in integrated resource management of Anticosti Island (<http://www.chaireanticosti.ulaval.ca/>). We thank Julie Faure-Lacroix, technicians from the *Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs* and research assistants for their contribution to the project. We are also indebted to S. Côté and the members of his lab for their invaluable help in reviewing earlier versions of this manuscript.

## BIBLIOGRAPHY

- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. Reynolds, and S. M. Zedaker. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79**:3-27.
- Baleshta, K. E., S. W. Simard, and W. J. Roach. 2015. Effects of thinning paper birch on conifer productivity and understory plant diversity. *Scandinavian Journal of Forest Research* **30**:699-709.
- Barrette, M., L. Bélanger, L. De Grandpré, and J.-C. Ruel. 2014. Cumulative effects of chronic deer browsing and clear-cutting on regeneration processes in second-growth white spruce stands. *Forest Ecology and Management* **329**:69-78.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**:1-48.
- Beudet, M., P. Cartier, M. Cauboue, P. Martineau, N. Thiffault, and B. Boulet. 2013. Chapitre 2 – The autecology of competing species. Pages 181-279 in Gouvernement du Québec, editor. Department of natural resources, Quebec's silvicultural guide: The biological basis of silviculture. Les publications du Québec, Québec. [in french]
- Beaupré, P., C. Bédard, C. Dufour, A. Gingras, C. Malenfant, and F. Potvin. 2005. Anticosti island has its general plan for the integrated management of forest resources. *Le Naturaliste Canadien* **129**:110-117. [in french]
- Beguín, J., D. Pothier, and S. D. Côté. 2011. Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: A multilevel path analysis. *Ecological Applications* **21**:439-451.
- Bergerud, A. T., and F. Manuel. 1968. Moose damage to balsam fir-white birch forest in central Newfoundland. *The Journal of Wildlife Management* **32**:729-746.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:113-147.
- Coughenour, M. B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: Adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **72**:852-863.
- Cyr, G., and N. Thiffault. 2009. Long-term black spruce plantation growth and structure after release and juvenile cleaning: A 24-year study. *The Forestry Chronicle* **85**:417-426.
- Dagleish, H. J., N. I. Lichti, N. Schmedding, and R. K. Swihart. 2015. Exposure to herbivores increases seedling growth and survival of American chestnut (*Castanea dentata*) through decreased interspecific competition in canopy gaps. *Restoration Ecology* **23** :655-661.

Environnement Canada. 2016. Climate normals and averages, daily data reports of Port-Menier's station from 1995 to 2015 [Online database].

Faure-Lacroix, J., J.-P. Tremblay, N. Thiffault, and V. Roy. 2013. Stock type performance in addressing top-down and bottom-up factors for the restoration of indigenous trees. *Forest Ecology and Management* **307**:333-340.

Frank, R. M. 1990. *Abies balsamea* L. Mill. - Balsam fir. Pages 26-35 in R. M. Burns and B. H. Honkala, editors. *Silvics of north America: Volume 1, Conifers*. Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington, D.C.

Gill, R. 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. Pages 170-202 in K. Danell, P. Duncan, R. Bergström, and J. Pastor, editors. *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Gill, R. M. A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* **65**:363-388.

Gosse, J., L. Hermanutz, B. E. McLaren, P. Deering, and T. Knight. 2011. Degradation of boreal forest by non-native herbivores in Newfoundland's national park: Recommendations for ecosystem restoration. *Natural Areas Journal* **31**:331-339.

Grossnickle, S. C. 2016. Restoration Silviculture: An ecophysiological perspective - Lessons learned across 40 years. *Reforesta* **1**:1-36.

Hart, D., and P. G. Comeau. 1992. Manual brushing for forest vegetation management in British Columbia: A review of current knowledge and information needs. British Columbia Ministry of Forests, Victoria, BC.

Hester, A. J., M. Bergman, G. R. Iason, and J. Moen. 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. Pages 97-141 in K. Danell, R. Bergström, P. Duncan, and J. Pastor, editors. *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Hidding, B., J.-P. Tremblay, and S. D. Côté. 2012. Survival and growth of balsam fir seedlings and saplings under multiple controlled ungulate densities. *Forest Ecology and Management* **276**:96-103.

Hidding, B., J.-P. Tremblay, and S. D. Côté. 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* **94**:2852-2860.

Hobbs, R. J., L. M. Hallett, P. R. Ehrlich, and H. A. Mooney. 2011. Intervention ecology: Applying ecological science in the twenty-first century. *Bioscience* **61**:442-450.

Jobidon, R. 1992. Measurement of light transmission in young conifer plantations: A new technique for assessing herbicide efficacy. *North Journal of Applied Forestry* **9**:112-115.

Kalisz, S., R. B. Spigler, and C. C. Horvitz. 2014. In a long-term experimental demography study, excluding ungulates reversed invader's explosive population growth rate and

restored natives. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**:4501-4506.

Kuijper, D. P. J., J. P. G. M. Cromsigt, B. Jędrzejewska, S. Miścicki, M. Churski, W. Jędrzejewski, and I. Kweczlich. 2010. Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Ecology* **98**:888-899.

Lanner, R. M. 1985. On the insensitivity of height growth to spacing. *Forest Ecology and Management* **13**:143-148.

Löf, M., D. C. Dey, R. M. Navarro, and D. F. Jacobs. 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New Forests* **43**:825-848.

Long, D. G. F., and P. Copper. 1987. Stratigraphy of the Upper Ordovician upper Vaureal and Ellis Bay formations, eastern Anticosti Island, Quebec. *Canadian Journal of Earth Sciences* **24**:1807-1820.

McLaren, B., L. Hermanutz, J. Gosse, B. Collet, and C. Kasimos. 2009. Broadleaf competition interferes with balsam fir regeneration following experimental removal of moose. *Forest Ecology and Management* **257**:1395-1404.

Morris, D. M., G. B. MacDonald, and K. M. McClain. 1990. Evaluation of morphological attributes as response variables to perennial competition for 4-year-old black spruce and jack pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:1696-1703.

Newsom, W. M. 1937. Mammals on Anticosti Island. *Journal of Mammalogy* **18**:435-442.

Nikula, A., V. Hallikainen, and R. Jalkanen. 2008. Modelling the factors predisposing scots pine to moose damage in artificially regenerated sapling stands in Finnish Lapland. *Silva Fennica* **42**:587-603.

Nuttle, T., T. E. Ristau, and A. A. Royo. 2014. Long-term biological legacies of herbivore density in a landscape-scale experiment: Forest understoreys reflect past deer density treatments for at least 20 years. *Journal of Ecology* **102**:221-228.

Örlander, G., P. Gemmel, and J. Hunt. 1990. Site preparation; A swedish Overview. Page 67, Victoria, British Columbia.

Palik, B. J., B. K. Haworth, A. J. David, and R. K. Kolka. 2015. Survival and growth of northern white-cedar and balsam fir seedlings in riparian management zones in northern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management* **337**:20-27.

Paquette, A., and C. Messier. 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:27-34.

Posner, S. D., and P. A. Jordan. 2002. Competitive effects on plantation white spruce saplings from shrubs that are important browse for moose. *Forest Science* **48**:283-289.

Potvin, F., P. Beaupré, and G. Laprise. 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: A 150-year process. *Ecoscience* **10**:487-495.

- Potvin, F., and L. Breton. 2005. Testing two aerial survey techniques on deer in fenced enclosures: Visual double-counts and thermal infrared sensing. *Wildlife Society Bulletin* **33**:317-325.
- Prévost, M. 1992. Effects of scarification on soil properties, seedling growth and competition: Review of current knowledge and research perspectives in Quebec. *Annals of Forest Science* **49**:277-296. [in french]
- R Core team. 2015. R: A language and environment for statistical computing, R foundation for statistical computing editors., Vienna, Austria.
- Rochette, B., and A. Gingras. 2007. Anticosti island white-tailed deer aerial inventory - Summer 2006. Québec, Canada. [in french]
- Rooney, T. P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: A North American perspective. *Forestry* **74**:201-208.
- Rooney, T. P. 2008. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology* **202**:103-111.
- Rooney, T. P., and D. M. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* **181**:165-176.
- Safford, L. O., J. C. Bjorkbom, and J. C. Zasada. 1990. *Betula papyrifera* Marsh. Paper birch. Pages 158-171 in R. M. Burns and B. H. Honkala, editors. Vol. 2. Hardwoods. United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Saucier, J., A. Robitaille, and P. Grondin. 2009. Quebec bioclimatic domains. Pages 186-205 *Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Québec, Qc.* [in french]
- Saunders, D. A. 1988. Adirondack Mammals. Adirondack Wildlife Program, State University of New York, College of Environmental Science and Forestry.
- Saunders, M. R., and K. J. Puettmann. 1999. Use of vegetation characteristics and browsing patterns to predict deer damage in eastern white pine (*Pinus strobus*) plantation. *Northern Journal of Applied Forestry* **16**:96-102.
- Simard, M. A., T. Coulson, A. Gingras, and S. D. Côté. 2010. Influence of density and climate on population dynamics of a large herbivore under harsh environmental conditions. *Journal of Wildlife Management* **74**:1671-1685.
- Stanturf, J. a., and P. Madsen. 2002. Restoration concepts for temperate and boreal forests of North America and Western Europe. *Plant Biosystems* **136**:143-158.
- Thiffault, N., R. Jobidon, and A. Munson. 2003. Performance and physiology of large containerized and bare-root spruce seedlings in relation to scarification and competition in Québec (Canada). *Annals of Forest Science* **60**:645-655.

- Tremblay, J.-P., J. Huot, and F. Potvin. 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia* **150**:78-88.
- Tremblay, J.-P., J. Huot, and F. Potvin. 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* **44**:552-562.
- Wagner, R. G., K. M. Little, B. Richardson, and K. McNabb. 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry* **79**:57-79.
- Waller, D. M., and L. I. Maas. 2013. Do white-tailed deer and the exotic plant garlic mustard interact to affect the growth and persistence of native forest plants? *Forest Ecology and Management* **304**:296-302.
- Wallgren, M., J. Bergquist, R. Bergström, and S. Eriksson. 2014. Effects of timing, duration, and intensity of simulated browsing on Scots pine growth and stem quality. *Scandinavian Journal of Forest Research* **29**:734-746.
- Ward, A. I., P. C. L. White, N. J. Walker, and C. H. Critchley. 2008. Conifer leader browsing by roe deer in English upland forests: Effects of deer density and understorey vegetation. *Forest Ecology and Management* **256**:1333-1338.
- Wiensczyk, A., K. Swift, A. Morneault, N. Thiffault, K. Szuba, and F. W. Bell. 2011. An overview of the efficacy of vegetation management alternatives for conifer regeneration in boreal forests. *The Forestry Chronicle* **87**:175-200.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude avait pour but principal d'évaluer les relations directes et indirectes entre le broutement par le cerf du Virginie, les changements dans les facteurs biotiques et abiotiques induits par les traitements sylvicoles et la performance du sapin baumier dans un contexte de réduction de la densité des grands herbivores. Nous avons également testé l'efficacité de traitements sylvicoles couramment utilisés en forêt boréale, soit la préparation de terrain et le dégagement par pied d'arbre, afin de suggérer un modèle d'établissement et d'entretien des plantations.

À l'aide d'une expérience contrôlée, nous avons démontré que le broutement du cerf de Virginie induit simultanément un effet direct négatif et un effet indirect positif sur les plants de sapin. Le broutement du cerf sur les espèces compagnes modifie la structure et la composition de la végétation vers des milieux plus ouverts, améliorant les conditions de lumière pour les plants. En regard de la morphologie des sapins, l'ampleur des effets directs négatifs, cependant, l'emporte sur les avantages d'une disponibilité accrue en lumière.

Contrairement à nos prédictions, la survie et les paramètres morphologiques des plants de sapins baumiers n'ont pas répondu de la même manière à l'exclusion du cerf de Virginie. La survie des plants de sapin baumier tendait à être 9,7% inférieure dans les exclos comparativement aux plants croissant en présence de cerfs. Cela suggère que la densité des cerfs présents dans l'enclos de gestion était compatible avec la survie du sapin baumier et que le broutement joue un rôle dans la réduction de la compétition avec les espèces appétentes. Bien que le sapin baumier soit une espèce très tolérante à l'ombre, il semble que la compétition pour d'autres ressources que la lumière ait une influence notable sur la survie dans le stade avancé de semis. La hauteur, la longueur de la flèche terminale et le diamètre au collet des arbres résiduels étaient cependant de  $129,6 \pm 6,6$  cm,  $23,6 \pm 1,6$  cm et  $2,6 \pm 0,2$  cm dans les parcelles clôturées comparativement à  $97,2 \pm 3,0$  cm,  $17,2 \pm 0,9$  cm et  $1,9 \pm 0,1$  cm dans les parcelles non clôturées en raison du broutement cumulé.

Le broutement a également généré des effets indirects en diminuant la couverture et la hauteur des espèces appétentes, i.e. principalement les espèces décidues et les herbacées hautes. À l'inverse, cela a favorisé les graminées qui tolèrent bien le broutement étant



donné leurs méristèmes situés à la base de leur tige (Coughenour 1985). Celles-ci envahissent rapidement les milieux ouverts et peuvent limiter l'établissement subséquent d'autres espèces (Rooney 2001, Beguin et al. 2011, Gosse et al. 2011). En ayant une hauteur maximale inférieure à celle des décidus ou des herbacées hautes, les graminées contribuent au maintien des conditions de pleine lumière, initiées par le broutement. Une fois les plants de sapin bien établis, la présence de graminées pourrait donc leur être profitable. Lorsque les plants ont surcimité les graminées, leur croissance est alors en grande partie déterminée par le nombre d'arbres à proximité et la qualité du site (McDonald 1986, Balandier et al. 2006).

Le broutement a des effets similaires à ceux du dégagement mécanique en diminuant la compétition pour la lumière. Les plants de sapin ont atteint la pleine lumière à 146 cm de hauteur en présence de cerfs, comparativement à 184 cm dans les exclos. Bien que ces effets positifs indirects du broutement aient le potentiel de promouvoir la croissance des plants, les effets négatifs directs déterminent la morphologie de ceux-ci.

### ***Effets des traitements sylvicoles sur les plants de sapin et leur environnement***

La raison première de l'utilisation de traitements sylvicoles est d'améliorer les conditions du microsite et du microclimat des semis en manipulant les propriétés du sol et en réduisant la compétition pour les ressources afin de favoriser la croissance et la survie (Wiensczyk et al. 2011). Cependant, nos résultats démontrent que ni le dégagement mécanique par pied d'arbre et ni le scarifiage n'ont augmenté de manière significative la survie et les paramètres morphologiques des sapins plantés. Le sapin baumier est une espèce très tolérante à l'ombre avec une stratégie de régénération agressive ; l'espèce est rarement utilisée dans les plantations (Frank 1990), ce qui peut expliquer en partie les différences entre nos résultats et d'autres études utilisant différentes espèces de conifères (Wagner et al. 1999).

Contrairement à nos prédictions, la préparation du terrain n'a pas eu d'effet positif sur la performance et la survie des plants et n'a pas diminué la compétition pour les ressources. Nos résultats suggèrent plutôt une diminution de la survie dans les parcelles scarifiées. Trois hypothèses a posteriori ont donc été élaborées pour expliquer ces résultats contradictoires avec les connaissances sur les effets du scarifiage. Premièrement, la faible

survie des plants peut potentiellement s'expliquer par un « choc de plantation ». Principalement attribuable au stress hydrique, ce phénomène se fait généralement ressentir dans les trois premières années suivant la mise en terre, mais peut persister sur une plus longue période (Margolis et Brand 1990, Grossnickle 2000). Les sols d'Anticosti sont généralement minces et composés d'une forte proportion d'argile, ce qui pourrait amplifier le stress hydrique des sols scarifiés. Une seconde hypothèse est que les plants de sapins ont pu subir du déchaussement lors d'épisodes de gel/dégel. En gelant, l'eau contenue dans le sol prend de l'expansion et peut soulever le plant, coupant ainsi le contact racinaire. Les sols à texture fine ont une capacité de rétention d'eau et une capillarité élevée favorisant ce genre de phénomène (Sheedy 1990, 1993). La troisième hypothèse est que la tendance vers l'augmentation du couvert de graminée dans les parcelles scarifiées en présence de cerfs expliquerait la diminution de la survie. En dispersant et en fragmentant les rhizomes, la préparation de terrain peut favoriser la prolifération des graminées (Beaudet et al. 2013). Leur système racinaire superficiel et dense leur permet d'utiliser le même horizon de sol que les plants et ils peuvent alors intercepter la majeure partie des précipitations, privant les plants d'un apport en eau (Balandier et al. 2006). C'est entre autres pourquoi ils sont reconnus pour leur fort potentiel de compétition dans les premières années suivant la mise en terre. On remarque que la différence de survie entre les parcelles scarifiées et celles non scarifiées s'établit déjà à partir de la première année suivant la mise en terre et demeure relativement constante par la suite. Nos travaux supportent les conclusions d'autres études suggérant que le scarifiage offre peu de bénéfices en termes de survie et de croissance pour le sapin baumier dans un contexte de forte pression de broutement (Beguïn et al. 2009, Charron et Hermanutz 2016). Cependant, dans l'éventualité où un site se doit d'être reboisé, il demeure essentiel que les planteurs y aient un accès facile et qu'ils soient en mesure de pouvoir planter les arbres.

Le dégagement mécanique n'a également pas amélioré la survie, la hauteur et la longueur de la tige terminale des plants. Nos résultats suggèrent cependant une augmentation de près de 50% du diamètre à la base lorsque les arbres étaient dégagés. Les arbres libérés de la compétition ont donc bénéficié d'une augmentation de la disponibilité des ressources. Cependant, cet effet fut de courte durée puisque l'on n'observe aucune différence notable sur la couverture végétale ou la hauteur modale de la végétation concurrente deux ans après

l'application du traitement. La repousse rapide des plantes environnantes, qui pourrait être due à leur tolérance au broutement (Coughenour 1985, Safford et al. 1990, Baleshta et al. 2015) ou au remplacement d'espèces compétitives, peut expliquer cette faible différence entre les niveaux de traitement (Hart et Comeau 1992, Wiensczyk et al. 2011). Bien que nous n'ayons pas trouvé de support pour l'utilisation du dégagement mécanique par pied d'arbre dans ce contexte, il est largement reconnu que ce traitement a des effets positifs sur la performance et la survie des plants lorsqu'il est utilisé avec d'autres espèces de conifères (Wagner et al. 2006, Cyr et Thiffault 2009).

Dans un contexte de surabondance de cerf de Virginie, les effets attendus de la préparation de terrain et du dégagement mécanique par pied d'arbre peuvent ne pas être rencontrés en raison des effets directs et indirects entre le cerf de Virginie, l'espèce focale et la végétation accompagnatrice. Ces traitements peuvent se montrer inefficaces ou même affecter négativement les plants en favorisant des espèces indésirables. Lorsque les herbivores sont abondants, les prescriptions relatives à la préparation de terrain et le dégagement mécanique doivent donc reposer sur d'autres considérations que la promotion de la croissance des plants, comme faciliter l'accès au site et les travaux de reboisement. Une analyse coûts-bénéfices devrait être envisagée afin de déterminer si ces traitements offrent des gains significatifs.

### ***Utilisation d'analyses de pistes causales***

Nous avons utilisé des analyses de pistes causales afin de tester l'influence des hypothèses de *top-down* et de *bottom-up* sur la hauteur des sapins baumiers plantés (Annexe 3). Nous avons choisi la hauteur des plants en tant que variable dépendante puisqu'il s'agit d'une variable morphologique qui intègre les événements de broutement passés et est étroitement liée à la valeur adaptative des plantes (Aarssen 1995). Nous avons par la suite formulé sept hypothèses écologiques alternatives, chacune correspondant à un schéma illustrant les liens causaux entre chacune des variables (Figure 6, Annexe 3).

L'utilisation de cette méthode nous a permis d'identifier 3 modèles dont l'AICc était  $< 3$  et dont le poids cumulé était de 89%. L'ensemble de ces modèles intégrait un effet direct du broutement sur la hauteur du sapin, un effet direct du recouvrement des espèces préférées du cerf et un effet indirect de la préparation de site à travers cette même variable.

L'effet du dégagement mécanique était quant à lui variable, indiquant une faible influence. Tout comme les résultats présentés précédemment, cette analyse suggère que le broutement par le cerf ainsi que la compétition pour les ressources influencent la hauteur des plants de sapins baumiers. Les procédés de contrôle par le haut et de contrôle par le bas agissent donc simultanément. Il serait possible de modifier l'importance de ces forces à travers une perturbation du sol.

Bien que cette méthode d'analyse nous a permis de mieux cerner l'influence de chacune des variables, la structure hiérarchique de notre dispositif expérimental ainsi que la nature de nos données nous ont contraints à délaissé cette méthode d'analyse. En effet, le dispositif en split-split-plot n'est pas un problème en soit, mais complique la formulation, la vérification et l'interprétation des d'hypothèses. Dans notre cas, afin de faciliter l'interprétation, nous avons uniquement considéré les effets simples des traitements, mais aurions dû théoriquement intégrer l'ensemble des interactions possibles. Une fois qu'une structure causale est obtenue et cohérente à la fois avec les schémas prédits d'indépendance statistique directe et indirecte et avec toute autre information biologique sur le processus causal, il est alors possible d'obtenir les estimations des coefficients pour chacun des liens causaux en ajustant la série de modèles mixtes suivant la structure. Cependant, dans le cas où des traitements, c'est-à-dire des variables catégoriques, sont utilisés, les coefficients de régression correspondent en fait à la différence par rapport au niveau de référence (intercepte) contrairement à une variable continue où le coefficient représente un lien de proportionnalité entre la variable réponse et la variable explicative. Selon notre interprétation, ces coefficients ne fournissent pas plus d'information qu'un simple test de comparaison de moyennes.

#### *Problématique en relation avec le choix des variables dans les modèles*

Les schémas relativement simples que nous proposons regroupaient les trois traitements, une variable de compétition et une variable morphologique du sapin. Le but était donc de déterminer les liens directs et indirects entre les traitements, la compétition et la performance du sapin baumier. Or, le choix des variables représentant la compétition et la performance du sapin a soulevé plusieurs questionnements. Premièrement, pour la compétition, nous avons l'intention d'utiliser la somme du pourcentage de couvert en

décidus et en framboisier. Ces deux espèces ont un fort potentiel de compétition (Ruel 1991, McLaren et al. 2009), mais ce choix comportait sa part de subjectivité et était sujet à discussion. Comme variable représentant la performance des plants de sapins, nous avons choisi la hauteur des plants puisque celle-ci est directement affectée par le broutement contrairement au diamètre, par exemple. Cependant, puisque le dégagement mécanique a été fait sur une surface dépendante de la longueur de la plus longue branche de chacun des arbres, les parcelles que nous utilisons afin d'évaluer le pourcentage de recouvrement en espèce se devaient également d'être fonction de la taille des arbres. Bien que la couverture en framboisier et en décidus n'était respectivement pas corrélée avec la hauteur des plants, leur somme augmentait la corrélation. Nous trouvions alors un lien positif entre le couvert de ces espèces et la hauteur des plants de sapins. Or, il nous était impossible de savoir si nous étions en présence d'un phénomène réel, qui peut potentiellement s'expliquer à travers la fertilité du site (plus il y a de végétation, plus le site est fertile et plus la hauteur des sapins est grande) ou en présence d'un biais, c'est-à-dire que nous surestimions le pourcentage de couverture dans les grandes parcelles.

En faisant des parcelles à rayons variables, l'expérimentateur émet deux postulats soit:

- 1- Qu'il est aussi efficace à estimer le couvert de la végétation dans une petite que dans une grande parcelle.
- 2- Que la végétation se distribue de manière uniforme dans la parcelle et non de façon agglomérée.

Bref, le fait que la superficie des parcelles utilisées pour mesurer le pourcentage de couverture soit dépendante de la grosseur des arbres a le potentiel de créer un biais si l'on tente d'utiliser le pourcentage de recouvrement pour expliquer la hauteur des plants de sapins. Cela peut rapidement se transformer en un raisonnement circulaire si l'un des deux postulats précédents se révèle faux.

L'autre solution proposée était de créer une variable composite des différents groupes de végétation échantillonnés en utilisant les valeurs des axes significatifs d'une analyse en composante principale (ACP). Or, il n'y avait pas de ségrégation spatiale claire des variables pouvant mener à une interprétation biologique des axes. De plus, l'utilisation des

scores d'ACP vient en quelque sorte épurer les interprétations écologiques qu'il aurait été intéressant de faire en utilisant les groupes d'espèces.

En remarquant ce problème potentiel, nous nous sommes tournés vers la lumière comme variable intégratrice de la compétition. Or, cette mesure est également corrélée avec la hauteur de l'arbre. En effet, cette variable intègre à la fois la végétation autour du sapin et de la hauteur du sapin et revient en quelque sorte à l'équation suivante:

$$\% \text{ lumière} = \frac{H_{\text{arbre}}}{H_{\text{végétation}}}$$

Où  $H_{\text{arbre}}$  et  $H_{\text{végétation}}$  correspondent respectivement à la hauteur de l'arbre et à la hauteur de la végétation dans la parcelle. Si  $H_{\text{arbre}} / H_{\text{végétation}} > 1$  alors l'arbre est au plein soleil. Cependant, la hauteur de la végétation accompagnatrice dépend des formes de croissance de celles-ci. Outre les arbres, la plupart des groupes de plantes ont une hauteur maximale inférieure à celle des sapins. Ainsi, à mesure que le sapin grandit, la probabilité que celui-ci reçoive 100% de la lumière incidente augmente, car il s'affranchit de l'effet de la plupart des espèces. Vouloir expliquer la hauteur des sapins par la lumière atteignant le tiers supérieur de l'arbre devenait alors inutile puisque cette dernière intègre déjà la hauteur.

### ***Limites de l'étude***

Notre étude comportait certaines limitations, principalement en ce qui a trait au dispositif expérimental et à la continuité dans les protocoles de collecte de données. Premièrement, bien que l'ajout du traitement de dégagement mécanique en 2013 ait été planifié, cela a fait en sorte qu'il était impossible d'utiliser dans une même analyse statistique l'ensemble des mesures qui ont été récoltées pour un même plant. Nous ne pouvions donc pas analyser les données sous forme d'une analyse en mesures répétées. Il nous était nécessaire de scinder les analyses statistiques en deux périodes, soit une période prétraitement (2009-2013) et une période post-traitement (2014-2015). Or, suite à l'application du traitement de dégagement mécanique, aucune mesure n'a été prise en 2014 ce qui nous limitait aux données prises à l'été 2015 pour tester les effets du traitement de dégagement mécanique.

Le protocole de mesures morphologiques des plants de sapins était constant dans le temps et permettait de mettre en relation les données depuis le tout début de l'expérience.

Cependant, la méthode de mesure de la compétition n'a pas cette consistance dans le temps. En 2010, le pourcentage de recouvrement autour de chacun des plants a été mesuré pour chaque espèce, dans une surface circulaire de 1,13 m de rayon centrée sur le plant. Pour chacune des espèces rencontrées, si la hauteur des compétiteurs dépassait la hauteur du plant, la hauteur maximale des individus de l'espèce a été notée. Cette méthode, bien que laborieuse, apporte beaucoup de précision dans les interprétations écologiques que l'on peut en tirer et permet de répondre à des questions d'intérêts quant aux effets associatifs avec le sapin (Löff et al. 2014). En 2013, l'estimation du recouvrement de la végétation compétitive a été faite dans un rayon de 80 cm autour des plants (2 m<sup>2</sup>), pour un plant sur deux en dehors des clôtures, et tous les plants à l'intérieur des clôtures. Lors de cet inventaire, le recouvrement a été estimé par grands groupes fonctionnels (graminées, herbacées, fougères, *Cirsium* et *Anaphalis* sp., *Rubus* spp., décidus, épilobes et conifère). Nous n'avons pas pu regrouper les données de chaque espèce en groupes fonctionnels pour les comparer aux données de 2013. La somme du recouvrement de chaque espèce composant un même groupe fonctionnel était inévitablement supérieure au recouvrement de ce groupe, car dans le premier cas, les espèces se superposent spatialement. Finalement, nous avons jugé que certains regroupements faits en 2013 n'étaient pas cohérents biologiquement et d'autres regroupements ont alors été faits en 2015. Ainsi, aucune des trois années n'était comparable l'une avec l'autre. Nous avons ainsi été dans l'impossibilité de faire une évaluation de l'influence de succession des communautés végétales sur la survie des plants de sapins.

Les causes proximales de la mort des plants sont difficiles à distinguer, surtout en présence de cerfs. Bien que la mort de plants dans les exclos puisse être attribuable à la compétition ou aux conditions abiotiques, l'ajout du cerf dans le système amène un autre niveau de complexité. Les multiples interactions impliquant le cerf de Virginie, la végétation et le sol font en sorte qu'il nous était difficile d'identifier avec précision la principale cause de mortalité en présence de cerfs. Une tige morte ayant la flèche broutée peut être considérée comme morte par cause de broutement, mais en fait, d'autres facteurs contribuent à sa mortalité puisque ce ne sont pas toutes les tiges broutées qui meurent. Étant donné que la survie était meilleure en présence de cerfs, cela suggère que nous surestimons peut-être son impact direct sur la survie du sapin baumier. Un suivi plus fréquent des plants permettrait

probablement de déterminer la cause proximale de la mort des plants. De plus, il faut tenir en compte que les conditions rencontrées dans les exclos ne représentent pas des conditions naturelles en absence d'herbivore. Elles représentent plutôt des conditions de rétablissement de la végétation suite à l'exclusion des grands herbivores et de leur broutement (Rooney et Waller 2003). La dynamique végétale rencontrée dans les exclos peut alors différer de la dynamique naturelle.

### ***Suggestions de recherche***

Lors de l'été 2015, des échantillons de ramilles, de sol et des données de température des sols ont été recueillis. Malheureusement, faute de temps, ces données n'ont pu être utilisées dans la présente étude. Il aurait cependant été intéressant de les intégrer et de tester les effets des traitements sylvicoles sur la nutrition des plants, des sols et la température du sol. L'intégration de la nutrition et de la température des sols aurait pu nous donner de l'information sur la compétition au niveau racinaire et sur les processus impliqués dans le recyclage des nutriments. Cela aurait ensuite pu être mis en relation avec la nutrition des plants, leurs paramètres morphologiques et le broutement. Une autre étude menée sur l'île d'Anticosti suggère qu'un sol de faible fertilité pourrait stimuler les sapins baumiers à produire plus de composés secondaires impliqués dans la défense contre l'herbivorisme (Dufresne et al. 2011). Également, si les données de nutrition des plants avaient été prises avant le traitement de dégagement mécanique, il aurait été possible de vérifier si un tel traitement entraîne des changements au niveau de la composition chimique des arbres, ce qui pourrait expliquer des différences sur le broutement rencontré sur chacun des arbres. En somme, l'incorporation de ces différentes variables à une analyse de pistes causales, telles que suggérées dans la section précédente, permettrait d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes en lien avec la défense contre l'herbivorisme et mieux comprendre les liens directs et indirects entre la compétition au niveau aérien et souterrain, le broutement et la performance des plants de sapins.

### **CONCLUSION**

La plantation de sapins baumiers demeure une action sylvicole marginale, et ce surtout dans un contexte de restauration. Conséquemment, les connaissances quant à son aménagement sont fragmentaires et requièrent davantage de recherche afin de mieux



comprendre les causes proximales impliquées dans sa survie et sa performance. Pour d'autres espèces d'arbres, les effets des traitements sylvicoles en présence d'une forte densité d'herbivores demeurent matière à débat et rappellent le caractère contextuel de la foresterie et la nécessité de bien comprendre les mécanismes limitant la régénération afin de prescrire les traitements appropriés. L'inclusion de questions biologiques et écologiques fondamentales permet d'approfondir notre compréhension des interactions en jeu et d'ainsi mieux orienter les décisions en matière de gestion.

## BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Aarssen, L. W. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos* **74**:149-156.
- Bailey, D. W., J. E. Gross, E. A. Laca, L. R. Rittenhouse, M. B. Coughenour, D. M. Swift, et P. L. Sims. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* **49**:386-400.
- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. Reynolds, et S. M. Zedaker. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79**:3-27.
- Baleshta, K. E., S. W. Simard, et W. J. Roach. 2015. Effects of thinning paper birch on conifer productivity and understory plant diversity. *Scandinavian Journal of Forest Research* **30**:699-709.
- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec, et Z. Szendrei. 2009. Associational resistance and associational susceptibility: Having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**:1-20.
- Barrette, M., L. Bélanger, et L. De Grandpré. 2010. Preindustrial reconstruction of a perhumid midboreal landscape, Anticosti Island, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **40**:928-942.
- Barrette, M., L. Bélanger, L. De Grandpré, et J.-C. Ruel. 2014. Cumulative effects of chronic deer browsing and clear-cutting on regeneration processes in second-growth white spruce stands. *Forest Ecology and Management* **329**:69-78.
- Beaudet, M., P. Cartier, M. Cauboue, P. Martineau, N. Thiffault, et B. Boulet. 2013. Chapitre 2 - L'autécologie des espèces concurrentes. Pages 181-279 in Gouvernement du Québec, editor. Ministère des ressources naturelles, *Le guide sylvicole du Québec: Les fondements biologiques de la sylviculture*. Les publications du Québec, Québec.
- Beaupré, P., C. Bédard, C. Dufour, A. Gingras, C. Malenfant, et F. Potvin. 2004. Plan général d'aménagement intégré des ressources du milieu forestier de l'île d'Anticosti. Produits forestiers Anticosti inc., Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Société de la faune et des parcs du Québec, Québec.
- Beaupré, P., C. Bédard, C. Dufour, A. Gingras, C. Malenfant, et F. Potvin. 2005. L'île d'Anticosti a son plan général d'aménagement intégré des ressources du milieu forestier. *Le Naturaliste Canadien* **129**:110-117.
- Beguin, J., D. Pothier, et S. D. Côté. 2011. Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications* **21**:439-451.
- Beguin, J., M. Prévost, D. Pothier, et S. D. Côté. 2009. Establishment of natural regeneration under severe browsing pressure from white-tailed deer after group seed-tree cutting with scarification on Anticosti Island. *Canadian Journal of Forest Research* **39**:596-605.
- Beguin, J., J.-P. Tremblay, N. Thiffault, D. Pothier, et S. D. Côté. 2016. Management of forest regeneration in boreal and temperate deer-forest systems: Challenges, guidelines and research gaps. *Ecosphere* **7**:1-16.
- Bell, F. W., M. Kershaw, I. Aubin, N. Thiffault, J. Dacosta, et A. Wiensczyk. 2011. Ecology and traits of plant species that compete with boreal and temperate forest

- conifers: An overview of available information and its use in forest management in Canada. *The Forestry Chronicle* **87**:161-174.
- Bergqvist, G., R. Bergström, et L. Edenius. 2001. Patterns of stem damage by moose (*Alces alces*) in young pinus sylvestris stands in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* **16**:363-370.
- Brandner, T. A., R. O. Peterson, et K. L. Risenhoover. 1990. Balsam fir on Isle Royale: Effects of moose herbivory and population density. *Ecology* **71**:155-164.
- Burnham, K. P., et D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer, New-York, New-York, USA.
- Charron, L., et L. Hermanutz. 2016. Simplicity is key: Restoration protocols for nonregenerating forests degraded by overabundant herbivores. *Restoration Ecology*:1-10.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault, et D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:113-147.
- Coughenour, M. B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **72**:852-863.
- Cyr, G., et N. Thiffault. 2009. Long-term black spruce plantation growth and structure after release and juvenile cleaning : A 24-year study. *The Forestry Chronicle* **85**:417-426.
- De Jager, N. R., J. Pastor, et A. L. Hodgson. 2009. Scaling the effects of moose browsing on forage distribution , from the geometry of plant canopies to landscapes. *Ecological Monographs* **79**:281-297.
- Doucet, R., J.-M. Ruel, S. Jutras, G. Lessard, M. Pineau, G. Prigent, et N. Thiffault. 2009. Sylviculture appliquée. Pages 1147-1186 in *Ordre des Ingénieurs forestiers du Québec*, editor. Manuel de foresterie. Éditions MultiMondes, Québec.
- Dufresne, M., R. L. Bradley, J.-P. Tremblay, et S. D. Côté. 2011. Evidence that soil depth and clay content control the post-disturbance regeneration of balsam fir and paper birch under heavy browsing from deer. *Ecoscience* **18**:363-368.
- Dufresne, M., R. L. Bradley, J.-P. Tremblay, M. Poulin, et S. Pellerin. 2009. Clearcutting and deer browsing intensity interact in controlling nitrification rates in forest floor humus. *Ecoscience* **16**:361-368.
- Edenius, L. 1993. Browsing by moose on scots pine in relation to plant resource availability. *Ecology* **74**:2261-2269.
- Edenius, L., M. Bergman, G. Ericsson, et K. Danell. 2002. The role of moose as a disturbance factor in managed boreal forests. *Silva Fennica* **36**:57-67.
- Fox, T. R. 1986. Raspberry (*Rubus idaeus* L.) competition effects on balsam fir (*Abies balsamea* L. Mill.) seedlings in northern Maine. *Tree Planter's Notes* **37**:20-23.
- Frank, R. M. 1990. *Abies balsamea* L. Mill. - Balsam fir. Pages 26-35 in R. M. Burns et B. H. Honkala, editors. *Silvics of north America : Volume 1, Conifers*. Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Fraser, E. C., R. Kabzems, et V. J. Lieffers. 2001. Sheep grazing for vegetation management in northern forest of British Columbia and Alberta. *The Forestry Chronicle* **77**:713-719.

- Gill, R. 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. Pages 170-202 *in* K. Danell, P. Duncan, R. Bergström, et J. Pastor, editors. Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gill, R. M. A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* **65**:363-388.
- Gosse, J., L. Hermanutz, B. E. McLaren, P. Deering, et T. Knight. 2011. Degradation of boreal forest by non-native herbivores in Newfoundland's national park: Recommendations for ecosystem restoration. *Natural Areas Journal* **31**:331-339.
- Grondin, P., J. Noël, et D. Hotte. 2003. Envahissement des parterres de coupe par le sapin en forêt boréale. Pages 15-44 *in* P. Grondin et A. Cimon, editors. Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier, Ste-Foy, Québec.
- Grossnickle, S. C. 2000. Ecophysiology of northern spruce species: the performance of planted seedlings, Ottawa, Ontario.
- Härkönen, S., R. Heikkilä, W. E. Faber, et A. Pehrson. 1998. The influence of silvicultural cleaning on moose browsing in young Scots pine stands in Finland. *Alces* **34**:409-422.
- Harrison, K. A., et R. D. Bardgett. 2004. Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biology and Biochemistry* **36**:115-126.
- Hart, D., et P. G. Comeau. 1992. Manual brushing for forest vegetation management in British Columbia: A review of current knowledge and information needs. British Columbia Ministry of Forests, Victoria, British-Columbia.
- Häsler, H., J. Senn, et P. J. Edwards. 2008. Light-dependent growth responses of young *Abies alba* to simulated ungulate browsing. *Functional Ecology* **22**:48-57.
- Heikkilä, R., et S. Härkönen. 1996. Moose browsing in young Scots pine stands in relation to forest management. *Forest Ecology and Management* **88**:179-186.
- Herfindal, I., J.-P. Tremblay, A. J. Hester, U. S. Lande, et H. K. Wam. 2015. Associational relationships at multiple spatial scales affect forest damage by moose. *Forest Ecology and Management* **348**:97-107.
- Hester, A. J., M. Bergman, G. R. Iason, et J. Moen. 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. Pages 97-141 *in* K. Danell, R. Bergström, P. Duncan, et J. Pastor, editors. Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, United-Kingdom.
- Hidding, B., J.-P. Tremblay, et S. D. Côté. 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* **94**:2852-2860.
- Hobbs, N. T. 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. Pages 261-288 *in* K. Danell, P. Duncan, R. Bergström, et J. Pastor, editors. Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, United-Kingdom.
- Hobbs, R. J., et D. A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**:93-110.

- Huot, M., et F. Lebel. 2012. Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec 2010-2017. 9782550656692, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune - Secteur Faune Québec, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, Québec.
- Jobidon, R. 1994. Light threshold for optimal black spruce (*Picea mariana*) seedling growth and development under brush competition. *Canadian Journal of Forest Research* **24**:1629-1635.
- Jobidon, R., et L. Charette. 1997. Effets, après 10 ans, du dégagement manuel simple ou répété et de la période de coupe de la végétation de compétition sur la croissance de l'épinette noire en plantation. *Canadian Journal of Forest Research* **27**:1979-1991.
- Jobidon, R., F. Trottier, et L. Charette. 1999. Dégagement chimique ou manuel de plantations d'épinette noire ? Étude de cas dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc au Québec. *The Forestry Chronicle* **75**:973-979.
- Kalisz, S., R. B. Spigler, et C. C. Horvitz. 2014. In a long-term experimental demography study, excluding ungulates reversed invader's explosive population growth rate and restored natives. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**:4501-4506.
- Kupferschmid, A. D., S. Zimmermann, et H. Bugmann. 2013. Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. *Forest Ecology and Management* **310**:393-404.
- Landhäusser, S. M., K. J. Stadt, et V. J. Lieffers. 1996. Screening for control of a forest weed: Early competition between three replacement species and *Calamagrostis canadensis* of *Picea glauca*. *Journal of Applied Ecology* **33**:1517-1526.
- Lieffers, V. J., et K. J. Stadt. 1994. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research* **24**:1193-1198.
- Löf, M., A. Bolte, D. F. Jacobs, et A. M. Jensen. 2014. Nurse trees as a forest restoration tool for mixed plantations: Effects on competing vegetation and performance in target tree species. *Restoration Ecology* **22**:758-765.
- Margolis, H. A., et D. G. Brand. 1990. An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:375-390.
- McDonald, P. M. 1986. Grasses in young conifer plantations - Hindrance and help. *Northwest Science* **60**:271-278.
- McInnes, P., R. J. Naiman, J. Pastor, et Y. Cohen. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* **73**:2059-2075.
- McLaren, B., L. Hermanutz, J. Gosse, B. Collet, et C. Kasimos. 2009. Broadleaf competition interferes with balsam fir regeneration following experimental removal of moose. *Forest Ecology and Management* **257**:1395-1404.
- McLaren, B. E., B. A. Roberts, N. Djan-Chekar, et K. P. Lewis. 2004. Effects of overabundant moose on the Newfoundland landscape. *Alces* **40**:45-59.
- Menge, B., et J. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* **110**:351-369.

- Miller, A. M., C. McArthur, et P. J. Smethurst. 2006. Characteristics of tree seedlings and neighbouring vegetation have an additive influence on browsing by generalist herbivores. *Forest Ecology and Management* **228**:197-205.
- Moncrieff, G. R., S. Chamaille-Jammes, et W. J. Bond. 2013. Modelling direct and indirect impacts of browser consumption on woody plant growth: Moving beyond biomass. *Oikos* **123**:315-322.
- Newsom, W. M. 1937. Mammals on Anticosti Island. *Journal of Mammalogy* **18**:435-442.
- Nikula, A., V. Hallikainen, et R. Jalkanen. 2008. Modelling the factors predisposing scots pine to moose damage in artificially regenerated sapling stands in Finnish Lapland. *Silva Fennica* **42**:587-603.
- Örlander, G., P. Gemmel, et J. Hunt. 1990. Site preparation; A swedish Overview. Page 67, Victoria, British Columbia.
- Paquette, A., et C. Messier. 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:27-34.
- Pastor, J., B. Dewey, R. J. Naiman, P. F. McInnes, et Y. Cohen. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* **74**:467-480.
- Polis, G. A., et D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* **147**:813-846.
- Posner, S. D., et P. A. Jordan. 2002. Competitive effects on plantation white spruce saplings from shrubs that are important browse for moose. *Forest Science* **48**:283-289.
- Potvin, F., P. Beaupré, et G. Laprise. 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: A 150-year process. *Ecoscience* **10**:487-495.
- Potvin, F., et L. Breton. 2005. Testing two aerial survey techniques on deer in fenced enclosures: visual double-counts and thermal infrared sensing. *Wildlife Society Bulletin* **33**:317-325.
- Power, M. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology* **73**:733-746.
- Prévost, M. 1992. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition: Revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec. *Annals of Forest Science* **49**:277-296.
- Prévost, M., et N. Thiffault. 2013. Chapitre 8 - La préparation de terrain. Pages 134-157 in C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond, et J.-P. Saucier, editors. Ministère des ressources naturelles, Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 - Les concepts et l'application de la sylviculture. Les Publications du Québec, Québec, Canada.
- Price, P. W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* **62**:244-251.
- Puettmann, K. J., K. D. Coates, et C. C. Messier. 2012. A critique of silviculture: managing for complexity. Island Press.
- Rooney, T. P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* **74**:201-208.
- Rooney, T. P., et D. M. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* **181**:165-176.
- Ruel, J.-C. 1991. Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* L. Mill.) en régénération. *Canadian Journal of Forest Research* **22**:1408-1416.

- Safford, L. O., J. C. Bjorkbom, et J. C. Zasada. 1990. *Betula papyrifera* Marsh. - Paper birch. Pages 158-171 in R. M. Burns et B. H. Honkala, editors. Vol. 2. Hardwoods. United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Seidl, R., P. M. Fernandes, T. F. Fonseca, F. Gillet, A. M. Jönsson, K. Merganičová, S. Netherer, A. Arpaci, J.-D. Bontemps, H. Bugmann, J. R. González-Olabarria, P. Lasch, C. Meredieu, F. Moreira, M.-J. Schelhaas, et F. Mohren. 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: A review. *Ecological Modelling* **222**:903-924.
- Serra, R., C. Opio, et D. P. Khasa. 2014. Sheep vegetation management for controlling competing vegetation in young conifer plantations in the central interior of British Columbia, Canada. *Agroforestry Systems* **88**:569-578.
- Sheedy, G. 1990. Résultats de l'enquête de 1989 sur la stabilité des plants de diverses plantations de pin gris et d'épinette noire. Page 12 in Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, Direction de la recherche et du développement, editor., Sainte-Foy, Québec.
- Sheedy, G. 1993. La stabilité des plants en contenant : résultats des évaluations réalisées dans 54 plantations de pin gris de l'Abitibi. Page 18 in Ministère des Forêts du Québec, Direction de la recherche, editor., Sainte-Foy, Québec.
- Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* **90**:363-368.
- Shipley, B. 2013. The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology* **94**:560-564.
- Stanturf, J. a., et P. Madsen. 2002. Restoration concepts for temperate and boreal forests of North America and Western Europe. *Plant Biosystems* **136**:143-158.
- Suding, K. N., K. L. Gross, et G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:46-53.
- Thiffault, N., N. Fenton, A. Munson, F. Hébert, R. Fournier, O. Valeria, R. Bradley, Y. Bergeron, P. Grondin, D. Paré, et G. Joannisse. 2013. Managing understory vegetation for maintaining productivity in black spruce forests: A synthesis within a multi-scale research model. *Forests* **4**:613-631.
- Thiffault, N., et F. Hébert. 2013. Chapitre 13 - Le dégagement et le nettoyage. Pages 244-271 in C. Larouche, F. Guillemette, P. Raymond, et J.-P. Saucier, editors. Ministère des Ressources Naturelles, Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 - Les concepts et l'application de la sylviculture. Les publications du Québec, Québec, Canada.
- Thiffault, N., R. Jobidon, et A. Munson. 2003. Performance and physiology of large containerized and bare-root spruce seedlings in relation to scarification and competition in Québec (Canada). *Annals of Forest Science* **60**:645-655.
- Thiffault, N., et V. Roy. 2011. Living without herbicides in Québec (Canada): historical context, current strategy, research and challenges in forest vegetation management. *European Journal of Forest Research* **130**:117-133.
- Thompson, D. G., et D. G. Pitt. 2003. A review of Canadian forest vegetation management research and practice. *Annals of Forest Science* **60**:559-572.
- Tremblay, J.-P., J. Huot, et F. Potvin. 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia* **150**:78-88.

- Tremblay, J.-P., J. Huot, et F. Potvin. 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* **44**:552-562.
- Vourc'h, G., J.-L. Martin, P. Duncan, J. Escarré, et T. P. C. Clausen. 2001. Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. *Oecologia* **126**:84-93.
- Wagner, R. G., K. M. Little, B. Richardson, et K. McNabb. 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry* **79**:57-79.
- Wagner, R. G., G. H. Mohammed, et T. L. Noland. 1999. Critical period of interspecific competition for northern conifers associated with herbaceous vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* **29**:890-897.
- Waller, D. M., et W. S. Alverson. 1997. The white-tailed deer: A keystone herbivore. *Wildlife Society Bulletin* **25**:217-226.
- Waller, D. M., et L. I. Maas. 2013. Do white-tailed deer and the exotic plant garlic mustard interact to affect the growth and persistence of native forest plants? *Forest Ecology and Management* **304**:296-302.
- Walstad, J. D., et P. J. Kuch. 1987. Forest vegetation management for conifer production.
- Ward, A. I., P. C. L. White, N. J. Walker, et C. H. Critchley. 2008. Conifer leader browsing by roe deer in English upland forests: Effects of deer density and understorey vegetation. *Forest Ecology and Management* **256**:1333-1338.
- Wardle, D. A., G. M. Barker, G. W. Yeates, K. I. Bonner, et A. Ghani. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* **71**:587-614.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist* **108**:290-304.
- Wiensczyk, A., K. Swift, A. Morneault, N. Thiffault, K. Szuba, et F. W. Bell. 2011. An overview of the efficacy of vegetation management alternatives for conifer regeneration in boreal forests. *The Forestry Chronicle* **87**:175-200.
- Wisdom, M. J., M. Vavra, J. M. Boyd, M. A. Hemstrom, A. A. Ager, et B. K. Johnson. 2006. Understanding ungulate herbivory-episodic disturbance effects on vegetation dynamics: knowledge gaps and management needs. *Wildlife Society Bulletin* **34**:283-292.



## ANNEXE 1

Table 1 ANOVA results for survival of balsam fir seedlings before (2009–2013) and after the application of mechanical release (2015) for mechanical release (MR), site preparation (SP) and deer exclusion (EX) and their interactions. d.f = numerator , denominator degree of freedom. Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in bold and statistical trend ( $p < 0.1$ ) in italic.

Source of variation	Before mechanical release			After mechanical release		
	d.f. (num,den)	F	<i>p</i>	d.f. (num,den)	F	<i>p</i>
Mechanical release (MR)	-	-	-	1,2	6.56	0.13
Site preparation (SP)	2,10	3.35	0.08	2,8	3.48	<b>0.08</b>
MR*SP	-	-	-	2,8	0.11	0.90
Exclusion (EX)	1,15	0.49	0.50	1,12	3.51	<b>0.09</b>
MR*EX	-	-	-	1,12	0.14	0.71
SP*EX	2,15	2.05	0.16	2,12	1.04	0.38
MR*SP*EX	-	-	-	2,12	0.10	0.90
year	2,1248	48.86	<b>&lt;.01</b>	-	-	-
MR*year	-	-	-	-	-	-
SP*year	4,1248	0.34	0.85	-	-	-
MR*SP*year	-	-	-	-	-	-
EX*year	2,1248	3.19	<b>0.04</b>	-	-	-
MR*EX*year	-	-	-	-	-	-
SP*EX*year	4,1248	1.35	0.25	-	-	-

## ANNEXE 2

Table 2 ANOVA summary for mechanical release, mechanical site preparation and deer exclusion effects on cover and modal height of 6 species groups in sampling plots centered on the planted balsam fir seedlings. We sampled vegetation in June 2015 in a 7-year-old fir plantation on Anticosti Island (Canada). We used mixed linear models with a normal distribution. Blocks and interactions involving blocks were considered as random effects. df = numerator, denominator degrees of freedom; h:d ratio = height / diameter ratio. Statistically significant effects ( $p \leq 0.05$ ) are indicated in bold and statistical trends ( $p \leq 0.1$ ) are indicated in italic.

Species group			Mechanical release (MR)	Site preparation (SP)	Exclusion (EX)	MR×SP	Mr×EX	SP×EX	MR×EX×SP
		df (num,den)	1,2	2,8	1,12	2,8	1,12	2,12	2,12
<i>Raspberry</i>	Percent cover	F	0.89	4.81	1.71	1.19	2.39	0.50	2.25
		<i>p</i>	0.45	<b>0.04</b>	0.22	0.35	0.15	0.61	0.15
	Modal height	F	3.99	1.24	0.36	1.98	0.43	0.39	1.89
		<i>p</i>	0.18	0.34	0.56	0.20	0.52	0.69	0.19
<i>Deciduous</i>	Percent cover	F	1.77	0.16	3.49	0.61	4.04	3.75	1.75
		<i>p</i>	0.31	0.86	0.09	0.57	<i>0.07</i>	<i>0.05</i>	0.22
	Modal height	F	1.36	2.64	2.07	3.94	0.36	1.92	1.80
		<i>p</i>	0.36	0.13	0.18	<i>0.07</i>	0.56	0.19	0.21

<i>Coniferous</i>	Percent cover	F	0.03	0.68	0.40	0.00	0.95	1.30	0.59
		<i>p</i>	0.89	0.53	0.54	1.00	0.35	0.31	0.57
	Modal height	F	0.00	0.54	0.07	0.27	0.11	0.23	1.39
		<i>P</i>	0.99	0.61	0.80	0.77	0.75	0.80	0.29
<i>Large herbaceous</i>	Percent cover	F	1.05	1.11	21.04	3.42	0.11	1.08	0.62
		<i>p</i>	0.41	0.37	<b>&lt; 0.01</b>	0.08	0.75	0.37	0.56
	Modal height	F	0.11	1.21	43.81	5.33	0.68	2.23	2.44
		<i>p</i>	0.77	0.35	<b>&lt; 0.01</b>	<b>0.03</b>	0.42	0.15	0.13
<i>Small herbaceous</i>	Percent cover	F	0.10	0.29	1.71	1.60	1.24	1.15	0.85
		<i>p</i>	0.78	0.75	0.22	0.26	0.29	0.86	0.45
	Modal height	F	-	-	-	-	-	-	-
		<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Graminoids</i>	Percent cover	<i>F</i>	0.00	1.58	5.72	2.49	1.97	3.39	0.90
		<i>p</i>	0.99	0.27	<b>0.03</b>	0.14	0.19	0.07	0.43
	Modal height	F	2.40	2.95	1.10	1.56	2.47	0.73	1.30
		<i>p</i>	0.26	0.11	0.31	0.27	0.14	0.50	0.31

### ANNEXE 3

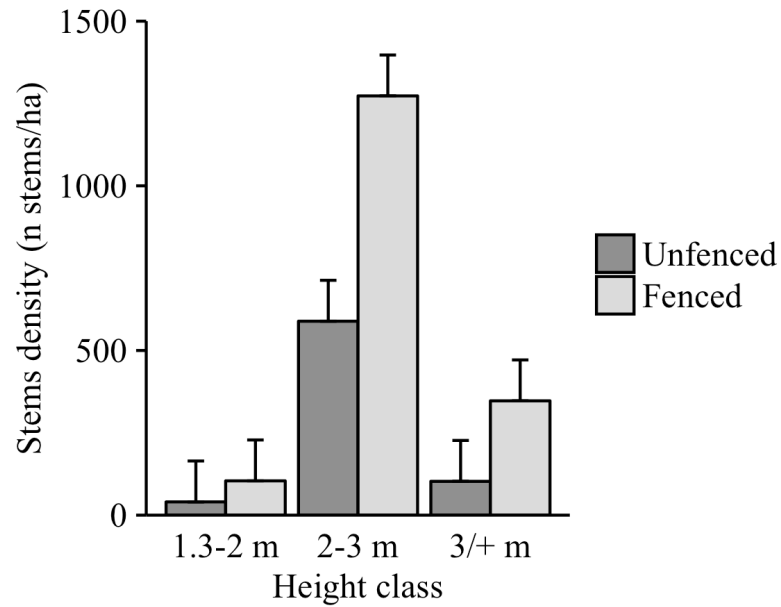


Figure 5 Density of deciduous stem was lower in the presence of white tailed deer (dark gray) compared to the fenced area, where deer were absent (pale gray). We measured height classes from 1.3 m up to 3 m. Analyses performed on square root transformed data; we present mean + SE calculated on the original scale.

## ANNEXE 4

### *Introduction*

We used path analysis to test the relative influence of the top-down and bottom-up hypotheses in the determination of planted balsam fir seedlings morphology. Browsing could generate the rarefaction of certain tree species by targeted direct selection or through indirect changes in biotic interactions among neighboring plants, which can lead to cascading effects on focal plants (Beguin et al. 2011). In the first process, direct chronic browsing will directly affect palatable species by reducing their foliage biomass, with impacts on carbohydrate production through photosynthesis (Gill 1992). The dominance of this process would support the top-down hypothesis advocating that higher trophic levels (i.e. large herbivores) regulate levels below (Menge et Sutherland 1976). In the second process, most trees are able to withstand relatively high levels of browsing pressure, so that part of the biomass reduction or mortality mainly originate from a lack of resources availability caused by indirect changes in biotic or abiotic factors of ecological niches rather than from direct damage (Gill 2006). For example, large herbivores can promote the spread of more resistant or tolerant species to browsing (Kalisz et al. 2014), which can, in turn, impact the establishment and growth of less tolerant seedlings (Waller et Maas 2013). When changes in biotic, i.e. competitive exclusion and facilitation, and abiotic factors dominate, ecosystem dynamics conform to the bottom-up hypothesis, which states that systems are regulated by lower community organization levels (Power 1992, Polis et Strong 1996).

### *Methods*

*Multilevel path analyses.* – We used seedling height as the dependent variable to conduct multilevel path analyses as it is a sensitive morphological variable that integrates past browsing events and is closely related to plant fitness (Aarssen 1995). We carried out hierarchical path analyses using directional separation tests (“d-sep tests”) on seven a priori alternative ecological hypotheses, each corresponding to a unique path diagram (Figure 6) following the method developed Shipley (2009). Each path diagram represents an alternative biological hypothesis regarding the direction and magnitude of biotic and abiotic factors to explain seedling height of balsam fir seedlings. We used *C* statistics

developed for d-sep and multimodel inference using the Akaike's information criterion corrected for small sample sizes ( $AIC_c$ ) statistic to compare the likelihood of each model/hypothesis based on our field data (Shiple 2013). We then applied generalized linear mixed model with the main sources of variation associated with the experimental design to test for treatment significance. Models with  $\Delta AIC_c$  values  $< 3$  were considered as having "substantial" support (Burnham et Anderson 2002).

## ***Results***

### *Direct and indirect effects of treatments*

We could not reject any of the hypotheses mentioned above using the d-sep test (Table 1, Figure 6). The top 3 models (6, 7, and 3) had  $\Delta AIC_c < 3$  and a cumulative Akaike weight of 89% (Table 1). These models accounted for a direct effect of white-tailed deer exclusion and palatable species cover on seedling height and a direct effect of site preparation on palatable species cover (Figure 6). Model 6 also retained an indirect effect of deer exclusion on seedling height. The impact of mechanical release on fir seedling height was not constant with either a direct (model 6) or an indirect effect on seedling height (models 7 and 3).



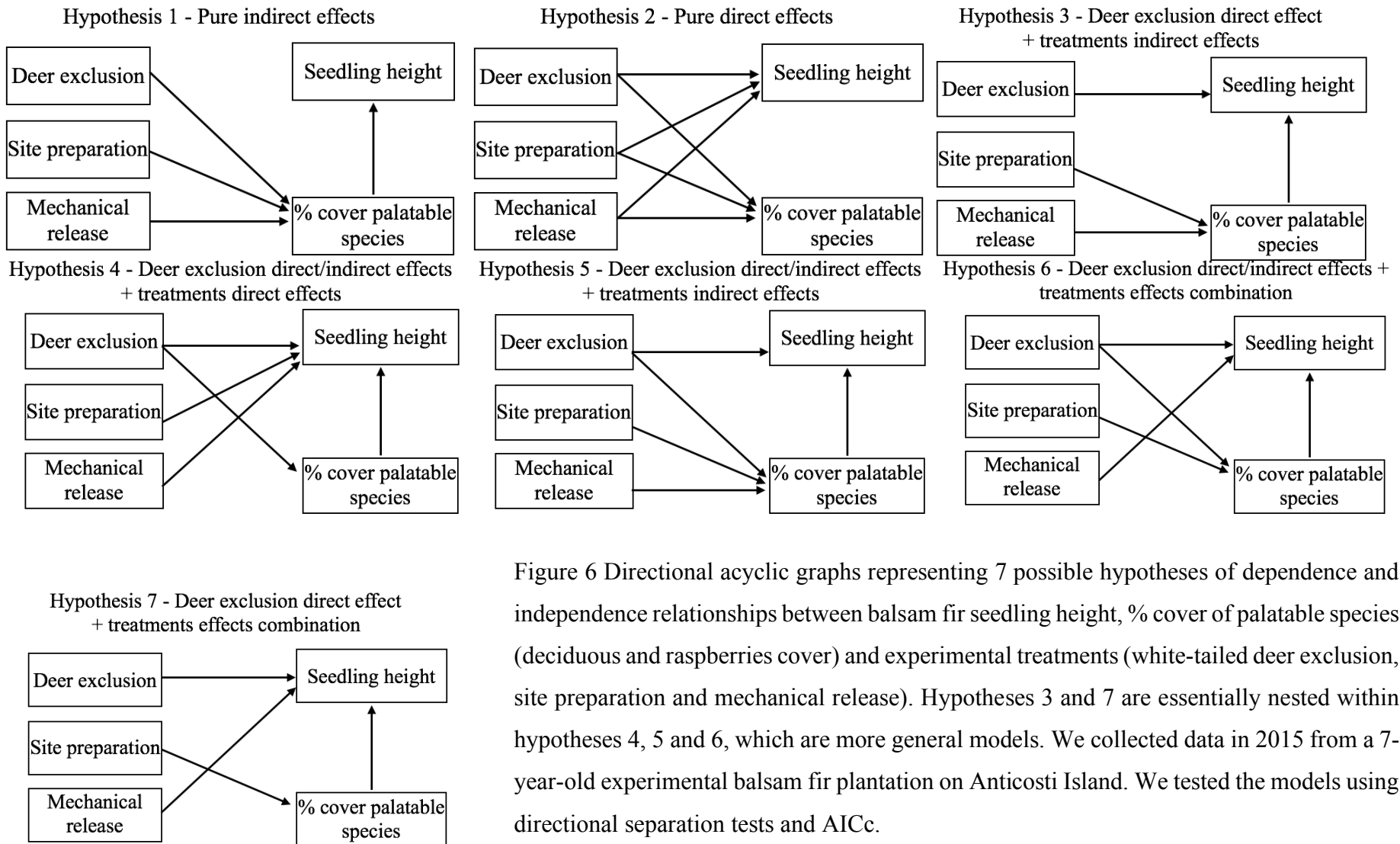


Figure 6 Directional acyclic graphs representing 7 possible hypotheses of dependence and independence relationships between balsam fir seedling height, % cover of palatable species (deciduous and raspberries cover) and experimental treatments (white-tailed deer exclusion, site preparation and mechanical release). Hypotheses 3 and 7 are essentially nested within hypotheses 4, 5 and 6, which are more general models. We collected data in 2015 from a 7-year-old experimental balsam fir plantation on Anticosti Island. We tested the models using directional separation tests and AICc.



**Table 3** Model fit for the seven hypotheses of dependence and independence relationships between balsam fir seedling height, % cover of palatable species (deciduous and raspberries cover) and experimental treatments (white-tailed deer exclusion, site preparation and mechanical release; Figure 6). Hypotheses are sorted in an ascending order based on their  $AIC_c$  value.  $C$  = C–statistic,  $df$  = degrees of freedom,  $p$  = null probability,  $k$  = number of parameters needed to fit the model,  $AIC_c$  and  $\Delta AIC_c$  are the Akaike’s information criterion corrected for small sample sizes and the difference in  $AIC_c$  relative to the most parsimonious hypothesis (here, hypothesis no. 6),  $\omega$  gives the model weight (Shiely 2013).

Hypothesis no.	$C$ ( $df, p$ )	$k$	$AIC_c$	$\Delta AIC_c$	$\omega$
6	2.14 (4, 0.71)	18	40.90	0	0.42
7	5.02 (6, 0.54)	17	41.48	0.58	0.32
3	6.46 (6, 0.37)	17	42.92	2.02	0.15
5	5.61 (4, 0.23)	18	44.37	3.47	0.07
4	7.46 (4, 0.11)	18	46.22	5.32	0.03
1	19.87 (6, 0.00)	17	56.32	15.43	0.00
2	17.16 (2, 0.00)	20	60.58	19.68	0.00