



Croissance et architecture du sapin baumier en réponse au broutement de l'orignal

Mémoire

Antoine Boudreau LeBlanc

Maîtrise en biologie

Maître ès sciences (M. Sc.)

Québec, Canada

© Antoine Boudreau LeBlanc, 2018

Croissance et architecture du sapin baumier en réponse au broutement de l'orignal

Mémoire

Antoine Boudreau LeBlanc

Sous la direction de :

Jean-Pierre Tremblay, directeur de recherche

Stéphane Boudreau, codirecteur de recherche

RÉSUMÉ

L'accroissement des densités en grands mammifères herbivores affecte la dynamique des forêts en réduisant la croissance et la survie des espèces consommées, ce qui se traduit par des pertes économiques et de biodiversité à l'international. Un programme de surveillance efficace de ces impacts nécessite une compréhension de l'effet de ces herbivores sur la croissance des plantes et de l'impact de la croissance différentielle imposé par leurs comportements sur la composition et la structure des forêts. Cependant, seulement quelques indicateurs écologiques permettent de mesurer efficacement cet effet sur la régénération forestière, notamment les suivis basés sur la morphologie des arbres. Pourtant, l'architecture végétale peut simplifier la morphologie des arbres broutés en utilisant leur réponse architecturale aux traumatismes (réitération) et servir d'outil de mesure pour quantifier précisément l'évènement de broutement et son effet sur la croissance en hauteur des arbres. Ce projet de maîtrise quantifie le retard en hauteur imposé aux sapins baumiers juvéniles (0.5-5 m) par l'orignal dans les aires de confinement hivernal (ravage) et propose une typologie morphologique, simple d'utilisation, qui permet de suivre l'effet du broutement sur la régénération des sapinières. Basée sur une analyse dendroarchitecturale, cette étude détaille les relations entre l'historique de broutement, la croissance en hauteur, la stratégie de réitération et la morphologie de sapins baumiers collectés dans la Seigneurie de Beaupré (Qc, CA). Les résultats de cette étude associent une diminution de la hauteur du tronc à une accumulation du broutement apical sur le tronc, puis associent ce retard d'élongation du tronc à plusieurs attributs morphologiques. Ces résultats me permettent de proposer un phytomètre mesurant l'effet du broutement sur la dynamique des forêts boréales, particulièrement dans les régions abondantes en ongulés et en sapins baumiers. Afin de faciliter l'établissement d'une gestion durable des forêts, les programmes nationaux et régionaux d'inventaires écoforestiers devraient intégrer une diversité d'indicateurs écologiques permettant d'inclure largement les interactions herbivores - forêt.

SUMMARY

The increase in density of large herbivorous mammals influences forest dynamics by altering the growth and survival of consumed species which led to substantial biodiversity and economic loss worldwide. A lack of knowledge about the effect of those herbivores on plant growth or the impact of differential growth imposed by herbivore behaviours on forest composition and structure limits the establishment of an effective survey program of the plant - herbivore systems. Only few ecological indicators, based on morphological monitoring, could efficiently measure those effects on the forest renewal, but they are timeconsuming and imprecise. Tree architecture could simplify the browsed morphology of juvenile trees by using the prime architectural response of plant to physical trauma (reiteration) and serve as a tool to quantify precisely the browsing events and its effect on vertical growth of trees. This master project aims to quantify the stall in growth of juvenile balsam firs (0.5-5 m high) caused by moose in winter yards, and to produce a morphologically based, field-ready typology to monitor the effects of browsing on the regeneration of pure balsam fir stands. Using dendroarchitecture analyses, this study analyzed the relation between reconstructed browsing history, vertical growth, the reiteration strategy, and morphological attributes using balsam firs collected in the Seigneurie de Beaupré (Qc, CA). The results indicated a negative relationship between height and the level of the cumulated apical browsing pressure on the trunk, and associate this stall in vertical growth to morphological attributes. I propose then a phytometer measuring the effects of browsing on the boreal forest dynamic where ungulates and balsam firs are abundant. The implementation of multiple ecological indicators within national and regional ecoforest survey programs would result in the formal inclusion of the herbivore – forest interactions, thereby facilitating the integrated and sustainable management of ungulates and forests.

TABLE DES MATIÈRES

| Résumé | iii |
|---|------|
| Summary | iv |
| Table des matières | v |
| Liste des tableaux | vii |
| Liste des figures | ix |
| Remerciements | xiii |
| Avant-propos | xvi |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| 1. Relation plante – herbivore comme déterminant du fonctionnement des écosystèmes forestiers | 1 |
| Complexité des relations plante – herbivore et des réponses des arbres aux pressions de broutement. | 3 |
| A) Effet de l'herbivore sur les plantes | 4 |
| B) Stratégies de résistance des plantes aux herbivores | 6 |
| C) Réponses architecturales des arbres au broutement | 8 |
| 3. Suivi de l'effet des herbivores sur le renouvellement des forêts à partir de la morphologie de l'arbre | 11 |
| A) Méthode d'Eiberle : une mesure de l'effet du broutement sur la croissance selon la morphologie de l'arbre | 12 |
| B) Typologie de Keigley : une mesure du niveau de broutement du peuplement selon la morphologie de l'arbre | 14 |
| OBJECTIFS | 18 |
| Description du site d'étude | 19 |
| Description des espèces à l'étude | 20 |
| Stratégie de réitération du sapin baumier | 21 |
| CHAPITRE PRINCIPAL | 25 |
| Balsam fir architecture as a predictor of sapling growth and recruitment in moose yards | 25 |
| Résumé | 26 |
| Abstract | 27 |
| Introduction | 28 |
| Methods | 32 |
| Study site description | 32 |

| Data collection | 34 |
|--|-----------|
| Statistical analyses | 36 |
| Results | 38 |
| Direct effects of apical cumulative browsing on balsam fir height | 38 |
| Recruitment delay imposed by apical cumulative browsing and its relation to morphological attributes. | 40 |
| Discussion | 44 |
| Direct effects of apical cumulative browsing on balsam fir height | 44 |
| Recruitment delay imposed by apical cumulative browsing and its relation to morphological attributes | 45 |
| Morphologically-based typology to monitor the recruitment delay of juveniles at the stand scale | 47 |
| Acknowledgements | 49 |
| CONCLUSION GÉNÉRALE | 50 |
| 1. Retour les résultats de l'étude | 50 |
| A) Effet direct de l'accumulation du broutement apical sur la hauteur du sapin baumier | 50 |
| B) Délai de recrutement induit par l'accumulation du broutement apical et leur relation avec les attributs morphologiques | 51 |
| C) Typologie morphologique pour suivre le délai de recrutement des juvéniles au niveau des sapinières | 53 |
| 2. Limites du modèle d'étude | 55 |
| La réitération comme marqueur d'un brout apical | 55 |
| L'extrapolation du modèle sapin aux autres arbres | 56 |
| 3. Prospectives de recherche | 58 |
| BIBLIOGRAPHIE | 61 |
| APPENDIX 1 : LOCATION OF THE SEIGNEURIE DE BEAUPRÉ, THE DISTRIBUT OF YARDS OVER YEARS, AND FOREST COMPOSITION | ION 76 |
| ANNEXE 2 : DESCRIPTION DES TYPES DE RÉPONSES MORPHOLOGIQUES MESURÉS SOUS DIFFÉRENTES CONDITIONS | 77 |
| APPENDIX 3: AN OVERVIEW OF THE IMPLICATIONS OF USING TIME TO OUTREACH THE MAXIMUM BROWSING HEIGHT AS AN EXPLANATORY VARIABLE | 83 |
| ANNEXE 4 : EXEMPLE D'APPLICATIONS DU PHYTOMÈTRE DANS LE CADRE D'INVENTAIRES ÉCOFORESTIERS | 89 |

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau 1. Contribution des auteurs de l'article présenté dans le chapitre principal | xvi |
|---|------|
| Tableau 2. Description des deux premières unités architecturales du sapin baumier Abies balsamea (Linnaeus) Miller 1768, tirée de Millet (2012). Le sapin baumier possède cinq unités architecturales, mais plusieurs d'entre elles présentent des caractéristiques similaires ; consulter Demers (1994) pour l'analyse complète de l'architecture du sapin baumier non brouté. | . 22 |
| Table 3. This table summarizes all variables measured on winter yards, stands, and juvenile balsam firs harvested in the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA), ordered by type of procedure (A: field measurements, B: dendrochronology analysis, C: morphological analysis) according to the steps of the protocol. Statistics included the number of observations (n), the median, and the standard error (± SD). For dating, we included minimum and maximum values [Min; Max] in addition to the median. | . 33 |
| Table 4. Candidate models of the effective height of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). Explanatory variables include cumulative browsing on the trunk (CB), age at 0.5 m above ground (Age _{0.5 m}), site quality (SQ), and their interactions. The effective height corresponds to the highest structure alive in 2015 while CB corresponds to the number of browsing events on the trunk (reported on Age _{0.50 m} , in %), and the site quality index is computed from the ratio of stand height to age. Models are general linear mixed models with plots nested within stands nested within yards as a random effect. Statistics included the Akaike's information criterion (AICc), their differences (Δ AICc), and weight (w_i). Models with a $w_i = 0$ were removed. | . 40 |
| Table 5. Parameters of the best model selected to explain the effective height of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). The effective height corresponds to the highest structure alive in 2015, while CB corresponds to the number of browsing events on the trunk (reported on Age _{0.50 m} , in %), and SQ is computed from the ratio of stand height on age. The general linear mixed model includes plots nested within stands nested within yards as a random effect. The marginal coefficient of determination was 0.54 and the conditional coefficient of determination was 0.27. | . 40 |
| Tableau 6. Synthèse des caractéristiques architecturales déterminant la performance d'un phytomètre de l'effet des herbivores sur la forêt et comparaison d'espèces (considérant les stades plant et juvénile) fréquemment proposées dans la littérature. Les crochets signifient la présence et le X, une absence, de la caractéristique architecturale chez l'espèce concernée. Pour de plus amples informations sur l'unité architecturale et l'ontogénie de ces espèces, se référer à Millet et coll. 1998, 1999, 2012, Payette et Filion 2010. | . 57 |
| Tableau 7. Interprétation du phytomètre proposé dans ce mémoire à partir des troncs illustrés au fil du texte. En 1°, <i>le potentiel de recrutement</i> estime le nombre de sapins potentiellement soustraits du processus de renouvellement de la sapinière, selon la proportion du <i>Type à croissance arrêtée</i> (> 14 cicatrices, C ² , et \ge 1 attributs broutés, A ³) par rapport au volume de sapins de 0,50 – 3,00 m total dans le peuplement (annexe 3) ; et en 2°, le <i>délai de recrutement</i> estime l'effet cumulé du broutement apical sur la vitesse d'accession des sapins baumiers juvéniles à la voûte forestière à partir de l'addition de deux attributs morphologiques broutés (baïonnettes, B ⁴ , et rétrogradations, R ⁵). Trois groupes de mesures sont présentés : les attributs morphologiques à mesurer <i>in situ</i> (en gris) ; l'interpétation de la mesure du phytomètre | |

LISTE DES FIGURES

| Figure | 1. Lien conceptuel décrivant la relation directe et indirecte d'un brout apical et latéral sur la hauteur des arbres juvéniles. La croissance en hauteur des troncs est considérée |
|------------|---|
| | comme le principal déterminant de la possibilité d'accession des arbres juvéniles à la |
| | voûte forestière, un processus essentiel au renouvellement des forêts. Le broutement |
| | apical correspond à la consommation de la tige (flèche terminale) par l'herbivore, alors |
| | que le broutement latéral réfère à la consommation des branches (ou ramilles). Les |
| | flèches rouges représentent le sens de l'effet - p.ex. un brout apical affecte |
| | directement la hauteur des arbres, en retirant une portion du tronc. L'effet d'un brout |
| | latéral sur la hauteur du tronc est indirect, puisqu'il réduit d'abord la surface foliaire, ralentit ensuite le développement de l'arbre, puis diminue la productivité de l'arbre (croissance en biomasse foliaire et racinaire) et conséquemment le potentiel de |
| | croissance en hauteur du tronc. |
| T . | |

... 5

- Figure 3. Modèle architectural de Massart caractéristique du sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768 et modèle de Leeuwenberg, de l'érable argenté *Acer saccharinum* (Linnaeus) 1753, pour contraster (gauche) un mode de croissance monopodiale rythmique soutenu par une forte orthotropie et dominance apicale du tronc, à (*droite*) un mode de croissance sympodiale, déterminé par la succession synchronisée de réitérations apicales, totales et séquentielles, multipliant le nombre de tiges équivalentes et autonomes. Voir Hallé et Oldeman (1970) et Millet (2012)......9
- Figure 4. Marqueur morphologique de la réitération, la *baïonnette*, utilisé par Eiberle et Nigg (1987) pour quantifier le délai imposé par l'herbivore sur la vitesse d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière. En (a) une baïonnette unique impliquant un brout épisodique et en (b) une série de trois baïonnettes indiquant une période de trois années de brout apical successif.

- Figure 7. Stratégie de réitération du sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768 basée sur l'échantillon de juvéniles soumis à la pression chronique de broutement (PBC) des ravages de la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). L'insertion du réitérât est, en B, sur l'unité de croissance (UC) broutée et pousse l'année suivant le brout ; en

C, une dédifférenciation du verticille, n'impliquant aucun délai ; et, en D, sur l'UC précédente, impliquant un délai de deux ans. La réitération est exclusive au tronc, à l'exception de C associé spécifiquement à la 1^{ere} étage de verticilles. Sous une même PBC, la réitération peut se succéder (E), se localiser (F) ou être rétrogradée (G) sur la hauteur du tronc. Lorsque la PBC perdure, les réitérâts se maintiennent seulement sur les UC antérieures (H).

- Figure 13. Cadre conceptuel des procédures afin d'estimer l'effet de l'herbivore sur la dynamique des forêts. 1° estime le nombre de sapins potentiellement soustraits du processus de renouvellement de la sapinière (proportion du *Type à croissance*

arrêtée par rapport au volume total de sapins de 0,50-3,00 m, défini par > 14 cicatrices d'arrêt de croissance par mètre sur le tronc $+ \ge 1$ classes d'attributs morphologiques broutés) et 2° estime l'effet cumulé du broutement apical sur la possibilité d'accession des troncs à la voûte forestière (attributs morphologiques : Figure 14. Location of the Seigneurie de Beaupré in Québec (CA), the spread of collecting points according to yards distribution over years (A), and the forest composition of the Figure 15. Types de réponse morphologique des sapins baumiers juvéniles récoltés sur des sites différents, dans un ravage d'orignaux au sud est de la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). Les sites de récolte sont tous situés à au moins 50 m de distance (tronc I : origine ; tronc III à 100m ; tronc IV à 150m ; tronc V à 200m ; tronc IX à 400m ; troncs XI à 500m ; troncs XIII à 600m). Les troncs ont été récoltés sous un couvert forestier dense en feuillues. à l'exception des troncs au site XIII provenant d'une coupe Figure 16. Photographie des troncs schématisées à la figure 15 ce qui permet d'associer le processus derrière les morphologies broutées auquel l'agent sondeur est confronté sur Figure 17. Types de réponse morphologique des sapins baumiers juvéniles récoltés sur un même site (<1 m de distance entre les troncs), dans un ravage d'orignaux à l'ouest de Figure 18. Minimal depth (MD, barplot) and variable importance (VImp, dot) of the morphological attributes from the regression random forest model (RF) used to assess the recruitment delay of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA) according to the predicted time required to outreach the maximum browsing heigh of the herbivore (TOBH). We selected variables (dark grey) according to the average MD among the variables (- MD threshold). The VImp referred to the RF randomized process (predicting error), whereas the MD referred to tree construction process (depth average of the splitting node). To compare the methods, we scaled each variable relative to the value Figure 19. Marginal effects from the regression random forest model (RF) used to assess the delay in the recruitment of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA) according to the predicted time required to outreach the maximum browsing height of the herbivore (TOBH). The predicted change in recruitment delay for each predictor variable, while keeping covariates constants, is represented by solid line ± 2 standard errors (dashed line). Internal tick marks on the morphological attribute axis (x) correspond to the relative sample Figure 20. Regression trees of the most influential morphological attributes previously selected in the random forest model, predicting the recruitment delay on juvenile balsam firs growing in moose winter vards of the Seigneurie de Beaupré. Ouébec (CA), according to the predicted time required to outreach the maximum browsing heigh of the Figure 21. Protocole synthétisé à partir des principaux résultats du chapitre principal, décrivant une méthode en deux étapes, respectivement (1°) le potentiel de recrutement des sapins par la voûte forestière et (2°) le délai de recrutement imposé directement par l'herbivore aux sapins qui soutiennent le processus de renouvellement de la sapinière.

À mon amie de coeur, ma conjointe de vie et amoureuse

comme quoi il est possible d'accomplir de grandes choses en accumulant de petites réussites une journée après l'autre

> Patience et longueur de temps Font plus que force ni que rage

- Jean de la Fontaine, Le Lion et le Rat

The thing the ecologically illiterate don't realise about an ecosystem is that it's a system. A system! A system maintains a certain fluid stability that can be destroyed by a misstep in just one niche. A system has order, flowing from point to point. If something dams that flow, order collapses. The untrained might miss that collapse until it was too late. That's why the highest function of ecology is the understanding of consequences.

- Frank Herbert, Dune

REMERCIEMENTS

La réalisation de ce projet de maîtrise aurait été impossible sans le dynamisme de mon directeur, Jean-Pierre Tremblay. Je lui suis donc reconnaissant pour son ouverture d'esprit, son intelligence et sa disponibilité, notamment pour m'avoir consacré parfois plusieurs heures à l'improviste, accoudés à un cadre de porte ou dans un café, pour préciser ou émousser certaines alternatives, idées ou problèmes divers qui se cumulent au fil du parcours de la maîtrise. De plus, la consolidation des idées centrales, les réflexions entourant les analyses et la précision de l'écriture de ce mémoire n'auraient certainement pas eu la profondeur espérée sans les avis, les commentaires et les interrogations judicieux de mon codirecteur, Stéphane Boudreau, à qui je dois de sincères remerciements pour son scepticisme éclairant et ses explications précises qui ont encadré ma démarche tout au long de cette aventure. L'amitié entre ces deux directeurs ainsi que leurs différences de tempérament et d'opinions produisent une paire hors du commun ! Je tiens également à saluer l'initiative enrichissante de Jean-Pierre pour avoir introduit le Séminaire de Québec comme partenaire industriel à ce projet. Je dois de grands remerciements à Jacques Laliberté et à Marie-Pierre Gingras, respectivement régisseur des forêts et technicienne forestière au Département de Foresterie du Séminaire de Québec, qui m'ont accueilli dans leurs locaux et donné plusieurs ressources dont, notamment, l'accès privilégié au vaste et majestueux territoire de la Seigneurie de Beaupré — que je ne suis pas prêt d'oublier ! Je veux souligner également l'accueil chaleureux de l'ensemble des employés et habitants du Séminaire de Québec dont j'ai eu la chance de rencontrer lors de mon séjour.

Je dois également des remerciements à Jean-Claude Ruel, professeur titulaire et directeur du département des sciences du bois et de la forêt de l'Université Laval, ses commentaires en début de parcours, puis également vers la fin en révisant ce mémoire, ont apporté un éclairage précieux sur les principes, les techniques et la terminologie propre à l'aménagement forestier, une sphère d'expertises effectivement centrale à ce projet. Un grand merci également a Christian Bégin, chercheur scientifique à la Commission géologique du Canada, qui a accepté d'évaluer ce mémoire et m'a apporté un bon nombre de commentaires judicieux et structurant sur le plan de l'architecture végétale, une sphère de connaissances sous-estimée actuellement, mais dont la valeur mériterait grandement à être connue. Je suis aussi grandement

reconnaissant envers Martin Simard, professeur agrégé du département de géographie de l'Université Laval, qui m'a expliqué *in extremis* les rudiments de l'architecture végétale avant mon départ sur le terrain à l'été 2015 et qui m'a alors indiqué les éléments essentiels à mesurer *in situ* et les structures devant expressément être récoltées lors d'un tel échantillonnage. La qualité de mes analyses doit également beaucoup à Ann Delwaide : merci Ann pour ta patience, tes enseignements, ton marrainage et ton aide logistique.

Je dois également mentionner Steeve Côté et l'ensemble des membres de son laboratoire, celui d'ailleurs que l'on surnomme *Labo Coté-Tremblay* en raison de l'étroite relation entre Steeve et Jean-Pierre ainsi que de leurs étudiants. L'apport positif des giga lab-meetings permis par cette fusion de laboratoires est indéniable sur l'approfondissement et la consolidation de mes réflexions, de mes analyses et de l'argumentaire supportant ce mémoire. D'ailleurs, je veux souligner l'aide de Max, Marc, Mael, Michael, Laurent, Béa et Fred qui ont chacun commenté des parties de ce mémoire. Je veux souligner de surcroît l'aide que m'a fournie Mael à propos des forêts aléatoires ainsi que celle d'Ann Delwaide, pour la révision du chapitre principal de ce mémoire. Je dois également beaucoup à mon amie Lindsay qui a accepté de reviser avec grande attention et malgré la distance qui nous sépare la partie en anglais et centrale de ce mémoire.

Sans aucun doute, je dois beaucoup à l'équipe d'Amélie D'Astous et d'Émilie Gros-Louis du Bureau de Nionwentsïo de la nation huronne-wendat de m'avoir intégré à l'inventaire de brout en 2015 ; votre équipe est extraordinaire et vous avez rendu possible et plus agréable une large partie de ce projet de maîtrise. Aussi, Jessica Lavallée et Katherine Vandal, je me souviendrai de vous deux, comme des assistantes de terrain hors pair ! Sans Katherine d'ailleurs, l'usage des bases de données *Acces* m'aurait possiblement échappé et ceci aurait rendu l'encodage des données architecturales bien plus compliquées à effectuer. Un merci aussi a Étienne Belles-Isles pour avoir poursuivi l'excellent travail débuté par Katherine en dendrochronologie, sans vous deux j'aurais encore possiblement les yeux au binoculaire. Un gros merci aussi à Maxime Brousseau, Dalie Côté-Vaillancourt et Jérémie Füller pour avoir accepté de descendre deux mètres sous l'épaisse couche de neige de la Seigneurie de Beaupré ce qui m'a permis de récolter les derniers sapins pour mes analyses. Je dois aussi, en mai 2015, un sauvetage hors du commun de la part de Sonia De Bellefeuille et d'Émilie

Champagne sur les plans de la logistique et des connaissances, alors qu'en deux semaines je devais me préparer pour mon premier inventaire de brout à vie ainsi que ma première expérience de gestion d'employés et interaction avec une équipe externe à l'université — Ah ! l'entrée à la maîtrise ! Je souligne au passage également Marie-Claude Martin, Caroline Hins et Julien Hénault-Richard pour leur support logistique dont j'ai eu besoin à plusieurs moments durant mon parcours.

La réalisation de ce projet n'aurait évidemment pas pu se réaliser sans le soutien des partenaires financiers, notamment le feu programme de Bourses en Milieu Pratiques (BMP) réunissant les soutiens du *Fonds de Recherche Nature et technologies* du Québec (FRNT), *Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada* (CRSNG) et d'un partenaire du secteur privé, le Séminaire de Québec en ce qui me concerne. Non seulement cette bourse accordait à l'étudiant un financement durant son projet de maîtrise, mais elle lui accordait l'opportunité de plonger dans la réalité professionnelle et, plus particulièrement en ce qui me concerne, de nuancer ma compréhension académique du monde et de balancer l'écologie, l'économie et la société. Ce projet doit aussi sa réalisation à un soutien professionnel, financier et technique de la part du *Centre d'Étude de la Forêt* (CEF), notamment en la personne de Pierre Racine, ainsi qu'à un soutien logistique de la part du *Centre d'Études Nordiques* (CEN) en me donnant accès à son laboratoire de dendrochronologie.

Enfin, je ne peux pas clore ces remerciements sans souligner mes compagnons de soirée qui m'ont sans aucun doute fourni le support moral nécessaire pour persévérer dans le monde des études graduées ! Et possiblement aussi que la dendrochronologie m'aurait paru insupportable par moment sans l'agréable compagnie de Clara; ainsi que mes passages écliptiques à mon bureau de l'Université Laval sans Caroline, Ricardo et Nico. Enfin, centrale dans mes souvenirs, il y a Brandon, Sapporo et Ingonish : un gros merci à Dalie, Max et Laurent (en comptant aussi Pascale et Kimo !), ce fut tellement un immense plaisir d'aller au bout du monde avec vous tous pour parler d'orignal, de sapin, d'aménagement, d'écologie, de société, de philosophie et évidemment de tout le reste ! Je veux aussi remercier mes parents, ma conjointe et mes amis pour leurs encouragements et leur support dans cette aventure !

AVANT-PROPOS

Le présent mémoire de maîtrise présente un projet de recherche visant à estimer l'impact de l'orignal Alces americanus Clinton 1822 sur la dynamique forestière en utilisant une approche basée sur la morphologie de sapins baumiers Abies balsamea (Linnaeus) Miller 1768 juvéniles. Le mémoire se divise en trois parties : une introduction générale exposant le contexte théorique associé à la problématique, un chapitre principal rédigé en anglais sous la forme d'un article scientifique et une conclusion générale. Le mémoire inclut également quatre annexes décrivant respectivement la localisation de l'aire d'étude, une description des types de morphologies broutées chez le sapin baumier, les résultats d'une analyse qui complémentent ceux du chapitre principal et un exemple d'interprétation du phytomètre proposée par l'étude supportant ce mémoire. Le chapitre principal sera soumis au processus de publication dans une revue scientifique de calibre international. À titre d'auteur principal de l'article, je me suis acquitté de sa rédaction ainsi que préalablement de la revue de littérature, de la collecte et de l'analyse des données qui l'ont supporté. Les deux coauteurs supplémentaires ont fourni un apport considérable au développement de la démarche méthodologique et intellectuelle qui a supporté ce projet de recherche. Ils ont également contribué significativement à la révision du manuscrit qui en découle. Par ailleurs, la réalisation de ce projet a été permise grâce à l'aide financière et technique du Séminaire de Québec, propriétaire de la Seigneurie de Beaupré.

| | A. Boudreau LeBlanc | J.P. Tremblay ¹ | S. Boudreau ² |
|------------------------------|---------------------|----------------------------|--------------------------|
| Conception du projet | Х | Х | |
| Financement | | Х | |
| Mise en place du projet | Х | Х | |
| Prise de données | Х | | |
| Analyses statistiques | Х | Х | Х |
| Interprétation des résultats | Х | Х | Х |
| Rédaction | Х | | |
| Révision | Х | Х | Х |
| Approbation finale | Х | Х | Х |

Tableau 1. Contribution des auteurs de l'article présenté dans le chapitre principal

¹ Jean-Pierre Tremblay : directeur de maîtrise et professeur titulaire au département de biologie à l'Université Laval ;

² Stéphane Boudreau : codirecteur de recherche, professeur titulaire au Département de biologie de l'Université Laval ;

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. RELATION PLANTE – HERBIVORE COMME DÉTERMINANT DU FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Les densités de plusieurs populations de grands herbivores, mammifères et terrestres à travers le globe excèdent actuellement les seuils historiquement répertoriés (Gill 1992a, Côté et coll. 2004). Habituellement, ces populations sont limitées par la disponibilité et la qualité de la végétation (producteurs primaires, Crawley 1983). Cependant, depuis le début du XX^e siècle, l'accessibilité de la matière végétale a augmenté dans plusieurs habitats forestiers, causée notamment par un accroissement de la fréquence des perturbations survenant à l'échelle du paysage (Janis 2008). Les nouvelles stratégies d'aménagement de la forêt produisent d'ailleurs une mosaïque de peuplements à des stades de succession différents (Frank 2006, Charron et Hermanutz 2016). Ainsi, ces perturbations humaines, semblables aux perturbations naturelles comme les feux et les insectes ravageurs, simplifient la structure verticale des forêts, ce qui accroît le nombre de jeunes pousses accessibles aux herbivores (p.ex. les ongulés). Si les perturbations naturelles tendent à diminuer grâce aux prévisions et à l'amélioration des techniques d'aménagement des écosystèmes, elles sont compensées par l'augmentation de la superficie du territoire allouée à l'agriculture et à l'aménagement forestier (Courtois et coll. 2002). De plus, cette transformation du paysage se réalise parallèlement à une réduction des populations de prédateurs naturels ce qui, de surcroît, accentue l'accroissement des populations d'herbivores de ces régions (Fritz et Loison 2006).

La densification régionale des populations d'ongulés déstabilise la répartition des espèces de la communauté végétale et peut ainsi retarder le cycle de régénération de la forêt (Hobbs 2006, Tremblay *et coll.* 2007). Par ailleurs, les rapports de compétition entre les espèces végétales peuvent être modifiés par le patron d'utilisation de la ressource par l'herbivore et ainsi réorienter la trajectoire de la succession écologique (Hidding *et coll.* 2013, Franklin et Harper 2016, Hegland et Rydgren 2016). Ce phénomène est d'ailleurs accentué par les perturbations naturelles et humaines, notamment les coupes forestières (Beguin *et coll.* 2009, Speed *et coll.* 2013), puisqu'elles facilitent l'accès aux herbivores à la matière végétale. Sous ces pressions, la structure et la composition de la communauté végétale tendent à ultimement s'homogénéiser, ce qui diminue les niches disponibles et réduit la biodiversité (Suominen et

Danell 2006, Van Wieren et Bakker 2008, Côté *et coll.* 2014). À terme, le fonctionnement de l'écosystème est globalement transformé, puis, en altérant les cycles biogéochimiques (Pastor et Naiman 1992, Hobbs 1996, Pastor *et coll.* 2006, Harrison et Bardgett 2008), l'effet sur l'écosystème tend à perdurer malgré la réduction ou le retrait de la population d'ongulés (Cuddington 2011, Nuttle et coll. 2013, Staver et Bond 2014) — p.ex. Yellowstone (Montana, Hessl et Graumlich 2002) et l'Île-Royale (Michigan, É.U., Rotter et Rebertus 2015).

L'effet d'une densification régionale en ongulé sur la communauté végétale varie en sens et en intensité, en raison de la complexité de l'interaction plante – l'herbivore. D'ailleurs, cette interaction est fortement dépendante du contexte - c.-à-d. l'historique des conditions biophysiques locales (Senn et Suter 2003, Weisberg et coll. 2006). Ces conditions biophysiques comprennent les relations biotiques, notamment la prédation et les associations entre plantes voisines (Champagnes 2017), et abiotiques, incluant les conditions édaphiques et le gradient de lumière. Par ailleurs, pour chacune de ces conditions, le sens de l'effet sur les relations plante - herbivore varie selon le niveau d'organisation à l'étude (l'individu, la population, la communauté ; Moloney et Levin 1996). Cependant, une approche fondée sur le mécanisme de la relation plante - herbivore permet de réduire le nombre de facteurs impliqués et de comprendre plus exactement les conséquences de ces interactions à chaque niveau d'organisation (Payette 2010). D'ailleurs, les herbivores modifient le patron de croissance des arbres et laissent des anomalies morphologiques sur les tiges et les racines, ce qui permet de suivre la dynamique de leur population sur un territoire et leur effet sur la végétation à partir d'indicateurs individuels - p.ex. les insectes ravageurs (ex. : patron de défoliation, Morin et coll. 2010), les troupeaux (ex. : cicatrices de piétinement, Boudreau et coll. 2003) et les aires de confinement hivernal ou ravage (ex. : patron de croissance radiale, McLaren et Peterson 1994) de grands ongulés.

L'effet direct de l'ongulé sur la plante produit généralement une pression négative sur sa croissance, sa survie et sa reproduction en diminuant ses réserves et sa capacité d'approvisionnement énergétique. L'impact s'apparente à un *dommage physique* (p.ex. piétinement, éraflure, écorchage, frottis, troncature; Gill 1992b, Faber et Thorson 1996, Boudreau 2010), dont la consommation chronique du matériel foliaire (*syn*.

broutement, abroutissement ou herbivorisme) est l'impact le plus fréquent et, parmi les types de tissus consommés, le broutement apical de la flèche terminale (c.-à-d. sommet du tronc ou des tiges) exerce une influence significative sur la croissance en hauteur des arbres (Bergqvist et coll. 2001, Moncrieff et coll. 2014). Lorsqu'imposée aux arbres juvéniles composant la strate inférieure de la forêt (ou régénération forestière), une pression chronique de broutement apical peut renverser la primauté de l'effet ascendant des facteurs abiotiques (ex. : nutriments, eau, gradient de lumière), en accentuant celui descendant des herbivores (Augustine et McNaughton 1998, Nugent et coll. 2001) sur la croissance des producteurs primaires. Lorsque distribuée largement dans un peuplement, cette pression compromet les rapports de dominance au sein de la régénération forestière, en ralentissant la vitesse de croissance de l'espèce dominant la voûte forestière (Danell et coll. 2003, Edenius et Ericsson 2015) — p.ex. le sapin baumier Abies balsamea (Linnaeus) Miller 1768 dans les sapinières de la forêt boréale (ex. : Terre-Neuve, CA, Gosse et coll. 2011). Dans les forêts matures non perturbées (ou forêts inéquiennes), les pressions chroniques de broutement apical peuvent réorienter la trajectoire de la succession écologique en retardant, relativement aux autres espèces moins broutées, l'accession des juvéniles de l'espèce dominante à la voûte forestière (Bergström et Bergqvist 1999, Gill 2006, Prins et Fritz 2008). Conséquemment, le potentiel de production de graines de l'espèce dominante diminue ainsi que sa dissémination, sa germination et l'établissement de nouveaux plants (Gill et Beardall 2001, Christie et coll. 2014), ce qui compromet ultimement la possibilité de renouvellement de l'espèce dominante.

2. COMPLEXITÉ DES RELATIONS PLANTE – HERBIVORE ET DES RÉPONSES DES ARBRES AUX PRESSIONS DE BROUTEMENT

L'effet de l'herbivore sur la croissance des plantes est étroitement associé aux types d'herbivores (taille et comportement) et de plantes (stratégies de résistance et de réitération) impliqués dans la relation. Les plantes ont développé différents types de mécanismes afin de répondre au broutement, dont la plupart sont variables entre les espèces et les individus (notamment la résistance; Skarpe et Hester 2008). La réponse architecturale au broutement (ou stratégie de réitération, Édelin 1986) est en revanche commune à tous les arbres, puisqu'elle renvoie à un processus morphogénétique assurant la continuité du développement de la plante, notamment, à la suite d'un traumatisme.

A) EFFET DE L'HERBIVORE SUR LES PLANTES

L'effet du broutement sur les plantes dépend de la physiologie et de la morphologie de l'herbivore (Hanley 1982). Les herbivores, déterminés par la digestibilité du brout, ciblent principalement les tissus à forte teneur en azote comme les feuilles et les bourgeons des essences d'arbre de type feuillu (Saether et Andersen 1990). Cependant, certains herbivores sont capables de digérer les tissus lignifiés qui sont énergétiquement plus pauvres et riches en composés secondaires : par exemple les ruminants (Duncan et Poppi 2008) dont le niveau de différenciation du système digestif est élevé (Clauss et coll. 2008, Bonin 2015). Ainsi élargie, leur diète comprend les pousses annuelles (c.-à-d. flèches terminales et ramilles), incluant les feuilles, les bourgeons, l'écorce et le bois. Selon le volume de la mâchoire, l'envergure de la bouchée peut augmenter la dimension (largeur et longueur) de la portion de tige consommée (broutement apical), ainsi prélever plusieurs années d'élongation, puis rétrograder significativement la hauteur de celle-ci (Schwartz et coll. 2007). Par ailleurs, la taille de l'herbivore détermine la hauteur maximale de la végétation accessible, de la même façon que la profondeur du couvert de neige établie souvent la hauteur minimale de l'accès aux ramilles en hiver. Cette envergure produit une zone de broutement à l'intérieur de laquelle la probabilité d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière diminue significativement. Ainsi, lorsque plusieurs espèces d'herbivores aux tailles variables interagissent dans un écosystème forestier, cette zone de broutement s'élargit et le niveau de la pression de broutement s'intensifie (Du toit 1990).

La force de l'effet du broutement sur l'arbre varie selon le patron d'utilisation par l'herbivore de l'appareil foliaire. Cette variabilité dépend de la qualité du tissu (réserve énergétique ; Saether et Andersen 1990), du volume de la biomasse (Pastor et De Jager 2010) et du type d'axes de croissance consommés (tiges, branches, rameaux, ramilles ; Senn et Haukioja 1994, Bergqvist *et coll.* 2001) ainsi que de la saison (été *vs* hiver, Moen *et coll.* 2006) et de la chronicité des évènements de broutement (Canham *et coll.* 1994). Notamment, si le broutement apical rétrograde directement la hauteur du tronc des arbres juvéniles, le broutement des branches et de leurs ramifications (broutement latéral) diminue le potentiel de croissance en hauteur de l'arbre (Nilsson et coll. 2016). Le broutement latéral réduit le volume de l'appareil photosynthétique, ce qui diminue à la fois les réserves énergétiques

accumulées dans les tissus foliaires et la capacité subséquente de la plante à renouveler ces réserves, en raison d'un ralentissement du taux de synthèse des sucres (photosynthèse, figure 1). En agissant sur le développement du plant, une pression chronique de broutement latéral diminue conséquemment la productivité en biomasse de l'appareil aérien et souterrain. Ainsi diminuée, la taille du réseau racinaire restreint l'apport en nutriments provenant du sol (Crawley 1983). De cette façon rétroactive, le broutement latéral induit un effet additif et durable sur la possibilité d'accession des juvéniles à la voûte forestière (figure 1).



Figure 1. Lien conceptuel décrivant la relation directe et indirecte d'un brout apical et latéral sur la hauteur des arbres juvéniles. La croissance en hauteur des troncs est considérée comme le principal déterminant de la possibilité d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière, un processus essentiel au renouvellement des forêts. Le broutement apical correspond à la consommation de la tige (flèche terminale) par l'herbivore, alors que le broutement latéral réfère à la consommation des branches (ou ramilles). Les flèches rouges représentent le sens de l'effet — p.ex. un brout apical affecte directement la hauteur des arbres, en retirant une portion du tronc. L'effet d'un brout latéral sur la hauteur du tronc est indirect, puisqu'il réduit d'abord la surface foliaire, ralentit ensuite le développement de l'arbre, puis diminue la productivité de l'arbre (croissance en biomasse foliaire et racinaire) et conséquemment le potentiel de croissance en hauteur du tronc.

La force de l'effet de l'herbivore sur les arbres d'un peuplement dépend aussi du patron d'utilisation de l'habitat par l'herbivore, lequel varie selon les composantes biophysiques de l'environnement local et régional (Searle et Shipley 2008). Les herbivores tendent à utiliser fortement les sites productifs, définis en termes de qualité et de quantité de ressources disponibles (*l'hypothèse de la productivité des plantes*, Price 1991). Cependant, sur ces sites productifs, les plantes ne sont pas forcément plus broutées *per capita* que d'autres sites homologues en composition végétale, mais moins riche en facteurs abiotiques de croissance.

Pour les plantes, la productivité d'un site se comprend comme une productivité en biomasse, définie par le nombre de tiges et de ramifications qu'elles produisent par unité de temps. Conséquemment, cette productivité augmente la densité de la régénération et diminue l'accessibilité (voir ci-dessous les *stratégies d'évitement*) de la ressource pour l'herbivore (Brandner *et coll.* 1990, Díaz-yáñez *et coll.* 2017). Cette productivité dépend également de facteurs biotiques (ex. : compétition) qui composent l'environnement local. Lorsque le nombre d'espèces augmente localement, la compétition entre celles-ci augmente également, ce qui amplifie l'effet négatif déjà réalisé par l'herbivore sur la croissance et la survie des espèces consommées. En guise d'exemple, la cause de la succession écologique des forêts inéquiennes japonaises, dominées par le sapin de Nikko (*Abies homolepis* Siebold & Zuccarini 1842), vers des prairies est associée à une interaction entre le cerf de Sika (*Cervus nippon* Linnaeus 1758) et le bambou (*Sasa nipponica* Makino & Shibata), puisque cette dernière espèce densifie la strate arbustive et limite l'accès à la lumière à la banque de sapins juvéniles appuyant la régénération de la sapinière (Itô et Hino 2004, Ando et Itaya 2006).

B) STRATÉGIES DE RÉSISTANCE DES PLANTES AUX HERBIVORES

Les plantes possèdent diverses stratégies de résistance qui leur permettent de minimiser l'impact négatif du broutement sur leur survie, leur croissance et leur reproduction (Painter 1958, Briske 1996, Skarpe et Hester 2008). Ces stratégies sont habituellement regroupées en deux classes de mécanismes : d'une part, les mécanismes qui restreignent le volume de tissus disponibles aux herbivores (ou stratégie d'évitement, ang. *avoidance*), d'autre part, les mécanismes qui assurent le maintien de l'aptitude phénotypique de la plante malgré l'action de l'herbivore (ou stratégie de tolérance ; Rosenthal et Kotanen 1994, Strauss et Agrawal 1999). L'utilisation de ces différentes stratégies et mécanismes n'est pas mutuellement exclusive chez une même espèce de plantes et peut varier entre les individus.

La *stratégie d'évitement* comprend les mécanismes de défense (physiques ou chimiques) et les facteurs spatiaux (figure 2). Les premiers mécanismes diminuent la disponibilité de l'appareil foliaire de la plante pour l'herbivore, alors que les seconds réduisent l'accessibilité et la visibilité de la plante ou d'une partie de sa biomasse pour l'herbivore. En agissant sur la *disponibilité* des tissus, les mécanismes de défense retardent l'utilisation de la plante par l'herbivore, en agissant sur la sélection et la mastication des tissus (ex. : épines ; Charles-

Dominique *et coll.* 2017), le processus de digestion (ex. : tanins ; Lebon 2014) et la valeur nutritive des tissus consommés (Bryant *et coll.* 1991, Stamp 2003). Ces défenses peuvent être propres à l'espèce (constitutifs ; Züst et Agrawal 2017) ou dépendre du contexte, impliquant les conditions biophysiques et l'histoire de vie de la plante (inductifs ; Cipollini *et coll.* 2003, Underwood 2012). Les facteurs spatiaux agissent indirectement sur la relation plante – herbivore, en limitant la possibilité de l'herbivore d'atteindre la plante. Ainsi, certains facteurs spatiaux réduisent l'*accessibilité* de cette dernière ou de son feuillage à l'herbivore. Par exemple, une hauteur supérieure de l'appareil foliaire par rapport à la taille de l'herbivore limite l'atteinte d'une part de la biomasse de la plante par ce dernier. D'autres facteurs, en revanche, diminuent la probabilité de découverte de la plante par l'herbivore (*visibilité*), incluant notamment le couvert de neige (Nordengren *et coll.* 2003) et la densité en conspécifiques (Brandner *et coll.* 1990).



Figure 2. Conceptualisation des stratégies et mécanismes de résistance des plantes en réponse au broutement, tirée de Hester *et coll.* (2006). La stratégie d'évitement comprend les mécanismes de résistance qui restreignent aux herbivores la disponibilité des tissus et la stratégie de tolérance, ceux qui permettent aux plantes de compenser l'effet négatif de l'herbivore. Ces stratégies et mécanismes ne sont pas mutuellement exclusifs.

La *stratégie de tolérance* dépend de la capacité de la plante à restaurer son appareil foliaire à la suite d'un évènement de broutement (De Jager et Pastor 2010, figure 2). Cette capacité de compenser l'effet du broutement varie fortement entre les espèces et les individus selon le potentiel de croissance de la plante et les composantes abiotiques de l'environnement local. Certaines plantes (ex. : *Acer spp*) ont la capacité physiologique de mobiliser de l'énergie plus rapidement que d'autres (ex. : *Abies spp*) pour stimuler l'élongation du tronc, des branches et des ramilles (Skarpe et Hester 2008) : elles ont donc un potentiel de croissance supérieure. La capacité de compensation des plantes est également accentuée par l'activité des méristèmes et le volume de bourgeons sur les tissus ligneux ainsi que le mode de reproduction de l'espèce (Hester *et coll.* 2006). L'effet positif de la physiologie et de la morphologie de la plante peut être amplifié par l'environnement local, selon la capacité des individus à exploiter les ressources abiotiques (McLaren et Janke 1996, Hawkes et Sullivan 2001, Wise et Abrahamson 2005). D'ailleurs, certaines espèces de plantes ont une tolérance plus élevée au broutement dans un environnement riche (*l'hypothèse du continuum compensatoire*, Maschinski et Whitham 1989), alors que d'autres, saturées en facteurs de croissance, présentent la relation inverse (*l'hypothèse du taux de croissance*, Hilbert *et coll.* 1981).

N'étant pas mutuellement exclusives, les stratégies d'évitement et de tolérance se combinent pour former un continuum de réponses au broutement variables entre les espèces et les individus. Une surramification du branchage pour compenser l'effet du broutement (stratégie de tolérance) peut, à terme, assurer une protection mécanique à une portion des tissus (*stratégie d'évitement intrinsèque*, Archibald et Bond 2003), nommée *encagement* (ang. *caginess*) par Charles-Dominique *et coll.* (2017). D'une même façon, un fort potentiel de croissance (stratégie de tolérance) permet au tronc de rapidement dépasser l'atteinte de l'herbivore (mécanisme d'évitement ; Zou *et coll.* 2008, Keigley et Frisina 2008, Waller *et coll.* 2017). Par ailleurs, à l'intérieur de la *zone de broutement*, cette possibilité d'élongation du tronc dépend de capacité de l'arbre à renouveler sa (ou ses) flèche(s) terminale(s) — selon l'espèce (voir ci-dessous les *réponses architecturales des plantes au broutement*) — après un évènement de broutement, puis de leur capacité à détendre et maintenir un taux d'élongation élevé. Ainsi, une forte possibilité d'élongation du tronc permet à la plante de profiter d'une réduction momentanée du niveau de la pression de broutement pour se libérer de l'emprise de l'herbivore sur sa croissance.

C) RÉPONSES ARCHITECTURALES DES ARBRES AU BROUTEMENT

L'architecture végétale, initiée par Hallé et Oldeman (1970), réfère à l'étude de la structure relative des arbres à tous leurs stades de développement (Oosterhuis *et coll.* 1982, Barthélémy

et Caraglio 2007), comprenant ainsi des déterminants génétiques et des déterminants environnementaux (Hallé *et coll.* 1978). Le *modèle architectural* (figure 3) représente la part de l'architecture qui est attribuable à la génétique de l'espèce (Millet 2010, 2012), alors que la *réitération* renvoie aux déviations morphogénétiques entre le modèle architectural et la morphologie du spécimen récolté (Oldeman 1974).



Figure 3. Modèle architectural de Massart caractéristique du sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768 et modèle de Leeuwenberg, de l'érable argenté *Acer saccharinum* (Linnaeus) 1753, pour contraster (*gauche*) un mode de croissance monopodiale rythmique soutenu par une forte orthotropie et dominance apicale du tronc, à (*droite*) un mode de croissance sympodiale, déterminé par la succession synchronisée de réitérations apicales, totales et séquentielles, multipliant le nombre de tiges équivalentes et autonomes. Voir Hallé et Oldeman (1970) et Millet (2012).

La réitération est souvent attribuable à des déterminants environnementaux (p.ex. un brout épisodique, Pastor et Jager 2013). D'ailleurs, on nomme *réitération occasionnelle* la réponse architecturale d'un arbre à un traumatisme physique (Millet 2012). En revanche, certains arbres (p.ex. l'érable argenté *Acer saccharinum* Linnaeus 1753) ont un modèle architectural qui intègre la réitération au processus de développement (la *réitération séquentielle*, p.ex. le modèle de Leeuwenberg, figure 3 ; Millet 2012). Ces types de modèles architecturaux se construisent à partir d'une sexualité terminale apparaissant tôt dans le développement du

tronc (1^{re} unité architecturale, A1), ce qui avorte l'activité du bourgeon terminal et provoque la fourchaison de celle-ci. Selon ce mode de croissance (c.-à-d. la *croissance sympodiale*), le tronc se développe à partir d'une succession de plusieurs bourgeons terminaux, impliquant donc une longévité méristématique de courte durée (croissance définie, Millet 2012). D'autres espèces restreignent toutefois la réitération à une réponse à l'environnement (réitération occasionnelle). En l'absence de traumatisme par exemple, le tronc des sapins Abies spp et des épinettes Picea spp se développe sous l'activité d'un seul méristème apical (croissance monopodiale, Édelin 1981). Cette croissance monopodiale du tronc de plusieurs conifères est associée à une longévité supérieure du bourgeon terminal (croissance indéfinie). Caractérisée par une forme conique, ces espèces ont une forte orthotropie et rythmicité du tronc qui renvoie à une forte dominance apicale (Édelin 1984), un processus hormonal essentiellement modulé par l'auxine. En raison de ces caractéristiques du tronc, ces espèces tendent à conserver un plan d'organisation hiérarchique (ex. : modèle de Massart), contrastant avec le modèle de Leeuwenberg qui multiplie séquentiellement le nombre de tiges (ou réitérâts) équivalentes et autonomes, ce qui compromet l'organisation architecturale et impose un degré de polyarchie supérieur à celle-ci (Millet 2012, figure 3).

La réitération occasionnelle assure la plasticité nécessaire aux arbres pour maintenir leur intégrité architecturale, leur survie et leur reproduction dans un environnement dynamique (Oldeman 1992). Tous les arbres peuvent réitérer leur croissance apicale à la suite d'un traumatisme, ce qui leur assure un mécanisme minimal de tolérance au broutement (Marquis 1996). Le rejet ou le réitérât (Payette 1974) est issu d'une branche (*dédifférenciation de l'axe*, Millet 2012) ou d'un bourgeon (latent, adventif ou réitératif), et permet de relayer la croissance apicale du tronc au déclin de la dominance apicale, puis de restaurer l'intégralité de son modèle architectural (*réitération totale*). L'étude des stratégies de réitération (*sensu* Édelin 1986) simplifie l'analyse morphologique des arbres traumatiques en réduisant l'unité d'analyse au processus morphogénétique de la réponse architecturale (c.-à-d. le réitérât). Genoyer (1994) utilise d'ailleurs en arboriculture l'intensité de la réitération (ou le degré de hiérarchie du plan d'organisation architectural) comme diagnostic de l'effet de la taille arboricole sur la croissance, l'activité méristématique et la survie des arbres. Suivant cette même logique, Rooney et Waller (2003) utilisent le ratio brouté et non brouté des flèches terminales de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall 1785) afin de mesurer l'effet des

pressions de broutement sur la possibilité de croissance en hauteur des arbres juvéniles, puis d'estimer leurs répercussions sur les écosystèmes forestiers.

Chez les espèces au mode de croissance monopodiale rythmique, l'espacement entre les cicatrices d'arrêt de croissance (ou cicatrices de cataphylles ou cicatrices d'écailles de bourgeon, figure 3) correspond exactement à l'intervalle de l'unité de croissance — p.ex. l'épinette noire *Picea mariana* (Miller) Briton, Sterns & Poggenburg, Bégin et Filion 1999. Ces cicatrices correspondent aux marques laissées annuellement sur l'écorce par la chute des écailles du bourgeon terminal, alors que l'unité de croissance désigne l'ensemble des composantes architecturales poussées lors d'une même période continue de croissance (Millet 2012). Ce lien étroit entre la morphologie et le processus de croissance de ces arbres permet l'utilisation des cicatrices d'arrêt de croissance comme marqueur temporel de l'élongation du tronc (Caccianiga et Compostella 2012). Ces arbres fournissent ainsi une unité de mesures dendrochronologiques semblables aux cernes annuels de bois habituellement utilisés en dendrochronologie pour reconstituer en laboratoire l'historique des conditions de croissance (souvent abiotique comme le climat) à partir du patron de croissance radiale (Payette et Delwaide 2010, Delwaide et Filion 2010). Cette technique de datation basée sur les cicatrices d'arrêt de croissance est déjà utilisée en contexte de plantation par les Modèles variables de croissance internodale (Nigh 1996, Mailly et Gaudreault 2005, Mailly 2014) afin d'estimer in situ les courbes hauteur - âge. Le décompte des cicatrices est facilité par les étages de branches (ou verticilles) poussant annuellement, avec le bourgeon terminal, et directement sous la cicatrice (*acrotonie*) chez les conifères.

3. SUIVI DE L'EFFET DES HERBIVORES SUR LE RENOUVELLEMENT DES FORÊTS À PARTIR DE LA MORPHOLOGIE DE L'ARBRE

Les pressions chroniques de broutement stimulent la réponse architecturale et font varier la morphologie des arbres. Alors que plusieurs typologies morphologiques sont développées pour estimer l'effet de l'herbivore sur la forêt, très peu d'entre elles utilisent pourtant les notions de l'architecture végétales (*Modèle morphologique* vs *Modèle architectural*, De Reffye *et coll.* 2012). L'unité de mesure des typologies morphologiques est parfois qualitative, ce qui complique son utilisation, sa standardisation et son interprétation entre les agents sondeurs et les gestionnaires de la faune et des forêts (Schmutz 1983, Keigley et

Frisina 1998). En revanche, lorsque quantitative, l'unité de mesure multiplie le nombre d'attributs morphologiques devant être relevé sur les arbres échantillonnés par les agents sondeurs (ex. : écorchage, ébranchage, bris, brout apical ; Reimoser et Armstrong 1999, Hörnberg 2001, Vila *et coll.* 2004, Wulff 2011). Pourtant, le niveau de la pression détermine la forme et l'intensité de la réitération, ce qui produit des déviations dans la trajectoire du modèle architectural diagnostiques de l'effet direct de l'herbivore sur la croissance de l'arbre. En se basant sur l'architecture de l'arbre, il devient possible d'utiliser la réitération comme marqueur du broutement afin de bonifier (voire de cibler) l'unité de mesure du *phytomètre* (*sensu* Baldwin 1931). Un phytomètre désigne l'usage individuel de plantes pour quantifier l'effet des conditions environnementales sur la croissance et la structure globales des forêts. À partir de la *méthode d'Eiberle* et de la *typologie de Keigley*, ce mémoire renvoie à deux groupes d'études qui utilisent le nombre, la distribution et l'arrangement des réitérâts sur les arbustes et les arbres afin d'estimer l'historique de broutement par arbre et l'effet subséquent sur la forêt.

A) MÉTHODE D'EIBERLE : UNE MESURE DE L'EFFET DU BROUTEMENT SUR LA CROISSANCE SELON LA MORPHOLOGIE DE L'ARBRE

Eiberle et Nigg (1987) visent à quantifier le délai (en âge) imposé par l'herbivore sur la vitesse d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière. Afin de mesurer ce délai, ils proposent une méthode basée sur le compte des réitérâts successifs constituant le tronc. Ils associent la réitération aux *baïonnettes (sensu* Oldeman 1974), un marqueur morphologique reconnaissable *in situ* dû à une courbure basale au-dessus d'une cicatrice d'arrêt de croissance (figure 4). La relation entre les baïonnettes et la réitération est validée dans Eiberle et Nigg (1987) sur l'érable sycomore *Acer pseudoplatanus* Linnaeus 1753 à partir d'une coupe longitudinale qui met en évidence la discontinuité de la moelle au niveau du noeud de la tige réitérée (Mlinsek 1969). L'amplitude de ce délai varie cependant selon plusieurs facteurs, dont les conditions biophysiques locales (Berwert-Lopes 1996), la probabilité du broutement apical (Pepin *et coll.* 2006, Clasen *et coll.* 2015) et la stratégie de réitération de l'espèce, ce qui nécessite une standardisation par peuplement et par espèce. Ainsi, selon un seuil fixé *a priori* par les objectifs d'aménagement, les gestionnaires peuvent déterminer un *« seuil de tolérance »* de broutement à partir du nombre de baïonnettes par arbre moyen pour un peuplement (Berwert-Lopes 1996). Lorsque ce seuil est excédé, le gestionnaire peut amorcer

une intervention sur la population d'herbivore (p.ex. augmenter la chasse ou la prédation) pour diminuer l'impact du broutement sur la croissance de la régénération forestière.



Figure 4. Marqueur morphologique de la réitération, la *baïonnette*, utilisé par Eiberle et Nigg (1987) pour quantifier le délai imposé par l'herbivore sur la vitesse d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière. En (a) une baïonnette unique impliquant un brout épisodique et en (b) une série de trois baïonnettes indiquant une période de trois années de brout apical successif.

Plusieurs déclinaisons de la méthode d'Eiberle ont émergé pour préciser la mesure du phytomètre. Notamment, au lieu d'évaluer le délai en termes d'âge comme Eiberle et Nigg (1987), Kupferschmids et Bugmann (2008) proposent un délai en termes de hauteur, ce qui permet de considérer plus largement l'effet cumulatif du broutement et de la réponse architecturale de l'arbre sur la croissance en hauteur du tronc — 1 an de retard ($\pm n$ an, selon la standardisation) par baïonnette vs *n mètre* de retard (selon l'élongation potentielle du tronc) par baïonnette. Waller *et coll.* 2017 utilisent également les baïonnettes comme marqueur morphologique de la réitération, mais estiment, au lieu du délai de croissance, la probabilité d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière. À cette fin, ils utilisent la distribution des baïonnettes pour reconstituer la fréquence moyenne des évènements de broutement apical par tige, en comparant plusieurs espèces d'érables (érable à sucre, érable rouge *Acer rubrum* Linnaeus 1753, érable de Pennsylvanie *Acer pensylvanicum* Linnaeus 1753). Ainsi, il peut comparer la fréquence de brout apical au taux d'élongation annuel moyen des tiges, lequel est estimé à partir des cicatrices d'arrêt de croissance.

B) TYPOLOGIE DE KEIGLEY : UNE MESURE DU NIVEAU DE BROUTEMENT DU PEUPLEMENT SELON LA MORPHOLOGIE DE L'ARBRE

Keigley (1997) vise à formuler une typologie morphologique fondée sur la forme de croissance des arbres broutés (plus global) au lieu d'utiliser le nombre et la distribution plus spécifique des réitérâts qui composent le tronc (voir la *méthode d'Eiberle*). La distribution de ces formes de croissance dans le peuplement permet d'estimer les niveaux de pression passés (*1^{ere} typologie*) et actuels (*2^e typologie*, Keigley et Frisina 1998, Keigley *et coll.* 2009).

La 1^{ere} typologie évalue le niveau historique de la pression de broutement, modifiant la structure du peuplement. Cette typologie se base sur l'association entre l'historique des niveaux de densité des herbivores et la distribution de quatre types morphologiques d'arbres — normal, libéré, rétrogradé, rabougri (ang. Uninterrupted-growth, Arrested, Retrogressed, Released types, Keigley 1997, Keigley et coll. 2002, 2003) — dans le peuplement (figure 5). Cette approche est analogue à celle utilisée par Payette (1974) pour décrire les niveaux de pression nivéoéolienne et aussi à celle utilisée par Simard et Payette (2003) pour reconstituer le cycle des épidémies de la tordeuse de bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens 1865). Cependant, la typologie de Keigley perçoit ainsi les pressions de broutement comme une perturbation à l'échelle du paysage qui affecte uniformément les arbres juvéniles du peuplement (ex. : les perturbations nivéoéoliennes), alors que plusieurs études soulignent une forte variabilité des historiques de broutement entre les individus d'une même espèce et d'un même peuplement (Bergqvist *et coll.* 2003, Pastor and De Jager 2013, Wallgren et coll. 2014).



Niveau de l'historique de broutement du peuplement

Figure 5. Typologie de Keigley se basant sur la distribution de quatre types morphologiques d'arbres dans un peuplement et permet de reconstituer *in situ* l'historique moyen des niveaux de broutement sur les arbres juvéniles. La définition des types se fonde sur une observation de l'évolution morphologique d'arbres juvéniles et leur hauteur par rapport à la taille de l'herbivore (hauteur d'échappement) et du couvert de neige (protection nivale).

La 2^e typologie estime le niveau actuel de la pression de broutement du peuplement à partir d'une reconstitution *in situ* de l'historique des évènements de broutement apical sur les tiges de *Salix spp*. Cette typologie se base sur la distribution dans le peuplement de deux types morphologiques qualifiant le niveau de la pression de broutement *faible-à-modérée* ou *intense* (ang. *light-to-moderate* et *intense types*, Keigley 1997). Ces deux types sont définis par la hauteur des arbres (Keigley et Frisina 2008) et l'arrangement relatif des réitérâts (Keigley et Frisina 1998, Keigley *et coll.* 2002, p.ex. figure 6 tronc III). Cette approche fait plus étroitement référence à la réponse architecturale particulière des arbres au broutement (réitération), mais s'avère compliquée à relever lors d'inventaires écologiques réalisés à large échelle.

Les types de la l^{ere} typologie de Keiglev sont définis à partir des attributs morphologiques décrits à la figure 6 - baïonnettes, boutonnements (ang. hedging, twig cluster), rétrogradations (ang. dieback, dead tip, retrogressed stem), libérâts (ang. Released stem). Keigley et Frisina (1998) observent que la réitération chez Salix spp se concentre, d'abord, à l'apex de la tige broutée, formant ainsi un agglomérat de réitérâts plus ou moins dense (boutonnement), jusqu'à l'épuisement du potentiel réitératif (rétrogradation) ou jusqu'au transfert de la dominance apicale (libérât). Dès la formation d'une réitération en position basale sur le tronc, la zone rétrogradée se dissèque graduellement jusqu'à l'arrêt définitif de son approvisionnement énergétique et devient ainsi mesurable in situ (Keigley et coll. 2009). Les libérâts sont des réitérâts (occasionnels et total) dont la croissance apicale est maintenue depuis plusieurs années. L'accroissement en hauteur, en diamètre et du volume de leur banque de bourgeons les rend moins vulnérables au brout que les nouvelles pousses. Le taux de croissance et la position des libérâts sur le tronc originel semblent toutefois variables selon l'âge, l'espèce et les conditions de l'environnement local (Kupferschmid et Bugmann 2008, 2013). Une réduction du gradient de lumière diminue l'activité des bourgeons latents le long du tronc ce qui affecte simultanément le nombre de réitérâts potentiels (Persson et coll. 2005). Plusieurs études expérimentales ont décrit cette relation avec le gradient de lumière, notamment sur le sapin blanc Abies alba Miller 1759 (Häsler et coll. 2008) et plusieurs espèces de décidus (Harmer 1999, Baraza et coll. 2004).



Figure 6. Évolution morphologique du modèle de Massart (en I) déterminée par une pression chronique de broutement, basée sur les observations de Keigley *et coll. (2002)* portant sur l'évolution morphologique de tiges de *Salix spp*, puis inférées comme prédictions de la stratégie de réitération du sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768 lors des analyses préliminaires de ce mémoire. Réitération en II de la croissance apicale du tronc suivie d'un boutonnement de l'apex en III, lorsque les réitérâts sont chroniquement broutés, puis rétrogradation en IV de la hauteur, lorsque le réitérât pousse à la base du tronc et acquière la dominance.

OBJECTIFS

L'objectif général de ce projet consiste à évaluer l'utilisation de la morphologie des sapins baumiers comme phytomètre de l'effet direct de l'orignal *Alces americanus* Clinton 1822 sur le renouvellement des sapinières, en analysant les relations entre l'historique de broutement, la croissance en hauteur, la stratégie de réitération et la morphologie de sapins baumiers juvéniles établies dans les aires de confinement hivernal de l'orignal (ravages) de la Seigneurie de Beaupré.

Les objectifs spécifiques visent à :

- Estimer l'effet cumulatif du broutement apical sur la hauteur des sapins baumiers à partir d'une reconstitution dendrochronologique de leur croissance verticale et de l'historique de broutement du tronc dans le but de consolider une mesure qui permettrait d'estimer la possibilité d'accession des sapins broutés à la voûte forestière (nommée *délai de recrutement*);
- 2) Identifier des *attributs morphologiques* relatifs à la réponse architecturale des sapins baumiers au broutement apical et leur associer le *délai de recrutement* ;
- Proposer une typologie basée sur les *attributs morphologiques* et le *délai de recrutement* qui permettrait d'implanter un phytomètre simple d'utilisation dans les inventaires écoforestiers afin de suivre l'effet des herbivores sur les forêts.

À l'aide de cette étude, ce mémoire vise à diversifier les indicateurs écologiques mis à la disposition des agents sondeurs et des régisseurs de la faune et des forêts afin de faciliter ultimement l'établissement d'un mode de gestion durable et intégré du système plantes – herbivores. Le phytomètre détaillé à la fin du chapitre principal, de la conclusion générale et à l'annexe 4 est particulièrement effectif dans les régions abondantes en ongulés et en sapins baumiers. En adaptant des notions d'architecture végétale aux inventaires écoforestiers, la démarche réalisée dans ce mémoire donne la voie à suivre pour des études à venir qui permettraient d'établir d'autres phytomètres mieux adaptés aux forêts dépourvues de sapins baumiers.

DESCRIPTION DU SITE D'ÉTUDE

La Seigneurie de Beaupré (Québec, CA) est un vaste domaine de 1 592km² appartenant au Séminaire de Québec (figure 19 I). Située dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marshall, 1785) et à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton, 1904), la composition forestière de la Seigneurie de Beaupré est dominée par le sapin baumier, une espèce clé des forêts boréales (annexe 1 pour *localiser le domaine, la distribution des ravages dans le temps et la composition forestière*). Le climat est de type continental humide avec des températures et des précipitations moyennes de -14.2°C et de 124.7 mm en janvier, puis de 16.8°C et de 133.9 mm en juillet, avec une épaisseur de neige maximale en février de 1.33 m en moyenne pour le mois (Environment and Climate Change Canada 2017a, 2017b). La tordeuse du bourgeon de l'épinette est la principale perturbation naturelle de la Seigneurie de Beaupré (dernier pic d'abondance 1974 – 1987 ; Saucier *et coll.* 2009). Le propriétaire y réalise aussi des travaux d'exploitation et d'aménagement forestier. Ensemble, ces perturbations ont contribué à augmenter la qualité de l'habitat de l'orignal, en augmentant la quantité de nourriture disponible (Lenarz *et coll.* 1997, Samson *et coll.* 2002, Massé et Côté 2012).

Les populations d'orignaux sur le territoire sont en croissance depuis une vingtaine d'années (annexe 1) malgré une guilde complète de prédateurs (chasseurs, loups *Canis lupus* Linnaeus 1758, ours *Ursus americanus* Pallas 1780) avec actuellement le niveau d'abondance le plus élevé au nord du fleuve Saint-Laurent (2357 ± 296 orignaux, soit 14.8 ± 1.5 orignaux/10 km² d'habitat, 2013) et un accroissement de 6.7% entre deux inventaires aériens (Banville 2004, Langevin et Bastien 2013), ce qui est supporté par les données d'observations compilées annuellement par les chasseurs (Côté-Vaillancourt 2016). Le *Plan de gestion de l'orignal sur la Seigneurie de Beaupré 2012 – 2019* (Gagnon *et coll.* 2013) recommande une stabilisation de la population d'orignaux de manière à réguler les effets d'une forte densité de celui-ci sur son habitat menant conséquemment à la réalisation de deux inventaires de brout (Plourde 2004, D'Astous *et coll.* 2015).

Pourtant, aucun suivi n'évalue l'effet de l'orignal sur la dynamique forestière. Le calcul de prévision de la croissance forestière utilisé sur le territoire est réalisé à partir des modèles ARTÉMIS-2009, axé sur la tige (Fortin et Langevin 2009), et NATURA-2009, axé sur le

peuplement (Pothier et Auger 2011). Ces deux modèles sont robustes aux perturbations naturelles légères comme les chablis, les brûlis partiels ou un dépérissement partiel des cimes. Cependant, axé sur la tige, le modèle ARTÉMIS-2009 est plus robuste que NATURA-2009 face aux perturbations intenses et chroniques comme les insectes ravageurs et les coupes partielles. En revanche, ces modèles négligent l'effet des ongulés en omettant les arbres juvéniles composant la régénération forestière. Ces modèles demeurent conçus pour les troncs d'intérêt commercial (> 0.09 m de diamètre à hauteur de poitrine, DHP), alors que les pressions exercées par les grands mammifères herbivores affectent directement les stades juvéniles, dont la hauteur et le diamètre sont inférieurs à ce critère.

DESCRIPTION DES ESPÈCES À L'ÉTUDE

L'orignal, un ruminant habitant les forêts boréales, a une diète et une morphologie adaptée au milieu hivernal (Pastor et coll. 1988, Kielland and Bryant 1998). Sa diète est large (355 espèces) : elle s'étend des tissus foliaires aux tissus lignifiés (ramilles, branches, écorces) et varie selon la saison. L'orignal consomme majoritairement des feuillus pendant l'été, mais sa diète transite vers les conifères en hiver. En Ontario, Routledge et Roese (2004) rapportent une diète hivernale de l'orignal répartie entre l'érable de Pennsylvanie (29 %), la pruche du Canada Tsuga canadensis (Linnaeus) Carrière 1855 (17%) et le sapin baumier (17%). Dans certaines régions cependant, le sapin baumier peut devenir l'élément central de sa diète (73% au Maine, É.U., Ludewig et Bowyer 1985, voir aussi Bowyer et coll. 2003), en raison de l'abondance de cette espèce dans les forêts boréales. Étant le plus massif des cervidés (c.-àd. entre 360 kg et 600 kg), l'envergure de l'orignal (~2 m au garrot) lui permet d'atteindre la végétation jusqu'à environ 3 m (Potvin 1995) et lui facilite les déplacements dans la neige (Kerckhoff *et coll.* 2013). Essentiellement solitaires, les orignaux se regroupent par contre en hiver dans les ravages afin de maintenir un réseau de pistes malgré la profondeur du couvert de neige (Schwartz et Franzmann 2007). L'habitat hivernal de l'orignal est favorisé par une organisation hétérogène des peuplements à l'échelle du paysage : lorsque de vieilles forêts qui limitent l'épaississement du couvert de neige (aires d'abris) sont notamment disposées à proximité de jeunes forêts en début de succession et plus productives en nourriture (aires d'alimentation ; Thompson et Vukelich 1981, Nordengren et coll. 2003).
Le sapin baumier produit plusieurs formes morphologiques alternatives selon les conditions biophysiques de l'environnement local. Le gradient de lumière (Parent et Messier 1995), les bris mécaniques causés par le poids du couvert de neige (Bégin 2010) et les pressions chroniques de broutement (Keigley et Frisina 1998) sont les principales pressions biophysiques qui peuvent altérer sa morphologie. Par ailleurs, ces pressions peuvent interagir entre elles et produire un gradient morphologique (Kupferschmid et Bugmann 2013, Kupferschmid et coll. 2015). D'une part, tolérant à l'ombre, le sapin survit malgré un faible gradient de lumière (Zarnovican 1981, Frank 1990) et produit alors une forme de croissance peu ramifiée, en raison du ralentissement de son activité méristématique ce qui peut causer l'arrêt de la croissance axiale (bourgeons, Parent et coll. 1995) et radiale (cambium, Parent et coll. 2002). D'autre part, ces mêmes conditions lumineuses diminuent la capacité du sapin à compenser un évènement de broutement (McLaren et Janke 1996). En revanche, le sapin est sensible aux variations du gradient de lumière, ce qui lui permet d'activer momentanément sa croissance apicale pour bénéficier d'une trouée dans la voûte forestière (Häsler et coll. 2008). C'est ainsi d'ailleurs que les sapinières supportent un cycle de régénération qui s'appuie sur une banque de régénération préétablie sur le parterre forestier (Greene et coll. 1999, Parent et coll. 2003). Cependant, ce mode de régénération produit une ressource alimentaire accessible pour l'orignal en hiver dans ces aires d'abris.

STRATÉGIE DE RÉITÉRATION DU SAPIN BAUMIER

L'architecture du sapin baumier non brouté est simple (le modèle de Massart, Demers 1994, figure 3). La ramification monopodiale rythmique du sapin (tableau 2) lui assure notamment un tronc unique qui permet l'usage des cicatrices d'arrêt de croissance comme marqueur temporel. Par ailleurs, le sapin produit un bourgeon terminal par année, impliquant une reprise de croissance exclusivement l'année suivant le brout (Millet 2012). La croissance indéfinie de son bourgeon terminal et la forte dominance apicale de son tronc lui permettent de maintenir une faible croissance (voire une absence) pendant plusieurs années (Zarnovican 1981, Frank 1990) sans modifier l'organisation architecturale. La transition de l'organisation hiérarchique du sapin baumier vers un degré de polyarchie supérieure se fait lentement, ce qui permet d'utiliser la réitération comme marqueur du broutement.

Tableau 2. Description des deux premières unités architecturales (A1, A2) du sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768, tirée de Millet (2012). Le sapin baumier possède cinq unités architecturales, mais plusieurs de ces unités présentent des caractéristiques similaires ; consulter Demers (1994) pour l'analyse complète de l'architecture du sapin baumier non brouté.

| | Axe primaire (A1) : Tronc | Axe secondaire (A2) : Verticilles [†] | | | |
|----------------------------------|---|--|--|--|--|
| Type d'axe | Monopode, cà-d. structure caulinéaire (axe) dont le mode de fonctionnement du bourgeon terminal se réalise par l'activité d'un seul méristème. | | | | |
| | N.B. les verticilles n'entrent pas en compétition pour la dominance apicale avec le tronc. | | | | |
| Mode de croissance | Croissance rythmique, cà-d. une unité de croissance par année ou monocyclisme | | | | |
| Disposition des feuilles | Phyllotaxie spiralée et feuilles à disposition radiale | Phyllotaxie spiralée et feuilles à disposition bilatérale par torsion des pétioles | | | |
| | Ramification monopodiale rythmique , impliquant une production annuelle d'un bourgeon terminal à l'apex du tronc | Ramification monopodiale rythmique | | | |
| | <i>N.B. le décompte des cicatrices d'arrêt de croissance laissé par les écailles du bourgeon terminal est un bon marqueur de l'âge du tronc</i> | | | | |
| Mode de | Ramification rythmique, acrotone et axile, impliquant une insertion apicale sur l'unité de croissance des plus longues branches (verticilles) | Ramification rythmique, acrotone et axile, impliquant une insertion distale sur l'unité de croissance des plus longues | | | |
| ramification | <i>N.B. le décompte du nombre d'étages de verticilles est un bon proxy de l'âge du tronc</i> | ramilles (A3) | | | |
| | Ramification rythmique différée (ou proleptique; Hallé, Oldeman et Tomlinson 1978), produisant une banque de bourgeons latéraux (les <i>bourgeons latents</i>) qui autorise un débourrement décalé et un pouvoir accru de la réponse architecturale (réitération) face à l'environnement. | Ramification rythmique différée | | | |
| Différentiation morphologique | Orthotrope , cà-d. une orientation dressée (verticale) et une symétrie radiale de l'axe, impliquant une disposition radiale et périphérique des branches aux dimensions équivalentes (verticilles) | Plagiotrope (à extrémité distale redressée), cà-d. une orientation horizontale et une symétrie bilatérale avec une dorsi-ventralité, impliquant une disposition latérale et ventrale (parfois dorsale) des branches sur l'axe | | | |
| Allocation énergétique | Croissance secondaire et primaire principalement dirigée vers le tronc pour appuyer son rôle d'exploration de l'espace en hauteur et de support des branches, puis vers les verticilles, assurant une occupation maximale de l'espace latérale. <i>N.B. les autres axes ($\geq A3$) ont une croissance moindre, voire négligeable.</i> | | | | |
| Longévité | Croissance indéfinie (extension indéfinie, Belle 1991), cà-d. un axe dont l'activité du méristème apical maintient un potentiel de croissance indépendamment de la succession des stades de développement. | | | | |
| Position de la sexualité | Ne porte pas la sexualité | Porte latéralement la sexualité femelle | | | |

[†]Les branches interverticillaires ont une architecture plus rudimentaire (voir A3 et A4, Desmers 1994)

La stratégie de réitération du sapin baumier n'est pas bien définie dans la littérature. Toutefois, quelques caractéristiques ont pu être identifiées au cours de ce mémoire (figure 7), notamment à l'annexe 2 sur la *description des types de réponses morphologiques du sapin mesurées sous différentes conditions*.

Chez le sapin, la réitération se fait essentiellement à partir de bourgeons latents ou réitératifs le long du tronc. La dédifférenciation de verticilles (ang. *flagging* ou *bending*) est possible, mais semble spécifique au premier étage de verticilles, déjà légèrement orthotrope (tableau 2), lorsque l'unité de croissance courante est tronquée à mi-hauteur (annexe 2, figure 15, tronc XIIIA). Ceci marque une différence substantielle avec l'épinette qui peut, par exemple, dédifférencier un rameau (A3) plagiotrope en tronc (A1) orthotrope (Bégin et Filion 1999). Comme l'indiquent Kupferschmid et Bugmann (2013) chez le sapin blanc, ce phénomène semble associé à un fort gradient de lumière, d'ailleurs impliqué potentiellement dans le degré d'orthotropie des verticilles. Cette observation est appuyée par la portion de sapins récoltée pour cette présente étude dans les secteurs de coupes forestières, en comparaison à celle récoltée sous un couvert forestier (annexe 2). Lorsqu'il y a dédifférenciation du premier étage de verticilles, la croissance en hauteur du tronc reprend sans délai. Plus fréquemment cependant, la réitération se produit à proximité de la cicatrice d'arrêt de croissance sur l'unité de croissance inférieure ou courante broutée (figure 7 B, D). Dans ces deux derniers cas, la réitération provoque un délai de croissance d'au moins un an, puisque le bourgeon n'est activé qu'à la saison de croissance suivante.

L'évolution morphologique du sapin ne semble pas déterminée uniquement par la durée et la chronicité de la pression de broutement (figure 6), mais également par la stratégie de réitération. Bien que la réitération soit d'abord apicale sur le tronc (figure 7 B, C, D), les réitérations successives peuvent, ou bien se regrouper à l'apex (figure 7 E, F), ou bien rétrograder sur les unités de croissance antérieures (figure 7 G). D'ailleurs, l'échantillon de sapin collecté pour ce mémoire indique des âges comparables pour les morphologies en boutonnement et rétrogradation (inversement à figure 6). En revanche, une forte réitération apicale (sur > 10 ans, figure 7 F) suivie d'un réitérât basal est associée à des sapins d'âge supérieur (figure 7 H).



Figure 7. Stratégie de réitération du sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768 basée sur l'échantillon de juvéniles soumis à la pression chronique de broutement (PBC) des ravages de la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). L'insertion du réitérât est, en B, sur l'unité de croissance (UC) broutée et pousse l'année suivant le brout ; en C, une dédifférenciation du verticille, n'impliquant aucun délai ; et, en D, sur l'UC précédente, impliquant un délai de deux ans. La réitération est exclusive au tronc, à l'exception de C associé spécifiquement à la 1^{ere} étage de verticilles. Sous une même PBC, la réitération peut se succéder (E), se localiser (F) ou être rétrogradée (G) sur la hauteur du tronc. Lorsque la PBC perdure, les réitérâts se maintiennent seulement sur les UC antérieures (H).

24

CHAPITRE PRINCIPAL

BALSAM FIR ARCHITECTURE AS A PREDICTOR OF SAPLING GROWTH AND RECRUITMENT IN MOOSE YARDS

Antoine Boudreau LeBlanc^{1,2}*, Stéphane Boudreau^{1,2}**, Jean-Pierre Tremblay^{1,2,3}***

¹ Université Laval, Département de Biologie, G1V 0A6 Québec (QC), Canada

² Centre d'étude de la forêt, Québec (QC), Canada

³ Centre d'études nordiques, Québec (QC), Canada

* antoine.boudreau-leblanc.1@ulaval.ca

** stephane.boudreau@bio.ulaval.ca

*** jean-pierre.tremblay@bio.ulaval.ca

RÉSUMÉ

Les fortes densités en grands mammifères herbivores affectent la régénération forestière, particulièrement dans les aires de confinement hivernal (ravages). Actuellement, les modèles forestiers négligent l'herbivore comme source de perturbation, ce qui nuit à l'établissement d'un mode de gestion durable, intégrant les effets à long terme de la faune sur les forêts. Pourtant, certaines études morphologiques estiment l'impact du broutement à l'échelle de l'individu, mais elles sont longues à réaliser et manquent de précision en raison de notre faible compréhension de la relation entre la croissance, l'architecture et le broutement. Cette étude vise à quantifier le délai imposé par l'orignal sur le processus d'accession des sapins baumiers juvéniles à la voûte forestière (le délai de recrutement), puis à proposer une typologie morphologique pouvant supporter la surveillance des effets de ces grands herbivores sur les forêts. Nous avons collecté 157 sapins (0.5 - 5 m de hauteur) considérant la gamme d'architectures broutées disponibles sur la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). Nous avons estimé le délai de recrutement causé par l'orignal en reconstituant la croissance hauteur et l'historique de broutement sur le tronc à partir d'analyses en dendrochronologiques. Nos résultats indiquent un ralentissement, voire un arrêt, de la croissance en hauteur des sapins déterminé par la chronicité du broutement apical, ce qui cause un fort effet sur le processus de recrutement. Nous avons formulé une typologie morphologique associée à ce délai de recrutement et dont les types, définis par des attributs morphologiques, pourront éventuellement être ajoutés aux inventaires écoforestiers. La typologie se divise en types morphologiques, différenciant d'abord les juvéniles fortement altérés par une pression de broutement (types à croissance arrêtée) des moins altérés (types à croissance continue). Le 1^{er} type estime le nombre de sapins potentiellement exclu du processus de recrutement, alors que le 2^e quantifie le délai de recrutement moyen imposé aux autres juvéniles du ravage. L'implantation de notre phytomètre aux inventaires écoforestiers pourrait faciliter l'établissement d'un aménagement intégré et durable de la faune et des forêts lorsque les abondances en ces herbivores sont élevées ainsi que leur effet sur la régénération forestière.

Mots clés : Herbivorisme; Dynamique de régénération; *Abies balsamea*; *Alces americanus*; Historique de broutement; Régénération forestière

ABSTRACT

Elevated abundance of large herbivorous mammals impacts forest regeneration, especially in yards where these populations densify in winter. However, forest models lack information about the effects of herbivore disturbance, reducing the efficacy of long-term management efforts. Morphologically-based surveys can estimate the impact of browsing at the individual scale, but these are time-consuming and imprecise due to a poor understanding of the relationships between browsing, architecture, and height growth. This study aims to quantify the stall in growth of juvenile balsam firs (recruitment delay) caused by moose in winter yards, and to produce a morphologically-based, field-ready typology to monitor the effects of browsing on regeneration. We harvested 157 juvenile balsam firs (0.5 - 5 m high) to consider all browse-related morphology present at the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). We estimated the recruitment delays caused by browsing by reconstructing vertical growth and browse histories on the trunk using dendrochronology. Our results indicate a delay, even a stop, in vertical growth imposed by apical cumulative browsing, which consequently induced a strong effect on recruitment. We defined a morphological typology associated with this recruitment delay that uses field-ready morphological attributes which could support survey programs. From these results, we proposed a typology based on the distinction between firs with strongly altered architecture (arrested growth type) and those delayed in vertical growth due to the direct impact of browsing (continuously growing type). The first type estimates the number of firs potentially excluded from the recruitment process, while the latter quantifies the recruitment delay imposed by other firs in the yards. The implementation of our phytometers within current forest monitoring efforts would result in the formal inclusion of the browsing effects on forest regeneration where ungulates and balsam firs are abundant, thereby facilitating the integrated and sustainable management of ungulates and forests.

Keywords: Herbivory; Regeneration dynamic; *Abies balsamea*; *Alces americanus*; Browsing history; Forest Regeneration

INTRODUCTION

Large mammalian herbivores alter the growth and survival of individual plants, resulting in complex scale-up effects on forest structure and composition over time (Gill 1992a, Côté et al. 2004, Hidding et al. 2013). The growth and competitive ability of browsed plants can be reduced relative to their unbrowsed neighbours (Hobbs 1996, Augustine and McNaughton 1998, Hester et al. 2006), however, most forest models tend to underestimate the effects of browsing on forest productivity. These models omit seedling and juvenile stages, which are most impacted by herbivores (but see De Jager et al. 2017). Yet, juvenile survival and growth depend on biophysical interactions between biotic (e.g. competition and browsing) and abiotic (e.g. light, water, wind) factors, which are highly variable among sites (Hawkes and Sullivan 2001). Some individual-based modelling approaches (e.g. SORTIE-ND: Murphy 2017) are designed to assess the effect of browsing on stands, but still simplify herbivore interactions with juveniles by using removed biomass instead of site-dependent plant responses to browsing (Clasen et al. 2015). Modelling the effects of browsing on the growth and recruitment of juvenile trees requires data at relevant temporal and spatial scales that can most efficiently be acquired during national forest surveys. For ease of data collection, estimates of the effects of browsing need to be reduced to several key field-ready morphological attributes.

Tree architecture has been proposed as an indicator (phytometer) of past browsing events (Keigley and Frisina 1998). As described by Hallé and Oldeman (1970), plant architecture refers to the trajectory of the species-specific structural development (the architecture model) and integrates the morphogenetical responses of plants to mechanical trauma, namely *reiteration* (Oldeman 1974). The removal of the apical dominance (*e.g.* leader shoot) stimulates the duplication of the trunk (primary axis, A1) through latent buds or branches (second axis, A2), which relay vertical growth and restore the architecture model (Millet 2012). The reiterated axis produces a diagnosable basal deviation called a *bayonet* (Oldeman 1974, figure 8). Repetitive apical browsing leads to successive reiterations, forming an apical cluster of twigs (*hedging* or *clubbing*) or a *dieback*, if the buds bank along the trunk is exhausted or inhibited (Keigley and Frisina 1998). To recruit in the overstory, firs have to outreach the maximum browsing height of the herbivores; this depends on both vertical

growth and the plant's ability to reiterate. Experimental studies have demonstrated that the complex interactions between simulated browsing (timing, chronicity and intensity) and reiteration on growth (Canham *et al.* 1994, Wallgren *et al.* 2014) depend on local biophysical conditions (Häsler *et al.* 2008, Vandenberghe *et al.* 2008) and life stages (or vigour, Kupferschmid and Bugmann 2013).

Measurements based on tree morphology and reiteration focus on the plant rather than the herbivores, but these methods are criticized for their complicated protocols and lack of standardization (Weisberg and Bugmann 2003, Waller et al. 2017). Eiberle and Nigg (1987) diagnosed browsing events from *bayonets*, the morphological marker for reiteration, and measured the effects of browsing on height, as a constant episodic delay on vertical growth per event through time. This morphological approach involves, however, site-specific standardization that considers interactions with local biophysical conditions (density, competition, nutrients; Berwert-Lopes 1996) and underestimates the non-linear effect of cumulative browsing on growth (Clasen et al. 2015). Kupferschmid and Bugmann (2008) suggested the use of a time delay in growth (named '*height delay*'), instead of the Eiberle's episodic delays, to integrate cumulative browsing and the lasting effects of growth constraints in the estimate. The height delay corresponds to the sum of years without effective vertical growth. Other methods have extended the number of morphological attributes related to reiterations and browsing (e.g. bayonets, diebacks, hedgings, released stems; figure 8). Based on those morphological attributes, Keigley and Frisina (1998) suggest a typology of four types of browse-related growth forms (normal, released, arrested, retrogressed; figure 8). Although the latter approach associated the typology to the historic level of ungulate density in the stand, it does not provide a precise estimate of the effect of browsing on the vertical growth of the regeneration bank of juvenile trees and on the speed of the forest renewal. However, Keigley et al. (2002, 2003, 2008) extends the method to estimate the current intensity level of browsing on the stand, expressing it as the likelihood required per stem to outreach the maximum browsing height.



Figure 8. Juvenile balsam firs harvested in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA), classed according to the typology of Keigley (1998). It shows the vertical growth of the trunk based on bud scar and tree ring dating. Drawings included the two last number of calendar years and the number of rings (+) for dieback. The insert at trunk IV shows a bayonet i) as it curves right above a bud scar masking sometimes additional narrow growth units, ii) overlay when covered by the radial growth, but remaining diagnosable due to discontinuity on the medulla axis, and iii) dating a dieback at the base of the forking between dead and live stems based on narrowing overlain tree rings.

In the boreal forest, the simple architecture and reiteration strategy of the balsam fir *Abies* balsamea (Linnaeus) Miller 1768 are promising for its use as a phytometer. The balsam fir has an erect and spire form (hierarchical organization), corresponding to a Massart model (i.e. a monopodial, othotropic trunk [A1, figure 8 trunk VI] bearing plagiotropic, rhythmic branches [A2], Demers 1994), but turns into a stunted form with multiple reiterated stems under chronic browsing (polyarchic organization, figure 8 trunk I). The reiteration frequency of firs is low and buds are activated only once a year, mainly from lateral ones along the trunk (Kupferschmid and Bugmann 2013). This produces a slow transition into a stunted form, with each reiteration clearly recorded as bayonets. The rhythmic and monocyclic growth of firs also produces a strong relationship between bud scars, tree rings, and growth units (i.e. one year of axial growth), providing a field-diagnosable time marker, even after several browsing events, due to the fir's strong apical dominance (Demers 1994). Moreover, the regeneration of the balsam fir stands occurs by advance regeneration under mature trees (Frank 1990), exposing juvenile firs to browsing by herbivorous mammals for an extended period of time (McLaren 1996). Indeed, balsam fir is the main component of the winter diet of northern ungulates such as moose (Alces Americanus Clinton 1822; Crête and Courtois 1997) and white-tailed deer (Odocoileus virginianus Zimmermann 1780; Dumont et al. 2005). These northern herbivores segregate into winter yards under closed coniferous overstory such as pure balsam fir stands (Nordengren et al. 2003) to reduce the energetic cost of travelling in deep snow or as an antipredator strategy (Messier and Barrette 1985). In winter yards, browsing on regeneration drastically impacts balsam fir growth and morphology, which thereby impacts the stand renewal (Rotter and Rebertus 2015). We called recruitment delay the direct effect produces by herbivores on the height growth of juvenile trees which strongly compromise the stand dynamic.

The primary goal of this study was to investigate the relation between growth, reiteration, and morphology of trees subjected to browsing by ungulates and then to propose a phytometer to simplify the monitoring of browsing effects on the regeneration of the balsam fir stands. First, we investigated this relation by reconstructing the vertical growth and browsing histories of juvenile balsam firs using dendrochronology in order to estimate the direct effect of apical cumulative browsing on vertical growth (recruitment delay). Second, we established the phytometer by identifying morphological attributes related to reiteration and browsing that could be used to predict this recruitment delay.

METHODS

STUDY SITE DESCRIPTION

We studied browse history, growth, reiteration, and morphology of balsam firs sapings at the Seigneurie de Beaupré (Québec, CA), a large (1,592 km²) private estate owned by the Séminaire de Québec (appendix 1 for the location of the estate, vards and forest *composition*). Seigneurie de Beaupré is located on the north shore of the St-Lawrence River (N47°18'18", W70°53'20") within the eastern balsam fir-yellow birch Betula alleghaniensis Britton 1904 and balsam fir – white birch Betula papyrifera Marshall 1785 bioclimatic domains (Saucier et al. 2009). The climate is humid continental with a mean temperature, precipitation and maximum snow depth of -14.2° C, 124.7 mm, and 1.14 m, respectively, in January and 16.8° C and 133.9 mm in July (Environment and Climate Change Canada 2017a, 2017b). Forest management and the last spruce budworm outbreak (Choristoneura fumiferana Clemens 1865; 1972-1987) produced a heterogeneous landscape that has enhanced the habitat quality for moose (Lefort and Massé 2015). Furthermore, hunting regulations have partially protected female moose since 1994 (Lamontagne et al. 1993). Accordingly, the population increased at an annual rate of 6.7% from 2004 to 2013 (Côté-Vaillancourt 2016), reaching a conservative estimate of 14.8 ± 1.5 moose/10 km² in 2013 (Langevin and Bastien 2013). Between 2004 and 2013, the area used as winter yards by moose increased from 217 km² to 364 km² and the moose density within yards has increased by 9% (Langevin and Bastien 2013, table 3A yards, appendix 1). Other large herbivores, namely white-tailed deer and woodland caribou (Rangifer tarandus Linnaeus 1758), are scarce, but snowshoe hare (Lepus americanus Erxleben 1777) are common.

Table 3. This table summarizes all variables measured on winter yards, stands, and juvenile balsam firs harvested in the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA), ordered by type of procedure (A: field measurements, B: dendrochronology analysis, C: morphological analysis) according to the steps of the protocol. Statistics included the number of observations (n), the median, and the standard error (\pm SD). For dating, we included minimum and maximum values [Min; Max] in addition to the median.

| | | Variables | n | Median | ± SD |
|-----------------------------|----------|--|---|--|---|
| A) Field | s | Size of yards (km ²) | 18 | 6 | ± 12 |
| | Yard | Level of density in 2003 (moose per 10km ²) Level of density in 2013 (moose per 10km ²) | [1, 0, 4, 10] 19 17 | 2 15 | ± 17 ± 13 |
| | Stands | Forest composition Station quality index (m/y) Stand mean height (m) Stand mean age (y) | [35, 20, 18, 84] ^b 25 20 20 | 0.26 12 50 | $\begin{array}{c} \pm \ 0.11 \\ \pm \ 6 \\ \pm \ 27 \end{array}$ |
| B) Dating | Growth | Fir effective vertical growth (m/y) Fir age at 0.5 m above ground (y) Maximal effective height (m) | 157 157 157 | 0.07 [0, 0.47] 22 [2, 67] 1.83 | $\pm 0.07 \\ \pm 12 \\ \pm 1$ |
| | Browsing | Browsing events on the trunk (n) Recruitment delay without vertical growth (y) Recruitment delay per bayonet (y) Recruitment delay per hedging (y) Recruitment delay per dieback (y) | 139† 139† 618 106 97 | 12 [0, 55] 9 [0, 58] 1 [0, 31] 4 [1, 22] 10 [1,42] | $ \pm 9 \pm 10 \pm 4 \pm 5 \pm 9 $ |
| C) Morphological attributes | Growth | Maximal realize height (m) Diameter at 0.5 m above ground (m) Growth unit length (m) Whorls – branches right below the bud scar (n) Interwhorls – in the spacing between bud scars (n) Erected branches (n) | 157 157 2 606 157 157 157 | 1.85 0.03 0.07 23 6 5 | ± 0.97 ± 0.01 ± 0.09 ± 11 ± 10 ± 10 |
| | Browsing | Classes of browsed-related attributes Bud scar count per attribute (n) Length of the attribute (m) Height at the base of the attribute (m) [‡] Branches (whorls and interworls) per attribut (n) Erected branches per attributes (n) | [106, 97, 139, 74] [106, 97, 139, 74] [106, 97, 139, 74] [102, 83, NA, 74] [97, 80, NA, 74] | [Hedging, Dieback, Bayonet, Release] [6, 6, 5, 5] [0.34, 0.43, 0.04, 0.93] [1.07, 1.06, 1.03, 1.33] [55, 13, 13, 5] [17, 4, 3, 0] | [4, 5, 4, 7] [0.32, 0.45, 0.07, 1.13] [0.57, 0.53, 0.71, 106] [50, 12, 15, 7] [27, 8, 5, 1] |

^a Sample size per level, according to change in density between 2003 and 2013 [Stable, Decrease, Increase, New]

^b Sample size per level, according to the four types used to describe the forest composition [Deciduous, evergreen, log, mixed] found in moose yards.

⁺ Even if sets of browsed samples and control were respectively n=124 and n=33, 15 firs from the control set had a single bayonet > 0.5 m not visible at the time of the harvest.

[‡] Even with a > 0.5 m analysis criterium, the height location on the trunk of morphological attributes was not constrained, [n < 0.5; n > 0.5] for hedging [0.06; 1.06], dieback [0.04; 0.97], bayonets [1.29; 6.18], releasing [0.15; 0.74].

DATA COLLECTION

In spring 2015, we harvested juvenile balsam firs within 17 moose winter yards selected out of the 310 delineated during winter 2013 (appendix 1). Selection, made *a priori* (table 3A), was based on yards distribution, size, moose density (in 2003 and in 2013), and stand composition (mean age and height; appendix 1). Within each yard, we systematically selected 10 to 20 sampling points (depending on the yard size), distributed at 50 m intervals along 1 to 2 transects, with a randomly starting location 50 m from the road. At each sampling point, we harvested up to 3 juvenile balsam firs (n=124) of 0.50 m to 5.25 m height depending on the diversity of browsed morphologies available, based on the typology proposed by Keigley (1998; see also figure 8). We cut samples at the ground level and harvested the whole trunk for further analysis. In addition, we collected unbrowsed juvenile firs with no bayonets on the trunk as controls (n=33), in either open or shaded areas (figure 8 trunk VI). We calculated a site quality index (*stand height / age*) using data from forest maps extracted at each sampling point (table 3A stand; Ministère des Ressources Naturelles et Faune 2014).

Dendrochronological analyses of the trunk to assess the direct effect of apical cumulative browsing on balsam fir height

To reconstruct the vertical growth of the balsam fir trunk (table 3B growth), we counted annual tree rings on a series of contiguous cross-sections, sampled at each bud scar along the trunk (figure 8), using a 40x dissecting microscope (Standard Type, Olympus, SZ61, Olympus Corporation, Tokyo, JP). To prevent inaccurate dating due to missing rings, we compared tree rings annual width, measured with a micrometer (Velmex, Tree-ring measuring System [TA 4027H1-S6], Velmex Inc, Bloomfield, New Jersey, US), of upward cross-sections (Demers 1994, Simard and Payette 2003). This procedure, conducted on a subset of 30 firs, allowed us to validate the accuracy of downward bud scar dating on browsed trunks by comparing the bud scar count on monopodial growth sequences and tree ring dating at their base. Since the results from the two methods were very similar, we used the bud scar dating method to date monopodial growth sequences (the portion of trunks with no bayonets; see browse history below). This procedure allowed us to reduce the number of cross-sections, restricting them to the ground level, 0.5 m, and above (A_{Above}) and below (A_{Below}) browse-related morphological attributes (*bayonets, hedgings, diebacks*, figure 8 trunk IV). We

conducted all analyses at ≥ 0.5 m above ground, a threshold representing the mean snow depth over winter (Potvin 1995).

We reconstructed the browse history of the trunk by dating the axis deviation between two bud scars (*bayonets sensu* Oldeman 1974) as a morphological marker of reiteration (figure 8 trunk I, proceeding as Keigley *et al.* 2002, 2003). We assumed that apical browsing caused all the reiterations on the trunk (Keigley and Frisina 1998, table 3B browsing). Apical cumulative browsing was estimated from the number of successive reiterations using the bayonet A_{Above} and A_{Below} cross-sections (see equation below).

Cumulative browsing = $\frac{\Sigma \text{ browsed years}}{\text{Age at } 0.50 \text{ m}} \times 100$

Each year, as related to bayonets, was understood as one apical browsing event. Longitudinal cross-sections were not needed to find reiterations, as firs produce clear bayonets (Eiberle and Nigg 1987, see figure 8 insert ii), but we compared tree ring and bud scar dating to ensure that we identified all growth abnormalities because bayonets can become more difficult to detect with time due to the radial growth. On lower and older trunk segments, some reiterations were deduced from missing bud scars and localized increases in branching and widths of the previous growth units instead of bayonets. Browse history was conducted on diebacks (figure 8 trunks II, III, IV), as their vertical growth was reconstructed based on their year of death instead of the harvest (Simard and Payette 2003, figure 8 insert iii). From this procedure on diebacks, we measured the effective height of the firs (table 3B browsing) by locating their lowest growth units still alive in 2015 (see cumulative browse effect below).

Morphological analyses of the trunk to estimate the recruitment delay imposed by apical cumulative browsing

We measured fir height and diameter (at 0.5 m above ground) as well as the following morphological attributes on growth units (the spacing between two bud scars; Caccianiga and Compostella 2012): number, length, and branches (number of whorls, interwhorls, and erected branches; table 3C growth). We identified four classes of browse-related, morphological attributes: *bayonets, released stems* (Millet 2012), *diebacks* (Simard and Payette 2003), and *hedgings* (Keigley *et al.* 1998), as depicted in figure 8. On each of these

classes, we measured the following morphological attributes: bud scars, length, the number of branches, and height relative to the ground (table 3C browsing). We considered a *stem* as *released* when we observed an erected branch with an elongation rate comparable to the one of the original trunk for at least two years (figure 8 trunk IV). We defined a *hedging* as an apical cluster of twigs (including erected ones) without an obvious released stem (figure 8 trunks I, II), and a *dieback* as a decrease in bud activity along the trunk, resulting in the senescence of the needles, branches and bark (figure 8 trunks III, IV).

The explanatory variable used for the estimate of recruitment delay was the sum of years without vertical growth up to 3 m (table 3B browsing). This variable directly reflects the effects of moose on juvenile trees recruitment (Eiberle and Nigg 1987, Kupferschmid and Bugmann 2008). We chose this explanatory variable over the time to outreach the browsing height of 3 m (TOBH) because it could be influenced both by browsing and growth conditions (see appendix 3 for an overview of the implications of using time to outreach the maximum browsing height as an explanatory variable). However, we used TOBH to distinguish heavily browsed and morphologically altered trunks with a low likelihood of supporting the forest renewal (named *arrested growth type*, n = 36) from continuously growing ones of the sample set. This reduced sample set (continuously growing type, n = 121) allowed us to relate morphological attributes to the recruitment delay with a higher predictive power because the variance of this relationship increases with the number of reiterations. We defined the arrested growth type as balsam firs with a predicted TOBH > 50 years, which corresponds to the individuals with the following morphological attributes: < 2 m high, > 14 bud scars per metre, and at least one class of morphological attributesrelated to browsing.

STATISTICAL ANALYSES

Direct effects of apical cumulative browsing on balsam fir height We related the effective height of juvenile balsam firs to cumulative browsing on the trunk, age (at 0.5 m above ground, Age_{0.5 m}), site quality, and their two-way interactions using general linear mixed models (GLMM) with *lmer* function of the *lme4* package (Bates *et al.* 2015), with plots nested within stands and yards as a random effect. We selected models built from the combination of the three explanatory variables using the Akaike's information criterion function corrected for small sample size (AICc; Burnham et Anderson 2002) with the *AICcmodavg* package (Mazerolle 2017). Unless otherwise indicated, we reported the 95% confidence interval and conditional coefficient of determination (R^2_c) adapted for GLMM based on Nakagawa and Schielzeth (2013). We graphically assessed normality and homoscedasticity of residual assumptions, but no transformation was necessary. We reported median and standard deviation in the text (median ± SD), unless otherwise indicated.

Recruitment delay imposed by apical cumulative browsing and its relation to morphological attributes

We explored the influence of morphological attributes on the recruitment delay (*i.e.* the sum of years without vertical growth) using a regression random forest (RF) with the *rfsrc* function of the *randomForestSRC* (Ishwaran and Kogalur 2014). We built the RF with recruitment delay as the response variable, using the set of explanatory variables listed in the table 3C and the continuously growing set of trunks (appendix 3). We removed variables that were highly (> 0.6) correlated with each other and selected for variables that are easily measured in the field. Most morphological attributes were reported per metre and some by 0.25 m (*e.g.* bud scars, branches). To construct RF, we grew 10,000 trees and sampled 7 out of 21 variables at each node. Each grown tree had a minimum node size of 10 terminal nodes and a maximum depth of 5 nodes (Breiman 2001).

The RF is not subject to overfitting, making it ideal for the non-parametric analysis of large sets of explanatory variables (Breiman 2001). Based on a permutation process across multiple regression trees (hence '*forest*'), the RF includes the generalization error estimate (GEE), similar to n-fold cross-validation estimates (Hastie *et al.* 2009), which indicates the coherency of the predictions among permuted trees. According to predictions made out of a subset of randomized data setting (bagging), we reported estimates of the model performance with prediction error (out-of-bag [OOB] estimate) by averaging the terminal node results across all trees, based on the mean square error as split rule (Breiman 2001).

We also reported the *variable importance* (Vimp) of the RF based on the rankings of variables depending on their influence on model predictions (Breiman 2001) and the averaged depth of the split-node overall grown trees (*minimal depth*, MD; Ishwaran and Kogalur 2014). We visualized the coherence among Vimp and MD, and used the mean MD

as a threshold (Ishwaran *et al.* 2010) to examine the distribution of the marginal effects on the most influential attributes using partial-dependence plots (Friedman 2000). We also visualized the connection between influential morphological attributes identified in the RF with conditional inference trees using the *ctree* function of the *party* package (Hothorn *et al.* 2006) with α =0.05 (Neel and Checastaldo 2013).

We performed all computations using the R system for statistical computing (R Development Core Team 2014).

RESULTS

DIRECT EFFECTS OF APICAL CUMULATIVE BROWSING ON BALSAM FIR HEIGHT

Harvested balsam firs (n = 157) were on average 24 ± 12 years old (mean \pm SD, median = 22 years) at 0.5 m above ground. Browsed individuals (n = 139) recorded 12 ± 10 browsing events along their lifetime. On average, this browsing caused a recruitment delay of 9 ± 10 years (table 3B). This delay was partly linked to bayonets, which interrupted vertical growth for anywhere from 0 to 31 years with a median of 1 ± 4 years without vertical growth (table 3B), but also to diebacks (10 ± 9 years, table 3B). The oldest individual sampled grew from 0.5 m up to 1.2 m under a deciduous overstory while being browsed for 54 out of 67 years (cumulative browsing = 80%; table 3B; figure 8 trunk I). All reiterations originated from the trunk, confirming a simple reiteration strategy for firs. Only a few architectural dedifferentiations of upper whorls were observed, as most reiterations were from reiterative buds located directly above a bud scar or from latent buds on the previously or currently browsed growth unit.

According to our data, the best model to explain the effective height of juvenile balsam firs included the interaction between cumulative browsing on the trunk and age (figure 9, table 4). Under heavy cumulative browsing, height was maintained at 0.5 m, while juveniles subjected to less cumulative browsing increased in height with age (table 5). Under a median cumulative browsing level (44 %), harvested firs took, on average, $> 48 \pm 10$ years to reach 3 m, while unbrowsed ones (n=33) took 19 ± 5 years to reach the same threshold (figure 9). The selected model also included an interaction between cumulative browsing on the trunk

and site quality (table 4), but the confidence interval for that parameter included 0 (table 5). Height increased, however, with site quality (table 4, table 5).



Figure 9. Interaction of the cumulative browsing on the trunk (CB) and stem age at 0.5 m above ground (Age_{0.50m}) to predict the effective height increase of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). We used a general linear mixed model to predict the effective height with CB, Age_{0.50m}, site quality (SQ), and interactions, including plots nested within stands within yards as a random effect. The effective height corresponds to the highest structure alive in 2015, while CB corresponds to the number of browsing events on the trunk (reported on Age_{0.50 m}, in %), and SQ is computed from the ratio of stand height to age.

Table 4. Candidate models of the effective height of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). Explanatory variables include cumulative browsing on the trunk (CB), age at 0.5 m above ground (Age_{0.5 m}), site quality (SQ), and their interactions. The effective height corresponds to the highest structure alive in 2015 while CB corresponds to the number of browsing events on the trunk (reported on Age_{0.50 m}, in %), and the site quality index is computed from the ratio of stand height to age. Models are general linear mixed models with plots nested within stands nested within yards as a random effect. Statistics included the Akaike's information criterion (AICc), their differences (Δ AICc), and weight (w_i). Models with a $w_i = 0$ were removed.

| Candidate models | | AAIC _c | Wi |
|--|--------|--------------------------|------|
| $Age_{0.5 m} + CB + SQ + CB:Age_{0.5 m} + CB:SQ$ | 331.97 | 0.00 | 0.85 |
| $Age_{0.5 m} + CB + CB:Age_{0.5 m} + CB:SQ$ | 335.60 | 3.63 | 0.14 |
| $Age_{0.5 m} + CB + SQ + CB:SQ$ | 341.24 | 9.26 | 0.01 |

Table 5. Parameters of the best model selected to explain the effective height of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). The effective height corresponds to the highest structure alive in 2015, while CB corresponds to the number of browsing events on the trunk (reported on Age_{0.50 m}, in %), and SQ is computed from the ratio of stand height on age. The general linear mixed model includes plots nested within stands nested within yards as a random effect. The marginal coefficient of determination was 0.54 and the conditional coefficient of determination was 0.27.

| Effective height (m) | Estimate | CI |
|---|----------|--------------|
| Intercept | 1.00 | 0.42 - 1.58 |
| Age at 0.5 m above ground (Age _{05m}) | 0.07 | 0.05 - 0.10 |
| Cumulative browsing on the trunk (CB) | -0.40 | -1.53 - 0.73 |
| Site quality (SQ) | 2.51 | 0.51 - 4.52 |
| Interaction of Age _{osm} :CB | -0.07 | -0.110.03 |
| Interaction of SQ:CB | -3.29 | -6.88 - 0.30 |

RECRUITMENT DELAY IMPOSED BY APICAL CUMULATIVE BROWSING AND ITS RELATION TO MORPHOLOGICAL ATTRIBUTES

The random forest provided a predictive power (OOB estimate) of 62% (n = 121, see appendix 3 for details about the selected subset) with a generalized error estimate of 14. The recruitment delay was mainly associated with browse-related morphological attributes such as the length of dieback and the number of bayonets, but was also associated with the number of bud scars on the trunk (figure 10). Variable importance (Vimp) and minimal depth (MD) provided coherent ordering of the morphological attributes for the recruitment delay, except for bayonets (figure 10). This incoherency is related to a shorter delay per bayonet (1 ± 4 years) compared to per dieback (10 ± 9 years, table 3C), which tends to decrease the relative importance of bayonets on the model prediction (Vimp, 4th rank), while retaining their relative influence on the variance (MD, 2^{sd} rank, figure 10).



Figure 10. Minimal depth (MD, barplot) and variable importance (Vimp, dot) of the morphological attributes from the regression random forest model (RF) used to assess the recruitment delay (*i.e.* the sum of years without vertical growth) of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). We selected variables (dark grey) according to the average MD among the variables (— MD threshold). The Vimp referred to the RF randomized process (predicting error), whereas the MD referred to the tree construction process (depth average of the splitting node). To compare the methods, we characterized the relative importance of each attribute by scaling each one relative to the value of the most influential. The RF was conducted on the continuously growing set of firs (delayed < 50 years, see appendix 3).

The most influential marginal effects described positive relationships between recruitment delay and morphological attributes (figure 11). From these marginal effects, the increase in browse-related morphological attributes was more likely to result in a longer recruitment delay. For the dieback length, each 0.1 m increase corresponded to one year of recruitment delay (figure 11, panel a). At thresholds greater than 0.51 m, the relationship was limited by the lower prevalence of dieback > 0.5 m (0.43 \pm 0.45 m, table 3C). Likewise, the positive

relationship between recruitment delay and number of bayonets levels at thresholds greater than 4 bayonets per metre (5 ± 4 bayonets per browse stem, table 3C). Increases in the height of the location of dieback on the trunk (figure 11, panel c) and the number of branches on dieback (figure 11, panel d) both led to a relative increase in the recruitment delay.



Figure 11. Marginal effects from the regression random forest model (RF) used to assess the recruitment delay (*i.e.* the sum of years without vertical growth) of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). The predicted change in the recruitment delay for each predictor variable, while keeping covariates constants, is represented by solid line ± 2 standard errors (dashed line). Internal tick marks on the morphological attribute axis (x) correspond to the relative sample distribution of the predictor variables. The RF was conducted on the continuously growing set of firs (delayed < 50 years, see appendix 3).

The inference tree presented to help visualize the results from random forests agreed well with the marginal effects (figure 12). The inversion in depth of the random forest (VImp, figure 10) and inference tree (figure 12) nodes for both number of bayonets and dieback length is not surprising given the similar MD of these variables in the random forests (figure 10). Split-nodes were found at 1 and 3 bayonets or at 0.2 and 0.4 m for dieback length, while the random forests showed positive linear relationships between 2-4 units and 0.2 - 0.5 m. Increases in the number of bayonets (panels A, B, and D, figure 12) and diebacks (panels C and E) was also associated with a longer delay. Balsam firs with ≤ 1 (panel A), > 1 (panel B), or > 3 (panel D) bayonets had shorter delays (0, 3, and 7 years on average, respectively) than those with both bayonets and large dieback (12 ± 3 years, panel C, and 19 \pm 10 years, panel E). The variance in the relationship between delay and morphology increased with the number of browse-related morphological attributes on the trunk (panel E).



Figure 12. Regression tree of the most influential morphological attributes previously selected in the random forest model, predicting the recruitment delay on juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA), according to the sum of years without vertical growth.

DISCUSSION

This study investigated the relationship between height and morphology of juvenile balsam firs in order to propose a simple method for monitoring the effects of moose on forest regeneration. The reconstruction of vertical growth and browse histories of trunks confirmed that apical cumulative browsing delays the recruitment process and even maintains balsam fir height at the snow level. We associated this impact of browsing on vertical growth with fir morphology and found a positive relationship between the morphology (number of bayonets and length of dieback) and the recruitment delay estimated from tree ring dating. As a result of these findings, our proposed plant-focused monitoring method estimates, firstly, the number of heavily browsed firs in yards which are arrested at the snow level (arrested growth type) and, secondly, quantifies the magnitude of the recruitment delay induced by herbivores on the continuously growing ones. This simple, field-ready, morphologically-based monitoring method provides more accurate information about the effects of browsing on individual growth and population renewal.

DIRECT EFFECTS OF APICAL CUMULATIVE BROWSING ON BALSAM FIR HEIGHT

The removal of the apical dominance once every two years drastically increases the time required for the balsam fir trunk to exceed the maximum browsing height (3 m) of moose (48 versus 19 years on average for unbrowsed firs). This is in accordance with the recruitment failure depicted under large moose populations in several regions of the boreal forest (Sweden, Hörnberg 2001; Newfoundland, CA, Gosse *et al.* 2011; Isle Royale, Michigan, US, Rotter and Rebertus 2015). As applied by Keigley *et al.* (2003), the effect of cumulative browsing could be expressed as the required time to outreach the maximum browsing height (TOBH, appendix 3). This comprises the effects of both browsing and biophysical conditions on individual growth and recruitment. Using the bayonet distribution on the trunk as the browsing rate, Waller *et al.* (2017) directly associated the index to browsing as the likelihood to the outreach browsing height, even if browsing rate decreases with stem height (Clasen *et al.* 2015). Alternatively, height delay per browsing event (Kupferschmid and Bugmann 2008) could contrast the vertical growth of browsed and unbrowsed trunks, but this index depends on life stages, browsing history, and light availability (Kupferschmid and Bugmann 2013). This is supported by our preliminary descriptive analysis of the reiteration strategy of balsam

fir, showing that reiteration is linked to various magnitudes of delay (table 3B recruitment delay per bayonet), which we associated with the type of architectural response, life stages, or light conditions.

The local biophysical conditions should affect the direct relationship between cumulative browsing and balsam fir growth. However, we found that only site quality affects height, in contrast to several studies which have suggested that the impact of browsing on stem height interacts with local biophysical conditions (e.g. competition, edaphic resources, light gradients; Vandenberghe et al. 2008, Kupferschmid and Bugmann 2013). Although site quality is an integrating indicator of various biophysical factors, our variable representing the biophysical conditions was obtained at the forest stand level from ecological maps, and may not be representative of the local growth constraints experienced by individual firs. Nonetheless, we harvested balsam firs along a large gradient of biophysical conditions, from closed coniferous forest to recent cuts, thus integrating variability in growing conditions experienced by juvenile balsam firs. Even if the samples included balsam firs from both shade and open areas, our results predict that mid-browsed individuals (median) take about 50 years to outreach 3 m, in contrast to heights of 15 - 20 m expected by local forest growth estimates (Saucier et al. 2009). This observed recruitment delay is coherent with McLaren (1996), suggesting that the regeneration failure of pure fir stands on Isle Royale is mainly driven by the chronic removal of the apical dominance and shade instead of pruning, since the former turns balsam fir architecture into a stunted growth form.

RECRUITMENT DELAY IMPOSED BY APICAL CUMULATIVE BROWSING AND ITS RELATION TO MORPHOLOGICAL ATTRIBUTES

The number of bayonets, as suggested by Eiberle's method, may provide a precise index with which to measure the recruitment delay, although the length of dieback also has a strong influence. Instead of conventional regression analysis such as the ones used by Eiberle and Nigg (1987), this study used multivariate analysis to assess the influence of morphological attributes on recruitment delay. This allowed us to analyze the relationship between dieback attributes, browsing pressure, and trunk growth. Dieback is intuitively related to the drastic impact of browsing on height, but the measurement has low precision in the field (*e.g.* colour of needles, branches, length, and height location on the trunk) without further

dendrochronological analysis to validate the length of the dead interval (*i.e.* the stem segment without radial growth). Bud distribution and activity strongly depend on the interaction of chronic browsing with the light gradient, which determines the position of new reiterations on the truck (Häsler et al. 2008). The number of bayonets, however, is more widely distributed among firs than dieback, making it superior in assessing both episodic and chronic browsing effects on vertical growth, even if it suggests a lower magnitude of delay *per se* (table 3B). However, stunted architecture, which is comprised of lots of reiterations, tends to compress the distribution of bayonets (figure 8 trunk I), decreasing our ability to use them as diagnostics. A good understanding of the reiteration strategy of trees could, however, improve our ability to diagnose reiterations and to assess the effects of apical browsing on height.

The random forest analysis provided a low predictive power that we related to a change from an erect to a stunted architecture, driven by cumulative browsing and local biophysical conditions (Genover 1994). The variance in the relationship between growth and morphology increased with the number of browse-related attributes. This is the main concern of several morphological approaches, which require site-specific standardization to consider local biophysical interactions (Berwert-Lopes 1996) as well as the cumulative effect of browsing on growth (Kupferschmid and Bugmann 2008) and morphology (Charles-Dominique et coll. 2017). Highly productive sites could indeed increase compensatory mechanisms such as bending frequency (figure 8 trunk V), while less productive ones could exacerbate the effect of browsing on growth (figure 8 trunk I, Kupferschmid and Bugmann 2013). In addition to the number of browsed-related morphological attributes, Keigley et al. (2009) suggested using the relative arrangement of reiterations to qualify the current browsing increase, although further experiments on the architectural response of trees (reiteration) are required to specify the measurement and simplify the protocol. Moreover, several studies conducted on various disturbances at the population scale (e.g. windblown, Payette 1976; insect outbreak, Simard and Payette 2003; browsing, Keigley et al. 2003) show that multiple morphological attributes could be combined in an overall architecture typology to reconstruct the historic level of disturbance.

MORPHOLOGICALLY-BASED TYPOLOGY TO MONITOR THE RECRUITMENT DELAY OF JUVENILES AT THE STAND SCALE

Despite the positive relationship between morphology and recruitment delay, we found that the browsing level interacts strongly with local biophysical conditions, producing a gradient of morphological types in contrast to the four proposed by Keigley and Frisina (1998). The Keigley's typology suggested that retrogressed trees (*i.e.* taller and older) grew before an increase in browsing pressure, in contrast to stunted ones (*i.e.* smaller and younger) from the same site. However, we found that most stunted architectures (figure 8 trunk I) were older than retrogressed ones (trunks I, II), suggesting a more complex relationship between browsing, local biophysical conditions, and morphology (Bower et al. 2014). Although the morphological evolution depicted by Keigley and Frisina (1998) may occur under particular conditions (e.g. under high browsing pressure or with highly responsive plants such as shrubs), Clasen et al. (2015) found a non-linear relationship between ungulate density and browsing activity which varied with tree height and age. Moreover, this non-linear relationship can be related to a rebrowsing behaviour, suggesting that moose may prefer already-browsed firs (Mathisen et al. 2017). Alternatively, Keigley et al. (2009) linked the current level of browsing intensity to two morphological types diagnosable from the relative arrangement of newly-formed reiterations on stems of Salix spp, but this binary typology provides limited information on which to ground flexible management objectives.

We then propose a protocol based on three types of balsam fir morphology, namely *continuous, arrested*, and *normal (i.e.* the architecture model) growth of firs. Instead of qualifying the historical level of herbivore density (Keigley 1997), we suggest assessing the likelihood that juvenile firs support the stand regeneration process by estimating the effect of apical cumulative browsing on vertical growth as a predicted time to outreach the maximum browsing height (TOBH, appendix 3). In more practical terms, we suggest assessing the relative density of arrested growth types (trunks without effective vertical growth) in yards as in Keigley *et al.* (2009). However, instead of using qualitative description of this type (*e.g.* small, pruned, stunted), we propose diagnosing the arrested growth type using mainly an estimate of the number of bud scars per metre (> 14 bud scars/m) on the trunks (see appendix 3 for further defining quantitative attributes) of juvenile balsam firs within the ungulates' reach (*e.g.* > 0.5 – < 3 m for moose). A threshold of this type could be set by

management objectives to assess the acceptable proportion of firs potentially excluded from the recruitment process in yards. This first step would allow managers to simultaneously remove complicated growth shapes from the surveyed population and would allow more precise measures of the recruitment delay. We propose the reporting of two browse-related morphological attributes (*i.e.* the number of bayonets and dieback length) on the set of continuously growing type to predict the mean recruitment delay of the regeneration bank. Instead of qualifying the current level of browsing intensity (Keigley's typology), this approach allows managers to quantify the individual delay imposed by cumulative browsing. In contrast to Eiberle's method, this approach reduces the variance in the measurement by separating heavily browsed firs from their lightly browsed counterparts.

By focusing on plant response to browsing, this field-ready and morphological-based method provides more accurate estimates of the ungulate effects on regeneration than methods based on foraging behaviours such as biomass removal (Seaton 2002) or browsing history (Keigley 1997). Using dendroarchitectural analyses, we exhaustively quantified the recruitment delay on the vertical growth of juvenile balsam firs using their architectural response (reiteration) as a diagnostic of browsing. Based on those analyses, we are confident that the proposed method provides an accurate phytometer of the cumulative effect of browsing on trunk growth and its connection to the recruitment process at the stand scale. The knowledge provided in this study is extendable to species with similar reiteration strategy and architecture to the balsam fir, especially those with strong apical dominance (accrotonic, rythmic, and monopodial growth, e.g. Pinus sylvestris Linnaeus 1753; Millet 2012), but would require additional refinements for other tree architectures characterized by polycyclic growth (e.g. Thuja occidentalis Linnaeus 1753) or polyarchic organization (e.g. Salix spp; Keigley and Frisina 1998). Although this study focused on apical browsing, lateral browsing could impact the plant growth and morphology, leading to a decrease in the plant's potential development (Wallgren et al. 2014). Linking the effects of lateral browsing to growth and morphology would require further experimental studies, which could isolate lateral browsing from other biophysical growth constraints. The present morphological approach is extendable to all large ungulates, but the recruitment delay measurement should be adapted for the height of the herbivore.

Our results confirmed that cumulative browsing on the trunk can maintain balsam fir height at the snow level and alter architecture in the process. This confirms that browsing is a key biological component that is necessary to integrate into forest management plans. Our study proposes a field-ready morphologically-based survey which quantifies vertical growth as well as recruitment delay on advanced tree regeneration. This survey method is affordable, time-efficient, and applicable to large-scale monitoring in forest subject to both chronic and episodic browsing. Based on an exhaustive analysis of the browsed morphologies and reiteration strategy of firs, we propose to simplify Keigley *et al.* (2009)'s adaptive management protocol and specify the outcome using Eiberle's method. Our method proposes to first assess the number of balsam firs potentially excluded from the recruitment process using the distribution of the arrested growth type in yards and second, to quantify the average recruitment delay on the continuously growing type from their morphological attributes. This study recommends the use of a phytometer for a formal inclusion of browsing effects on advance regeneration to current, large-scale monitoring in order to support adaptive and sustainable ungulate and forest management practices.

ACKNOWLEDGEMENTS

A. Boudreau LeBlanc was supported by a joint scholarship from the Séminaire de Québec Fonds de recherche du Québec nature et technologie, and the Natural Science and Engineering Research Council. K. Vandal and J. Lavallée contribute to field work, and É. Belles-Isles to laboratory analyses. We would like to thank A. Delwaide for comments on an earlier version of this manuscript and M. Simard for advice on conducting dendroarchitectural analysis.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce projet a permis de détailler le mécanisme par lequel les pressions de broutement hivernales affectent la dynamique forestière en modifiant la morphologie et en retardant la croissance en hauteur des sapins baumiers, une espèce clé de la forêt boréale. Plus spécifiquement, l'étude a d'abord évalué l'effet cumulatif de l'orignal sur la hauteur de sapins baumiers juvéniles récoltés dans les ravages de la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). Cet effet de l'orignal sur le sapin a alors été désigné comme un *délai de recrutement*, c'est-à-dire un retard dans la croissance en hauteur du tronc causé par un broutement apical chronique, dont la conséquence est de réduire la probabilité d'accession des juvéniles à la voûte forestière et de diminuer la possibilité de renouvellement de la sapinière. Une analyse dendroarchitecturale a ensuite permis d'établir la relation indirecte entre ce délai de recrutement et la morphologie de l'arbre. Basé sur cette relation broutement – morphologie – croissance, ce mémoire propose ultimement une méthode pouvant s'intégrer aux inventaires écoforestiers pour quantifier l'effet de l'orignal sur le renouvellement des sapinières.

1. RETOUR LES RÉSULTATS DE L'ÉTUDE

A) EFFET DIRECT DE L'ACCUMULATION DU BROUTEMENT APICAL SUR LA HAUTEUR DU SAPIN BAUMIER

La présente étude a mis en évidence un effet cumulatif du broutement sur la croissance en hauteur du sapin baumier. Wallgren *et coll.* (2014) démontrent similairement un effet significatif d'une pression chronique (9 ans) de broutement sur la hauteur de pins sylvestres *Pinus sylvestris* Linnaeus 1753. Ce délai cumulatif se projette à l'échelle du peuplement en retardant la vitesse d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière, tel qu'observé aussi par McLaren (1996) sur les sapinières de l'Île Royale. Toutefois, ce délai varie selon l'histoire de vie de l'arbre (annexe 2). Notamment, selon Kupferschmid et Bugmann (2008), l'effet du broutement décroît avec l'âge, en raison d'une expansion de la surface foliaire et du réseau racinaire. Ainsi, le potentiel de croissance du tronc et des branches s'accroît avec le vieillissement de l'arbre — d'abord le plant, ensuite le jeune arbre, puis l'arbre mature — , ce qui augmente, d'abord, la capacité des arbres à compenser la pression de broutement (voir la *stratégie de tolérance* des arbres, figure 2), puis, la possibilité du tronc de dépasser

l'atteinte de l'herbivore (*stratégie d'évitement*). Les conditions biophysiques de l'environnement local interagissent avec l'effet de l'âge, en accentuant notamment son effet positif sur la résistance de l'arbre lorsque les ressources abiotiques sont abondantes. D'ailleurs, comme l'indiquent Kupferschmid et Bugmann (2013), un fort gradient de lumière augmente l'activité méristématique du sapin blanc, ce qui stimule la croissance, la ramification et la fréquence de réitération occasionnelle (ou traumatique) du tronc. Inversement, sous un faible gradient de lumière, Häsler *et coll.* (2008) démontrent une réduction de la croissance en hauteur du tronc et de l'activité de ses bourgeons, ce qui amplifie l'effet négatif du broutement sur la croissance en hauteur du tronc.

Les résultats du chapitre principal de ce travail suggèrent une survie élevée des sapins baumiers, malgré un fort effet cumulatif du broutement apical sur leur hauteur. En addition au couvert de neige qui produit une protection physique aux branches basales, Charles-Dominique *et coll.* (2015) explique qu'une pression chronique de broutement modifie la morphologie des plantes de façon à produire une protection mécanique (encagement) à la partie centrale de l'appareil foliaire. Cette protection intrinsèque réduit ainsi localement la probabilité de broutement et maintient suffisamment de biomasse et de surface photosynthétique pour que l'arbre survive (Charles-Dominique *et coll.* 2017). Ainsi, la plante peut poursuivre le développement de son réseau racinaire, augmenter sa capacité à extraire les ressources édaphiques et faire des réserves énergétiques, ce qui accroît sa capacité à bénéficier d'une réduction momentanée de la pression pour réitérer un tronc et accéder à la voûte forestière (voir la figure 1).

B) DÉLAI DE RECRUTEMENT INDUIT PAR L'ACCUMULATION DU BROUTEMENT APICAL ET LEUR RELATION AVEC LES ATTRIBUTS MORPHOLOGIQUES

Les résultats de l'étude indiquent une association entre le délai de recrutement et la morphologie du sapin baumier. Plusieurs études ont relevé cette même relation, liant la croissance, la morphologie et le broutement (Danell *et coll*. 1994, McLaren et Janke 1996, Bergström et Bergqvist 1999, Hódar *et coll*. 2008). Depuis Weisberg et Bugmann (2003), plusieurs études expérimentales ont d'ailleurs tenté de prédire la réponse morphologique des arbres broutés selon différentes conditions de croissance, telles ques le gradient de lumière

(Harmer 1999, Baraza et coll. 2004, Häsler et coll. 2008) et la compétition (Hjálten et coll. 1993a, 1993b, Vandenberghe et coll. 2008), et selon différents niveaux de broutement (p.ex. épisodique vs chronique, apical vs latéral ; Wallgren et coll. 2014). Cependant, toutes ces études sont confrontées à la forte variabilité morphologique des arbres, dont la croissance dépend de plusieurs interactions écologiques (annexe 1), et à l'envergure du dispositif nécessaire sur les plans temporel et spatial ainsi que financier et humain. La dendrochronologie et les notions développées en architecture végétale apportent une alternative de ces dispositifs d'envergure. La réponse architecturale des arbres au broutement (ou réitération) permet de reconstituer l'évolution morphologique d'une plante dans le temps, de reconstituer les courbes de croissance (radial et en hauteur) et d'identifier, puis de dater les traumatismes (ex. : brout apical) sur le tronc. L'insuffisante compréhension de la relation architecture – broutement complique l'unité de mesure morphologiques (Bower et coll. 2014) et diminue leur précision (Paragi et coll. 2015). Utilisant ainsi la dendrochronologie et l'architecture des arbres, les résultats de la présente étude permettent d'apporter un nouveau regard aux relations plante – herbivore en reconstituant les courbes hauteur – âge et les historiques de broutement sur une fenêtre de > 60 ans.

Les analyses par forêts aléatoires présentées au chapitre principal et à l'annexe 3 sont des techniques statistiques plus sophistiquées que celles habituellement utilisées en écologie. Elles ont permis de décrire plus précisément la morphologie des sapins broutés et d'y associer plus exactement l'effet de l'herbivore sur le renouvellement des sapinières. Elles ont été réalisées en deux temps afin de représenter, de deux façons complémentaires, cet effet de l'herbivore.

La 1^{re} analyse (chapitre principal) est basée sur la somme des périodes sans croissance en hauteur effective du tronc comme suggérée par Kupferschmid et Bugmann (2008). Cette conception de l'effet cumulatif du broutement apical sur la hauteur du sapin est plus directement reliée à l'action de l'herbivore et à la réponse architecturale de la plante au broutement, puisqu'elle implique prioritairement une mesure morphologique (baïonnette et rétrogradation) associée à la réitération du tronc. En revanche, un fort niveau de chronicité de la pression de broutement augmente la variance de la relation broutement – morphologie

– croissance, ce qui diminue la précision de la principale unité de mesure morphologique (la baïonnette).

La 2^{re} analyse est basée sur la taille de l'herbivore et sur la croissance en hauteur effective du tronc (annexe 3). Cette conception intuitive de l'effet du broutement, inspirée de Keigley *et coll.* (2009) et de Waller *et coll.* (2017), est simple à mesurer *in situ* à partir du compte des cicatrices d'arrêt de croissance et de la hauteur des arbres juvéniles (voir aussi Caccianiga et Compostella 2012, et Mailly 2014). Cependant, cette unité de mesure est intégratrice de plusieurs facteurs abiotiques (ex. : gradient de lumière, condition édaphique, humidité, etc.) et ne permet pas d'isoler particulièrement l'effet du broutement sur la hauteur des sapins juvéniles. Par ailleurs, contrairement aux suggestions de Waller *et coll.* (2017), la probabilité d'accession des arbres broutés à la voûte forestière ne semble pas pouvoir se calculer à partir de la distribution des baïonnettes sur le tronc, puisque la fréquence de la réitération varie entre les sites selon les conditions biophysiques de l'environnement local (annexe 2, figure 15) et, entre les individus, selon leur histoire de vie (annexe 2, figure 17). En revanche, le délai de recrutement peut être estimé à partir des cicatrices d'arrêt de croissances et de la hauteur, puis associé au broutement en relevant *in situ* la présence de classes d'attributs morphologiques broutés (c.-à-d. baïonnette, boutonnement, rétrogradation, libérât).

C) TYPOLOGIE MORPHOLOGIQUE POUR SUIVRE LE DÉLAI DE RECRUTEMENT DES JUVÉNILES AU NIVEAU DES SAPINIÈRES

Dans un souci de précision et de simplicité, ce mémoire propose un phytomètre combinant l'usage en deux étapes (figure 13) d'attributs morphologiques (annexe 4, *exemple d'applications du phytomètre dans le cadre d'inventaires écoforestiers*). L'approche vise, d'abord, à relever les sapins potentiellement soustraits au processus de recrutement (*type à croissance arrêtée*) pour, ensuite, quantifier sur les individus restant (type à croissance continue) la part de l'herbivore impliquée dans le ralentissement de la vitesse d'accession des troncs à la voûte forestière. De cette façon, la méthode intègre des éléments de la méthode d'Eiberle et de la typologie de Keigley, en accentuant la place accordée à la réponse architecturale comme marqueur du degré d'endommagement de l'arbre (*phénomène de cicatrisation* ou degré d'organisation polyarchique, Genoyer 1994, Millet *et coll.* 1999) et la place accordée au décompte des cicatrices d'arrêts de croissance comme marqueur temporelle (Waller *et coll.* 2017). Ce phytomètre pourrait bonifier une stratégie d'aménagement plus largement développée, notamment celle proposée par Keigley *et coll.* (2006, 2009, 2011), pour soutenir une gestion plus durable et intégrée de la faune et de la forêt.



Figure 13. Cadre conceptuel des procédures afin d'estimer l'effet de l'herbivore sur la dynamique des forêts. 1° estime le nombre de sapins potentiellement soustraits du processus de renouvellement de la sapinière (proportion du *Type à croissance arrêtée* par rapport au volume total de sapins de 0,50 - 3,00 m, défini par > 14 cicatrices d'arrêt de croissance par mètre sur le tronc $+ \ge 1$ classes d'attributs morphologiques broutés) et 2° estime l'effet cumulé du broutement apical sur la possibilité d'accession des troncs à la voûte forestière (attributs morphologiques : décompte des baïonnettes et hauteur des rétrogradations).

La 1^{re} étape vise à *estimer le nombre de sapins potentiellement soustraits au processus de renouvellement du peuplement.* Cette étape se base sur la distribution des types morphologiques (croissance, arrêtée, continue) dans le ravage (voir l'annexe 4, figure 21). Cette étape réduit la typologie de Keigley à trois types au lieu de quatre et apporte un critère quantitatif pour définir ces types. Par ailleurs, la mesure de l'effet de l'herbivore se concentre sur la croissance en hauteur et sur la possibilité de renouvellement du peuplement plutôt que sur une description des niveaux historiques de broutement dans le peuplement. Elle permet également de distinguer la part de l'effet relative à l'herbivore de celle relative aux autres conditions biophysiques qui influencent la croissance en hauteur des sapins. Ainsi, un gestionnaire des forêts pourrait, par exemple, estimer qu'il est nécessaire une régénération forestière dont la banque de juvénile est composée d'au moins 50% du *Type à croissance continue*, puis intervenir sur la population d'orignaux dès que ce seuil serait dépassé.

La 2^e étape vise à *estimer l'effet cumulé du broutement apical sur la possibilité d'accession des troncs à la voûte forestière.* Cette étape se base sur le décompte du nombre d'attributs morphologiques par individu (annexe 4, figure 21), comprenant le décompte des baïonnettes et la hauteur des rétrogradations, ce qui intègre l'effet de la réitération (réponse) et du brout (traumatisme) sur la croissance du sapin. Le premier attribut apporte surtout une mesure de l'effet épisodique du brout apical, alors que le second apporte plutôt une mesure de l'effet de la stratégie de réitération sur la croissance en hauteur des sapins (figure 7). L'unité de mesure est portée au peuplement à partir d'une moyenne des délais de recrutement estimés par sapin de *à croissance continue*. Ainsi, un gestionnaire des forêts pourrait, par exemple, tolérer un retard moyen de trois ans sur le modèle de croissance prédit pour les juvéniles qui composent la régénération forestière du ravage et établir ce seuil en connaissance du volume (ou proportion) de juvéniles de type à croissance continue qui contribueront potentiellement au renouvellement de la sapinière.

2. LIMITES DU MODÈLE D'ÉTUDE

LA RÉITÉRATION COMME MARQUEUR D'UN BROUT APICAL

La réitération occasionnelle est un mécanisme de plasticité morphologique permettant aux arbres de répondre aux traumatismes physiques. Cette réponse architecturale liée au broutement peut cependant être influencée par d'autres facteurs biophysiques : par exemple les bris mécaniques causés par la chute d'un arbre ou le poids du manteau de neige (Bégin 2010) ou l'avortement de l'activité méristématique du bourgeon terminal, associé à un faible gradient de lumière ou à la dessiccation du bourgeon en hiver. Cependant, la majorité de ces facteurs stochastiques surviennent peu fréquemment et aléatoirement dans un ravage en comparaison à un brout apical. D'ailleurs, le sapin baumier est particulièrement adapté au climat boréal et est tolérant à l'ombre, ce qui réduit la fréquence des réitérations causée par le poids de la neige ou le gradient de lumière (Frank 1990).

En revanche, d'autres facteurs peuvent survenir systématiquement (ex. : phototropisme) et produire une courbure de la tige semblable aux baïonnettes. Toutefois, la courbe relative au phototropisme et celle de la baïonnette peuvent être distinguées par la position de celle-ci par rapport à l'unité de croissance : la première se réalise sur plusieurs unités de croissance, alors que la seconde est en position basale sur l'unité de croissance. Cependant, les effets du

gradient de lumière et du broutement peuvent interagir entre eux : par exemple, sous un faible gradient de lumière, l'élongation annuelle de la tige (originelle et réitérée) est réduite ce qui densifie les unités de croissance des nouveaux réitérâts formées et cause un empilement de baïonnettes peu détectable (annexe 4).

Les fortes pressions nivéoéoliennes peuvent aussi produire des morphologies (Payette 1974) analogues à celles induites par la pression de broutement. Cet effet est cependant essentiellement restreint à la limite nordique et au milieu alpin (ex. : Parc national des Hautes-Terres-du-Cap-Breton, Parc Canada, Franklin 2013), ce qui n'est pas le cas de la Seigneurie de Beaupré. En revanche, lorsqu'impliqué, l'effet des pressions nivéoéoliennes est légèrement différent de celui des herbivores. Chez les premiers, les cristaux de glace endommagent momentanément les méristèmes (cambium et bourgeons) de l'arbre, alors que, chez les seconds, le broutement exerce une pression graduelle, limitée par la longueur et le diamètre des ramilles. Une réflexion analogue peut d'ailleurs être faite pour distinguer l'effet des ongulés de l'effet des insectes ravageurs, puisque ces deux groupes d'herbivores consomment différents types de tissus et affectent différemment les bourgeons (impliquant donc une réponse architecturale différente). Notamment, les insectes comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont la capacité de consommer les bourgeons latents le long du tronc, mais ne consomment pas, contrairement aux ongulés, l'intégralité de la ramille.

L'EXTRAPOLATION DU MODÈLE SAPIN AUX AUTRES ARBRES

Le tronc du sapin baumier est idéal pour reconstituer l'historique des brouts apicaux sur le tronc et pour évaluer l'effet cumulé du broutement apical sur leur croissance en hauteur (tableau 6). Le mode de croissance et de ramification monopodiale, orthotrope et rythmique de son tronc ainsi que sa forte dominance apicale, simplifie l'étude de la relation broutement – morphologie – croissance (voir *stratégie de réitération du sapin baumier* en introduction de mémoire). D'ailleurs, ce mode de croissance et des cernes annuels du bois de la tige (originelle ou réitérée) non broutée. Cependant, malgré une forte tendance du sapin pour conserver son organisation hiérarchique, le prélèvement chronique de la flèche terminale diminue éventuellement la force de cette relation. D'ailleurs, selon la réponse architecturale de l'individu, le réitérât peut momentanément pousser sur une unité de croissance inférieure,
ce qui vient briser la chronoséquence des cicatrices d'arrêt de croissance (figure 7). Indépendant de la stratégie de réitération du sapin, l'herbivore peut prélever une portion du tronc sur plusieurs unités de croissance, ce qui brime également la continuité de la chronoséquence. Cependant, en comparaison aux autres arbres des régions tempérées, la réitération chez le sapin pousse essentiellement à partir du tronc et ne multiplie pas le nombre de tiges équivalentes et autonomes (ex. : *Modèle de Leeuwenberg*, figure 3). Ainsi, la chronoséquence des cicatrices d'arrêt de croissance et la séquence des réitérations peuvent être aisément superposées, ce qui permet d'ajuster la courbe hauteur – âge du sapin brouté selon l'historique de broutement de son tronc.

Tableau 6. Synthèse des caractéristiques architecturales déterminant la performance d'un phytomètre de l'effet des herbivores sur la forêt et comparaison d'espèces (considérant les stades plant et juvénile) fréquemment proposées dans la littérature. Les crochets signifient la présence et le X, une absence, de la caractéristique architecturale chez l'espèce concernée qui peut ensuite être comparée à celle du modèle d'étude, le sapin baumier *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller 1768. Pour de plus amples informations sur l'unité architecturale et l'ontogénie de ces espèces, se référer à Millet et coll. 1998, 1999, 2012, Payette et Filion 2010.

| | Monopodiale | Monocyclisme | Hiérarchique | Plasticité* | Modèle architectural [‡] |
|--|---|--|--|---|--|
| Abies balsamea (L.) Mill., 1768 Abies alba (Mill.) 1759 Pinus sylvestris (L.) 1753 Cedrus atlantica (C.)1855 Betula alleghaniensis (B.) 1904 Acer saccharum (Marsh.) 1785 | $\begin{array}{c} \sqrt{} \\ \sqrt{} \\ \sqrt{} \\ \sqrt{} \\ X \\ \sqrt{} \end{array}$ | $ \begin{array}{c} \sqrt[]{} \\ \sqrt[]{} \\ X \\ X \\ \sqrt[]{} \\ \sqrt[]{} \\ \sqrt[]{} \end{array} $ | $\sqrt[]{} \sqrt[]{} \sqrt[]{$ | $\begin{array}{c} \mathbf{X} \\ \mathbf{X} \\ \mathbf{X} \\ \\ \sqrt{} \\ \sqrt{} \\ \end{array}$ | Massart, Rauh Massart, Rauh Rauh Massart, Troll Troll, Leeuwenberg, Rauh, Massart Leeuwenberg, Koriba, Rauh |

*Mécanismes de réitération séquentielle ou occasionnelle produisant des alternances de phases hiérarchique et polyarchique durant le développement.

^{*}Les modèles architecturaux sont également applicables aux arbustes, notamment Salix spp, comme indiqué par Barthélémy et Caraglio (2007).

Le lien, documenté dans cette étude, entre les attributs morphologiques, la pression de broutement et la croissance en hauteur est applicable à d'autres espèces dont l'architecture est semblable à celle du sapin baumier (tableau 6). Cependant, une meilleure compréhension des relations architecturales impliquant broutement, morphologie et croissance est nécessaire avant d'utiliser de nouvelles espèces comme phytomètres. Notamment, plusieurs espèces actuellement proposées comme phytomètre réalisent leur croissance en hauteur en plusieurs vagues (*polycyclisme*), ce qui modifie la relation entre les cicatrices d'arrêt de croissance et

les cernes annuels du bois (ex. : *Cedrus atlantica* Carrière 1855). D'ailleurs, la plupart des études proposent des arbustes (*Salix spp*, Keigley *et coll*. 2002, 2003, 2008) ou de feuillus (*Acer spp*, Eiberle et Nigg 1987, Waller *et coll*. 2017) comme phytomètres dont l'architecture est compliquée à décrire *in situ* dans le cadre des inventaires écoforestiers. Toutefois, les connaissances développées dans cette étude donnent des outils pour étendre l'application à d'autres espèces de phytomètres, dont l'architecture originelle et la stratégie de réitération sont plus complexes que celles du sapin. En fondant d'ailleurs la mesure de l'effet de l'herbivore sur une meilleure connaissance de la stratégie de réitération de l'espèce broutée, les typologies morphologiques sont simplifiées, parce qu'elles impliquent moins de types, des définitions plus précises et des mesures plus faciles à relever *in situ*.

En intégrant à la fois l'effet de l'herbivore et la réponse de la plante, la réitération est, à ma connaissance, la seule unité d'analyse qui ait le potentiel d'être suffisamment précise et exacte pour produire un phytomètre évaluant l'effet cumulatif des herbivores sur les forêts. Pourtant, une connaissance insuffisante de ces stratégies mène actuellement à l'utilisation de phytomètres morphologiques dont la mesure est peu standard entre les utilisateurs et les sites d'étude. En revanche, l'intégration aux inventaires écoforestiers de la réitération comme unité d'analyse demeure trop complexe, puisqu'elle exige, de la part des agents sondeurs, une connaissance pointue en architecture végétale. Cependant, dans l'éventualité où la stratégie de réitération du phytomètre devienne suffisamment documentée, l'unité d'analyse (la réitération) pourrait être simplifiée par la mesure d'attributs morphologiques comme les baïonnettes, les boutonnements, les rétrogradations et les libérâts (marqueur architectural du broutement) ou les cicatrices d'arrêt de croissance (marqueur temporel architectural) qui peuvent lui être associés et faciliter son utilisation par les agents sondeurs. Par ailleurs, une documentation plus précise des stratégies de réitération permettrait d'élargir le spectre et la précision des attributs morphologiques pour quantifier plus exactement l'effet de l'herbivore sur la croissance du tronc et sur le renouvellement des forêts.

3. PROSPECTIVES DE RECHERCHE

Ce projet trace la voie à suivre pour plusieurs recherches à venir qui permettront de valider et de préciser la mesure de l'effet des herbivores sur la croissance arbres et le renouvellement des forêts. Cette validation devra se mener sous un plan expérimental afin de permettre le

contrôle des conditions biophysiques (p.ex. compétition, gradient de lumière, conditions édaphiques), de l'historique de broutement (durée, chronicité, intensité) et des caractéristiques de l'espèce d'arbre phytomètre (espèce, âge, architecture). Ces études devront poursuivre les initiatives de Kupferschmid et Bugmann (2013) axées sur les stratégies de réitération sous différents gradients de lumière et niveaux de pression de broutement, mais devront également s'échelonner sur une plus longue fenêtre temporelle comme réalisée dans Wallgren et coll. (2014). D'ailleurs, il serait intéressant d'obtenir une mesure directe de la relation entre l'historique du brout apical, le processus de réitération et la morphologie broutée des sapins à partir d'une taille arboricole prédéterminée (Pastor et De Jager 2010, 2013), de photographies ou d'observations historiques (Keigley et Frisina 1998) s'échelonnant sur une période de 10, voire de 20 ans. Plus simplement, le phytomètre devrait être appliqué sur un territoire possédant des données sur l'historique de la population d'herbivore plus précises géographiquement et plus étendues temporellement que celles obtenues de la Seigneurie de Beaupré pour ce mémoire - p.ex. l'Île-Royale (Michigan, É.U.), la Réserve faunique des Chic-Chocs (Québec, CA), l'Île du Cap-Breton (Nouvelle-Écosse, CA) et le Parc National du Gros-Morne (Terre-Neuve, CA). Ces données sur l'herbivore permettraient d'évaluer la cohérence entre la dynamique de la population d'ongulés et la mesure du phytomètre.

Ce mémoire s'est concentré sur l'effet du broutement apical sur la hauteur, en faisant volontairement abstraction de l'effet additionnel du broutement latéral sur la croissance des sapins baumiers (figure 1). Bien que le brout latéral soit habituellement l'objet central des suivis de végétation — p.ex. le pourcentage de ramilles broutées (Nelson 1930, Potvin 1995, Portinga et Moen 2015) ou le volume de biomasse utilisée par l'herbivore (Schmutz 1983, Seaton *et coll.* 2011, Paragi *et coll.* 2015) —, la croissance en hauteur est cependant le mécanisme direct par lequel le broutement diminue la probabilité d'accession des arbres juvéniles à la voûte forestière (figure 1). L'analyse de la croissance radiale des arbres broutés – croissance, puisqu'elle est largement intégratrice des conditions et des pressions affectant le développement des arbres (Zou *et coll.* 2008, McLaren et Peterson 1994). Ainsi, une étude intégrant l'effet du broutement latéral et apical sur la hauteur et la morphologie des sapins juvéniles permettrait de préciser la typologie.

La typologie proposée dans ce mémoire se base exclusivement sur la mesure ou le dénombrement d'attributs morphologiques afin de simplifier l'analyse *in situ* de la réponse architecturale. Cependant, certaines études proposent d'utiliser plus compléxement l'arrangement relatif de ces attributs morphologiques (Keigley *et coll.* 2002, Kupferschmid et Bugmann 2013), voire la distribution et l'arrangement des branches et des réitérâts afin de fonder davantage la mesure du phytomètre sur des notions architecturales (Genoyer 1994, Millet *et coll.* 1999, Moncrieff *et al.* 2014). Tel que discuté précédemment, l'utilisation *in situ* de notions en architecture végétale complique l'application du phytomètre (définition et mesures), mais précise grandement l'interprétation de celui-ci, en comparaison aux inventaires de dommages (Hamard 2003, Kishimoto et coll. 2010, Lindqvist 2012, Wallgren *et coll* 2013) ou aux inventaires de tiges broutées (Bilyeu et coll. 2007, Rea et coll. 2016). Par ailleurs, le développement de modèle architectural exhaustif à partir d'appareils d'imagerie (ex. : *LIDAR*; Solberg *et coll.* 2006, Kantola *et coll.* 2010, Feng 2012, Melin *et coll.* 2016) ou de simulation informatique (p.ex. le *Browse plug-in* de *AmapSim* Barczi *et coll.* 2007) pourrait permettre de contourner ce défi logistique.

Une surveillance inexacte et imprécise de l'effet des herbivores sur la dynamique des forêts peut mener à des prévisions forestières erronées et subséquemment à des impacts socioéconomiques ainsi qu'écologiques substantiels (Weisberg et Bugmann 2003, Nilsson *et coll.* 2016). Pourtant, le suivi actuel des relations plante – herbivore néglige largement les effets des herbivores sur la croissance des arbres, puisqu'ils relèvent essentiellement l'effet de la communauté végétale sur l'herbivore — p.ex. le niveau d'utilisation (ou de consommation) de la ressource végétale (p.ex. le ratio ramilles broutées/disponibles, productivité en biomasse) mis en relation avec la qualité de l'habitat pour l'herbivore (p.ex. composition et structure de la communauté végétale; Filazzola *et coll.* 2014, Lone *et coll.* 2014). Il est donc nécessaire d'intégrer un phytomètre, basé sur la réponse architecturale des arbres, qui lie broutement, morphologie et croissance (Weisberg *et coll.* 2006, Laurent 2016). Ainsi, en étudiant le mécanisme par lequel les herbivores influencent la dynamique de renouvellement des forêts, ce mémoire propose la voie à suivre pour construire des phytomètres simples d'utilisation, s'intégrant à une diversité d'indicateurs écologiques (Morellet *et coll.* 2007) et appuyant une gestion durable et intégrée de la faune et des forêts.

BIBLIOGRAPHIE

- Ando, M. & A. Itaya, 2006. Expansion of dwarf bamboo, Sasa nipponica, grassland under feeding pressure of sika deer, Cervus nippon, on subalpine coniferous forest in central Japan. Journal of Forest Research 11(1): 51 – 55. doi: 10.1007/s10310-005-0180-9
- Archibald, S. & W. J. Bond, 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of Acacia karroo in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102(1): 3 14. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12181.x
- Augustine, D. J. & S. J. McNaughton, 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of Wildlife Management* 62(4): 1165 – 1183. doi: 10.2307/3801981
- Baldwin, H. I., 1931. The period of height growth in some north-eastern conifers. *Ecology* 12(2) : 665 689. doi : 10.2307/1929471
- Banville, D., 2004. Inventaire aérien de l'orignal sur le territoire de la Seigneurie de Beaupré à l'hiver 2004 [version en fichier PDF]. Rapport pour le Séminaire de Québec, réalisé par la Direction de l'Aménagement de la Faune de la Capitale – Nationale, Société de la Faune et des Parcs du Québec (SÉPAQ), Québec (Qc), Canada, 14 pages. Accessible à ftp://ftp.mrnf.gouv.qc.ca/Public/ Bibliointer/Mono/2011/08/1081547.pdf (27 août, 2018)
- Baraza, E., J. M. Gómez, J. A. Hódar & R. Zamora, 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany* 82(3): 357 – 364. doi: 10.1139/B04-004
- Barczi, J.-F., H. Rey, Y. Caraglio, P. De Reffye, D. Barthélémy, Q. X. Dong & T. Fourcaud, 2007. *AmapSim*: a structural whole-plant simulator based on botanical knowledge and designed to host external functional models. *Annals of Botany* 101(8) : 1125 – 1138. doi : 10.1093/aob/mcm194
- Barthélémy, D. & Y. Caraglio, 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99(3): 375-407. doi: 10.1093/aob/mcl260
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker & S. Walker, 2015. Fitting linear mixed-effect models using *lme4*, *R* package version 1.1-12, 2017-04-29. Journal of Statistical Software 67(1): 1-48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Bégin, C. & L. Filion, 1999. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. *Revue canadienne de botanique* 77(5) : 664 672. doi : 10.1139/b99-022
- Bégin, Y., 2010. Dendronivologie. Dans Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 – 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Beguin, J., D. Pothier & M. Prévost, 2009. Can the impact of deer browsing on tree regeneration be mitigated by shelterwood cutting and strip clearcutting? *Forest Ecology and Management* 257(1): 38 – 45 doi: 10.1016/j.foreco.2008.08.013
- Bergqvist, G., R. Bergström & L. Edenius, 2001. Patterns of stem damage by moose (Alces alces) in young Pinus sylvestris stands in Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research 16(4): 363 – 370. doi: 10.1080/02827580119307
- Bergqvist, G., R. Bergström & L. Edenius, 2003. Effects of moose (Alces alces) rebrowsing on damage development in young stands of Scots pine (Pinus sylvestris). Forest Ecology and Management 176(1-3): 397-403. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00288-8
- Bergström, R. & G. Bergqvist, 1999. Large herbivore browsing on conifer seedlings related to seedling morphology. Scandinavian Journal of Forest Research 14(4): 361-367. doi: 10.1080/02827589950152683

- Berwert-Lopes, R., 1996. Assessment of tolerable browsing by Eiberle's method: limitations and future prospects. *Forest Ecology and Management* 88(1-2): 87-91. doi: 10.1016/S0378-1127(96)03813-3
- Bilyeu, D. M., D. J. Cooper & N. T. Hobbs, 2007. Assessing impacts of large herbivores on shrubs: tests of scaling factors for utilization rates from shoot-level measurements. *Journal of Applied Ecology* 44(1): 168 175. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01245.x
- Bonin, M. 2015. Réponses digestives du cerf de Virginie à l'île d'Anticosti face à un régime alimentaire riche en conifères [version en fichier PDF]. Département de Biologie, Faculté des Sciences et de Génie, Université Laval, Québec, Québec (Mémoire de Maîtrise), 94 pages. Accessible à https://corpus.ulaval.ca/jspui/bitstream/20.500.11794/25843/1/31468.pdf (27 août, 2018)
- Boudreau, S., S. Payette, C. Morneau & S. Couturier, 2003. Recent decline of the George River caribou herd as revealed by tree-ring analysis. *Arctic, Antartic, and Alpine Research* 35(2): 187–195. doi: 10.1657/1523-0430(2003)035[0187:RDOTGR]2.0.CO;2
- Boudreau, S. 2010. Dendroécologie des habitats fauniques. Dans Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Bower, M. R., L. A. Decker, A. L. Nowakowski & C. L. Williams, 2014. Indicators of browsing pressure suggest constraints on riparian willows: a case study from the Bighorn National Forest, Wyoming. *Society for Range Management* 36(6): 22 – 30. doi: 10.2111/RANGELANDS-D-14-00012.1
- Bowyer, R. T., V. V. Ballenberghe & J. C. Kie, 2003. Moose Alces alces. Dans Feldhamer, G. A., B. C. Thompson & J. A. Chapman (direction éditoriale), Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation, J. A. (2^e édition, Volume 1, p. 931 961), Baltimore (MD), États-Unis : The Johns Hopkins University press, 1 232 pages.
- Brandner, T. A., R. O. Peterson & K. L. Risenhoover, 1990. Balsam fir on Isle Royale: effects of moose herbivory and population density. *Ecology* 71(1): 155 164. doi: 10.2111/RANGELANDS-D-14-00012.1
- Breiman, L., 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45(1): 5-32. doi: 10.1023/A:1010933404324
- Briske 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. *Dans* Hodgson, J., & A.W. Illius (direction éditorial) *The Ecology and Management of Grazing Systems* (1^{er} édition, p. 37 67), New York (NY), États-Unis, 466 pages.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson, 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management* 66(3): 912 918. doi: 10.2307/3803155
- Bryant, J. P., F. D. Provenza, J. Pastor, P. B. Reichardt, T. P. Clausen & J. T. Du Toit, 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22 : 431 446. doi : 10.1146/annurev.es.22.110191.002243
- Caccianiga, M. & C. Compostella, 2012. Growth forms and age estimation of treeline species. *Trees* 26(2): 331 342. doi: 10.1007/s00468-011-0595-1
- Canham, C. D., J. B. McAninch & D. M. Wood. 1994. Effects of the frequency, timing, and intensity of simulated browsing on growth and mortality of tree seedlings. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 24(4) : 817 – 825. doi : 10.1139/x94-107
- Champagne, E. 2017. Communautés végétales et interactions plante-herbivore : comment l'espèce, la qualité nutritive et la distribution spatiale des plantes environnantes influencent le broutement par les grands herbivores. Département de Biologie, Faculté des sciences et de génie, Université Laval, Québec (Qc), Canada (Thèse de Doctorat), 183 pages. Accessible à https://corpus.ulaval.ca/jspui/ bitstream/20.500.11794/27778/1/33448.pdf (27 août, 2018)

- Charles-Dominique, T., H. Beckett, G. F. Midgley & W. J. Bond, 2015. Bud protection: a key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. New Phytologist 207(4): 1052 - 1060. doi: 10.1111/nph.13406
- Charles-Dominique, T., J.-F. Barczi, E. Le Roux & S. Chamaillé-Jammes, 2017. The architectural design of trees protects them against large herbivores. *Functional Ecology* 31(9): 1717-1710. doi: 10.1111/1365-2435.12876
- Charron, L. & L. Hermanutz, 2016. Prioritizing boreal forest restoration sites based on disturbance regime. *Forest Ecology and Management* 361(1) : 90 – 98. doi : 10.1016/j.foreco.2015.11.003
- Christie, K. S., R. W. Ruess, M. S. Lindberg & C. P. Mulder, 2014. Herbivores influence the growth, reproduction, and morphology of a widespread Arctic Willow. *PLoS ONE* 9(7): e101716. doi: 10.1371/journal.pone.0101716
- Cipollini D., C. B. Purringnton & J. Bergelson, 2003. Costs of induced responses in plants. *Basic and Applied Ecology* 4(1): 79 89. doi: 10.1078/1439-1791-00134
- Clasen, C., M. Heurich, L. Glaesener, E. Kennel & T. Knoke, 2015. What factors affect the survival of tree saplings under browsing, and how can a loss of admixed tree species be forecast? *Ecological Modelling* 305(10): 1 – 9. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.03.002
- Clauss, M., T. Kaiser & J. Hummel, 2008. The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. *Dans* Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Ecological Studies, Volume 195, p. 47 – 88), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Côté-Vaillancourt, D., 2016. CollabOr : Estimation des tendances démographiques des populations d'orignaux de la Seigneurie de Beaupré par une approche de science collaborative [version en fichier PDF]. Département de Biologie, Faculté des Sciences et de Génie, Université Laval, Québec (Qc), Canada (Mémoire de Maîtrise), 48 pages. Accessible à https://corpus.ulaval.ca/jspui/ bitstream/20.500.11794/27385/1/33035.pdf (27 août, 2018)
- Côté, S. D., J. Beguin, S. De Bellefeuille, E. Champagne, N. Thiffault & J. Tremblay, 2014. Structuring effects of deer in boreal forest ecosystems. *Advances in Ecology* 917834:1-10. doi:10.1155/2014/917834
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault & D. M. Waller, 2004. Ecological impacts of deer overabundance. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35:113–147. doi: 10.1155/2014/917834
- Courtois, R., C. Dussault, F. Potvin & G.Daigle, 2002. Habitat selection by Moose (*Alces alces*) in clearcut landscape. *Alces* 38(1) : 177 – 192.
- Crawley, M. J., 1983. *Herbivory: The Dynamics of Plant-Animal Interactions* (Studies in Ecology, Volume X). Berkeley (CA), États-Unis : University of California Press, 437 pages.
- Crête, M. & R. Courtois, 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (Cervidae: *Alces alces*) in unproductive boreal forests. *Journal of Zoology* 242(4): 765 781. doi: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb05825.x
- Cuddington, K., 2011. Legacy effects: the persistent impact of ecological interactions. *Biological Theory* 6(3): 203 210. doi: 10.1007/s13752-012-0027-5
- D'Astous, A., É. Gros-Louis & L. Lesage, 2015. *Inventaire de brout d'orignal dans les ravages de la Seigneurie de Beaupré en 2015*, rapport final [Accès réservé]. Rapport pour le Séminaire de Québec, réalisé par le Bureau du Nionwentsïo, Conseil de la Nation huronne-wendat, Wendake (Qc), Canada, 26 pages.
- Danell, K., R. Bergström & L. Edenius, 1994. Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *Mammalian Species* 75(4): 833 – 844. doi: 10.2307/1382465

- Danell, K., R. Bergström, L. Edenius & G. Ericsson, 2003. Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *Forest Ecology and Management* 181(1−2), 67 – 76. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00116-6
- De Reffye, P., K. MengZhen, J. Hua & D. Auclair, 2012. Stochastic modelling of tree annual shoot dynamics. *Annals of Forest Science* 69(2): 153 165. doi: 10.1007/s13595-011-0151-6
- De Jager, N. R. & J. Pastor, 2010. Effects of simulated moose *Alces alces* browsing on the morphology of rowan *Sorbus aucuparia*. *Wildlife Biology* 16(3) : 301 307. doi : 10.2981/09-105
- De Jager, N. R., J. J. Rohweder, B. R. Miranda, B. R. Sturtevant, T. J. Fox & M. C. Romanski, 2017. Modelling moose-forest interactions under different predation scenarios at Isle Royale National Park, USA. *Ecological Applications* 27(4): 1317 – 1337. doi: 10.1002/eap.1526
- Delwaide, A. & L. Filion, 2010. Échantillonnage et datation dendrochronologiques. Dans Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Demers, A., 1994. L'analyse architecturale du sapin baumier (Abies balsamea [L.] Mill). Département des Sciences du Bois et de la Forêt, Faculté de Foresterie, de Géographie et de Géomatique, Université Laval, Québec (Qc), Canada (Mémoire de Maîtrise).
- Díaz-yáñez, O., B. Mola-yudego & J. R. González-olabarria, 2017. What variables make a forest stand vulnerable to damage occurrence? *Silva Fennica* 51(2) : 1 11. doi : 10.14214/sf.1693
- Dumont, A., J.-P. Ouellet, M. Crête & J. Huot, 2005. Winter foraging strategy of white-tailed deer at the northern limit of its range. *Ecoscience* 12(4) : 476 484. doi : 10.2980/i1195-6860-12-4-476.1
- Duncan, A. J. & D. P. Poppi, 2008. Nutritional ecology of grazing and browsing ruminants. *Dans* Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Ecological Studies, Volume 195, p. 47 – 88), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Du Toit, J. T., 1990. Feeding-height stratification among African browsing ruminants. *African Journal of Ecology* 28(1): 55 – 61. doi: 10.1111/j.1365-2028.1990.tb01136.x
- Edenius, L. & G. G. Ericsson, 2015. Effects of ungulate browsing on recruitment of aspen and rowan: a demographic approach. *Scandinavian Journal of Forest Research* 30(4): 283 288. doi: 10.1080/02827581.2014.999823
- Eiberle, K. & H. Nigg, 1987. Criteria for permissible browse impact on sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) in mountain forests. *Experientia* 43(3) : 127 133. doi : 10.1007/BF01942830
- Édelin, C., 1981. Quelques aspects de l'architecture végétative des conifères. *Bulletin de la Société Botanique de France* 128(**3**) : 177 – 188. doi : 10.1080/01811797.1981.10824502
- Édelin, C., 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. *Université de Montpellier II*, Science et Technologie du Languedoc, Montpellier (LR), France (Doctorat d'État), 258 pages.
- Édelin, C., 1986 (9 14 septembre). Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. Colloque International sur l'Arbre, Montpellier (LR), France, p. 139–158. Naturalia Monspeliensia n° hors série.
- Environment and Climate Change Canada, 2017a. *Canadian climate normals* 1971-2000 station data – Saint-Anne-de-Beaupré, Québec (Qc), Canada. Accessible à http://climate.weather. gc.ca/climate_normals/results_e.html?searchType=stnProx&txtRadius=25&optProxType=station &coordsStn=46.983333%7C-70.833333%7CST+FRANCOIS+IO&txtCentralLatMin=0&txtCen tralLatSec=0&txtCentralLongMin=0&txtCentralLongSec=0&stnID=5730&dispBack=0 (August 6, 2017)

- Environment and Climate Change Canada, 2017b. *Canadian climate normals 1971-2000* station data – Forêt Montmorency, Québec (Qc), Canada. Accessible à http://climat.meteo.gc.ca/ climate_normals/results_e.html?stnID=5682&month1=0&month2=12 (August 6, 2017)
- Faber, W. E. & E. M. Thorson, 1996. Bark stripping of young *Pinus Sylvestris* by *Alces alces* on the individual, stand, and landscape level in Sweden. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 26(12): 2109 2114. doi: 10.1080/02827589609382939
- Feng, L., P. De Reffye, P. Dreyfus & D. Auclair, 2012. Connecting an architectural plant model to a forest stand dynamics model—application to Austrian black pine stand visualization. *Annals of Forest Science* 69(2) : 245 – 255. doi : 10.1007/s13595-011-0144-5
- Filazzola, A., A. J. Tanentzap & D. R. Bazely, 2014. Estimating the impacts of browsers on forest understories using a modified index of community composition. *Forest Ecology and Management* 313(1): 10 – 16. doi: 10.1016/j.foreco.2013.10.040
- Fortin, M. & L. Langevin, 2010. ARTÉMIS-2009 : un modèle de croissance basé sur une approche par tiges individuelles pour les forêts du Québec (version en fichier PDF). Direction de la recherche forestières (DRF), Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec (Qc), Canada, 48 pages (Mémoire de recherche forestière n°156). Accessible à https://mffp.gouv.qc.ca/ publications/forets/connaissances/recherche/Fortin-Mathieu/Memoire156.pdf (27 août, 2018)
- Frank, R. M., 1990. Abies balsamea (L.) Mill.: Balsam Fir. Dans Burns, R. M. & B. H. Honkala (coordonnateurs techniques) Silvics of North America (Volume 1: Conifers, p. 26 – 35). Forest Service Agricultural Handbook 654, Forest Service, Washington (DC), États-unis, 1383 pages. Accessible à https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/misc/ag_654/table_of_contents.htm (27 août, 2018)
- Frank, D., 2006. Large herbivores in heterogeneous grassland ecosystems. *Dans* Danell, K., R. Bergström,
 P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Conservation Biology, Volume 11, p. 19–49). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Franklin, C. M. A., 2013. Structure and composition of forest edges created by a spruce budworm outbreak and maintained by moose browsing in Cape Breton Highlands National Park. Departement of Biology, Faculty of Science, Saint Mary's University, Halifax (NS), Canada (Mémoire de Maîtrise), 124 pages. Accessible à http://library2.smu.ca/bitstream/handle/01/25278/franklin_caroline_ masters 2013.pdf?sequence=1&isAllowed=y (27 août, 2018)
- Franklin, C. M. A. & K. A. Harper, 2016. Moose browsing, understorey structure and plant species composition across spruce budworm-induced forest edges. *Journal of Vegetation Science* 27(3): 524 – 534. doi: 10.1111/jvs.12385
- Friedman, J. H., 2001. Greedy function approximation: A gradient boosting machine. *Annals of Statistics* 29(5) : 1189 1232. Accessible à https://www.jstor.org/stable/2699986
- Fritz, H. & A. Loison, 2006. Large herbivores across biomes. *Dans* Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Conservation Biology, Volume 11, p. 326–347). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Gagnon, C., J. R. Julien, G. Moreau, J. Laliberté, J. Huot & J.-P. Tremblay (équipe de réalisation), 2013. *Plan de gestion de l'orignal sur la Seigneurie de Beaupré 2012 – 2019*, rapport final [Accès réservé]. Rapport pour le Séminaire de Québec, réalisé par CIMA+, Québec (Qc), Canada, 40 pages.
- Genoyer, P., 1994. Contribution à l'étude de la régénération d'arbres traumatisés. Université de Montpellier II, Science et Technologie du Languedoc, Montpellier (LR), France (Thèse de doctorat), 191 pages. Accessible à https://drive.google.com/file/d/0B8owIcm9abDGY3ZZTX pJVXMyREE/view (27 août, 2018)

- Gill, R. M. A., 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests : 3. impact on trees and forests. *Forestry* 65(4) : 363 388. doi : 10.1093/forestry/65.4.363-a
- Gill, R. M. A., 1992b. A review of damage by mammals in north temperate forests : 1 . Deer. *Forestry* 65(2) : 146 169. doi : 10.1093/forestry/65.2.145
- Gill, R. M. A. & V. Beardall, 2001. The impact of deer on woodlands : the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74(3) : 209 – 218. doi : 10.1093/forestry/74.3.209
- Gill, R. M. A., 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. Dans Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation (Conservation Biology, Volume 11, p. 170 – 202). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Gosse, J., L. Hermanutz, B. E. Mclaren, P. Deering & T. W. Knight, 2011. Degradation of Boreal Forests by nonnative herbivores in Newfoundland's National Parks: recommendations for ecosystem restoration. *Natural Areas Journal* 31(4): 331–339. doi: 10.3375/043.031.0403
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron & M.-J. Simard, 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 29(6) : 824 839. doi : 10.1139/x98-112
- Hallé, F. & R. A. A. Oldeman, 1970. Essai sur l'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux. Collection de monographies de Botanique et de Biologie Vegetale, monographie 6. Liège, Paris, France : Masson et Cie, 178 pages.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson, 1978. Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis. New York (NY), États-Unis: Springer-Verlag, 444 pages. doi: 10.1007/978-3-642-81190-6
- Hamard, J.-P., P. Ballon & P. Mesochina, 2003. Application d'une nouvelle méthode d'évaluation des dégâts de cervidés en forêt : vers un diagnostic de leur impact sylvicole. *Ingénieries – Eau* Agriculture Territoires (35) : 75 – 87. Accessible à https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00467987
- Harmer, R., 1999. Survival and new shoot production by artificially browsed seedlings of ash, beech, oak and sycamore grown under different levels of shade. Forest Ecology and Management 116(1-3): 39-50. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00459-9
- Hanley, T. A., 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. *Journal of Range Management* 35(2): 146 151. doi: 10.2307/3898379
- Harrison, K. A. & R. D. Bardgett, 2008. Impacts of grazing and browsing by large herbivores on soils and soil biological properties. *Dans* Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), *The Ecology* of Browsing and Grazing (Ecological Studies, Volume 195, p. 201–216), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Häsler, H., J. Senn & P. J. Edwards, 2008. Light-dependent growth responses of young *Abies alba* to simulated ungulate browsing. *Functional Ecology* 22(1): 48 57. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01346.x
- Hastie, T., R. Tibshirani & J. H. Friedman, 2009. The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference, and Prediction (2^e édition, Series in Statistics), New York (NY), États-Unis : Springer, 745 pages. doi : 10.1111/j.1467-985X.2010.00646_6.x
- Hawkes, C. V. & J. J. Sullivan, 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology* 82(7) : 2045 – 2058. doi : 10.1890/0012-9658(2001)082[2045:TIOHOP] 2.0.CO;2

- Hegland, S. J. & K. Rydgren, 2016. Eaten but not always beaten: winners and losers along a red deer herbivory gradient in boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 27(1): 111-122. doi: 0.1111/jvs.12339
- Hessl, A. E. & L. J. Graumlich, 2002. Interactive effects of human activities, herbivory and fire on quaking aspen (*Populus tremuloides*) age structures in Western Wyoming. *Journal of Biogeography* 29(7): 889 – 902. doi: 10.1046/j.1365-2699.2002.00703.x
- Hester, A. J., M. Bergman, G. R. Ason & J. Moen, 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. *Dans* Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Conservation Biology, Volume 11, p. 97 141). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi: 10.2277/0521536871
- Hidding, B., J.-P. Tremblay & S. D. Côté, 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* 94(12) : 2852 2860. doi : 10.1890/12-2015.1
- Hilbert, D. W., D. M. Swift, J. K. Detling & M. I. Dyer, 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51(1) : 14 18. doi : 10.1007/BF00344645
- Hjálten, O., K. Danell & L. Ericson, 1993a. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology* 74(4) : 1136 1142. doi : 10.2307/1940483
- Hjálten, O., K. Danell & P. Lundberg, 1993b. Herbivore avoidance by association: vole and hare utilization of woody plants. *Oikos* 68(1): 125 131. doi: 10.2307/3545317
- Hobbs, N. T., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60(4): 695 713. doi: 10.2307/3802368
- Hobbs, N. T., 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. *Dans* Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Conservation Biology, Volume 11, p. 261 288). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Hódar, J. A., R. Zamora, J. Castro, J. M. Gómez & D. García, 2008. Biomass allocation and growth responses of Scots pine saplings to simulated herbivory depend on plant age and light availability. *Plant Ecology* 197(2): 229 – 238. doi: 10.1007/s11258-007-9373-y
- Hörnberg, S., 2001. Changes in population density of moose (*Alces alces*) and damage to forests in Sweden. *Forest Ecology and Management* 149(1-2): 141-151. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00551-X
- Hothorn, T., K. Hornik & A. Zeileis, 2006. Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework, *R version 1.2-3*, 2017-04-10. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15(3): 651 – 674. doi: 10.1198/106186006X133933
- Itô, H. & T. Hino, 2004. Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (Piceaceae) seedlings. *Ecological Research* 19(2): 217-223. doi: 10.1111/j.1440-1703.2004.00626.x
- Ishwaran, H., U. B. Kogalur, E. Z. Gorodeski, A. J. Minn & M. S. Lauer, 2010. High-dimensional variable selection for survival data. *Journal of the American Statistical Association* 105(489) : 205 – 217. doi: 10.1198/jasa.2009.tm08622
- Ishwaran, H. and U. Kogalur, 2014. Random forests for survival, regression and classification (rf-src), R version 2.4-2, 2017-03-07. Accessible à https://cran.r-project.org/web/packages/randomForestSRC /index.html (15 septembre, 2017)
- Janis, C. 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulate. Dans Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), The Ecology of Browsing and Grazing (Ecological Studies, Volume 195, p. 21 – 45), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.

- Kantola, T., M. Vastaranta, X. Yu, P. Lyytikainen-Saarenmaa, M. Holopainen, M. Talvitie, S. Kaasalainen, S. Solberg & J. Hyyppä, 2010. Classification of defoliated trees using tree-level airborne laser scanning data combined with aerial images. *Remote Sensing* 2(12): 2665 2679. doi: 10.3390/rs2122665
- Keigley, R. B. 1997. A growth form method for describing browse condition. *Rangelands* 19(3) : 26 29. Acessible à https://journals.uair.arizona.edu/index.php/rangelands/article/view/11333/10606 (27 août, 2018)
- Keigley, R. B. & C. W. Fager, 2006. Habitat-based adaptive management at mount haggin wildlife management area. *Alces* 42(1): 49 54
- Keigley, R.B. & M. R. Frisina, 1998. Browse Evaluation by Analysis of Growth Form (1^{re} édition, Volume 1: Methods for evaluating condition and trend). Montana Fish Wildlife and Parks, Helena (MT), États-Unis, 153 pages.
- Keigley, R. B. & M. R. Frisina, 2008. Browse evaluation of tall shrubs based on direct measurement of a management objective. *Dans* Kitchen, S., G., R. L. Pendleton, T. A. Monaco, J. Vernon (direction éditoriale), *Proceedings Shrublands Under Fire: Disturbance and Recovery in a Changing World* (2006, 6–8 juin, Shrub Symposium, p. 115 122), Fort Collins (CO), États-Unis: United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 190 pages. Accessible à https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/31313 (27 août, 2018)
- Keigley, R. B. & M. R. Frisina, 2011. Process to monitor and manage ungulate browsing pressure. *Natural Resources and Environmental* 16(29): 1–7. Accessible à http://digitalcommons.usu.edu/nrei/vol16/iss1/29 (27 août, 2018)
- Keigley, R. B., M. R. Frisina & C. W. Fager, 2002. Assessing browse trend at the landscape level. *Rangeland* 24 (3): 28 – 38. doi: 10.2458/azu_rangelands_v24i3_keigley
- Keigley, R. B., M. R. Frisina & C. W. Fager, 2003. A method for determining the onset year of intense browsing. *Journal of Range Management* 56(1): 33 38. doi: 10.2307/4003878
- Keigley, R. B., J. Waren & W. J. King, 2009. A multi-refuge program to evaluate the effect of ungulate browsing on habitat (version en fichier PDF), États-Unis: United States Fish and Wildlife Service, 186 pages. Accessible à https://ecos.fws.gov/ServCat/DownloadFile/52095?Reference=51386 (27 août, 2018)
- Kerckhoff, K., B. E. Mclaren, S. P. Mahoney & T. W. Knight, 2013. Moose habitat use throughout Gros Morne National Park. *Alces* 49(1): 113-125. Accessible à http://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/115/161 (27 août, 2018)
- Kielland, K. & J. P. Strauss, 1998. Moose herbivory in taiga: effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession. *Oikos* 82(2): 377 383. doi: 10.2307/3546979
- Kishimoto, Y., D. Fujiki & H. Sakata. 2010. Management approach using simple indices of deer density and status of understory vegetation for conserving deciduous hardwood forests on a regional scale. *Journal of Forest Research* 15(4) : 265 – 273. doi : 10.1007/s10310-010-0185-x
- Kupferschmid, A. D. & H. Bugmann, 2008. Ungulate browsing in winter reduces the growth of *Fraxinus* and *Acer* saplings in subsequent unbrowsed years. *Plant Ecology* 198(1): 121 134. doi: 10.1007/s11258-007-9390-x
- Kupferschmid, A. D. & H. Bugmann, 2013. Timing , light availability and vigour determine the response of *Abies alba* saplings to leader shoot browsing. *European Journal of Forest Research* 132(1): 47 – 60. doi: 10.1007/s10342-012-0653-2
- Kupferschmid, A. D., U. Wasem & H. Bugmann, 2015. Browsing regime and growth response of *Abies alba* saplings planted along light gradients. *European journal of forest research* 134(1): 75 87. doi: 10.1007/s10342-014-0834-2

- Lamontagne, G., D. Jean & N. Desrosiers (direction éditoriale), 1993. Plan de gestion de l'orignal, 1994-98: objectifs de gestion et scénarios d'exploitation [version en fichier PDF]. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche – Secteur Faune et Parc Québec, Québec (Qc), Canada : Les Publications du Québec. Accessible à ftp://ftp.mrn.gouv.qc.ca/public/Bibliointer/Mono/2011/06/ 0969788.pdf (27 août, 2018)
- Langevin, B. & H. Bastien, 2013. Inventaire aérien de l'orignal sur le territoire de la Seigneurie de Beaupré à l'hiver 2013 [version en fichier PDF]. Rapport pour le Séminaire de Québec, réalisé par la Direction de l'expertise Énergie-Faune-Forêts-Mines-Territoire de la Capitale-Nationale et de la Chaudière-Appalaches, Ministère des Ressources Naturelles, Québec (Qc), Canada, 16 pages. Accessible à http://www.seigneuriedebeaupre.ca/documents/contenu/fsc_071_1_2_1.pdf (27 août, 2018)
- Laurent, L., 2016. Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières: vers une prise en compte des interactions écologiques multiples. Biodiversité et Écologie, Université d'Orléans, Orléans, France (Thèse de doctorat), 267 pages. Accessible à ftp://ftp.univ-orleans.fr/theses/lisa-laurent 3482.pdf (27 août, 2018)
- Lebon, A, 2014. La compensation dans les interactions plantes-insectes : modélisation, simulation et expérimentation. Université de Montpellier II, Science et Technologie du Languedoc, Montpellier (LR), France (Thèse de doctorat), 227 pages. Accessible à http://agritrop.cirad.fr/577837/1/ Audrey_FinalVersion10decembre2014.pdf (27 août, 2018)
- Lefort, S. & S. Massé (direction éditoriale). 2015. *Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019* [version en fichier PDF]. Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction générale du développement de la faune, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs – Secteur de la faune et des parcs, Québec (Qc), Canada, 443 pages. Accessible à https://mffp.gouv.qc.ca/ faune/chasse/pdf/plan-gestion-orignal-2012-2019.pdf (27 août, 2018)
- Lenarz, M. S., R. G. Wright, M. W. Schräge & A. J. Edwards. 1997. Compositional analysis of moose habitat in Northestern Minnesota. *Alces* 47(1): 135 150.
- Lindqvist, S. 2012. *Moose foraging patterns: implications for the use of browsing indices*. Departement of Ecologie, *Swedish University of Agricultural Sciences*, Umea (AC), Suède (Mémoire de Maîtrise), 18 pages. Accessible à https://stud.epsilon.slu.se/5103/1/lindqvist_s_121130.pdf (27 août, 2018)
- Lone, K., F. M. Van Beest, A. Mysterud, T. Gobakken, J. M. Milner, H.-P. Ruud & L. E. Loe. 2014. Improving broad scale forage mapping and habitat selection analyses with airborne laser scanning: the case of moose. *Ecosphere* 5(11): 1 – 22. doi: 10.1890/ES14-00156.1
- Ludewig, H. A. & R. T. Bowyer, 1985. Overlap in winter diets of sympatric moose and white-tailed deer in Maine. *Journal of Mammalogy* 66(2) : 390 92. doi : 10.2307/1381257
- Mailly, D. & M. Gaudreault, 2005. Modèles de croissance internodale pour l'épinette noire, le pin gris et le sapin baumier au Québec. *The Forestry Chronicle* 81(1) : 114 124. doi : 10.5558/tfc81114-1
- Mailly, D., 2014. Application des modèles de croissance internodale variable au Québec [version en fichier PDF]. Direction de la Recherche Forestière (DRF), Ministère des Ressources Naturelles, Québec (Qc), Canada, 30 pages. Accessible à https://mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/ connaissances/recherche/Mailly-Daniel/Guide-application-2014.pdf (27 août, 2018)
- Marquis, R. J., 1996. Plant architecture, sectoriality and plant tolerance to herbivores. *Vegetatio* 127(1): 85 97. doi: 10.1007/BF00054850
- Maschinski, J. & T. G. Whitham, 1989. The continuum of plant-responses to herbivory the influence of plant-association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist* 134(1): 1–19. Accessible à https://www.jstor.org/stable/2462272 (27 août, 2018)

- Massé, A. & S. D. Côté, 2012. Linking alternative food sources to winter habitat selection of herbivores in overbrowsed landscapes. *Journal of Wildlife Management* 76(3): 544-556. doi: 10.1002/jwmg.306
- Mathisen, K., J. Milner & C. Skarpe, 2017. Moose tree interactions: rebrowsing is common across tree species. *BMC Ecology* 17(1): 1 12. doi: 10.1186/s12898-017-0122-3
- Mazerolle, M., 2017. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AICc, R package, version 2.1-1, 2017-06-19. Accessible à https://cran.r-project.org/web/packages/ AICcmodavg/index.html (15 septembre, 2017)
- McLaren, B. E. & R. O. Peterson, 1994. Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science* 266(5190) : 1555 1558. doi : 10.1126/science.266.5190.1555
- McLaren, B. E., 1996. Plant-specific response to herbivory: simulated browsing of suppressed balsam fir on Isle Royale. *Ecology* 77(1): 228 235. doi: 10.2307/2265672
- McLaren, B. E. & R. Janke. 1996. Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royale National Park. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 26(5): 782 – 793. doi: 10.1139/x26-088
- Melin, M., J. Matala, L. Mehtätalo, A. Suvanto & P. Packalén, 2016. Detecting moose (*Alces alces*) browsing damage in young boreal forests from airborne laser scanning data. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 46(1): 10 19. doi: 10.1139/cjfr-2015-0326
- Messier, F. & C. Barrette, 1985. The efficiency of yarding behaviour by white-tailed deer as an antipredator strategy. *Revue Canadienne de Zoologie* **63**: 785-789. doi:10.1139/z85-115.
- Millet, J., 2010. Architecture des arbres: notions de base et application aux arbres des régions tempérées. Dans Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 – 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Millet, J., 2012. L'Architecture Des Arbres Des Régions Tempérées : Son Histoire, Ses Concepts, Ses Usages (1^{re} édition, Volume 1). Québec (Qc) Canada : Éditions MultiMondes, 397 pages.
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin, 1998. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Revue canadienne de botanique* 76(12) : 2100 2118. doi : 10.1139/cjb-76-12-2100
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin, 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6(2): 187 – 203. 10.1080/11956860.1999.11 682520
- Ministère des Ressources Naturelles et Faune, 2014. *Peuplement écoforestier, Couche écoforestière à l'échelle de 1 :20 000* (4e programme avril 2014), Direction des inventaires forestiers, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec (Qc), Canada.
- Mlinsek, D., 1969. Waldschadenuntersuchungen am Stammkern von erwachsenen Tannen im dinarischen Tannen – Buchenwald [En allemand]. Forstwissenschaftliches Centralblatt 88(4): 193 – 199. doi: 10.1007/BF02741774
- Moen, J., R. Andersen & A. Illius, 2006. Living in a seasonal environment. *Dans* Danell, K., R. Bergström,
 P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Conservation Biology, Volume 11, p. 383 – 413). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Moncrieff, G. R., S. Chamaillé-Jammes & W. J. Bond, 2014. Modelling direct and indirect impacts of browser consumption on woody plant growth: moving beyond biomass. *Oikos* 123(3): 315 – 322. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00904.x

- Moloney, K. & S. A. Levin, 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology* 77(2): 275 294. doi: 10.2307/2265616
- Morellet, N., J. Gaillard, A. J. Mark, P. Ballon, Y. Boscardin, F. Klein & D. Maillard, 2007. Indicators of ecological change : new tools for managing. *Journal of Animal Ecology* 44(3) : 634 643. doi : 10.1111/j.1365-2664.2007.01307.x
- Morin, H., Y. Jardon & S. Simard, 2010. Détection et reconstitution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana) à l'aide de la dendrochronologie. *Dans* Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), *Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie* (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Murphy, L.E., 2017. SORTIE-ND User Manual, Version 7.04 [version en fichier PDF]. Institute of Ecosystem Studies, Millbrook (NY), États-Unis. Accessible à http://www.sortiend.org/software/7 03/SORTIE%207.03%20User%20Manual.pdf (27 août, 2018)
- Nakagawa, S. & H. Schielzeth, 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2)133 142. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- Neel, M. C. & J. P. Che-castaldo, 2013. Predicting recovery criteria for threatened and endangered plant species on the basis of past abundances and biological traits. *Conservation Biology* 27(2): 385 – 397. doi: 10.1111/cobi.12008
- Nelson, E. W., 1930. Methods of studying shrubby plants in relation to grazing. *Ecology* 11(4) : 764 769. doi : 10.2307/1932336
- Nigh, G. D., 1996. A variable growth intercept model for spruce in the sub-boreal spruce and engelmann spruce-subalpine fir biogeoclimatic zones of British Columbia [version en fichier PDF]. Ministry of Forests Reserach Program, Victoria (BC), Canada : Crown Publications Online Catalogue, 20 pages. Accessible à https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/Docs/rr/rr05.pdf (27 août, 2018)
- Nilsson, U., M. Berglund, J. Bergquist, H. Holmström & M. Wallgren, 2016. Simulated effects of browsing on the production and economic values of Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands. *Scandinavian Journal of Forest Research* 31(3): 279 – 285. doi: 10.1080/02827581.2015.1099728
- Nordengren, C., A. Hofgaard & J. P. Ball, 2003. Availability and quality of herbivore winter browse in relation to tree height and snow depth. *Annales Zoologici Fennici* 40(3): 305-314. doi: 35400011972644.0060
- Nugent, G., W. Fraser & P. Sweetapple, 2001. Top down or bottom up? Comparing the impacts of introduced arboreal possums and "terrestrial" ruminants on native forests in New Zealand. *Biological Conservation* 99(1): 65 – 79. doi: 10.1016/S0006-3207(00)00188-9
- Nuttle, T., T. E. Ristau & A. A. Royo, 2013. 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* 120(1) : 221 228. doi : 10.1111/1365-2745.12175
- Oldeman, R. A. A., 1974. *L'Architecture de la Forêt Guyanaise* (mémoire n°74). Paris, France : Office de la recherche scientifique et technique outre-mer (ORSTOM), 204 pages. Accessible à http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers08-01/07390.pdf (27 août, 2018)
- Oldeman, R. A. A., 1992. Architectural models, fractals and agroforestry design. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 41(2): 179 188. doi: 10.1016/0167-8809(92)90108-N
- Oosterhuis, L., R. A. A. Oldeman & T. L. Sharik, 1982. Architectural approach to analysis of North American temperate deciduous forests. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 12(4): 835 – 847. doi: 10.1139/x82-125

- Painter, R. H. 1958. Resistance of plants to insects. *Annual Review of Entomology* 3(1): 267 290. doi: 10.1146/annurev.en.03.010158.001411
- Paragi, T. F., C. T. Seaton, K. A. Kellie, R. D. Boertje, K. Kielland, D. D. Young, M. A. Keech & S. D. Dubois, 2015. Browse removal, plant condition, and twinning rates before and after short-term changes in moose density. *Alces* 51(1): 1 21. Accessible à http://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/142/183 (27 août, 2018)
- Parent, S., H. Morin & C. Messier, 2002. Missing growth rings at the trunk base in suppressed balsam fir saplings. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 32(10) : 1776 1783. doi : 10.1139/x02-102
- Parent, S., M.-J. Simard, H. Morin & C. Messier, 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 33(4): 597 – 603. doi: 10.1139/X02-194
- Parent, S. & C. Messier, 1995. Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 25(6): 878 – 858. doi: 10.1139/x95-096
- Pastor, J. & N. R. De Jager, 2010. Effects of simulated moose *Alces alces* browsing on the morphology of rowan Sorbus aucuparia. *Wildlife Biology* 16(3) : 301 307. doi : 10.2981/09-105
- Pastor, J. & N. R. De Jager, 2013. Simulated responses of moose populations to browsing-induced changes in plant architecture and forage production. *Oikos* 122(4): 575 – 582. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20960.x
- Pastor, J. & R. J. Naiman, 1992. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. *The American Naturalist* 139(4): 690 705. doi: 10.1086/285353
- Pastor, J., R. J. Naiman, B. Dewey & P. Mcinnes, 1988. Moose, microbes, and the boreal forest. *BioScience* 38(11): 770 – 777. doi: 10.2307/1310786
- Pastor, J., Y. Cohen & N. T. Hobbs, 2006. The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. Dans Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation (Conservation Biology, Volume 11, p. 289-325). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi: 10.2277/0521536871
- Payette, S., 1974. Classification écologique des formes de croissance de *Picea glauca* (Moench.) Voss et de *Picea mariana* (Mill.) Bsp. en milieux subarctiques et subalpins. *Naturaliste canadien* 101:893-903.
- Payette, S., 2010. Dendroécologie des forêts. Dans Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 – 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Payette, S. & A. Delwaide, 2010. Analyse de tige. Dans Payette, S. & L. Filion (direction éditoriale), Principes, méthodes et applications : La dendrochronologie (1^{re} édition, Volume 1, p. 593 – 618). Québec (Qc), Canada : Presses de l'Université Laval, 758 pages.
- Pepin, D., P. C. Renaud, Y. Boscardin, M. Goulard, C. Mallet, F. Anglard & P. Ballon, 2006. Relative impact of browsing by red deer on mixed coniferous and broad-leaved seedlings—an enclosurebased experiment. *Forest Ecology and Management* 222(1-3): 302-313. doi: 10.1016/j.foreco.2005.10.034
- Persson, I. L., K. Danell & R. Bergström, 2005. Different moose densities and accompanied changes in tree morphology and browse production. *Ecological Applications* 15(4): 1296-1305. doi: 10.1890/04-0499
- Plourde, Y., 2004. *Plan de gestion de l'orignal 2004-2007 de la seigneurie de beaupré*, rapport final [version en fichier PDF]. Rapport pour le Séminaire de Québec, réalisé par GENIVAR Groupe

Conseil inc., Québec (Qc), Canada, 14 pages. Accessible à http://www.bape.gouv.qc.ca/ sections/mandats/eole seigneurie-beaupre-4/documents/DB21.pdf (27 août, 2018)

- Portinga, R. L. W. & R. A. Moen, 2015. A novel method of performing moose browse surveys. Alces 51(1): 107 – 122. Accessible à http://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/136/192 (27 août, 2018)
- Pothier, D. & I. Auger, 2011. NATURA-2009 : un modèle de prévision de la croissance à l'échelle du peuplement pour les forêts du Québec (version en fichier PDF). Direction de la recherche forestières (DRF), Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec (Qc), Canada, 56 pages (Mémoire de recherche forestière n°153). Accessible à https://mffp.gouv.qc.ca/publications/ forets/connaissances/recherche/Auger-Isabelle/Memoire163.pdf (27 août, 2018)
- Potvin, F., 1995. L'inventaire du brout: revue des méthodes et description des deux techniques [version en fichier PDF] (Édition révisée, publication n°2541). Direction de la faune et des habitats, Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec (Qc), Canada, 66 pages. Accessible à ftp://ftp.mern.gouv.qc.ca/Public/Bibliointer/Mono/2012/06/1115317.pdf (27 août, 2018)
- Price, P. W., 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62(2): 244 251. doi: 10.2307/3545270
- Prins, H. H. T. & H. Fritz, 2008. Species diversity of browsing and grazing ungulates: consequences for the structure and abundance of secondary production. *Dans* Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Ecological Studies, Volume 195, p. 179 – 200), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Rea, R. V, J. D. Svendsen & H. B. Massicotte, 2016. Combining photography and a geographic information system to measure winter browsed use. *Alces* 52(1): 67 – 72. Accessible à http://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/161/201 (27 août, 2018)
- R Development Core Team, 2014. *R: A language and environment for statistical computing, version 3.3.3.* R Foundation for Statistical Computing, Vienne, Austria. Accessible à http://www.R-project.org/ (15 septembre, 2017)
- Reimoser, F. & H. M. Armstrong, 1999. Measuring forest damage of ungulates : what should be considered. *Forest Ecology and Management* 120(1-3): 47-58. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00542-8
- Rooney, T. P. & D. M. Waller, 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. Forest Ecology and Management 181(): 165 – 176. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00130-0
- Rosenthal, J. P. & P. M. Kotaken, 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9(4) : 145 148. doi : 10.1016/0169-5347(94)90180-5
- Rotter, M. C. & A. J. Rebertus, 2015. Plant community development of Isle Royale's moose spruce savannas. *Botany* 93(2): 75 90. doi:10.1139/cjb-2014-0173
- Routledge, R. G. & J. Roese, 2004. Moose winter diet selection in central Ontario. Alces 40(1), 95 101.
- Saether, B.-E. & R. Andersen, 1990. Resource limitation in a generalist herbivore, the moose Alces alces: ecological constraints on behavioural decisions. *Canadian Journal of Zoology* 68(5): 993 – 999. doi: 10.1139/z90-143
- Saucier, J.-P., P. Grondin, A. Robitaille, J. Gosselin, C. Morneau, P. Richard, J. H. Brisson, J. Sirois, L. Leduc, A. Morin, H. Thiffault, S. Gauthier, C. Lavoie & S. Payette, 2009. Écologie forestière. *Dans* Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, *Manuel de Foresterie* (2^e édition Ouvrage collectif, Volume 1, p. 165 316), Québec (Qc), Canada : Éditions MultiMondes, 1574 pages.
- Samson, C., C. Dussault, R. Courtois & J.-P. Ouellet, 2002. *Guide d'aménagement de l'habitat de l'orignal* [version en fichier PDF]. Société de la Faune et des Parcs du Québec (SÉPAQ), Fondation de la Faune du Québec et Ministère des Ressources Nnaturelles du Québec, Québec (Qc), Canada.

48 pages. Accessible à http://www.fondationdelafaune.qc.ca/en/documents/x_guides/802_guide orignal.pdf (27 août, 2018)

- Schmutz, E. M. 1983. Browsed-class method of estimating shrub utilization. *Journal of Range Management* 36(5): 632 637. doi: 10.2307/3898358
- Schwartz, C. C. & A. W. Franzmann (directeur éditorial), 2007. *Ecology and Management of the North American Moose* (2^e édition), Boulder (CO), États-Unis : University Press of Colorado, 776 pages.
- Seaton, C. T., T. F. Paragi, R. D. Boertje, K. Kielland, S. DuBois & C. L. Fleener, 2011. Browse biomass removal and nutritional condition of moose *Alces alces*. *Wildlife Biology* 17(1): 55 – 66. doi: 10.2981/10-010
- Searle, K. R. & L. A. Shipley, 2008. The comparative feeding behaviour of large browsing and grazing herbivores. *Dans* Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), *The Ecology of Browsing and Grazing* (Ecological Studies, Volume 195, p. 117 – 148), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Senn, J. & E. Haukioja, 1994. Reactions of the mountain birch to bud removal: effects of severity and timing, and implications for herbivores. *Functional Ecology* 8(4): 494 – 501. doi: 10.2307/2390074
- Senn, J. & W. Suter, 2003. Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: believes in search of supporting data. *Forest Ecology and Management* 181(1-2): 151-164. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00129-4
- Simard, M. & S. Payette, 2003. Accurate dating of spruce budworm infestation using tree growth anomalies. *Ecoscience* 10(2) : 204 216. doi : 10.1080/11956860.2003.11682768
- Skarpe, C. & A. J. Hester, 2008. Plant traits, browsing and gazing herbivores, and vegetation dynamics. Dans Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), The Ecology of Browsing and Grazing (Ecological Studies, Volume 195, p. 217 – 247), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Speed, J. D. M., G. Austrheim, A. J. Hester, E. J. Solberg & J.-P. Tremblay, 2013. Regional-scale alteration of clear-cut forest regeneration caused by moose browsing. *Forest Ecology and Management* 289(1): 289 – 299. doi: 10.1016/j.foreco.2012.10.051
- Solberg, S., E. Næsset, K. H. Hanssen & E. Christiansen, 2006. Mapping defoliation during a severe insect attack on Scots pine using airborne laser scanning. *Remote Sensing of Environment* 102(3-4): 364-376. doi: 10.1016/j.rse.2006.03.001
- Staver, A. C. & W. J. Bond, 2014. Is there a "browse trap"? Dynamics of herbivore impacts on trees and grasses in an african savanna. *Journal of Ecology* 102(3): 595 – 602. doi: 10.1111/1365-2745.12230
- Stamp, N., 2003. Out of the quagmire of plant defence hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* 78(1): 23 55. doi: 10.1086/367580
- Strauss, S. Y. & A. A. Agrawal, 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14(5) : 179 185. doi : 10.1016/S0169-5347(98)01576-6
- Suominen, O., K. Danell, 2006. Effects of large herbivores on other fauna. Dans Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation (Conservation Biology, Volume 11, p. 383 – 413). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Thompson, I. D. & M. F. Vukelich, 1981. Use of logged habitats in winter by moose cows with calves in northeastern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 59(11) : 2103 2114. doi : 10.1139/z81-287
- Tremblay, J.-P., J. Huot & F. Potvin, 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 44(3): 552 562. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01290.x

- Underwood, N., 2012. When herbivores come back: effects of repeated damage on induced resistance. *Functional Ecology* 26(6) : 1441 1449. doi : 10.1111/j.1365-2435.2012.02055.x
- Vandenberghe, C., F. Freléchoux & A. Buttler, 2008. The influence of competition from herbaceous vegetation and shade on simulated browsing tolerance of coniferous and deciduous saplings. *Oikos* 117(3): 415 423. doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16264.x
- Van Wieren, S. E. & J. P. Bakker, 2008. The impact of browsing and grazing herbivores on biodiversity. Dans Gordon, I. J. & H. H. T. Prins (direction éditoriale), The Ecology of Browsing and Grazing (Ecological Studies, Volume 195, p. 217 – 247), Berlin, Allemagne : Springer, 328 pages.
- Vila, B., F. Guibal, F. Torre & J. L. Martin, 2004. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. *Journal of Biogeography* 31(6): 987-995. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01040.x
- Waller, D. M., S. E. Johnson & J. C. Witt, 2017. A new rapid and efficient method to estimate browse impacts from twig age. *Forest Ecology and Management* 404(1): 361–369. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.001
- Wallgren, M., J. Bergquist, R. Bergström & 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(8): 734 – 746. doi: 10.1080/02827581.2014.960896
- Wallgren, M., R. Bergström, G. Bergqvist & M. Olsson, 2013. Spatial distribution of browsing and tree damage by moose in young pine forests, with implications for the forest industry. *Forest Ecology* and Management 305(1): 229 – 238. doi: 10.1016/j.foreco.2013.05.057
- Weisberg, P. J. & H. Bugmann, 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecology and Management* 181(1-2): 1 12. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00123-3
- Weisberg, P. J., M. B. Coughenour & H. Bugmann, 2006. Modelling of large herbivore-vegetation interactions in a landscape context. *Dans* Danell, K., R. Bergström, P. Duncan & J. Pastor (direction éditoriale), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (Conservation Biology, Volume 11, p. 348 – 382). New York (NY), États-Unis: Cambridge University Press, 505 pages. doi : 10.2277/0521536871
- Wise, M. J. & W. G. Abrahamson, 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109(3): 417 – 428. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13878.x
- Wulff, S., 2011. Monitoring forest damage: methods and development in Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Resource Management, Umea, Suède (Thèse de Doctorat), 66 pages. Accessible à https://pub.epsilon.slu.se/8453/1/Wulff_S_111118.pdf (27 août, 2018)
- Zarnovican, R., 1981. À propos de l'âge du sapin baumier et de sa détermination. *Revue Canadienne de Recherche Forestière* 11(4) : 805 811. doi : 10.1139/x81-115
- Züst, T. & A. A. Agrawal, 2017. Trade-offs between plant growth and defence against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis. *Annual Review of Plant Biology* 68(1): 513 – 534. doi: 10.1146/annurev-arplant-042916-040856
- Zou, C., C. Zhang, H. Shimizu, Q. Song, M. Jin, Y. Ma & W. Xu. 2008. Growth responses of *Picea mongolica* saplings to goat browsing. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 54(2): 193 204. doi: 10.1080/15659801.2008.10639614

APPENDIX 1 : LOCATION OF THE SEIGNEURIE DE BEAUPRÉ, THE DISTRIBUTION OF YARDS OVER YEARS, AND FOREST COMPOSITION



Figure 14. Location of the Seigneurie de Beaupré in Québec (CA), the spread of collecting points according to yards distribution over years (A), and the forest composition of the estate (B).

ANNEXE 2 :DESCRIPTIONDESTYPESDERÉPONSESMORPHOLOGIQUES MESURÉS SOUS DIFFÉRENTES CONDITIONS

La morphologie des arbres est compliquée à définir et à utiliser *in situ* pour évaluer l'effet des pressions environnementales sur leur croissance, puisque ces pressions produisent plusieurs types de formes de croissance selon le contexte (historique de vie et conditions biophysiques). La réponse architecturale des arbres aux traumatismes relie cependant l'historique des traumatismes (ex. : broutement), la morphologie (ex. : baïonnette) et la croissance (ex. : le délai de recrutement) à partir du processus de la réitération. Cette réponse architecturale peut servir ensuite de marqueur morphologique pour évaluer l'effet de ces pressions sur la croissance de la plante.

Cette annexe ressort la morphologie de sapins datée et mesurée sous des conditions différentes (distribuées sur < 600 m de distance, figure 15, figure 16) et similaires (distribuées sur <1 m de distance, figure 17).

Résultats et discussion

Malgré peu d'information sur l'environnement local des sapins récoltés, l'analyse descriptive du tronc réalisée dans ce mémoire suggère une influence du gradient de lumière sur la capacité des troncs à compenser l'effet du broutement apical. La figure 15 présente des troncs récoltés à l'intérieur d'un même ravage et, parfois (Troncs XI A, B, ou Troncs XIII A, B), d'un même site. L'historique de broutement et les mécanismes de tolérance au broutement entre les sapins de ces sites semblent varier, en raison du gradient de lumière. Par exemple, le tronc XIIIA (figure 15) a le taux de croissance le plus élevé parmi l'ensemble des troncs broutés récoltés sur la Seigneurie de Beaupré avec une hauteur de 0.48m en 2010, puis 2.38m en 2014. Ce sapin provient d'une coupe forestière avec protection de la régénération réalisée en 2008. Le taux de croissance élevé facilite la compensation totale de l'effet du broutement sur la croissance apicale. L'absence de délai au niveau du réitérât suggère un relai de la croissance en hauteur à partir d'un verticille (« bending » Kupferschmid et Bugmann 2013).

La figure 16 permet d'associer les schémas de la figure 15 aux morphologies complètes des sapins *in situ* et d'associer le processus de réitération aux morphologies broutées auquel l'agent sondeur est confronté sur le terrain.



Figure 15. Types de réponse morphologique des sapins baumiers juvéniles récoltés sur des sites différents, dans un ravage d'orignaux au sud-est de la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA). Les sites de récolte sont tous situés à au moins 50 m de distance (tronc I : origine ; tronc III à 100m ; tronc IV à 150m ; tronc V à 200m ; tronc IX à 400m ; troncs XI à 500m ; troncs XIII à 600m). Les troncs ont été récoltés sous un couvert forestier dense en feuillus, à l'exception des troncs au site XIII provenant d'une coupe forestière.



79

⁽Première partie de la figure 15)



Tronc IX

Tronc XIA

Tronc XIB

Tronc XIIIA Tronc XIIIB

Figure 16. Photographie des troncs schématisés à la figure 15 ce qui permet d'associer le processus derrière les morphologies broutées auquel l'agent sondeur est confronté sur le terrain.

Par site (figure 17), les historiques de broutement sont aussi différents. Les trois troncs ont été récoltés sur le même site (1.3 m de rayon). Pourtant, les historiques de broutement sont différents. Le tronc I présente trois périodes de broutement chroniques (1995 - 1999, 2002 - 2006 et 2010 - 2013); le tronc II, deux périodes de broutement (1999 - 2004 et 2006 - 2010); et le tronc III (2002 - 2005 et 2009 - 2012). Cependant, la probabilité de broutement apical semble transiter d'un sapin à l'autre, possiblement en raison de la productivité ou l'accessibilité relative de la flèche terminale.

La réponse architecturale du sapin baumier semble varier à la suite d'un évènement de broutement, indépendamment des conditions environnementales et de l'âge. Le tronc II (figure 17) produit un réitérât de 0.5m entre 2011 et 2014 alors que le tronc III produit un réitérât de 0.1m durant la même période. Pourtant, les deux troncs sont d'âge semblable (tronc II : 79 ans ; tronc III : 75 ans). Cependant, malgré leur proximité, le tronc III est marqué d'un phototropisme plus fort à sa base que le tronc II. Le niveau de chronicité du broutement apical sur le tronc semble déterminer en partie par la réponse morphologique du sapin telle que mentionnée par Wallgren *et coll.* (2014).

Le tronc I (photographie, figure 17) montre comment la possibilité d'identifier les cicatrices d'arrêt de croissance diminue avec la hauteur. Sous 0.5 m, les effets du gradient de lumière (caractérisés par un phototropisme plus marqué), de la neige, de la densité en plantes et de la lignification (relative à l'âge) accentuent l'effet de l'élagage, rendant les verticilles et les cicatrices d'arrêt de croissance peu perceptibles. Pour tous les individus cependant, la probabilité de broutement diminue sous 0.5m.

Références

- Kupferschmid, A. D. & H. Bugmann, 2013. Timing , light availability and vigour determine the response of *Abies alba* saplings to leader shoot browsing. *European Journal of Forest Research* 132(1): 47 – 60. doi : 10.1007/s10342-012-0653-2
- Wallgren, M., J. Bergquist, R. Bergström & 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(8): 734 – 746. doi: 10.1080/02827581.2014.960896



Figure 17. Types de réponse morphologique des sapins baumiers juvéniles récoltés sur un même site (<1 m de distance entre les troncs), dans un ravage d'orignaux à l'ouest de la Seigneurie de Beaupré, Québec (CA).

APPENDIX 3: AN OVERVIEW OF THE IMPLICATIONS OF USING TIME TO OUTREACH THE MAXIMUM BROWSING HEIGHT AS AN EXPLANATORY VARIABLE

The core chapter defined the browsing effect as the sum of years without vertical growth. However, we also explored another way to define the browsing effect. In this appendix, we defined the effect of cumulative apical browsing as the time to outreach the maximum browsing height (TOBH). Although intuitive, as stated by Waller *et al.* (2017), since both browsing and shade could produce the same TOBH outcomes, we used TOBH to define firs of arrested growth type, *i.e.* firs without effective vertical growth and with a low likelihood to support the stand regeneration process. This appendix firstly aims to define the arrested growth type from quantitative, field-ready, morphological attributes related to growth and browsing (table 3C). We secondly evaluate the effect of removing this type from the dataset of the corresponding statistical analysis.

Methods

We estimated TOBH as a predicted delay or a number of years required to outreach the maximum browsing height of moose (3 m).

Recruitment delay =
$$\frac{(\text{Max browsing height} - \text{Snow protection})}{(\text{Trunk effective height} - 0.5 m)} / \text{Age at 0.5 m}$$

where the maximal browsing height is set by the size of the herbivore at 3 m for moose; the height of the snow cover (or snow protection) is set at 0.5 m; the effective vertical growth is measured from alive portions of the trunk in 2015; the age is measured using tree ring dating.

We defined a subgroup (arrested growth type) as browsed firs requiring 50 years to outreach 3 m height (TOBH > 50 years). Based on local forest growth estimates, we expect a fully-grown tree (15-20 m) by this period of time (Saucier *et al.* 2009).

Statistical analyses

We modelled the influence of morphological attributes on the recruitment delay using a regression random forest (RF) as explained in the core chapter. We built a RF with TOBH as the response variable, using the same set of explanatory variables listed in the table 3C and also used in the core chapter.

<u>Defining the arrested growth type from field-ready morphological attributes</u> We reported the variable importance (VImp) and the minimal depth (MD) of the RF to compare both variable selection methods, but used MD as the average depth per variable on the overall grown trees to select the most influential ones. We examined the distribution of the marginal effects on the most influential morphological attributes using partialdependence plots (Friedman 2000). We also visualized the connection between influential morphological attributes identified in the RF with conditional inference trees.

Assessing the effect of removing arrested growth type from the dataset

We contrasted the RF prediction error (out-of-bag [OOB] estimate) and the generalization error estimate (GEE) of the current RF with the one build for the core chapter. The

generalization error estimate (GEE), similar to n-fold cross-validation estimates (Hastie *et al.* 2009), indicates the coherency of the predictions among permuted trees.

Results

Defining the arrested growth type from field-ready morphological attributes

TOBH was more influenced by growth-related morphological attributes such as the number and the spacing between bud scars on the trunk (number, 1st rank, and spacing, 2nd rank) than browse-related ones (figure 18). Moreover, all three browsed-related morphological classes of attribute (*hedging*, *dieback*, *bayonet*) had influential attributes to estimate the recruitment delay, according to their number of bud scars (directly referring to time and growth, figure 18). Variable importance and minimal depth provided a coherent ordering of the morphological attributes for the recruitment delay (figure 18).

The most influential marginal effects described a positive relationship between growth and morphology (figure 19). The number of bud scars on the trunk had the strongest relationship with growth, with one year of delay for each additional bud scar, considering thresholds at > 4 and < 14 bud scars (figure 19, panel a). According to the low variance of the upper threshold, trunks with > 14 bud scars/m had the greatest delay of the overall set, independently of other attributes. The maximum spacing between bud scars was also influential, suggesting that firs with < 0.18 m spacing between bud scars had a low and constant growth rate on average (figure 19, panel b). Browse-related morphological attributes also presented distinctive thresholds especially at > 3 bud scars on dieback (figure 19, panel c) and at > 4 bud scars on hedging despite, large standard error (figure 19, panel d). The number of bayonets also presented a threshold of > 5 (figure 19, panel f), indicating a larger predicted delay above that threshold.

The inference trees presented to help visualizing the results from RF were consistent with the marginal effects (figure 19), with the exception of the maximum spacing between bud scars which splitted deeper the variance than the number of bud scars on the trunk. The greatest delay corresponded to firs with a low (< 0.2 m) maximum spacing between bud scars and a large (> 12 bud scars/m) number of bud scars on the trunk (figure 19, panel a), which matched the predictive interval (4 – 14) shown in figure 19 (panel a).

Assessing the effect of removing the arrested growth type from the dataset

The RF modelling of the influence of morphological attributes on recruitment delay provided better predicting power when the delay was expressed as TOBH (OOB estimate = 90%, GEE = 23) than as the sum of years without vertical growth (YWVG, OOB estimate = 55%, GEE = 48). When removing the subgroup of heavily browsed firs (arrested growth type, n = 36), the predictive power of YWVG increased (OOB estimate = 62%, n = 121) and we observed the lowest generalized error estimate among all grown trees (GEE = 14).



Figure 18. Minimal depth (MD, barplot) and variable importance (VImp, dot) of the morphological attributes from the regression random forest model (RF) used to assess the recruitment delay of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA) according to the predicted time required to outreach the maximum browsing heigh of the herbivore (TOBH). We selected variables (dark grey) according to the average MD among the variables (— MD threshold). The VImp referred to the RF randomized process (predicting error), whereas the MD referred to tree construction process (depth average of the splitting node). To compare the methods, we scaled each variable relative to the value of the most influential one.



Figure 19. Marginal effects from the regression random forest model (RF) used to assess the delay in the recruitment of juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA) according to the predicted time required to outreach the maximum browsing height of the herbivore (TOBH). The predicted change in recruitment delay for each predictor variable, while keeping covariates constants, is represented by solid line ± 2 standard errors (dashed line). Internal tick marks on the morphological attribute axis (x) correspond to the relative sample distribution of the predictor variables.

98



Figure 20. Regression trees of the most influential morphological attributes previously selected in the random forest model, predicting the recruitment delay on juvenile balsam firs growing in moose winter yards of the Seigneurie de Beaupré, Québec (CA), according to the predicted time required to outreach the maximum browsing heigh of the herbivore (TOBH).

78

Discussion

Defining the arrested growth type from field-ready morphological attributes

The most influential morphological attribute was the number of bud scars on the trunk. This finding supports the used of whorls and bud scars as a field-ready dating technique to predict growth potential under browsing on juvenile balsam firs as apply by Waller *et al.* (2017) and developed in *Variable growth intercept models* (Nigh 1996, Mailly 2014). However, bud scar dating decreased in precision with increases in of reiterations, but firs of > 14 bud scars/m are delayed either by shade or by browsing. To ensure that the cause of the delay is linked to browsing, the count of the bud scars should be paired with the presence of browse-related morphological classes of attributes such as the *hedging* and *dieback*.

Assessing the effect of removing the arrested growth type from the dataset

Because the variance in the relationship between growth and architecture increases with browsing, TOBH could be used as a first step to remove firs with no or little vertical growth which implies a low likelihood of supporting forest renewal. At the same time, this procedure reduces the time spent in the field evaluating complex growth shapes and improves the precision of the recruitment delay estimate on the set of firs which might effectively contribute to the regeneration process of the stand.

Références

- Kupferschmid, A. D. & H. Bugmann, 2008. Ungulate browsing in winter reduces the growth of *Fraxinus* and *Acer* saplings in subsequent unbrowsed years. *Plant Ecology* 198(1): 121 – 134. doi: 10.1007/s11258-007-9390-x
- Waller, D. M., S. E. Johnson & J. C. Witt, 2017. A new rapid and efficient method to estimate browse impacts from twig age. *Forest Ecology and Management* 404:361 – 369. doi : 10.1016/j.foreco.2017.09.001
- Saucier, J.-P., P. Grondin, A. Robitaille, J. Gosselin, C. Morneau, P. Richard, J. H. Brisson, J. Sirois, L. Leduc, A. Morin, H. Thiffault, S. Gauthier, C. Lavoie & S. Payette, 2009. Écologie forestière. *Dans* Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, *Manuel de Foresterie* (2^e édition Ouvrage collectif, Volume 1, p. 165 – 316), Québec (Qc), Canada : Éditions MultiMondes, 1574 pages.
- Nigh, G. D., 1996. A variable growth intercept model for spruce in the sub-boreal spruce and engelmann spruce-subalpine fir biogeoclimatic zones of British Columbia. *Ministry of Forests Reserach Program*, Victoria (BC), Canada, 20 pages.
- Mailly, D., 2014. Application des modèles de croissance internodale variable au Québec, Direction de la Recherche Forestière (DRF), Ministère des Ressources Naturelles, Québec (Qc), Canada, 30 pages.

ANNEXE 4 : EXEMPLE D'APPLICATIONS DU PHYTOMÈTRE DANS LE CADRE D'INVENTAIRES ÉCOFORESTIERS

La méthode architecturale proposée dans ce mémoire

L'approche proposée dans ce mémoire vise à mesurer l'effet de l'herbivore sur la croissance des arbres et le renouvellement des forêts, en utilisant un phytomètre basé sur la réponse architecturale (réitération). Cette annexe fournit un formulaire indicatif compatible aux inventaires écoforestiers et relevant le phytomètre (figure 21), puis montre au tableau 7 comment interpréter la mesure du phytomètre à partir des troncs illustrés au fil du texte.





Tableau 7. Interprétation du phytomètre proposé dans ce mémoire à partir des troncs illustrés au fil du texte. En 1°, *le potentiel de recrutement* estime le nombre de sapins potentiellement soustraits du processus de renouvellement de la sapinière, selon la proportion du *Type à croissance arrêtée* (> 14 cicatrices, C^2 , et ≥ 1 attribut brouté, A^3) par rapport au volume de sapins de 0,50 - 3,00 m totaux dans le peuplement (annexe 3) ; et en 2°, le *délai de recrutement* estime l'effet cumulé du broutement apical sur la vitesse d'accession des sapins baumiers juvéniles à la voûte forestière à partir de l'addition de deux attributs morphologiques broutés (baïonnettes, B⁴, et rétrogradations, R⁵). Trois groupes de mesures sont présentés : les attributs morphologiques à mesurer *in situ* (en gris) ; l'interprétation de la mesure du phytomètre estimée à partir de ces derniers attributs morphologiques (*Type de croissance, Délai estimé*) ; et la mesure du délai de recrutement (définie, en 1°, par le *temps prédit pour atteindre la limite maximale de hauteur du broutement*, annexe 3 TOBH, et en 2°, par la *somme des périodes sans croissance en hauteur effective du tronc*, chapitre principal) validée en laboratoire à partir des datations dendrochronologiques (*Délai validé*). Les commentaires expliquent les incohérences apparaissant entre les valeurs estimées et la validation.

| 1° Potentiel de recrutement | | | | | | | | 2° De | élai de recrut | ement | |
|-----------------------------|--------------------|------------|------------|----------------|------------|--------------|------------|------------|----------------|--------------|---|
| | | H^1 | C^2 | A ³ | Type de | Délai validé | B^4 | R^5 | Délai estimé | Délai validé | Commentaires |
| | | <i>(m)</i> | <i>(n)</i> | | croissance | (années) | <i>(n)</i> | <i>(n)</i> | (années) | (années) | |
| 06 | A2 Figure 15TI | 1.76 | 6 | B+R | Continue | 76 | 6 | 10 | 16 | 15 | (1) Délai et attributs (rétrogradation) |
| | A2 Figure 15TIII | 0.60 | 60 | Rei | Arrêté | 290 | 2 | 2 | 4 | 6 | (2) Âge du tronc |
| | A2 Figure 15TIV | 2.99 | 8 | R | Continue | 28 | 8 | 14 | 22 | 20 | |
| | A2 Figure 15TV | 2.15 | 7 | R | Continue | 30 | 5 | 7 | 12 | 16 | Troncature du tronc |
| | A2 Figure 15TIX | 1.04 | 30 | B+R | Arrêté | 120 | 4 | 16 | 20 | 17 | (1) Délai et attributs (boutonnement) |
| | A2 Figure 15TXIA | 2.27 | 14 | R | Continue | 51 | 7 | 7 | 14 | 18 | (1) Délai et attributs (rétrogradation) |
| | A2 Figure 15TXIB | 1.42 | 24 | B+R | Arrêté | 107 | 6 | 12 | 18 | 14 | |
| | A2 Figure 15TXIIIA | 2.18 | 4 | Rei | Continue | 9 | 2 | 0 | 2 | 0 | (3) Effet des conditions de lumière |
| | A2 Figure 15TXIIIB | 2.60 | 6 | Rei | Continue | 26 | 3 | 3 | 6 | 11 | (1) Délai et attributs (rétrogradation) |
| | A2 Figure 17TI | 2.00 | 13 | B+R | Continue | 35 | 10 | 1 | 11 | 10 | (1) Délai et attributs (rétrogradation) |
| | A2 Figure 17TII | 1.30 | 16 | B+R | Arrêté | 140 | 13 | 6 | 19 | 11 | (1) Délai et attributs (rétrogradation) |
| | A2 Figure 17TIII | 1.18 | 8 | В | Continue | 51 | 4 | 1 | 5 | 6 | |
| | C Figure 8TI | 1.20 | 39 | B+R | Arrêté | >>50 | 13 | 8 | 21 | 47 | (1) Délai et attributs (boutonnement) |
| | C Figure 8TII | 0.96 | 15 | B+R | Arrêté | >>50 | 1 | 8 | 9 | 14 | (1) Délai et attributs (rétrogradation) |
| | C Figure 8TIV | 1.60 | 6 | Rei | Continue | 16 | 1 | 0 | 1 | 0 | |
| | C Figure 8TV | 2.56 | 5 | В | Continue | 15 | 6 | 0 | 6 | 1 | (3) Effet des conditions de lumière |

Difficultés [-] concernant les limites de la méthode. Chacun de ces points est discuté dans l'annexe.

¹ H (Hauteur) : hauteur totale de l'individu en m

²C (Cicatrice) : nombre de cicatrices d'arrêt de croissance par mètre sur le tronc (le décompte du nombre d'étages de verticille pourrait éventuellement être utilisé pour simplifier la méthode)

³ A (Attributs) : classes d'attributs morphologiques broutés – rétrogradation (R), boutonnement (B), réitération (Rei)

⁴ B (Baïonnettes) : dénombrement des baïonnettes

⁵ R (Rétrogradation) : dénombrement des cicatrices d'arrêt de croissance des tiges rétrogradées (la longueur des rétrogradations en décimètre peut servir de mesure alternative)

Discussion : précision et limite de la mesure associée du délai de recrutement

Le tableau 7 permet de relever les principales limites de la méthode.

1- La relation entre le délai et les attributs morphologiques

La variance dans la relation morphologie – délai de recrutement augmente avec le type, la taille et l'âge des rétrogradations ainsi qu'avec les conditions abiotiques de croissance. Notamment, les troncs I, V et XIA (figure 15, annexe 2) sont issus d'une troncature de la tige, impliquant dès lors un certain délai. Ces troncs présentent également une faible activité méristématique, possiblement en raison du faible gradient de lumière, ce qui diminue la qualité du marqueur temporel (c.-à-d. les cicatrices d'arrêt de croissance) sur les portions rétrogradées du tronc. En revanche, on remarquera que les troncs I, II (figure 17) et XIA (figure 15), classés parmi les troncs à croissance continue, ne présentent aucun enjeu pour la méthode, malgré leur rétrogradation.

Lorsque classée parmi les troncs à croissance arrêtée (ex. : troncs I, II figure 8; II figure 17; IX figure 15), la précision de la mesure du délai de recrutement (tableau 7, 2° la somme des périodes sans croissance en hauteur effective) diminue, ce qui supporte l'application préalable de la première étape (1° Potentiel de recrutement).

2- L'âge du tronc

Le calcul du délai de recrutement TOBH (annexe 3) surestime l'effet de l'herbivore sur les jeunes sapins de petite hauteur, notamment le tronc III (figure 15) classé parmi les troncs à croissance continue (validé à 290 ans, tableau 7, 1°). L'âge à 0.50 m est de dix ans avec une croissance en hauteur effective de 0.10 m, ce qui équivaut à 0.01 m d'élongation effective par an. Rapporté sur l'intervalle restant de la zone de broutement (3.00 - 0.10 m), le temps prédit pour atteinte la hauteur maximale de broutement est de 290 ans.

En comparant les troncs III (figure 15) et I (figure 8), on remarque l'effet dominant de l'âge en III et de l'herbivore en I. En revanche, on remarquera que plusieurs autres tiges sont d'âge comparable (ex. : troncs à croissance arrêtée, figure 15 IX et XIB, *vs* tronc à croissance continue, figure 17 II) et, dans la plupart des cas, l'âge ne présente pas un enjeu pour la précision de la méthode.

3- L'effet des conditions de lumière

La variance dans la relation baïonnette – délai de recrutement augmente sous les extrêmes du gradient de lumière. Un fort gradient de lumière permet au tronc de compenser l'effet du broutement (figure 8 tronc V, voire la *stratégie de réitération du sapin baumier* dans l'introduction générale), alors qu'un faible gradient de lumière rétrécit l'intervalle d'élongation annuelle, puis compacte les baïonnettes (figure 8 tronc I).