



Ajustement de la stratégie de plantation de sapin baumier à un contexte de broutement contrôlé et de compétition pour les ressources sur l'île d'Anticosti.

Mémoire

Julie Faure-Lacroix

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

Québec, Canada

© Julie Faure-Lacroix, 2013

Résumé

La régénération artificielle peut être complexifiée par la persistance de la perturbation à l'origine de la régénération naturelle comme l'herbivorisme chronique. Dans ce cas, la stratégie doit intégrer le contrôle par les herbivores (top-down) sur les arbres de plantations au contrôle par la compétition pour les ressources (bottom-up). Nous tentons de déterminer si la sélection de tailles de plants de sapin baumier (*Abies balsamea*, 110 cm³, 200 cm³ ou 350 cm³) et la préparation de terrain peuvent être combinées à l'aménagement des populations cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) pour minimiser la compétition locale, de même que le broutement sur les plants. Bien qu'il soit trop tôt pour statuer sur l'effet de la préparation de terrain sur la disponibilité des ressources, nous concluons que le choix d'un type de plant adapté peut minimiser le coût du processus de restauration suivant la réduction de la population d'herbivores.

Abstract

Using planted trees for regeneration can be challenging when the stand replacing disturbance –for example chronic herbivorism- is still effective. In such cases, plantation strategies must integrate management of the top-down pressure by consumers to the bottom-up control related to competition for resources. We explore whether selection of competition-adapted balsam fir (*Abies balsamea*) seedling stock types (110 cm³, 200 cm³ or 350 cm³) and field preparation could be used together with the management of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) populations in order to lower the effect of local competition as well as minimizing browsing on seedlings. Even though it is too early to conclude on the effect of field preparation on the competition for resources, we conclude that choosing a size-adapted stock can optimize the cost of the restoration scheme following herbivore population reduction.

Avant-Propos

Ce mémoire est construit sous la forme d'un article principal en anglais, encadré d'une introduction générale et d'une conclusion générale en français. Je suis l'auteure principale de tous les chapitres (voir tableau des contributions spécifiques des différents coauteurs à la fin de l'introduction).

Le temps est maintenant aux remerciements. Je tiens principalement à remercier mon directeur, Jean-Pierre Tremblay. Pendant mon Bacc, nous nous sommes croisés extrêmement souvent dans les corridors, au point où se saluer est devenu un réflexe naturel. Cependant, il n'avait pas encore de charge de cours et, bien que je me doutais qu'il faisait partie du personnel de l'université, je ne pouvais pas mettre de nom sur son visage. Après des recherches, j'ai constaté qu'il était nouveau professeur au département et je l'ai contacté par courriel, question de pouvoir faire autre chose que lui envoyer la main la prochaine fois que je le croiserai dans un corridor. À mon grand étonnement, il a non seulement répondu à mon courriel, mais il m'a par la suite invité à l'aider dans l'élaboration des notes du cours qu'il préparait à l'époque. Après quelques mois, il m'a parlé d'un projet de maîtrise et m'a suggéré d'y réfléchir. Jamais je n'aurais cru participer à un projet à Anticosti et encore moins un projet sur le sapin baumier! Malgré tout, il a su me faire voir que le projet combinait le théorique et l'appliqué de façon intéressante. Ce fut assez pour me faire sauter dans un avion, les dents serrées un peu quand même, à cause du vertige. C'est sa facilité d'approche et ses talents de communicateurs qui font de Jean-Pierre un enseignant et formateur hors-pairs, autant au bureau que sur le terrain. Il amène toujours le bon argument et sait convaincre. Sa ténacité est un exemple pour toute personne entrant dans le domaine de la recherche. Sa bonne humeur et sa joie de vivre naturelle rendent les pires moments beaucoup plus faciles à tolérer (mes pilules de cheval oubliées à la roulotte quand on est à 1h de route sur le terrain).

Mon codirecteur, Nelson Thiffault, faisait partie de l'équipe depuis les tous débuts, mais n'est devenu mon codirecteur officiel qu'après le départ de l'autre codirecteur, Vincent. J'ai trouvé en lui un orateur incroyable et un as du « P.R. ». S'il a un si vaste réseau de contacts, c'est qu'il a un don naturel pour l'écoute et les relations interpersonnelles. Il sait doser parfaitement ses interventions sans imposer sa présence, instinctivement recherchée par ses pairs. Le travail de terrain m'a permis de découvrir de multiples facettes de sa personnalité, qui ajoutent une couche de minou et d'arts martiaux sur sa structure mécanique de machine de performances. Ce mélange fait de lui un « MacGyver » de la recherche. Rien ne le laisse au dépourvu et il a toujours un couteau suisse d'informations pour se tirer de situations épineuses.

Je tiens à remercier Vincent Roy, qui a quitté la Direction de la recherche forestière pour un poste au Service canadien des forêts, mais qui a tout de même passé les premiers mois à élaborer le projet et à participer au travail de terrain. Il est d'un naturel extrêmement calme et posé. Son attitude positive et son intérêt non simulé pour absolument tout ce qu'il entend ou rencontre font de lui un gestionnaire de premier ordre. Ses nouvelles fonctions tombent absolument dans ses cordes et il saura mener son poste à des sommets inégalés.

Je ne peux m'empêcher de remercier mes amis et ma famille, qui ont été du plus grand des soutiens tout au long de mon projet. Les absences prolongées, les nouvelles au compte-goutte, les vols d'avion et le terrain dans des conditions parfois un peu édulcorées par l'auteure dans la version « parentale »; ce ne sont que quelques-uns des éléments qui font qu'une maîtrise n'est pas qu'un contrat personnel, mais également un contrat que tout le monde doit endosser pour qu'il puisse se réaliser. Je suis très reconnaissante d'avoir autour de moi des gens qui savent faire la part des choses et qui ne me demanderont jamais quand je prévois avoir « un vrai travail ». Mieux encore, une grand-mère qui lit mes articles, c'est du domaine de l'inespéré.

Des remerciements doivent également être adressés à la Chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti en aménagement intégré des ressources biologiques forestières de l'Île d'Anticosti ainsi qu'au Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec pour leur soutien financier ainsi qu'en ressources humaines.

Finalement, je veux remercier Steeve Côté et David Pothier qui ont généreusement accepté de réviser le dépôt initial de mon manuscrit. Steeve, bonne chance avec la petite nouvelle, je n'ai aucun doute que tu en feras une détectrice d'essences d'arbres à l'odeur (et une super-chasseuse). David, j'ai confiance que tu sauras mettre ta touche de piment doux et je tiens mon bout de mon côté, promis.

*Pour Dominic, David et tous ceux qu'on
oublie trop souvent de remercier.*

Table des matières

Résumé	iii
Abstract.....	v
Avant-Propos	vii
Table des matières.....	xi
Liste des tableaux	xiii
Liste des figures	xv
Introduction générale	1
1.1. Relations de contrôle en plantation	1
1.1.1. Contrôle de la régénération par la disponibilité des ressources.....	1
1.1.2. Contrôle de la régénération par les herbivores.....	2
1.1.3. Les connaissances théoriques comme atout en sylviculture	2
1.2. Le site d'étude.....	3
1.3. Objectifs et hypothèses	4
1.4. Approche méthodologique.....	4
1.5. Contributions des différents auteurs.....	5
2. Stock type performance in addressing top-down and bottom-up factors for the restoration of indigenous trees	7
Abstract.....	8
Introduction	10
2.1. Material and methods	11
2.1.1. Study area	11
2.1.2. Experimental design	11
2.1.3. Seedling morphology and nutrition.....	14
2.1.4. Seedling competitive environment	14
2.1.5. Data analyses	15
2.2. Results.....	16
2.2.1. Seedling morphology	16
2.2.2. Seedling mortality.....	19
2.2.3. Browsing probability.....	19

2.2.4.	Seedling competing environment	20
2.2.5.	Seedling biomass and foliar nutrient concentrations	20
2.3.	Discussion	22
2.4.	Conclusion	24
2.5.	Acknowledgements	24
Conclusion générale		25
3.1.	Conclusion concernant les types de plants	25
3.2.	Conclusions concernant la préparation de sol	26
3.3.	Place de la plantation dans l'aménagement intégré	26
Bibliographie		29
Annexe 1 Groups of species encountered during vegetation sampling on tagged balsam fir seedlings (<i>Abies balsamea</i>) after 3 growing years in a plantation on Anticosti, Qc, Ca.		35
Annexe 2 Second dispositif combinant des traitements de préparation de sol et d'exclusion de cerfs		37
1.	Introduction.....	37
1.1.	Matériel et méthode	37

Liste des tableaux

Tableau 1. Contributions des auteurs de l'article présenté au chapitre 2	5
Table 2. Initial dimensions and biomass ($\bar{x} \pm sd$) of small, medium, and large balsam fir (<i>Abies balsamea</i>) seedlings prior to plantation on Anticosti Island, Qc, Ca.....	14
Table 3. Contribution of browsing exposure (fenced or unfenced) and stock type (small, medium or large) on variation in the morphological parameters of balsam fir (<i>Abies balsamea</i>) seedlings in an experimental plantation located on Anticosti Island, Qc, Ca. The effects of the experimental treatments were modeled using mixed linear models with block (n=6) as a random factor.....	18
Table 4. Contribution of browsing exposure (fenced or unfenced) and seedlings stock type (small, medium or large) on variation in foliar and woody biomass of nursery grown balsam fir (<i>Abies balsamea</i>) seedlings three years after plantation on Anticosti Island, Qc, Ca (n=72). We measured the biomass of needles and woody parts separately. For needles, we controlled for seedlings part (current year needles on leader, current year needles, previous year needles). The effects of experimental treatments were modeled using general mixed linear models.....	21

Liste des figures

- Fig 1. Design of a 1 block out of 6 from a split-plot experiment testing the performance of planted balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings with different initial stock sizes subject to herbivory by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on Anticosti Island, Qc. CA. Within each fenced or unfenced primary plot, 16 seedlings of 3 stock types (small, medium, large) were planted in randomly allocated subplots ($n=36$, $n_{obs}=576$). Browsing rate, mortality rate and growth were measured annually for 3 years.....13
- Fig 2. Development of morphological parameters of planted balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings under 2 levels of herbivory by white-tailed deer (left panels) and 3 initial stock size (right panels) over three consecutive years following plantation. Parameters are height, diameter at ground-level, the ratio of height on diameter (H:d ratio) and, the length of the leading shoot. Data are reported as $x \pm se$16
- Fig 3. Estimated probability of being browsed for planted balsam fir seedlings (*Abies balsamea*) in unfenced plots ($n=561$) during a given growing year as a function of their height at the end of the previous growing year (odds ratio=1.07; $c=0.746$). Top and bottom rugs represent occurrences of browsed (top) and non-browsed (bottom) seedlings. Dash lines represent 95% confidence limits.19
- Fig 4. Principal components of the vegetation communities around planted balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings ($n=288$) under 2 browsing regime (fenced and unfenced) by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on Anticosti, Qc, Ca. Axis 1 and 2 have a cumulative R^2 of 42.7 cumulatively. Vector for plant functional groups (see Annexe A) reveal that axis 1 represent vulnerability of species to browsing with preferred species having negative scores. No cluster related to either the stock type or the fencing treatment could be identified.....20
- Fig 5. Représentation d'un bloc d'un dispositif expérimental en blocs complets ($n=6$) avec mesures répétées contenant 472 plants de sapin baumier (*Abies balsamea*) dans un secteur de coupe à l'île d'Anticosti, Qc, Ca. Les parcelles principales réfèrent à des délais de scarifiage et de broutement (2008= 1 an avant la plantation, 2009 = l'année de la plantation, sans-prep= plantation sans scarifiage préalable). Les sous-parcelles sont soit clôturées ou non-clôturées. Les prises de mesures annuelles se sont déroulées en 2009 (l'année de la plantation) et 2010.38

Introduction générale

Selon l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO 2010), la superficie des forêts plantées occupe maintenant 7 % de la superficie forestière mondiale, soit 264 millions d'hectares. Les trois quarts des forêts plantées sont constitués d'espèces indigènes et un quart est composé d'espèces introduites (FAO 2010). En Amérique du Sud et en Océanie, la proportion de forêts plantées composées d'espèces introduites varie entre 75 % et 95 %. En Amérique du Nord, la tendance est inverse et 95 % de la superficie plantée est composée d'espèces indigènes. Dans un cas comme dans l'autre, le principal objectif dans la sélection des espèces pour la plantation est la possibilité de supporter une demande en matière ligneuse (Park et Wilson 2007). L'utilisation de la plantation comme un outil pour répondre à des enjeux d'aménagement, constitue une nouvelle tendance (Paquette et Messier 2010). Cependant, la seule action de planter des arbres ne garantit pas automatiquement le succès d'une plantation si les conditions négatives ayant limité l'établissement naturel des plants sont toujours présentes.

1.1. Relations de contrôle en plantation

La plantation consiste en l'établissement d'un peuplement qui sera soumis aux mêmes contrôles trophiques que les environnements naturels, à moins d'intervention humaine. Tout d'abord, le contrôle par les ressources ou « bottom-up » (White 1978) peut s'exprimer par la limitation du milieu en ressources pour les plantes. Le contrôle « par le haut » (« top-down ») implique que le niveau trophique supérieur contrôle la croissance du niveau trophique sous-jacent. Par exemple, Hairston et al. (1960) ont proposé une cascade trophique en milieu terrestre qui implique le contrôle par les consommateurs secondaires ou prédateurs. Cependant, si les herbivores sont limités par les prédateurs, les plantes seront conséquemment contrôlées par la disponibilité des ressources, puisque la pression d'herbivorisme est réduite.

1.1.1. Contrôle de la régénération par la disponibilité des ressources

Concernant la succession naturelle, la théorie des stratégies CSR énoncées par Grime (1974) veut que les plantes utilisent trois stratégies de réponse à différents facteurs environnementaux biotiques ou abiotiques (la compétition, le stress et la perturbation), soit la stratégie compétitive, la tolérance au stress et la stratégie rudérale. D'un autre côté, l'hypothèse de Tilman (1985) précise la notion de gradient de stress, qui mène à une succession dominée par la compétition interspécifique et l'apport à long terme de ressources limitantes. En forêt boréale, la compétition pour la lumière limite généralement la croissance des plants (Jobidon 1994). Le symptôme d'une forte compétition pour la lumière est une croissance radiale limitée en comparaison avec la croissance en hauteur pour des espèces à croissance définie (Morris et al. 1990). La compétition pour l'eau

peut quant à elle limiter l'accroissement annuel en hauteur des plants (Balandier et al. 2006). La plantation d'espèces tolérantes et à croissance lente dans des environnements fortement compétitifs cause une augmentation du taux de mortalité (Shropshire et al. 2001). La compétition et l'accès aux ressources contribuent donc au processus de succession, mais n'en constituent pas nécessairement le moteur exclusif, comme lorsqu'elles sont exposées à une pression d'herbivorisme (Connell et Slatyer 1977).

1.1.2. Contrôle de la régénération par les herbivores

Pour les producteurs primaires, le contrôle par le haut est imposé par les herbivores. Lorsque de faible intensité, la défoliation peut limiter leur croissance, mais les plantes peuvent la tolérer par de la compensation (Hester et al. 2006). Cependant, lorsque la pression de broutement est intensifiée, elle peut limiter la capacité des espèces végétales à survivre, croître et à se propager. Des études menées depuis plus de soixante ans en Écosse identifient le broutement combiné du mouton (*Ovis aries*) et du cerf élaphe (*Cervus elphus*) comme un facteur déterminant de la fragmentation de la végétation initialement dominée par les éricacées et de sa conversion successive en prairie (Hester et Baillie 1998). Également, Speed et al. (2010) ont mis en évidence l'influence de la pression de broutement sur le recul de la limite altitudinale des arbres en Norvège. Une forte pression de broutement sélectif laissant sur place des espèces résistantes au détriment des espèces préférées par les herbivores accentue donc un changement dans la composition du couvert végétal.

1.1.3. Les connaissances théoriques comme atout en sylviculture

Entreprendre des opérations sylvicoles nécessite un investissement considérable, tant financier qu'en ressources humaines. Un compromis doit donc être recherché entre les sommes investies dans le reboisement et l'atteinte d'un but, qu'il soit un rendement en matière ligneuse ou l'atteinte d'un objectif écologique. Afin de pouvoir effectuer un choix éclairé sur le plan technique, les sylviculteurs doivent bénéficier d'informations théoriques déterminant les conséquences d'une décision par rapport à une autre à court, moyen et long termes. Ils doivent pouvoir s'appuyer sur des connaissances concernant les moyens de générer et de sélectionner des microsites favorables à l'établissement de l'espèce d'intérêt, la sensibilité des espèces au stress de mise en terre, leurs performances selon l'intensité de compétition observée ainsi que leur susceptibilité au broutement et à la défoliation.

Bien que l'incorporation de tous ces facteurs amène un défi à la plantation, des mesures peuvent être entreprises pour en contrôler et ainsi améliorer les chances de succès. Parmi les mesures disponibles, certaines peuvent être entreprises dès la phase d'établissement des plants. Lorsque les plants sont situés dans un environnement où un effet négatif de la compétition interspécifique est soupçonné, la sélection des dimensions de plants à la mise en terre représente une option (Thiffault 2004). Les plants de petites

dimensions sont couramment utilisés dans des environnements pour lesquels l'intensité de compétition est plus faible. Des plants de dimensions plus grandes sont plus coûteux à produire, mais ont une plus grande capacité à dominer la compétition (Newton et al. 1993; Jobidon et al. 2003) et offrent de meilleures performances que les plants de petites dimensions (Dey et Parker 1997). Cependant, les plants de fortes dimensions peuvent subir des stress de plantation plus importants (Lamhamedi et al. 1998). Ainsi, le sylviculteur a accès à un éventail de types de plants appropriés à un niveau de compétition donné. Dans le cas d'une pression de broutement élevée, la protection des plants durant les années d'établissement et de croissance initiale diminue les risques de mortalité liés à la défoliation. L'utilisation de protections physiques à l'échelle du plant telles que des tubes de plastiques ou des structures grillagées se sont avérées efficaces pour la protection contre les dommages causés par le broutement (Tuley 1985; Devine et al. 2007). La chasse sportive permet également de contrôler les populations d'herbivores et de diminuer la pression de broutement à une échelle plus grande (Kamler et al. 2009).

Cependant, lorsqu'une combinaison de compétition pour les ressources et de pression de broutement crée un contrôle à la fois par le haut et par le bas, l'effet des traitements sylvicoles disponibles est méconnu. La logique suggère la sélection de plants de fortes dimensions lorsque la pression de compétition est élevée, mais des plants plus hauts ont un plus grand niveau « d'apparence » selon Feeny (1976) et risquent un plus fort taux de broutement (Miller et al. 2006). C'est le besoin de connaissances théoriques sur ces questionnements opérationnels qui est à la source du dispositif de l'étude rapportée ici.

1.2. Le site d'étude

Le dispositif expérimental se situe sur l'île d'Anticosti, connue pour sa forte densité de cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), atteignant localement plus de 20 cerfs/km² (Potvin et Breton 2005; Rochette et Gingras 2007). La pression de broutement élevée est maintenant un moteur de la transition d'une composition forestière principalement dominée par le sapin baumier (*Abies balsamea*) à une dominance d'épinette blanche (*Picea glauca*; Potvin et al. 2003; Barrette et al. 2010). Un plan d'aménagement a été mis en place pour restaurer et maintenir la composition de la sapinière à bouleau blanc, fournissant une ressource alimentaire et un abri hivernal pour le cerf de Virginie (Lefort 2002). Ce plan d'aménagement consiste à ériger des enclos de gestion après une coupe totale, pour ensuite diminuer la population de cerfs avec l'attribution de permis de chasse à l'intérieur de ces enclos (Beaupré et al. 2004). Finalement, la plantation de sapin baumier est effectuée dans les enclos dont la régénération est jugée trop faible pour permettre un retour à la sapinière d'origine. Cependant, des connaissances concernant la sélection des types de plants disponibles pour le sapin baumier, l'effet d'une pression contrôlée de broutement sur ceux-ci et l'influence de différentes intensités de préparation de sol sur la végétation concurrente et l'accumulation des ressources restent à déterminer.

1.3. Objectifs et hypothèses

Nous cherchons d'abord à déterminer les facteurs qui contrôlent l'établissement et la croissance initiale de la régénération de sapin baumier par l'entremise de trois types de plants disponibles pour le sapin baumier (plants de petites, moyennes et fortes dimensions). Notre hypothèse est que les plants seront soumis à un contrôle par les ressources modulé par un contrôle par les herbivores et que les plants de moyennes dimensions constitueront un meilleur compromis entre le besoin de compétitivité et le risque de broutement. Nos prédictions sont qu'en absence de modulation de la végétation par l'herbivorisme, les performances (survie, hauteur et croissance) seront proportionnelles aux dimensions initiales du plant. Lorsqu'exposés à l'herbivorisme d'été, les plants les plus hauts seront les plus atteints par le broutement. Finalement, nous prédisons que les plants exposés à l'herbivorisme bénéficieront d'un relâchement de la pression de compétition et auront un diamètre plus large et une meilleure croissance.

1.4. Approche méthodologique

Pour répondre à ces questions, nous avons mis en place un dispositif expérimental en 6 blocs complets (Fig 1) avec mesures répétées. Chaque bloc comporte deux parcelles principales, auxquelles sont attribuées aléatoirement un niveau de pression de broutement (pression locale estimée à moins de 15 cerfs/km² et absence de cerfs par l'érection d'un exclos de 15 m x 45 m). Chaque parcelle principale est divisée en 3 sous-parcelles, associées aléatoirement à une catégorie de dimensions de plants (petites, moyennes et fortes dimensions). Le nombre élevé d'unités expérimentales combiné à une hiérarchisation des traitements permet une grande puissance des conclusions possibles.

L'implantation d'un dispositif expérimental en milieu naturel comporte certaines limitations comme l'influence de variable non contrôlées. Par exemple, la densité de cerfs de Virginie présente dans le dispositif est dépendante du succès de la diminution de la population par la chasse. L'estimation de la densité résiduelle est basée sur une reconstruction de population (Tremblay et al. 2006) et varie localement. L'exclusion totale des cerfs par des exclos permet d'obtenir néanmoins un aperçu des conditions dans lesquelles se développeraient les plants en l'absence cerfs. Elle permet donc d'obtenir des informations concrètes sur les traitements sylvicoles et le plan d'aménagement déjà mis en place à Anticosti et éventuellement identifier des éléments de généralisation. Les résultats de l'étude fourniront à la fois des conclusions théoriques et des barèmes techniques pour l'application de traitements sylvicoles à d'autres milieux.

1.5. Contributions des différents auteurs

Tableau 1. Contributions des auteurs de l'article présenté au chapitre 2

	J. Faure-Lacroix	J.-P. Tremblay	N. Thiffault	V. Roy
Conception du projet		x	x	x
Mise en place du design expérimental	x	x	x	x
Analyse et interprétation	x	x	x	
Interprétation des résultats	x	x	x	
Rédaction	x	x	x	
Révision		x	x	
Approbation finale		x	x	x

2. Stock type performance in addressing top-down and bottom-up factors for the restoration of indigenous trees

Julie Faure-Lacroix¹, Jean-Pierre Tremblay¹, Nelson Thiffault², Vincent Roy³

¹Département de biologie & Centre d'études nordiques, Université Laval
1045 ave de la Médecine, Québec, QC, Canada G1V 0A6, julie.faure-lacroix@ulaval.ca, jean-pierre.tremblay@bio.ulaval.ca

²*Centre d'étude de la forêt, 2405 Rue de la Terrasse, Pavillon Abitibi-Price, Université Laval, Québec, QC, Canada G1V 0A6*

³Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources naturelles, 2700, rue Einstein, Québec, QC, Canada G1P 3W8 nelson.thiffault@mrn.gouv.qc.ca

† Present address : Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Centre de foresterie des Laurentides, 1055 rue Du P.E.P.S., Québec, QC, Canada G1V 4C7, vincent.roy@mcan-nrcan.gc.ca

*Corresponding author :

Jean-Pierre Tremblay

Département de biologie & Centre d'études nordiques, Université Laval

1045 ave de la Médecine, Québec, QC, Canada G1V 0A6

Tel.: 011 (418) 656-2131 x.3629

Fax: 011 (418) 656-2043

Email: jean-pierre.tremblay@bio.ulaval.ca

Abstract

Using planted trees to restore the attributes of natural forest is especially challenging when the stand replacing disturbance is still effective. Chronic browsing by large herbivore can act as such a chronic disturbance curtailing natural regeneration and potentially altering successional trajectory of forest. In the context of herbivore overabundance encounter in many regions of the world, plantation strategies must thus address both the top-down pressure exerted by consumers on planted trees and the bottom-up control related to competition for resources. In this paper, we explore whether selection of competition-adapted balsam fir (*Abies balsamea*) seedling stock types (small 110 cm³ container, medium 200 cm³ or large 350 cm³) could be used together with the management of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) populations in order to lower the effect of local competition as well as minimizing browsing on seedlings. When the top-down pressure from herbivore is low or absent, we hypothesize that height and diameter growth as well as survival will be proportional to the initial size and biomass of seedlings. Inversely in plantations exposed to deer, the apparency hypothesis predicts that herbivores are most likely to feed on taller, more obvious, seedlings. Overall, we predict that medium stock size seedlings will outperform small and larger ones as they offer the best size compromise to withstand competition while maintaining a minimum level of apparency in the establishment phase. After 3 growing season, the height and diameter of medium stock size seedlings (48.2 ± 0.7 and 1.05 ± 0.02 cm, respectively) were similar to large ones (50.5 ± 0.7 cm, $p < 0.01$ and, 1.20 ± 0.02 cm, $p = 0.07$) that were almost twice their biomass at the onset of plantation. The overall browsing occurrence was under 10% for all stock type exposed to browsing yet the relative risk of being browsed increased by almost 20% for seedlings 30 cm or 60 cm at the end of the previous growing season. The mortality was unrelated to the browsing regime ($p = 0.14$) but overall medium stock seedlings performed slightly better ($2.9 \pm 0.3\%$) than small ($7.0 \pm 0.2\%$, $p = 0.10$) and large ones ($10.5 \pm 0.4\%$, $p = 0.03$). Based on the prominent effect of bottom-up control over top-down control in our experimental plantation, we conclude that choosing a size-adapted stock can optimize the cost of the restoration scheme following herbivore population reduction.

Résumé

La régénération artificielle peut être complexifiée par la persistance de la perturbation à l'origine de la succession naturelle comme l'herbivorisme chronique. Dans ce cas, la stratégie de plantation doit intégrer le contrôle par les herbivores sur les arbres de plantations (top-down) au contrôle par la compétition pour les ressources (bottom-up). Nous étudions l'effet du choix de la taille de plant sur la modulation de ces facteurs sur la croissance d'une espèce indigène en plantation, le sapin baumier (*Abies balsamea*). Nous tentons de déterminer si la sélection de tailles de plants de sapin baumier (110 cm³, 200 cm³ ou 350 cm³) peut être combinée à l'aménagement des populations cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) pour minimiser la compétition locale, de même que le broutement sur les plants. Nous concluons que le choix d'un type de plant adapté peut minimiser le coût du processus de restauration suivant la réduction de la population d'herbivores.

Introduction

Forest plantation is a form of artificial succession mainly used to fulfill the demand in wood fiber (Forest Stewardship Council, 2002; Park and Wilson, 2007; Fao, 2010). It can also be used to achieve ecological goals (Forest Stewardship Council, 2002; Paquette and Messier, 2010), such as reestablishing indigenous species following intense or repeated disturbances (see Parrotta *et al.*, 1997 for a review; Thiffault *et al.*, 2013). However, restoration efforts can be compromised if planted trees are exposed to the disturbances that initially interfered with natural regeneration. Selective browsing by large herbivores can act as such a chronic disturbance, curtailing natural regeneration and potentially altering successional trajectory of forests (Coomes *et al.*, 2003; Stroh *et al.*, 2008; Gosse *et al.*, 2011; Hiding *et al.*, submitted), with cascading impacts on other plants and animals (Allombert *et al.*, 2005; Cardinal *et al.*, 2012; Chollet and Martin, 2012; Brousseau *et al.*, 2013). Moreover, competitive pressure by fast-growing, opportunistic species characterized by browsing tolerance traits can impair the regeneration success of late successional species (Balandier *et al.*, 2006; Diaz *et al.*, 2007).

As overabundant population of large herbivores is a growing concern in many regions of the world (see Côté *et al.*, 2004 for a review; Danell *et al.*, 2006), it is imperative to develop restoration approaches to maintain forest composition within its natural range of variation (Lindenmayer *et al.*, 2008). In this context, plantation strategies must address both the top-down pressure exerted by herbivores on the planted trees and the bottom-up control related to resource availability, as controlled by plant-plant competition. Predator reintroduction programs, although they can promote the regeneration of sensitive tree species (Ripple and Beschta, 2006), are difficult to implement (Fritts and Carbyn, 1995). Reduction of herbivore abundance through sport hunting and culling is often advocated (e.g. Kamler *et al.*, 2010), but continuous commitment to reduction programs is difficult to secure (Fryxell *et al.*, 2010). Moreover, sport hunting cannot completely replace the top-down control exerted by natural predators (Kuijper, 2011). At the seedling level, individual physical protection from herbivores can be used to favor high survival and rapid growth, but is incompatible with large-scale forestry operations (Tuley, 1985; Devine *et al.*, 2007). On the other hand, seedling size at planting can also influence their establishment success (Thiffault, 2004). Due to their increased competitive ability, large seedling stock exhibit higher survival and growth than smaller seedlings (South and Mitchell, 1999) (Newton *et al.*, 1993). However, according to the “apparency” theory, herbivores are most likely to feed on plants that are easier to find (Feeny *et al.*, 1976). Seedlings that are either taller or grow faster than the average would then be more susceptible to be found and browsed (Miller *et al.*, 2006), thus cancelling their initial size advantage over smaller stock. Here, we explore whether selection of competition-adapted seedling stock types could be used together with management of large herbivore populations in order to lower the effect of local competition on planted trees

while minimizing browsing impacts on their establishment success. When the top-down pressure from herbivory is low or absent, we predict that seedling performances (evaluated in terms of survival, dimensions and growth) will be proportional to the initial seedling height and biomass. In conditions where planted trees are exposed to browsers, we predict that browsing risk will be proportional to their initial dimensions. As a result, we predict that medium stock size seedlings will outperform smaller and larger ones, as they offer the best size compromise to withstand competition while maintaining a minimum level of apparency.

2.1. Material and methods

2.1.1. Study area

We established an experimental plantation of balsam fir (*Abies balsamea* L.) on Anticosti Island, Québec, Canada (49°44'01"N, 63°44'22"W). Anticosti (7943 km²) is part of the balsam fir – white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) bioclimatic domain described by Saucier *et al.* (2009). Historical reconstructions have shown that the landscape was naturally dominated by a balsam fir forest matrix (Barrette *et al.*, 2010). However, forests are being converted to white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) stands due to chronic browsing pressure (Potvin *et al.*, 2003; Casabon and Pothier, 2007) from a deer (*Odocoileus virginianus*) population introduced in 1896 and now reaching >20 deer km⁻² (Potvin and Breton, 2005; Rochette and Gingras, 2007). As a part of an integrated forest management plan (Beaupré *et al.*, 2004), containerized balsam fir seedlings are planted in large management enclosures (up to ~10 km²) around recent clearcuts, within which local deer densities are reduced through sport hunting and culling.

The regional climate is sub-humid continental with total annual precipitation of 937 mm with 327 mm falling as snow (Environment Canada, 1982). Mean monthly temperature is -11.0 °C in Jan. and 16.1 °C in July (Environment Canada, 2006). Prior to harvest (see below), the study site was a mature stand composed mainly of balsam fir, white spruce and paper birch. The soil is sandy loam textured (40% sand, 34% silt and 25% clay; based on the Bouyoucos method; McKeague, 1978) with an average pH of the surface mineral soil (0–0.15 m) of 4.9.

2.1.2. Experimental design

We conducted our experiment in a 11.3 km² management enclosure that was clearcut in 2004 and fenced (3 m) in 2005. At the time of fencing, deer density was estimated at 24 deer km⁻² and over the study period (2008–2010; see below), it ranged from 10 to 15 deer km⁻² (G. Laprise, pers. comm.). Sport hunting was conducted in the management enclosure during the fall from 2005 to 2010. The site was mechanically prepared with a passive disk trencher in late fall 2007.

Our experimental design consists of 6 randomized complete blocks established in June 2008 (Fig. 1). Each block was formed of 2 adjacent main plots (15 × 45 m) separated by 35–50 m buffers. We randomly assigned one level of a fencing treatment to each main plot (Fenced: browsing exclusion using a 2.4 m-high wire fence; and Unfenced: management enclosure deer density). We split main plots into 3 subplots, to which we randomly attributed one of three balsam fir seedling stock types (small, medium or large stock seedlings). Seedlings were produced in containers of various sizes (small seedlings: 110 cm³; medium seedlings: 200 cm³; large seedlings: 350 cm³) over 2 years, from a continental seed source (48°26'N; 65°35'W). Within every subplot, we planted balsam fir seedlings according to a 2 × 2 m grid (2500 stem ha⁻¹) and individually tagged 16 seedlings per subplot for long-term measurement (a total of 576 observation units). At the time of planting (June 2008), we randomly collected 50 seedlings from each stock type to assess their height, basal diameter and dry biomass (following drying at 68 °C for 48 h; Table 2).

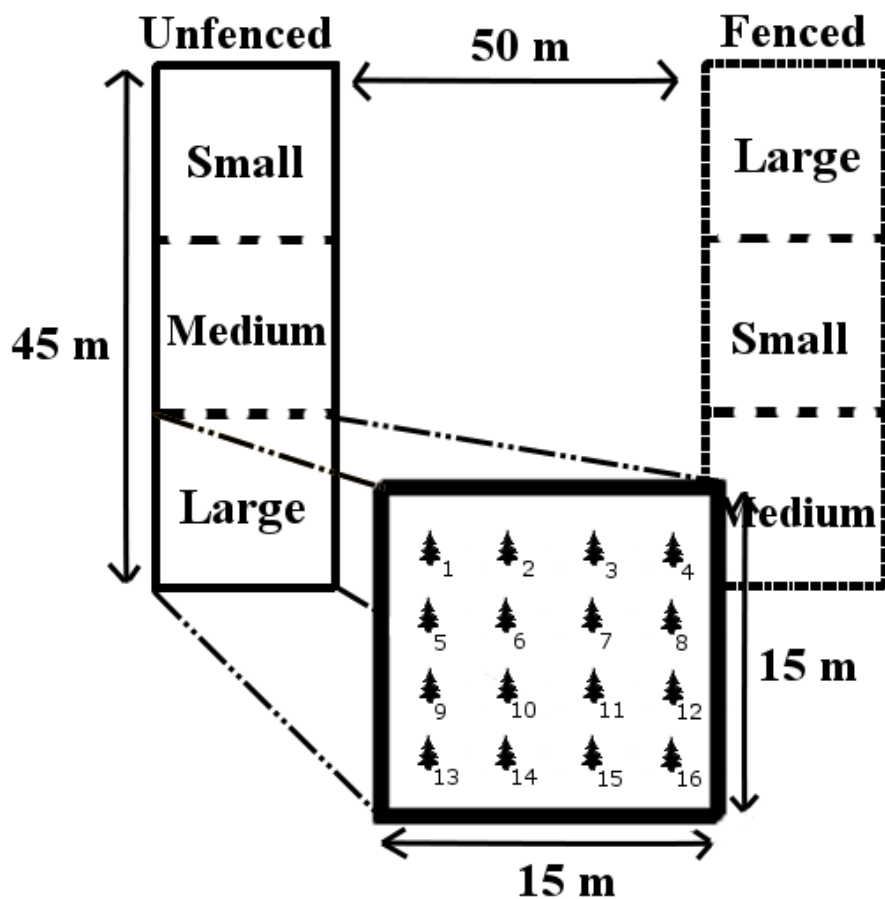


Fig 1. Design of a 1 block out of 6 from a split-plot experiment testing the performance of planted balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings with different initial stock sizes subject to herbivory by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on Anticosti Island, Qc. CA. Within each fenced or unfenced primary plot, 16 seedlings of 3 stock types (small, medium, large) were planted in randomly allocated subplots ($n= 36$, $n_{\text{obs}}=576$). Browsing rate, mortality rate and growth were measured annually for 3 years.

Table 2. Initial dimensions and biomass ($\bar{x} \pm sd$) of small, medium, and large balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings prior to plantation on Anticosti Island, Qc, Ca.

	Stock type					
	Small		Medium		Large	
Foliar biomass (g)	1.8	0.4	2.9	0.6	5.1	1.5
Woody biomass (g)	1.6	0.3	3.1	0.8	4.7	1.2
Root biomass (g)	1.9	0.8	2.8	1.06	5.0	2.1
Height (cm)	18.7	2.2	24.8	2.9	26.4	3.5
Ground-level diameter (mm)	3.8	0.6	5.1	0.7	6.4	0.9
n	50		50		50	

2.1.3. Seedling morphology and nutrition

We measured seedling height, leader's length, ground-level diameter, mortality and occurrence of browsing on at least one branch in September 2008, 2009 and 2010, and calculated height:diameter ratio (h:d ratio). At the end of the 3rd growing season (Aug. 2010), we harvested 2 untagged seedlings from each subplot for biomass assessment and evaluation of foliar nutrient concentration. We measured the biomass of needles and woody parts separately. Foliar samples were analyzed for N, P, K, Ca and Mg concentrations following standard protocols (Walinga *et al.*, 1995) and controlling for growing stage (current year needles on leader, current year needles, previous year needles). Tissues were dissolved in sulfuric acid combined with selenium and peroxide, and heated to 370 °C for 60 min. Samples were analyzed by ICP emission spectrometry (iCAP 61e, Thermo Scientific, Waltham, MA). Nitrogen was dosed by colorimetry with a Flow Injection Analysis (FIA) spectrometer (Quickchem 8000, Lachat Instruments, Loveland, CO).

2.1.4. Seedling competitive environment

In 2010, we randomly selected 8 trees in every subplot (n=288 trees) to estimate percent cover (in 10% classes) of neighboring vegetation (by species) in a 0.8 m radius around the seedling. A competition index around any given seedling was computed a posteriori by summing the product of height and percent cover of each competing species. We also measured the percent of photosynthetically active radiation (%PAR)

reaching the upper half of the planted seedling following Jobidon (1992) to assess the quantity of light intercepted by the competing vegetation. Measurements were conducted between 10:00 and 14:00 during cloudless days of July and Aug. 2010, using an AccuPAR ceptometer (Decagon Devices Inc., Pullman, WA). Two orthogonal measurements were taken at mid-height of all seedlings, at the tip of their leader, at 1 m above ground and above the vegetation canopy (full sunlight). Average readings were expressed as a percentage of the full sunlight level.

2.1.5. Data analyses

We performed analyses of variance for repeated measurements (ANOVAR) using mixed linear models (MIXED procedure of the SAS system, v.9.2; Littell *et al.*, 2002) to evaluate the main and interacting effects of fencing, stock type and number of growing seasons on seedlings' leader length, height, ground-level diameter, and h:d ratio. Block and interaction terms involving block were considered as random factors. Biomass, %PAR and foliar nutrient concentrations at the end of the study were analyzed using similar mixed linear models with seedlings parts as repeated measurements. The structure of the variance-covariance structure was selected among competing model using the Akaike Information Criteria (AIC). Normality and homocedasticity were verified using standard graphical approaches; no transformations were deemed necessary.

Using the ratio of dead to living tagged seedlings as the response variable, we analyzed treatment effects (fencing and stock type) on annual mortality using generalized linear mixed models (GLMM) with a binomial distribution and a *logit* function (GLIMMIX procedure of the SAS system, v.9.2; SAS Institute Inc., 2009). Due to the low mortality, we had to parameterize a simple model with simple effects only. ROC curves were used to assess the sensitivity of the model. In all analyses, differences were deemed significant at $\alpha=0.05$. When significant differences were found, treatment means were compared using least square mean tests with the SIMULATE adjustment for multiple comparisons of SAS. Unless otherwise mentioned, means are reported with their standard error (*se*).

Using the LOGISTIC procedure of SAS (SAS Institute Inc., 2009), we regressed the ratio of cumulative browsing occurrence to the total number of seedlings (alive) in non-fenced plot against seedling height during the previous season. We used the *c* statistic of the ROC curve to quantify the capacity of the estimated browsing probability to discriminate between seedlings of different height (Hosmer and Lemeshow, 2000).

Finally, competing plant species were grouped based on their functional traits following (Balandier *et al.*, 2006; see Appendix 1). We performed principal component analyses (PCA) and k-means clustering to detect natural grouping in vegetation organization and relate them to the fencing treatments (FACTOR and CLUSTER procedures; Khattree and Naik, 2000; SAS Institute Inc., 2009).

2.2. Results

2.2.1. Seedling morphology

The initial difference in seedling height (table 2) was maintained through the study with small stock seedlings being on average 20–25% shorter than both medium (39.6 ± 1.1 cm vs. 48.5 ± 1.1 cm, $t_{20}=5.81$, $p<0.0001$; Table 3, Fig. 2b) and large stock seedlings (51.7 ± 1.1 cm, $t_{20}=7.86$, $p<0.0001$). Although our analysis suggested an interaction between the fencing treatment and year (Table 3), adjusted comparisons for multiple pairwise comparisons did not reveal significant differences between seedling's height inside and outside fences from Sept. 2008 ($t_{60}=-0.17$, $p=1$) to Sept. 2010 ($t_{60}=-1.77$, $p=0.44$).

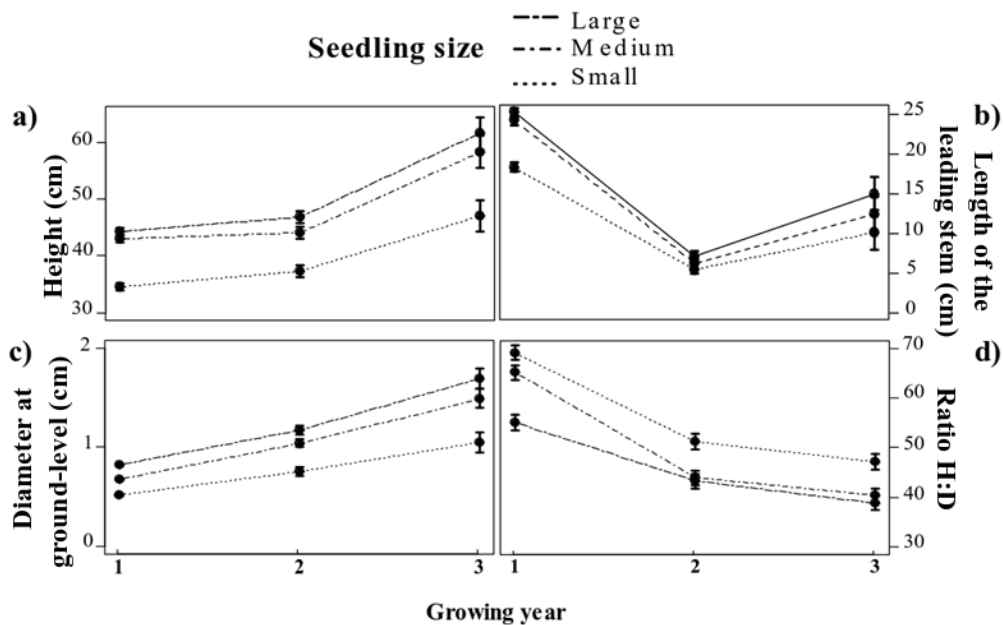


Fig 2. Development of morphological parameters of planted balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings under 2 levels of herbivory by white-tailed deer (left panels) and 3 initial stock size (right panels) over three consecutive years following plantation. Parameters are a) height, b) the length of the leading shoot, then c) diameter at ground-level, and d) the ratio of height on diameter (H:d ratio). Data are reported as $\bar{x} \pm se$.

At the end of the first growing season (Sept. 2008), the leader's length of small stock seedlings was 24% shorter than that of medium and large stock seedlings ($t_{60}=3.87$, $p=0.008$ and $t_{60}=4.53$, $p=0.0009$ respectively; Table 3, Fig. 2a). By the end of the second growing season (Sept. 2009), we observed a general decrease in apical growth, such that all stock types had a similar leader elongation ($0.49 < t < 1.12$, $0.97 < p < 1$). After the third growing season, the leader of small stock seedlings were smaller than large stock ones ($t_{60}=3.20$, $p=0.05$) (Sept. 2010; $0.80 < t < 1.64$, $0.70 < p < 0.99$). Seedling ground-level diameter increased by 0.32–0.42 cm year⁻¹

(Table 3, Fig. 2c). As for height, the basal diameter of medium and large stock seedlings were similar ($t_{60}=2.30$, $p=0.08$) with small stock seedlings remaining thinner ($4.40 < t_{60} < 6.60$, $p < 0.007$; Table 3, Fig. 2c). The h:d ratio did decline over time at a different rate depending on stock type (Table 3, Fig. 2d). Whereas medium stock seedlings had an initial h:d ratio similar to small stock ones ($t_{60}=-2.08$, $p=0.50$), their increased radial growth relative to vertical growth during the second growing season led to a 32% reduction of the ratio. From that point thereon, their h:d ratio was similar to large stock seedlings (2nd season: $t_{60}=0.35$, $p=1.00$, 3rd season: $t_{60}=-0.75$, $p=1.00$) while the ratio of small stock seedlings remained higher to those of both medium (2nd season: $t_{60}=-3.77$, $p=0.009$; 3rd season: $t_{60}=-3.54$, $p=0.02$) and large stock seedlings (2nd season: $t_{60}=4.12$, $p=0.003$; 3rd season: $t_{60}=-4.28$, $p < 0.001$).

∞ Table 3. Contribution of browsing exposure (fenced or unfenced) and stock type (small, medium or large) on variation in the morphological parameters of balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings in an experimental plantation located on Anticosti Island, Qc, Ca. The effects of the experimental treatments were modeled using mixed linear models with block (n=6) as a random factor.

Factors	d.f.	Height		Leader's lenght		Ground-Level Diameter		h:d ratio	
		F	p	F	p	F	p	F	p
Fencing (F)	1/2	4.85	0.08	1.14	0.33	0.18	0.69	1.90	0.22
Stock Type (T)	2/20	33.24	<0.0001	14.19	0.0001	23.19	<0.0001	28.88	<0.0001
F*T	2/20	0.63	0.54	0.48	0.62	0.10	0.90	2.01	0.16
Year (Y)	2/60	60.75	<0.0001	213.09	<0.0001	95.29	<0.0001	253.85	<0.0001
F*Y	2/60	4.16	0.02	1.36	0.26	0.18	0.84	0.29	0.75
T*Y	4/60	1.11	0.36	2.65	0.04	2.10	0.09	4.83	0.001
F*T*Y	4/60	0.32	0.86	0.35	0.84	0.13	0.97	0.23	0.92

2.2.2. Seedling mortality

Seedling mortality increased over time ($F_{2, 1367}=24.81, p<0.01$), from $1.6\% \pm 0.2$ at the end of the first growing season (Sept. 2008) to $7.4\% \pm 0.3$ in Sept. 2009 ($t_{1641}=-5.79, p<0.01$) and $10.5\% \pm 0.4$ in Sept. 2010 (2nd vs 3rd season: $t_{1159}=-2.42, p<0.02$). The stock type effect was marginal ($F_{2, 10}=3.12, p=0.09$), suggesting a lower mortality for medium stock seedlings ($2.9\% \pm 0.3$) than small ($7.0\pm 0.2\%$; $t=-1.81, p=0.10$) and large ones ($10.5\% \pm 0.4$; $t=2.47, p=0.03$). Mortality was similar across fencing treatments ($F_{2,5}=2.91, p=0.14$). Model convergence required the exclusion of the interaction terms, but the resulting model provided a fairly accurate capacity to classify dead and living seedlings across treatments (ROC curve value: 0.78).

2.2.3. Browsing probability

Browsing was under 10% for all stock types. Accordingly, attempts to model browsing probability were unsuccessful when all treatments and their interactions were included as explanatory variables. For all seedlings, independently of the fencing treatment, the relative risk of being browsed during a given growing season increased with seedling height at the end of the previous growing season ($c=0.75$, Odds ratio=1.07, Fig. 3).

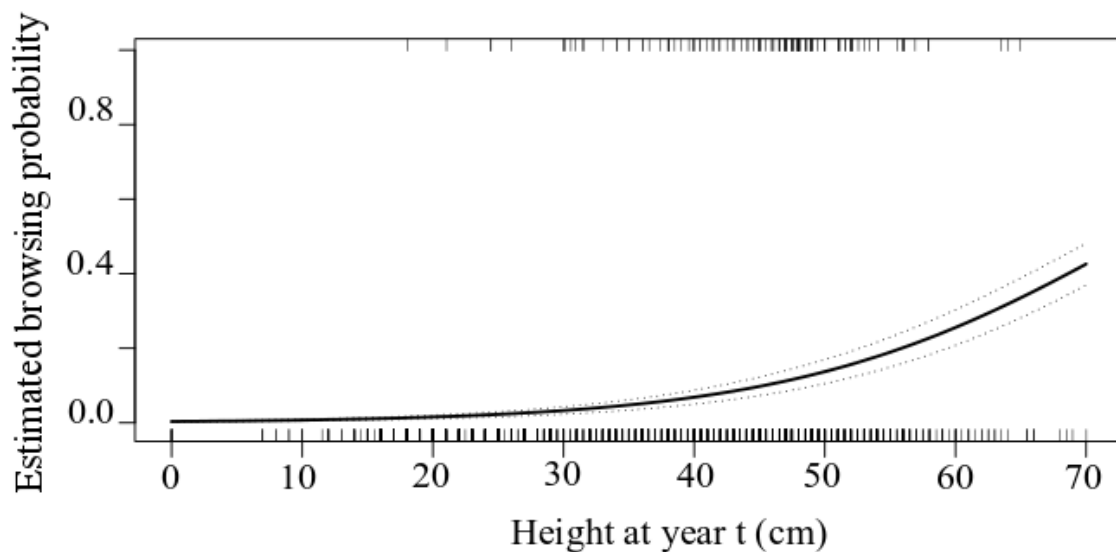


Fig 3. Estimated probability of being browsed for planted balsam fir seedlings (*Abies balsamea*) in unfenced plots (n= 561) during a given growing year as a function of their height at the end of the previous growing year (odds ratio=1.07; $c=0.746$). Top and bottom rugs represent occurrences of browsed (top) and non-browsed (bottom) seedlings. Dash lines represent 95% confidence limits.

2.2.4. Seedling competing environment

The first axis of the PCA expressed a gradient from plant species resistant (positive value) or not (negative value) to browsing (25.6% of the variance explained, Fig. 4). No clusters matching either the fencing treatments or the stock types could be identified. Percent PAR reaching the upper-half of seedlings was not influenced by fencing ($F_{1,5}=2.05$, $p=0.21$). Small stock seedlings received about 13% less light ($72\% \pm 3$) than medium ($85\% \pm 3$, $t_{10}=3.80$, $p=0.009$) and 15% less than large stock types ($86\% \pm 3$, $t_{10}=4.26$, $p=0.004$; $F_{2,10}=10.9$, $p=0.003$).

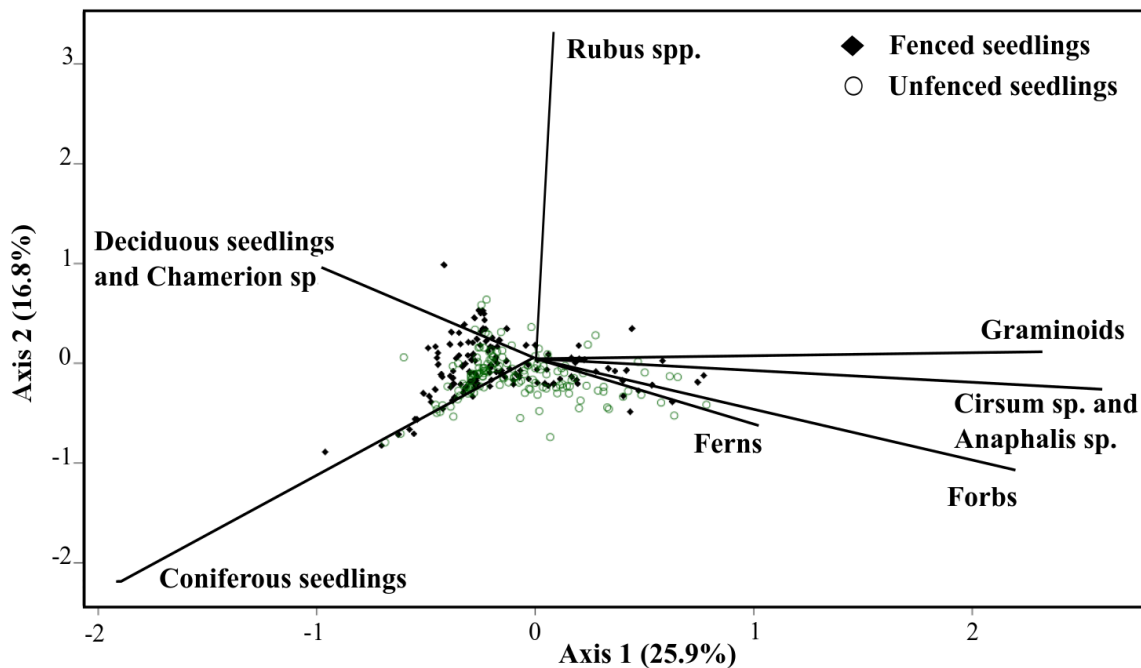


Fig 4. Principal components of the vegetation communities around planted balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings ($n=288$) under 2 browsing regime (fenced and unfenced) by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on Anticosti, Qc, Ca. Axis 1 and 2 have a cumulative R^2 of 42.7 cumulatively. Vector for plant functional groups (see Annexe A) reveal that axis 1 represent vulnerability of species to browsing with preferred species having negative scores. No cluster related to either the stock type or the fencing treatment could be identified.

2.2.5. Seedling biomass and foliar nutrient concentrations

Large stock seedlings had the largest current year and total biomass at the end of the third growing season ($13\text{ g} \pm 3$ and $72\text{ g} \pm 7$ respectively, Table 3), followed by medium stock ($7\text{ g} \pm 3$, $t_{19}=1.85$, $p=0.07$ and $54\text{ g} \pm 7$, $t_{19}=3.10$, $p=0.02$ respectively) and small stock seedlings ($5\text{ g} \pm 3$, $t_{19}=2.44$, $p=0.02$ and $34\text{ g} \pm 7$; $t_{19}=6.13$,

$p < 0.001$ respectively). The biomass of current year needles was consistent; large stock seedlings had almost two to three times as much biomass as medium and small stock sizes ($17\text{g} \pm 2$ vs. $9\text{g} \pm 2$; $t=3.73$, $p=0.02$; and $5\text{g} \pm 2$; $t=5.13$, $p < 0.01$; respectively). Foliar nutrient concentrations were similar across stock types (Appendix B). Fencing enhanced Mg foliar concentration of leader's needle by 20% compared to unfenced conditions ($1.38\text{g kg}^{-1} \pm 0.07$ vs. $1.12\text{g kg}^{-1} \pm 0.07$).

Table 4. Contribution of browsing exposure (fenced or unfenced) and seedlings stock type (small, medium or large) on variation in foliar and woody biomass of nursery grown balsam fir (*Abies balsamea*) seedlings three years after plantation on Anticosti Island, Qc, Ca (n=72). We measured the biomass of needles and woody parts separately. For needles, we controlled for seedlings part (current year needles on leader, current year needles, previous year needles). The effects of experimental treatments were modeled using general mixed linear models.

Fixed factors	Current year biomass											
	Total seedling biomass			Total						Needles only		
	<i>d.f.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>d.f.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>d.f.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>			
Fencing (F)	1/5	0.09	0.78	1/5	0.11	0.75	1/5	0.32	0.60			
Stock Type (T)	2/19	18.81	<0.0001	2/19	19.23	<0.0001	2/19	5.35	0.01			
F*T	2/19	1.23	0.31	2/19	1.15	0.34	2/19	0.68	0.52			
Seedling Parts (P)	-	-	-	-	-	-	2/29	43.26	<0.0001			
F*P	-	-	-	-	-	-	2/29	0.32	0.58			
T*P	-	-	-	-	-	-	4/29	4.86	0.02			
F*T*P	-	-	-	-	-	-	4/29	0.73	0.50			

2.3. Discussion

After 3 growing seasons, medium stock size seedlings had a performance similar to large stock seedlings that were almost twice their biomass at the onset of plantation. The competitive performance of seedlings was thus not directly proportional to their initial size, as we suspected, but this was not related to a higher apparency and browsing risk of large stock size seedlings; survival and growth were similar for seedlings exposed to or protected from browsing by white-tailed deer. Thiffault and Roy (2010) have reported that medium size white spruce (*Picea glauca* (Moench.) Voss.) seedlings (similar in size to those used in the present study) can withstand a moderate level of competition, whereas large seedlings perform better than smaller stock in highly competitive environments (Jobidon *et al.*, 2003). Similar conclusions were drawn for *Pinus elliottii* Engelm. (South and Mitchell, 1999) and *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. (South and Mason, 1993). Yet, in the Anticosti context, medium stock seedlings experienced marginally lower mortality rates than the larger ones (almost twice as low). Nevertheless, survival remained higher than 80%, thus precluding the need for fill-planting to compensate low stocking (Dancause, 2008).

The small stock seedlings remained smaller than seedlings from the other stock types over the entire study period, but from the second growing season and thereon, their leader growth was comparable to that of the medium and large stock. Small stock seedlings also had a constantly smaller diameter than other stocks, and both larger seedling types maintained similar diameter growth. Many authors have demonstrated that height growth is not a reliable indicator of early competition (e.g. Morris *et al.*, 1990; Jobidon *et al.*, 1998), whereas radial increment is rapidly impaired when light availability is reduced by competitors. Our results suggest that, regardless of the presence/absence of deer, competition level on the planting site was not sufficient to elicit a clear competitive advantage for the large seedling stock type over the medium stock type. However, it was important enough for the smaller stock seedling to be negatively influenced. Indeed, the h:d ratio of the medium stock seedlings was at first similar to the h:d of small stock seedlings, but after one growing season, it had decreased to a level similar to that of the large stock seedlings, supporting that both stock types have competed equally well in this environment (Opio *et al.*, 2000). Still, after three growing seasons, the h:d ratios of all seedling types were under 50, a value that is far below levels judged to be critical in terms of competitive status and tree stability (Jobidon, 2000).

We predicted that when exposed to browsing, larger seedlings would have a higher apparency, resulting in higher browsing probabilities. Indeed, the browsing probability increased as a function of the preceding year's height, which suggests a selection by deer for taller seedlings, regardless of stock type. Close *et al.* (2009) found a similar pattern. Foliage browsing of *Eucalyptus globulus* Labill. by small mammals (European rabbits, *Oryctogalus cuniculus*, Common brushtail possum, *Trichosurus vulpecula* and red-bellied pademelon, *Thylogale*

billardieri) was higher for larger seedlings compared to smaller seedlings, but differences were less perceptible after a culling session. Even though we observed that taller seedlings had a higher browsing risk than smaller seedlings, we did not detect any difference in the browsing probability among stock types. This is pointing towards a limit of our study; as we could not control deer density within the management enclosure from which deer has been culled, we think that the lack of stock type effect is due to a relatively low deer density. Tremblay *et al.* (2007) reported a browsing related mortality rate for small natural seedlings under 7% at densities ≤ 15 deer km⁻². Nevertheless, the cumulative browsing damages reached 30% for unfenced seedlings at the end of third growing season.

Seedlings planted in non-fenced plots showed little benefit from any competition release that deer could have induced by browsing neighboring vegetation. No significant difference could be found between growth of seedlings in fenced and unfenced plot, apart from the trends for lower height in seedlings within unfenced plots at the third growing season. PCA analyses confirmed that the vegetation complex did not differ between the fenced and non-fenced plots. Percentage of full light reaching the seedling upper-half was also similar across treatments. Moreover, nutrient concentrations were similar for protected and unprotected seedlings (apart for Mg but the concentrations for all treatments exceeded the threshold causing needle chlorosis in *Picea abies* [0.24g kg⁻¹]; Ingestad 1959). further suggesting similar levels of competition for nutrients across treatments. The evidence for scarce competition and lack of difference between fenced and unfenced plots can be related to the chronic heavy browsing pressure sustained over many decades in our study area prior to forest harvesting, deer culling and planting (Tremblay *et al.*, 2005). The field layer of balsam fir forest appears relatively resilient to such situation (Tremblay *et al.*, 2006), but chronic browsing have been shown to trigger alternative successional trajectories (Hiding *et al.*, submitted). The delay before the establishment of aggressive competitive vegetation can also be increased due to previous browsing pressure if browsing resistant species such as *P. glauca* are not already present on the site (Tremblay *et al.*, 2006).

Overall, our results revealed prominent effect of bottom-up control over top-down control on seedling growth. In fact, we found little support for a top-down controlled system, but rather evidenced that a biological limit to gaining in performances is reached given seedling size and the competitive environment (South and Mitchell, 1999). Depending on the level of competition, increasing initial seedling size does not warrant increased performances. In this case, competition mechanisms appear sufficient to create an advantage of large over small seedlings, but not enough to make a differentiate medium from large stock types. The browsing pressure may lower this limit to gaining in performances, as suggested by the increased browsing probability and the lowered current foliar biomass for large seedlings, compared to the smaller stock types.

2.4. Conclusion

Our results suggest that in balsam fir dominated forest previously submitted to heavy browsing pressure by white-tailed deer, medium stock type seedlings provide the best cost/benefit balance for restoration planting operations. The extensive history of chronic heavy browsing pressure in this system appears to have influenced the competing vegetation complex in such a way that medium stock seedlings perform as well as larger ones. The medium stock size seedlings performed better than the small stock seedlings in this context, and represent an economy in terms of production/handling/planting costs, compared to large stock seedlings (Thiffault, 2004). Further monitoring is necessary to verify if these early responses are indicative of future performance in such ecosystems. Unless deer density drastically increases in this management enclosure, differences between stock types should remain minimal in the short terms. However, the life expectancy of the management enclosures is 10 to 12 years (Beaupré *et al.*, 2004). It remains uncertain how the increase in deer density that will follow fence removal will affect plantation success. Many factors will influence the response of the established seedlings, including deer abundance, the height and constitutive defense of the saplings (Boege and Marquis, 2005) and the height and composition of the neighboring vegetation (Palmer *et al.*, 2003).

2.5. Acknowledgements

We thank S. Désalliers, J. Carignan and G. Saint-Pierre for their help in field work. The fencing team of Anticosti was of crucial importance in the erection of our enclosures. We also thank all the people who contributed to field inventories during the study: C. Hins, A. Benoist-Chénier, L.P. Lavoie, C. Muller, M. Oakes and G. Darmon. We are grateful to G. Picher for her assistance with statistical analyses. This project was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada-Produits forestiers Anticosti Industrial Chair and the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF). We thank the staff of the Laboratoire de chimie organique et inorganique (MRNF) who conducted the chemical analyses.

Conclusion générale

3.1. Conclusion concernant les types de plants

La plantation expérimentale que nous avons mise en place avait pour objectif de déterminer un type de plant approprié pour la plantation à densité contrôlée d'herbivores. Les résultats nous ont permis de conclure que la pression par les ressources était plus importante que celle par l'herbivorisme sous les conditions de densités réduites d'un enclos de gestion du plan général d'aménagement intégré des ressources du milieu forestier de l'île d'Anticosti (Beaupré et al. 2004).

Nous avons pu déterminer que bien que tous les types de plants (petites, moyennes et grandes dimensions) pouvaient s'établir et croître, les plants de moyennes dimensions semblaient les plus appropriés dans le contexte de densité contrôlée à Anticosti par le faible taux de mortalité. Également, dans tous les cas, le ratio de la hauteur sur le diamètre à la base demeurait inférieur aux niveaux jugés critiques dans les relations de compétition Jobidon (2000). Thiffault et Roy (2010) ont mis en évidence les capacités des plants de moyennes dimensions, semblables à ceux de l'étude, de soutenir un niveau modéré de compétition. Jobidon et al. (2003) ont quant à eux montré les performances plus élevées des plants de fortes dimensions par rapport aux plants de petites dimensions, dans des environnements dont le niveau de compétition était très élevé. Ceci est contraire à nos résultats, pour lesquels une augmentation des performances n'est pas systématiquement liée à l'augmentation des dimensions initiales. Il semble donc y avoir une limite possible dans le gain cumulable en performances générées par une augmentation de hauteur initiale des plants selon l'environnement, tel que proposé par South and Mitchell (1999) et montré par Jobidon et al. (1998). Ce résultat est probablement attribuable au niveau de compétition modéré, permettant une croissance également avantageuse pour les plants de moyennes et fortes dimensions. D'un autre côté, il peut également résulter de l'historique de broutement chronique précédant la coupe et l'établissement de l'enclos de gestion. De plus, dans les conditions de l'étude, une augmentation de la hauteur des semis augmente la probabilité de dommages par le broutement et de perte de biomasse.

Il semble y avoir un effet limité du contrôle par le haut en comparaison avec le contrôle par le bas. À une densité estimée à 10-15 cerfs/km², l'effet de la pression de broutement est suffisamment faible pour être surpassée par l'effet de la compétition. Cependant, le faible taux de broutement n'a pu mettre en évidence qu'une implication superficielle du contrôle par le haut dans le dispositif. Dans la majorité des cas, la défoliation était localisée sur les ramilles latérales et n'affectait qu'un faible nombre d'entre elles. Cependant, l'augmentation progressive du taux de broutement permet de supposer que la densité locale de cerfs de

Virginie présente sur le site du dispositif expérimental a été sur-estimée par rapport à celle de l'enclos de gestion dans son ensemble, du moins pour les 2 premières années. Cette idée est supportée par la faible récolte de cerfs par la chasse à l'hiver 2008-2009 dans la zone du dispositif, en comparaison au reste de l'enclos (G. Laprise, comm. pers.). Dans leur expérience sur des plantations d'*Eucalyptus globulus*, Close et al. (2009) ont observé une situation similaire où le broutement était plus élevé sur les plants de fortes dimensions, mais où l'effet de la pression de broutement se dissipait après la diminution des populations d'herbivores par la chasse. Opérationnellement, les plants de moyennes et fortes dimensions offrent des performances similaires, mais les coûts des plants de fortes dimensions sont plus élevés de la production à la plantation. Il est donc justifié de suggérer l'utilisation de plants de moyennes dimensions, tant pour leur avantage compétitif et leur capacité de croissance en situation de plantation à densité contrôlée que pour leur avantage économique.

3.2. Conclusions concernant la préparation de sol

Afin de compléter les conclusions de l'étude sur les tailles de plants, un second dispositif a été établi, cette fois dans le but de déterminer l'effet du délai entre le moment de la coupe, du scarifiage et de la plantation (Annexe 2). Nous avons élaboré une seconde hypothèse voulant que le scarifiage augmente l'accessibilité des plants aux cerfs tout en diminuant le niveau de compétition localement et qu'un scarifiage effectué l'année précédant la mise en terre des plants permette un meilleur compromis entre la compétition exercée par la végétation en place et la visibilité des plants. Le dispositif expérimental modulant l'intensité de la préparation de terrain ayant été établi en 2009, nous disposons de trop peu d'années de données pour au système de répondre. Le dispositif misait principalement sur les différences dans la végétation et l'accessibilité aux ressources nutritives.

3.3. Place de la plantation dans l'aménagement intégré

Les pourcentages de broutement inférieur à 10 % les deux premières années et de 30 % la troisième année sont inférieurs à ceux rapportés par Tremblay et al. (2007) à des densités naturelles (>20 cerfs/km²). C'est un indicateur du succès relatif de la diminution rapide des densités locales de cerfs par la chasse. En effet, le plan d'aménagement intégré prévoit la réduction des densités de cerfs par la chasse à l'intérieur des enclos de gestion dès leur mise en place (Beaupré et al. 2004). Malgré le faible nombre de saisons de chasse employées à la réduction de population, le délai entre l'érection de la clôture et la fin de l'expérience semble tout de même suffisant pour rendre presque imperceptible l'effet de la pression de broutement sur les plants. L'utilisation de la plantation dans un enclos de gestion où la densité d'herbivore est réduite permet le maintien d'un taux de survie et des performances comparables à un environnement exempt de pression de broutement. Cette étude vient appuyer les travaux de Tremblay et al. (2007), qui a également mis en évidence peu de

différences dans les compositions végétales à des densités de 0, 7.5 et 15 cerfs/km². Cependant, pour que la plantation de sapin baumier permette l'atteinte des objectifs d'aménagement, les plants doivent pouvoir atteindre une hauteur d'au moins 2 m dans la durée de vie prévue pour les enclos de gestion, soit 10 à 15 ans (Beaupré et al. 2004). Les mesures de croissance des 3 premières années donnent des résultats encourageants, mais d'autres traitements sylvicoles comme le dégagement mécanique des plants permettront potentiellement de tirer un plus grand avantage des étapes ultérieures du développement des plants pour assurer l'atteinte des objectifs de restauration, par exemple le contrôle de la végétation compétitrice.

La plantation nécessite des connaissances permettant d'appuyer des choix opérationnels et économiques. Dans les cas où les espèces d'intérêt sont des espèces indigènes moins étudiées, le besoin de bases solides est d'autant plus important. Il demeure un besoin de connaissances concernant l'effet à moyen et long terme de la sélection des types de plants disponibles pour le sapin baumier et l'effet d'une pression contrôlée de broutement sur ceux-ci. Un suivi à long terme du dispositif en place permettra de fournir des informations concernant ces questions. De plus l'influence de différentes intensités de préparation de sol sur la végétation concurrente et l'accumulation des ressources reste à déterminer.

Bibliographie

- Allombert S, Gaston AJ, Martin JL (2005) A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* 126:1-13.
- Balandier P, Collet C, Miller JH, Reynolds PE, Zedaker SM (2006) Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79:3-27.
- Barrette M, Bélanger L, De Grandpré L (2010) Preindustrial reconstruction of a perhumid midboreal landscape, Anticosti Island, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 40:928-942.
- Beaupré P, Dufour C, Gingras A, Malenfant C, Potvin F (2004) Plan général d'aménagement intégré des ressources du milieu forestier de l'île d'Anticosti. Produits forestiers Anticosti inc, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs et Société de la faune et des parcs du Québec, Québec.
- Bergquist J, Örlander G (1998) Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 2. Effect of seedling vigour. *Forest Ecology and Management* 105:295-302.
- Boege K, Marquis RJ (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441-448.
- Brousseau PM, Hébert C, Cloutier C, Côté SD (2013) Short-term effects of reduced white-tailed deer density on insect communities in a strongly overbrowsed boreal forest ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 22:77-92.
- Cardinal E, Martin J-L, Tremblay, J-P, Côté, SD (2012) An experimental study of how variation in deer density affects vegetation and songbird assemblages of recently harvested boreal forests. *Canadian Journal of Zoology* 90:704-713.
- Casabon C, Pothier D (2007) Browsing of tree regeneration by white-tailed deer in large clearcuts on Anticosti Island, Quebec. *Forest Ecology and Management* 253:112-119.
- Chollet S, Martin JL (sous presse) Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi? *Diversity and Distributions*.
- Close DC, Paterson S, Corkrey R, McArthur C (2009) Influences of seedling size, container type and mammal browsing on the establishment of *Eucalyptus globulus* in plantation forestry. *New Forests* 39:105-115.
- Coomes D, Allen R, Forsyth D, Lee W (2003) Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. *Conservation Biology* 17:450 - 459.
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 113-147.
- Dancause A (2008) Le reboisement au Québec. Les Publications du Québec, Québec, Qc.
- Danell K, Bergstrom R, Duncan P, Pastor J Eds. (2006) Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Devine WD, Harrington CA, Leonard LP (2007) Post-planting treatments increase growth of Oregon White Oak (*Quercus garryana* Dougl. ex Hook.) seedlings. *Restoration Ecology* 15:212-222.

Diaz S, Lavorel S, McIntyre SUE, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang WEI, Clark H, Campbell BD (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13:313-341.

Entry JA, Cromack Jr K, Stafford SG (1987) The effect of pH and aluminum concentration on ectomycorrhizal formation in *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Forest Research* 17:865-871.

Environment Canada (1982) Canadian climate normals, temperature and precipitations, 1951-1980, Quebec.

Environment Canada (2006) Climate normals and averages, daily data reports of Port-Menier's station from 1995 to 2005, [Online database].

FAO (2010) Global forest resources assessment 2010: main report. FAO forestry paper 163.

Feeny P (1976) Plant apparency and chemical defense. Dans: Recent advances in phytochemistry. Wallace JW et Mansell RL (eds). Plenum, New York, p 1-40.

Forest Stewardship Council (2002) FSC principles and criteria for forest stewardship. FSC-STD-01-001 (version 4-0) EN. Forest Stewardship Council A.C., Bonn, Germany.

Fritts SH, Carbyn LN (1995) Population viability, nature reserves, and the outlook for gray wolf conservation in North America. *Restoration Ecology* 3:26-38.

Fryxell JM, Packer C, McCann K, Solberg EJ, Saether BE (2010) Resource management cycles and the sustainability of harvested wildlife populations. *Science* 328: 903-906.

Gosse J, Hermanutz L, McLaren B, Deering P, Knight T (2011) Degradation of boreal forests by nonnative herbivores in Newfoundland's national parks: recommendations for ecosystem restoration. *Natural Areas Journal* 31:331-339.

Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250 :26-31.

Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*. 421-425.

Hester AJ, Baillie GJ (1998) Spatial and temporal patterns of heather use by sheep and red deer within natural heather/grass mosaics. *Journal of Applied Ecology* 35:772-784.

Hester AJ, Bergmann M, Iason GR, Moen J (2006) Impact of large herbivores on plant community structures and dynamics. Dans: Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press. Darnell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds), Cambridge, p 97-141.

Hiding D, Tremblay JP, Côté SD (soumis) Ungulate herbivores triggering alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology*.

Hosmer D, Lemeshow S (2000) Applied Logistic Regression. John Wiley & Sons, Inc, New York, NY.

- Ingestad T (1959) Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II. Mineral nutrition of spruce. *Physiology of Plant* 12: 568-593.
- Jobidon R (1992) Measurement of light transmission in young conifer plantation: a technique for assessing herbicide efficacy. *Northern Journal of Applied Forestry* 9:112-115.
- Jobidon R (2000) Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development—a 5-year study. *Forest ecology and management* 130:77–97.
- Jobidon R, Charette L, Bernier PY (1998) Initial size and competing vegetation effects on water stress and growth of *Picea mariana* (Mill.) BSP seedlings planted in three different environments. *Forest Ecology and Management* 103:293–305.
- Jobidon R, Roy V, Cyr G (2003) Net effect of competing vegetation on selected environmental conditions and performance of four spruce seedling stock sizes after eight years in Québec (Canada). *Annals of Forest Science* 60:691-699.
- Kamler J, Homolka M, Barančková M, Krojerová-Prokešová J (2009) Reduction of herbivore density as a tool for reduction of herbivore browsing on palatable tree species. *European Journal of Forest Research* 129:155-162.
- Khattree R, Naik D (2000) *Multivariate Data Reduction and Discrimination with SAS software*. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Kuijper D (2011) Lack of natural control mechanisms increases wildlife–forestry conflict in managed temperate European forest systems. *European Journal of Forest Research* 130:895-909.
- Lamhamedi MS, Bernier PY, Hébert C, Jobidon R (1998) Physiological and growth responses of three sizes of containerized *Picea mariana* seedlings outplanted with and without vegetation control. *Forest Ecology and Management* 110:13-23.
- Lavoie M, Paré D, Bergeron Y (2007) Relationships between microsite type and the growth and nutrition of young black spruce on post-disturbed lowland black spruce sites in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 37:62-73.
- Lefort S (2002) *Habitat hivernal du cerf de Virginie (Odocoileus virginianus) à l'île d'Anticosti*. Mémoire de maîtrise. Université Laval, Québec.
- Lindenmayer D, Hobbs RJ, Montague-Drake R, Alexandra J, Bennett A, Burgman M, Cale P, Calhoun A, Cramer V, Cullen P, Driscoll D, Fahrig L, Fischer J, Franklin J, Haila Y, Hunter M, Gibbons P, Lake S, Luck G, MacGregor C, McIntyre S, Mac Nally R, Manning A, Miller J, Mooney H, Noss R, Possingham H, Saunders D, Schmiegelow F, Scott M, Simberloff D, Sisk T, Tabor G, Walker B, Wiens J, Woinarski J, Zavaleta E (2008) A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecological Letters* 11:78-91.
- Littell RC, Stroup WW, Freund RJ (2002) *SAS for Linear Models*. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.

McKeague JA (1978) Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols. Société canadienne de la science du sol, Pinawa, Manitoba, CA.

Messier C, Tittler R, Kneeshaw DD, Gélinas N, Paquette A, Berninger K, Rheault H, Meek P, Beaulieu N (2009) TRIAD zoning in Quebec: experiences and results after 5 years. *The Forestry Chronicle* 85:885–896.

Miller AM, McArthur C, Smethurst PJ (2006) Characteristics of tree seedlings and neighbouring vegetation have an additive influence on browsing by generalist herbivores. *Forest Ecology and Management* 228:197–205.

Morris DM, MacDonald GB, McClain KM (1990) Evaluation of morphological attributes as response variables to perennial competition for 4-year-old black spruce and jack pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1696–1703.

Newton M, Cole EC, White DE (1993) Tall planting stock for enhanced growth and domination of brush in the douglas-fir region. *New Forests* 7:107–121.

Opio C, Jacob N, Coopersmith D (2000) Height to diameter ratio as a competition index for young conifer plantations in northern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 137:245–252.

Palmer SC., Hester AJ, Elston DA, Gordon IJ, Hartley SE (2003) The perils of having tasty neighbors: grazing impacts of large herbivores at vegetation boundaries. *Ecology* 84:2877–2890.

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

Park A, Wilson ER (2007) Beautiful plantations: can intensive silviculture help Canada to fulfill ecological and timber production objectives? *The Forestry Chronicle* 83:825–839.

Parrotta JA, Turnbull JW, Jones N (1997) Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:1–7.

Payette S, Rochefort L (2001) Les principaux types de tourbières. Dans: *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presse de l'Université Laval. Payette S et Rochefort L, Québec, Qc, Canada, p 38–39.

Potvin F, Beaupré P, Laprise G (2003) The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150-year process. *Écoscience* 4:487–495.

Potvin F, Boots B, Dempster A (2003) Comparison among three approaches to evaluate winter habitat selection by white-tailed deer on Anticosti Island using occurrences from an aerial survey and forest vegetation maps. *Canadian Journal of Zoology* 81:1662–1670.

Potvin F, Breton L (2005) Testing 2 aerial survey techniques on deer in fenced enclosures—visual double-counts and thermal infrared sensing. *Wildlife Society Bulletin* 33:317–325.

Prévost M (1992) Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition: revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec. *Annales des sciences forestières*. p 277–296.

Ripple WJ, Beschta RL (2006) Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. *Forest Ecology and Management* 230:96–106.

Rochette B, Gingras A (2007) Inventaire aérien du cerf de Virginie de l'île d'Anticosti - été 2006. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement de la faune de la Côte-Nord, Québec, Qc, Canada.

Ruel J-C (1992) Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération. Canadian Journal of Forest Research 22:1408-1416.

SAS Institute Inc. (2009) SAS/STAT(R) 9.2 User's Guide. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA. <http://support.sas.com/documentation/cdl/en/statug/63033/HTML/default/viewer.htm#intro_toc.htm>

Saucier J-P, Grondin P, Robitaille A, Gosselin J, Morneau C, Richard P, Brisson J, Sirois L, Leduc A, Morin H, Thiffault E, Gauthier S, Lavoie C, Payette S (2009) Écologie forestière. Dans: Manuel de foresterie. 2e édition. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Éditions Multimondes, Québec, Qc, p 165-316.

Shropshire C, Wagner RG, Bell FW, Swanton CJ (2001) Light attenuation by early successional plants of the boreal forest. Canadian Journal of Forest Research 31:812-823.

South DB, Mason WL (1993) Influence of differences in planting stock size on early height growth of Sitka spruce. Forestry 66:83.

South DB, Mitchell RJ (1999) Determining the « optimum » slash pine seedling size for use with four levels of vegetation management on a flatwoods site in Georgia, USA. Canadian Journal of Forest Research 29:1039-1046.

Speed JDM, Austrheim G, Hester AJ, Mysterud A (2010) Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. Ecology 91:3414-3420.

Stroh N, Baltzinger C, Martin J-L (2008) Deer prevent western red cedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: is there a potential for recovery? Forest Ecology and Management 255:3973-3979.

Thiffault N, Chalifour D, Bélanger L (2013) Enrichment planting of *Picea glauca* in boreal mixedwoods: can localized site preparation enhance early seedling survival and growth? New Forests.

Thiffault N (2004) Stock type in intensive silviculture: A (short) discussion about roots and size. The Forestry Chronicle 80:463-468.

Thiffault N, Roy V (2010) Living without herbicides in Québec (Canada): historical context, current strategy, research and challenges in forest vegetation management. European Journal of Forest Research 130:117-133.

Tilman D (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. The American Naturalist 125 :827-852.

Tremblay J-P, Huot J, Potvin F (2006) Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. Oecologia 150:78-88.

Tremblay J-P, Huot J, Potvin F (2007) Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. Journal of Applied Ecology 44:552-562.

Tremblay JP, Thibault I, Dussault C, Huot J, Côté S (2005) Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternate food sources that preclude density-dependent feedbacks? *Canadian Journal of Zoology* 83:1087-1096.

Tuley G (1985) The growth of young oak trees in shelters. *Forestry* 58:181-195.

Walinga I, van der Lee JJ, Houba VJG, van Vark W, Novozamsky I (1995) *Plant Analysis Manual*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

White TCR (1978) The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33:71-8

Annexe 1 Groups of species encountered during vegetation sampling on tagged balsam fir seedlings (*Abies balsamea*) after 3 growing years in a plantation on Anticosti, Qc, Ca.

Group	Species	Description
Graminoids	Graminae spp.; Carex spp.	Graminoids, typical of browsed areas. Taller species cause light obstruction
Forbs	<i>Taraxacum officinale</i> ; <i>Gnaphalium nordicum</i> ; <i>Urtica dioica</i> ; <i>Rumex acetosella</i> .	Flowering species with basal leaves that are seldom damaged by browsing.
Ferns	<i>Dryopteris disjuncta</i> ; <i>Dryopteris spinulosa</i> ; <i>Osmunda claytoniana</i> ; <i>Onoclea sensibilis</i> .	Cause light obstruction and rarely browsed.
Cirsium and Anaphalis sp.	<i>Cirsium arvense</i> ; <i>Cirsium vulgare</i> ; <i>Anaphalis margaritacea</i> .	Tall flowering species, can cause light obstruction.
Rubus spp.	<i>Rubus idaeus</i> ; <i>Rubus pubescens</i> .	Highly competitive for light, also browsed by deer.
Deciduous seedlings and <i>Chamerion</i> sp.	<i>Betula papyfera</i> ; <i>Dierville Ionifera</i> ; <i>Prunus pensylvanicus</i> ; <i>Sorbus americana</i> ; <i>Chamerion angustifolium</i> .	Species similar in size and shape during the early years. Preferred species, heavily browsed.
Coniferous seedlings	<i>Abies balsamea</i> ; <i>Picea glauca</i> .	Initially non-preferred species that becomes increasingly damaged with the depletion of preferred browse.

*Adapted from Balandier et al. 2006

Annexe 2 Second dispositif combinant des traitements de préparation de sol et d'exclusion de cerfs.

1. Introduction

Après une perturbation naturelle ou une coupe, des mécanismes naturels peuvent limiter l'accès aux ressources nutritives nécessaires à la survie et la croissance des végétaux. Pour contrer une accumulation excessive de matière organique, les travaux de préparation de terrain permettent un amalgame de la matière organique accumulée et du sol minéral. Ils correspondent à une perturbation contrôlée du sol permettant un environnement physique approprié pour la survie et la croissance des espèces désirées. Ils créent des microsites favorables à l'établissement et à la croissance des semis naturels ou plantés (Prévost 1992), de même qu'une modulation de la compétition végétale à proximité.

Nous voulons identifier une intensité optimale de préparation de terrain pour permettre un contrôle de la végétation concurrente et une disponibilité avantageuse de microsites favorables pour le sapin baumier (scarifiage 1 an avant plantation, l'année de plantation ou aucun scarifiage). Notre hypothèse est que le scarifiage augmente l'accessibilité des plants aux cerfs tout en diminuant le niveau de compétition localement et qu'un scarifiage effectué l'année précédant la mise en terre des plants permettra un meilleur compromis entre l'agressivité de la végétation concurrente en place et la visibilité des plants.

1.1. Matériel et méthode

À l'été 2009, nous avons établi un dispositif en 6 blocs comprenant chacun 3 parcelles principales et 2 sous-parcelles (Fig 5.) dans un enclos de gestion dont la densité était estimée à 15-20 cerfs/km² (G. Laprise, comm. pers.). À chaque parcelle principale était aléatoirement attribué un délai de scarifiage (scarifiage un an avant la plantation, l'année de la plantation ou aucun scarifiage). La présence ou absence de broutement se retrouvait en sous-parcelle, avec des zones clôturées de 6 m x 8 m adjacentes à des zones de 20 m x 20 m non-clôturées. Leur position dans la parcelle principale était aléatoire. Dans les parcelles clôturées, 8 plants ont été mis en terre puis marqués et 16 dans les parcelles non-clôturées. Pour éviter un effet de proximité, les plants marqués à l'extérieur des clôtures ont été séparés par des plants tampons non marqués. Des mesures physiologiques ont été prises à chaque année sur les plants marqués, de même que des inventaires de végétation et des mesures de lumière selon les protocoles décrits dans la section matériel et méthode du chapitre 2. La durée de l'expérience étant réduite d'un an par rapport à celle analysée dans l'article, nous ne disposons pas de données à suffisamment long terme pour pouvoir conclure sur la présence ou l'absence d'effet des différents traitements.

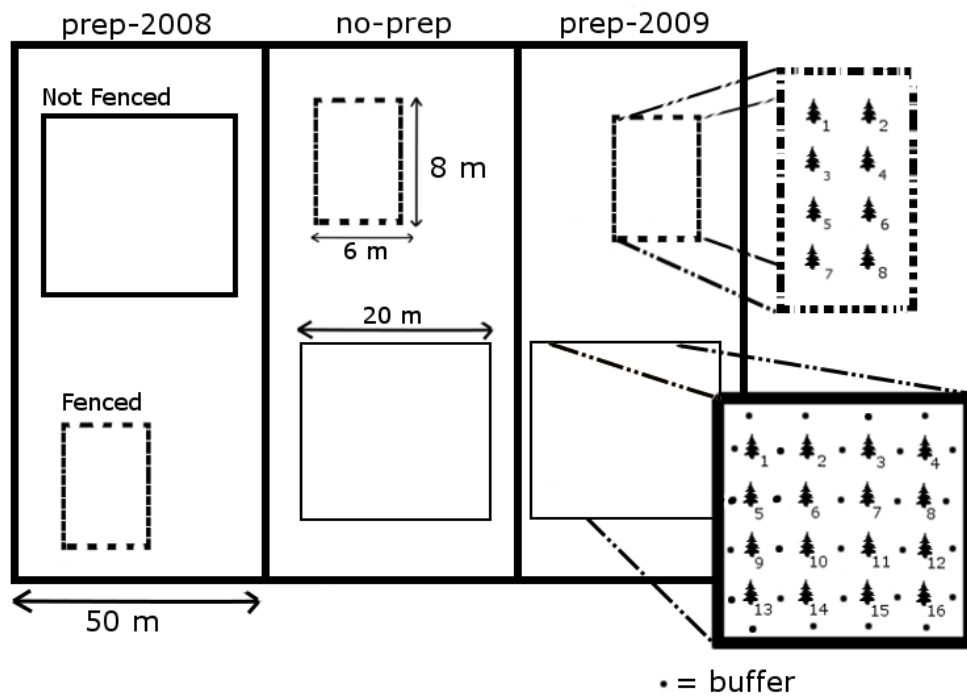


Fig 5. Représentation d'un bloc d'un dispositif expérimental en blocs complets (n=6) avec mesures répétées contenant 472 plants de sapin baumier (*Abies balsamea*) dans un secteur de coupe à l'île d'Anticosti, Qc, Ca. Les parcelles principales réfèrent à des délais de scarifiage et de broustement (2008= 1 an avant la plantation, 2009 = l'année de la plantation, sans-prep= plantation sans scarifiage préalable). Les sous-parcelles sont soit clôturées ou non-clôturées. Les prises de mesures annuelles se sont déroulées en 2009 (l'année de la plantation) et 2010.