



Réponses du bouleau glanduleux au réchauffement climatique et au broutement par le caribou migrateur

Mémoire

Valérie Saucier

Maîtrise en biologie

Maître ès sciences (M.Sc.)

Québec, Canada

© Valérie Saucier, 2014

Résumé

L'objectif de cette étude était d'évaluer les effets du réchauffement climatique (augmentation de température et des nutriments dans le sol) combinés au broutement simulé sur la disponibilité et la qualité du bouleau glanduleux (*Betula glandulosa*), une des ressources alimentaires estivales du caribou migrateur (*Rangifer tarandus*). Le broutement modéré et élevé a diminué la biomasse des feuilles de bouleau. L'augmentation de température a diminué la biomasse et devancé la phénologie, ce qui pourrait éventuellement affecter la synchronisation entre les besoins nutritifs du caribou et la disponibilité du bouleau. L'augmentation en nutriments dans le sol tendait à augmenter la biomasse et la qualité des feuilles, alors que le broutement élevé combiné à l'augmentation des nutriments dans le sol a diminué la concentration en fibres, améliorant la qualité des feuilles de bouleau. La dominance des effets du broutement pourrait n'être que temporaire, puisque les effets du réchauffement climatique sont directionnels et qu'ils pourraient graduellement surpasser les effets du broutement sur les arbustes.

Abstract

The main objective of this study was to assess the effects of climate warming (increased temperature and soil nutrient availability) and simulated browsing on the availability and quality of dwarf birch (*Betula glandulosa*), one of the summer resources of migratory caribou (*Rangifer tarandus*). Moderate and heavy browsing reduced the biomass of dwarf birch leaves. Warming reduced the biomass and advanced the phenology of dwarf birch, potentially affecting the synchrony between caribou nutritive requirements and the availability of dwarf birch. An increase in soil nutrients availability tended to increase the biomass and quality of dwarf birch leaves, while heavy browsing combined to indirect effects of climate warming reduced fiber concentration, improving the quality of dwarf birch leaves. Dominance of browsing effects could be temporary, since climate warming effects are directional and could gradually surpass browsing effects on shrubs.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	v
Table des matières	vii
Liste des tableaux.....	xi
Liste des figures	xiii
Avant-Propos.....	xvii
Introduction générale.....	1
1.1. Changements de la disponibilité des ressources alimentaires des herbivores en réponse aux combinaisons de perturbations abiotiques et biotiques	1
1.1.1. Réchauffement climatique et changement dans l'abondance et la phénologie des ressources alimentaires.....	2
1.1.2. Perturbation biotique par le caribou migrateur sur les ressources alimentaires	3
1.2. Modèle d'étude.....	5
1.3. L'aire d'étude.....	7
1.4. Objectifs et hypothèses	7
1.5. Approche méthodologique	8
1.6. Contributions des différents auteurs.....	10
2. Top-down control from browsing and bottom-up effects of climate warming modify the availability of dwarf birch as forage for migratory caribou	11
Résumé	13

Abstract.....	15
Introduction.....	17
2.1. Material and methods.....	19
Study area.....	19
Experimental design.....	20
Biomass of forage from dwarf birch.....	21
Forage quality.....	21
Phenological responses of dwarf birch.....	22
Statistical analyses.....	22
2.2. Results.....	23
Biomass of forage from dwarf birch.....	23
Forage quality.....	27
Phenological responses of dwarf birch.....	27
2.3. Discussion.....	28
Biomass of dwarf birch.....	29
Forage quality.....	30
Phenological responses of dwarf birch.....	31
2.4. Conclusion.....	32
2.5. Acknowledgements.....	33
Conclusion générale.....	35

Limites de l'étude	36
Implications des changements de disponibilité de la ressource pour le caribou migrateur	39
Avenues de recherche	40
Bibliographie.....	43
Annexe 1. Dispositif expérimental de Baie Déception, Nunavik, Québec	56
Annexe 2. Scripts des analyses présentées dans le chapitre 2.....	58
Analyse de biomasse de feuilles de bouleau et de poacées pour les années 2009 à 2013.....	58
Analyse de phénologie du bouleau pour les années 2010 à 2013	61
Analyse du contenu en protéines des feuilles de bouleau pour 2013	63
Analyse du contenu en fibres des feuilles de bouleau pour 2013	63

Liste des tableaux

Tableau 1. Contribution des auteurs de l'article présenté au chapitre 2	10
Table 2 Average annual climatic conditions in July at Deception Bay, Nunavik, Canada from 2009 to 2013. Numbers within brackets are values of the lower and upper limits of the 95% confidence interval. Temperature data are from CEN (2014), while relative humidity data are from Environment Canada (2014a). Data are from Salluit weather stations.	20
Table 3 Analyses of variance (ANOVAs) testing the effects of fertilization, temperature and browsing pressure on the biomass, phenology, protein and fiber of dwarf birch leaves (<i>Betula glandulosa</i>) in a simulation experiment conducted for 5 years in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, CA. We used ANOVAs to compare the effects of treatments on biomass, protein and fiber, and a MANOVA to analyse phenological stages. We conducted biomass and phenological stages analyses with block as a random factor and year as a repeated measure. For phenology, all effects were tested in interaction with the phenological stages (bud burst, opening of 75% of leaves, leaf senescence). Significant P values (alpha = 0.05) are indicated in bold.	26
Table A1 Positions of each treatment in the plots of the 5 blocks (A to E; see also Fig. A1).	57
Table A2 Dates of application of treatments for each experimental year	57

Liste des figures

Fig. 1 The boxplot distribution of estimated biomass of dwarf birch (*Betula glandulosa*) leaves (g of dry matter) from 3 different browsing pressure simulated in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, Ca. Both moderate and heavy browsing reduced the biomass of dwarf birch leaves. Bottom and top of the boxes denote the 25th and 75th percentiles, respectively, and the bold line within the box is the median. The whiskers show the range of the distribution. The dot in the box is the mean of the distribution and the open circle is an outlier. 24

Fig. 2 Changes in the biomass of poaceae (g of dry matter) from 2 levels of fertilization through 5 years of experimental treatment in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, Ca. Biomass of poaceae increased with time in fertilized and unfertilized plots, although at a lower rate in the later one. Triangles and circles represent raw data of each fertilized and unfertilized plots, respectively. 25

Fig. 3 Estimation of the effect of warming on the phenological development of dwarf birch (*Betula glandulosa*) in a simulation experiment conducted for 5 years in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, Ca. Warming advanced budburst and opening of 75% of leaves in 2011 and advanced opening of 75% of leaves and leaf senescence in 2013. We conducted a multivariate analysis of variance with block (n = 5) as a random factor year as a repeated measurement (see Table 3). The results of leaf senescence for 2010 and 2011 are not shown because too many data were censored. 28

Fig. A1 Experimental design. sample plot, A : Block ID (A to E), S ou N : fertilization treatment (N = with fertilizer, S = without fertilizer), H ou L : temperature treatment (H = increased temperature, L = ambient temperature), 0 ou 1 ou 3 : browsing treatment (0= unbrowsed, 1= 25% browsed and 3 = 75% browsed). 1 to 12 : Position of plots in each block. External fence is composed of 2 horizontal straps of metal to prevent caribou antlers entanglement in the internal quarry fence. 56

*À tous ceux et celles qui m'ont ouvert
les sens à la Nature. Grâce à vous, je
prends encore le temps de m'arrêter et
de m'émerveiller.*

Avant-Propos

Ce mémoire est construit sous la forme d'un article principal en anglais, inséré entre une introduction générale et une conclusion générale en français. En tant que première responsable du projet et étant donné ma contribution au projet (récolte et analyses des données, écriture du mémoire et de l'article), je serai l'auteure principale de l'article au cœur de ce mémoire. La contribution des différents auteurs est résumée dans un tableau à la fin de l'introduction générale.

Ce projet n'aurait pu être possible sans la collaboration et l'implication de plusieurs personnes. Un gros merci à Jean-Pierre Tremblay, mon directeur, pour m'avoir donné l'opportunité de participer à ce projet. Je le remercie pour sa bonne humeur et le temps qu'il a su accorder à mes multiples questionnements, où souvent, j'avais seulement besoin de me vider la tête. Ces heures passées à discuter d'écologie et de concepts m'ont aidé à garder une grande motivation. Je le remercie pour son enthousiasme à vouloir essayer de nouvelles approches ou des nouvelles façons d'aborder des problématiques. Cela m'a permis de voir le projet sous différents angles et de me sortir de ma zone de confort, ce qui a d'autant plus facilité ma compréhension des phénomènes à l'étude. Merci également à Steeve Côté, mon codirecteur, de m'avoir accordé son soutien. Les commentaires en lien avec le projet ont toujours porté à réflexion et m'ont donné les idées nécessaires pour m'améliorer. Nous n'avons pas eu le plaisir d'aller sur le terrain ensemble, mais qui sait, peut-être que ce jour viendra! Merci également à Stéphane Boudreau et Gilles Gauthier qui ont suivi ce projet du début à la fin en acceptant d'examiner ma présentation de projet et ce mémoire.

Merci aux nombreux partenaires de Caribou Ungava, qui par leur contribution financière ont rendu possible cette étude. Dans le désordre, merci au Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG), au Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parcs du Québec, au Fonds de recherche sur la nature et les technologies du gouvernement du Québec, à la Fondation canadienne pour l'innovation, à la Fédération québécoise des chasseurs et pêcheurs, à la Fondation canadienne de la Faune, à l'Année Polaire Internationale, à CircumArctic Rangifer Monitoring and Assessment (CARMA), à la Fédération des pourvoiries du Québec inc., à Xstrata Nickel (maintenant Glencore) – Mine Raglan, à la société Makivik, à First Air, à ArcticNet, à la Conférence régionale des élus de la Baie James,

à Ouranos, à Hydro-Québec, à la Fondation de la faune du Québec, à l'Institut pour la Surveillance et la Recherche Environnementales et à Azimut exploration. Merci également à la corporation Quarqalik landholding de Salluit de nous avoir accueillis sur leurs terres. Un merci particulier à EnviroNord, ainsi qu'à l'Association Universitaire Canadienne d'Études Nordiques en collaboration avec le Bervely and Qamanirjuaq Caribou Management Board, qui m'ont offert leur soutien sous forme de bourses.

Mon expérience de terrain a été exceptionnelle, tout d'abord grâce aux installations, sans mentionner les employés de la Mine Raglan. Joël Pagé, notre contact, qui a toujours manifesté son intérêt pour notre projet, en prenant même le temps de venir nous visiter sur les lieux de l'expérience pour poser quelques questions. Le service de l'environnement (Vincent, Frédéric, Monica, Christine, Anthony, Pier-Luc, Jonathan) qui nous a parrainés et qui ont facilité nos réservations pour les vols et les séjours. Merci au service de santé d'avoir pris soin de moi, alors que je couvais un virus dont on ne connaît toujours pas la nature. Véronique, merci de m'avoir fait prendre conscience que, visiblement, je ne buvais jamais assez d'eau! Merci à tous les Baie-Déceptionniens qui nous ont hébergés et nourris en plus de nous faire passer des soirées hors du commun. Merci à Michel, Michel et Nancy pour m'avoir concocté un délicieux gâteau pour mon anniversaire. Merci à Clément et Alain d'avoir été d'une aide précieuse pour des questions logistiques. Merci à Daniel, pour les soirées Bingo et pour les prix de présence durant nos présentations! Merci à Yves, Jean-Yves, Jean, Benoît, Michel, François et tous ceux que j'aurais pu oublier pour votre bonne humeur et pour ces soirées à discuter et chanter. Merci à Moustache pour les nombreux bonbons-remonte-moral, pour les histoires d'Afrique, pour avoir dompté les lemmings qui mettaient des roches dans nos bottes et pour nous avoir servi de guide pour la visite du port. Vous avez tous une place bien spéciale dans mes souvenirs.

Comment passer à côté de ces deux acolytes qui ont pris la chance de passer tout leur été avec moi, sans trop me connaître à prime abord. Jade Boulanger-Pelletier, même si tu as fini l'été en étant «débile de la bulle», je tiens à te remercier encore et encore de m'avoir aidé, mais également d'avoir été toujours aussi rayonnante après 7 semaines sur le terrain. J'ai aimé discuter avec toi et je te remercie pour ton soutien moral, quand j'avais pu l'air de trop savoir où je m'en allais. Dalie Côté-Vaillancourt, tu as été une tribue digne des «Tundra

Games». Je me suis retrouvée à pleinement profiter de cet été «frette» et pluvieux. Merci d'avoir gardé ton regard curieux face à cet environnement si différent tout au long de l'été, ça m'a permis de continuer à m'émerveiller. Merci à toutes les deux d'avoir été aussi ouvertes à la folie qui parfois m'habite et de m'avoir fait passer deux étés mémorables. J'espère pouvoir continuer à vous voir. Merci également à ceux qui sont venus passer quelques semaines avec nous sur le terrain, Brett Allen Campeau et Frédéric Dulude-de-Broin. Frédéric, merci pour ces discussions philosophiques sur un monde idéal et pour ta débrouillardise.

J'aimerais aussi remercier Marie-Claude Martin, coordonatrice de laboratoire. Merci de m'avoir guidé parmi tous ces appareils. Merci pour tes conseils et tes petites formations qui m'ont permis de mener à termes les analyses que j'avais à faire. Merci à Dalie d'avoir patiemment numérisé des centaines de feuilles de bouleau glanduleux et de les avoir pesées maintes et maintes fois. Merci à Alain Brousseau, du CEF, qui s'est occupé des analyses chimiques avec très peu d'échantillon. Merci à Gaétan Daigle, consultant en statistique, qui m'a évité bien des maux de tête avec la programmation et les différentes options statistiques. Merci d'avoir veillé à ce que tout soit «statistiquement légal» et d'avoir pris le temps de t'assurer que je comprenais ce que tu me proposais et ce qui était programmé.

Merci à toute l'équipe de Caribou Ungava, Maël Le Corre, Alice-Anne Simard et Emilie Champagne qui sont venus prêter main forte sur le terrain. Emilie, merci pour tes conseils, pour ton aide avec tout ce qui concerne l'électronique et de m'avoir légué un projet avec un protocole bien ficelé. Sans ma gang de bureau, je pense que j'aurais trouvé les journées plus longues. Sébastien Lavoie, merci pour tes conseils, pour tes relectures, pour ces discussions matinales qui me permettaient de me tenir à jour sur l'actualité ou encore de me sentir moins seule dans les aléas de la vie des études graduées. Alice-Anne, merci pour les tapes dans le dos quand j'en avais besoin et de ton soutien quand on avait l'impression de partir à la dérive statistique. J'aimerais aussi remercier les membres du laboratoire Côté, pour les discussions du vendredi midi ou celles qui avaient lieu au point d'eau. Merci à mes compagnons de congrès. Merci à Amélie Drolet et Michaël Bonin pour leurs visites à mon bureau, pour les nombreuses lectures de textes et pour avoir toujours le mot qui fait sourire. Vous avez une bonne humeur contagieuse. Un gros merci également à Sonia de Bellefeuille et Caroline Hins,

les professionnelles de recherche pour leur aide avec les problèmes techniques et administratifs. Sans vous, j'aurais eu beaucoup de mal à m'y retrouver.

Je ne peux passer à côté de mes amis et ma famille qui ont été d'un grand soutien tout au long de mon projet. Merci à vous d'avoir «trippé» autant que moi devant les photos et les histoires de terrain et d'avoir suivi mes péripéties avec mon blogue. Merci à ma famille, vous avez su être intéressés et me questionner sur mon projet, même parfois me donner des pistes de réflexion ou des idées de titres de présentation. Merci d'avoir cru en moi. Merci à Tommy. Je ne crois pas que j'aurais assez de place pour écrire toutes les choses pour lesquelles je te suis reconnaissante. Merci d'être dans ma vie et de prendre soin de moi, même quand je suis à l'autre bout de la province.

Finalement, merci à toutes ces instructrices de Yoga de m'avoir donné les outils pour limiter mes maux de dos après plusieurs heures par jour à me pencher au dessus des arbustes.

Introduction générale

Messier et al. (1988) ont émis l'hypothèse que lorsque les niveaux de population sont élevés, les caribous migrateurs (*Rangifer tarandus*) sont généralement régulés par la disponibilité des ressources estivales. La disponibilité de ces ressources est cruciale pour la reconstitution de la masse corporelle et la croissance des caribous (Gunn & Skogland 1997). La synchronisation entre la disponibilité de ressources alimentaires riches en protéines et la demande nutritionnelle du caribou pourrait être compromise par le réchauffement climatique (Post & Forchhammer 2008). Post *et al.* (2008a) ont démontré que cette désynchronisation affectait le recrutement des faons au Groenland. Ce phénomène a été proposé comme un facteur contribuant à expliquer le déclin circumpolaire simultané des troupeaux de caribous et de rennes (Vors & Boyce 2009). La connaissance des réponses des plantes arctiques consommées par le caribou aux perturbations engendrées par le réchauffement climatique et par le caribou lui-même est donc fondamentale à notre compréhension de la dynamique des populations de cet herbivore nordique.

1.1. Changements de la disponibilité des ressources alimentaires des herbivores en réponse aux combinaisons de perturbations abiotiques et biotiques

L'environnement arctique a une productivité primaire faible à cause du faible nombre de degrés-jour de croissance des plantes et de la faible disponibilité des nutriments tel l'azote (Nadelhoffer *et al.* 1992). La faible disponibilité des nutriments est en partie le fait de la présence de pergélisol qui limite l'activité biologique des sols et conséquemment la décomposition de la matière organique et la minéralisation de l'azote (Nadelhoffer *et al.* 1992). Ainsi, les plantes ont une croissance lente et une concentration en composés secondaires généralement élevée, à cause du faible rapport azote/carbone favorisant la formation de phénols et de terpènes (Bryant, Chapin & Klein 1983; Nybakken, Sandvik & Klanderud 2011). Face au réchauffement climatique, les réponses de la végétation arctique varient spatialement et temporellement (Elmendorf *et al.* 2012), entre autres à cause des variations dans la structure de l'écosystème (Nadelhoffer *et al.* 1992). Par exemple, selon les changements d'humidité du sol, la composition spécifique des communautés végétales sera différente

(Elmendorf *et al.* 2012). Les grands herbivores arctiques ont à s'ajuster à ces variations dans la disponibilité de leurs ressources alimentaires (Adams & Dale 1998; Post & Forchhammer 2008).

1.1.1. Réchauffement climatique et changement dans l'abondance et la phénologie des ressources alimentaires des herbivores

L'augmentation des températures atmosphériques a déjà pour effet d'augmenter l'abondance des arbustes arctiques tels les saules (*Salix* spp.), l'aulne (*Alnus crispa* Ait.), le bouleau nain (*Betula nana* L., Sturm, Racine & Tape 2001; Sturm *et al.* 2005; Olofsson *et al.* 2009) et le bouleau glanduleux (*B. glandulosa* Michx; Ropars & Boudreau 2012). Cette augmentation de la strate arbustive change la composition spécifique des communautés végétales et crée une nouvelle dynamique de compétition pour les ressources du sol (Nybakken, Sandvik & Klanderud 2011), puisque la température et l'azote sont des facteurs limitant la croissance végétale (Nybakken, Sandvik & Klanderud 2011). Une hypothèse proposée par Sturm *et al.* (2005) suggère que le réchauffement climatique augmente la densité des arbustes en allongeant la saison de croissance (Arft *et al.* 1999; Myers-Smith *et al.* 2011). Les arbustes augmentent l'épaisseur du couvert de neige (Sturm *et al.* 2005), ce qui garde la température du sol plus élevée (DeMarco, Mack & Bret-Harte 2011) qu'aux endroits où les arbustes sont absents. Ainsi, le dégel de la couche active est plus rapide au printemps, car moins d'énergie est requise pour réchauffer le sol. L'augmentation de la température du sol favorise une activité microbienne plus intense (Borner, Kielland & Walker 2008; DeMarco, Mack & Bret-Harte 2011), ce qui favorise la minéralisation de l'azote et augmente la disponibilité des nutriments (Nybakken, Sandvik & Klanderud 2011). Cette augmentation des nutriments facilite la colonisation et la croissance des arbustes (DeMarco, Mack & Bret-Harte 2011; Nybakken, Sandvik & Klanderud 2011), ce qui contribue à augmenter davantage le couvert végétal arbustif.

L'allongement de la saison de croissance induite par le réchauffement climatique pourrait hâter le développement phénologique des plantes (Post *et al.* 2008a), puisque la température est un facteur environnemental clé de la phénologie végétale (Arft *et al.* 1999; Borner, Kielland & Walker 2008). En général, les herbivores migrants suivent la progression phénologique de leurs ressources alimentaires dans le but de maintenir un apport alimentaire de qualité (Post *et*

al. 2008a; Sawyer & Kauffman 2011). La qualité d'une plante, définie par sa concentration en protéines (azote), en fibres et en composés secondaires (Van Soest 1994) est généralement plus élevée en début qu'à la fin de la saison de croissance (Mårell, Hofgaard & Danell 2006; Doiron, Gauthier & Lévesque 2014). Une variation de la longueur de la saison de croissance, ou dans la période pour atteindre les différents stades phénologiques des plantes, pourrait affecter la qualité des ressources alimentaires au moment où les besoins nutritionnels du caribou sont les plus élevés (Laycock & Price 1970; Cebrian, Kielland & Finstad 2008), ce qui pourrait éventuellement influencer leur dynamique de population (Post & Forchhammer 2008).

L'hypothèse de synchronisation/désynchronisation (traduction libre de match/mismatch hypothesis; Stenseth 2002) suggère que si la période critique (ex. : début de la lactation) pour le consommateur a lieu en même temps que le moment où la disponibilité et la qualité des ressources sont les plus grandes, les besoins nutritifs du consommateur sont alors synchronisés avec la disponibilité la plus élevée de la ressource. Par conséquent, une variation du climat qui aurait des impacts différents sur les ressources alimentaires végétales et les herbivores, pourrait provoquer une désynchronisation entre la disponibilité de la ressource et les besoins nutritionnels du consommateur (Stenseth 2002; Post *et al.* 2008a), surtout si le consommateur est une espèce migratrice (Stenseth 2002). Moins le consommateur est en mesure de s'adapter aux changements de phénologie de ses ressources, plus la désynchronisation augmentera (Durant *et al.* 2007). Cette désynchronisation pourrait nuire au recrutement chez le caribou en modifiant la période d'accès à une nourriture de qualité (Post *et al.* 2008a).

1.1.2. Perturbation biotique par le caribou migrateur sur les ressources alimentaires

Bien qu'une augmentation de la strate arbustive en réponse au réchauffement climatique ait été répertoriée dans plusieurs régions subarctiques et arctiques, certains sites ne démontrent pas d'augmentation de l'abondance des arbustes (Sturm, Racine & Tape 2001; Plante *et al.* 2014). Il a été suggéré que l'augmentation de température pourrait induire un assèchement du sol et contrevenir à l'expansion des arbustes en diminuant la disponibilité en eau (Myers-Smith *et al.* 2011). D'autres études ont également suggéré que les grands herbivores pourraient contrecarrer l'augmentation de la strate arbustive (Olofsson *et al.* 2009; Ravolainen *et al.*

2011; Plante *et al.* 2014). Par exemple, le broutement sélectif des grands herbivores peut changer la composition locale des espèces (Pajunen, Virtanen & Roininen 2012). Pajunen *et al.* (2012) ont démontré une augmentation du couvert arbustif au sein d'exclos, ce qui a réduit l'abondance des cryptogames et de certaines autres plantes vasculaires. De plus, si le broutement est intense, il peut diminuer la taille des végétaux visés limitant leur capacité à faire compétition aux autres plantes pour les ressources limitantes (Tanentzap & Coomes 2012), telles l'azote, la lumière et l'apport en eau (Danell *et al.* 2006).

L'augmentation des nutriments dans le sol induite par l'augmentation de la vitesse des cycles biogéochimiques pourrait augmenter la qualité de la ressource pour les herbivores en augmentant la concentration en protéines de la plante (Weih & Karlsson 2001). Cependant, une augmentation de la croissance peut entraîner une dilution de l'azote par rapport aux composés de structure et donc, réduire rapidement l'apport d'azote qui était disponible (Doiron, Gauthier & Lévesque 2014). De plus, suite à un épisode de broutement, la plante perd une partie de ses réserves d'azote et de phosphore disponibles à court terme, puisque les feuilles constituent une structure de stockage des réserves (Bryant, Chapin & Klein 1983). Par contre, le broutement ralenti le processus de lignification en interrompant le développement de la plante, tout en favorisant la croissance de nouvelles feuilles (Laycock & Price 1970). Les plantes peuvent adopter différentes stratégies de résistance au broutement, dont la tolérance. La tolérance est liée à la variation génétique et à la capacité du développement chez la plante (Hester *et al.* 2006), ou encore au type et à la distribution de l'herbivorisme (Rosenthal & Kotanen 1994). Par exemple, le chiendent du désert (*Agropyron desertorum*) est capable de se remettre rapidement d'un épisode de broutement modéré par le remplacement continu de ses ramets qui sont génétiquement et physiologiquement semblables au plant mère (Olson & Richards 1988). Ainsi, certaines espèces sont capables de tolérer de fortes pressions de broutement et peuvent compenser rapidement pour les pertes subies (Tanentzap & Coomes 2012).

La compensation est un mécanisme de tolérance au broutement qui induit une réponse végétale sous forme de croissance et/ou de reproduction chez les plantes (Danell, Bergström & Edenius 1994). Après 2 ans de simulation de broutement il semble que le bouleau glanduleux démontre une sous-compensation sous un fort broutement et une compensation

égale sous un broutement modéré durant l'été (Champagne 2012). Dans le même ordre d'idées, le saule démontrerait une compensation égale sous un broutement d'été modéré et une sous-compensation sous un broutement élevé des jeunes branches (Guillet & Bergström 2006). Le mécanisme de compensation pourrait assurer une stabilité dans la disponibilité des ressources alimentaires, malgré le retrait de biomasse exercé par le broutement. Par contre, si la pression de broutement est trop élevée, il est possible que la disponibilité des ressources soit réduite (Manseau, Huot & Crête 1996).

1.2. Modèle d'étude

Le caribou occupe un rôle central dans l'écosystème arctique, puisqu'il module la structure des communautés végétales et soutient les niveaux trophiques supérieurs (Bergerud, Luttich & Camps 2008). De plus, les communautés autochtones nordiques lui attribuent des valeurs culturels et socioéconomiques, notamment par la chasse de subsistance (Côté *et al.* 2012).

Les deux troupeaux de caribous migrateurs qui occupent la région du Nunavik/Nunatsiavut sont le troupeau Rivière-aux-Feuilles (TRF) et le troupeau Rivière George (TRG) qui sont soumis à de fortes variations de densité (Côté *et al.* 2012). Les données historiques suggèrent qu'au cours des derniers 200 ans, ces deux troupeaux ont connu des périodes de rareté et de surabondance (Boudreau *et al.* 2003; Bergerud, Luttich & Camps 2008; Couturier *et al.* 2009). Le TRG comptait 820 000 caribous \pm 100 000 en 1993 (Couturier *et al.* 1994), alors qu'en 2014 seulement 14 200 individus \pm 700 ont été recensés (V. Brodeur, communication personnelle). Le TRF comptait 1 190 000 individus \pm 560 000 en 2001 (Couturier *et al.* 2004) et 430 000 \pm 99 000 en 2011 (V. Brodeur, communication personnelle).

Au début du printemps (début juin), les caribous arrivent sur les aires de mise bas ont leurs jeunes, puis y débutent l'élevage des faons (Taillon *et al.* 2012). Les aires de mise bas sont caractérisées par de hauts plateaux où le couvert de neige est de plus de 40% et où peu de ressource alimentaire sont disponible (Bergerud, Luttich & Camps 2008). Les premières semaines suivant la naissance du faon, ce dernier est complètement dépendant des réserves corporelles de sa mère (Taillon, Barboza & Côté 2013). Le développement post-natal du faon est peu lié à la disponibilité des plantes fourragères à cette période (Taillon, Barboza & Côté 2013). L'écart entre le moment de la mise bas et le pic d'azote peut être vu comme une

désynchronisation fonctionnelle, qui assure au jeune une période de croissance suffisante avant le départ en migration. Par contre, une fois sur les aires d'estivage quelques jours plus après la mise bas, la femelle dépend des ressources alimentaires disponibles pour combler 7 mois de déficit en protéines (Gerhart *et al.* 1996). Du début du mois de juillet jusqu'à la mi-septembre, les caribous se déplacent sur leur aire d'estivage (Taillon *et al.* 2012). Au cours de cette période la femelle est encore en période de lactation (Taillon *et al.* 2011; Taillon *et al.* 2012). La femelle produit son lait en utilisant les protéines contenues dans la végétation (Côté *et al.* 2012). Les conditions qui prévalent durant la lactation sont cruciales pour la reproduction puisqu'elles affectent la croissance et la survie du faon (Cebrian, Kielland & Finstad 2008). La survie du faon repose sur la masse corporelle de sa mère qui détermine la masse corporelle du faon à la naissance, mais également sur la masse corporelle du faon après le sevrage qui est influencée par les ressources disponibles pendant la lactation (Taillon *et al.* 2012). Les mâles dépendent aussi de la quantité et de la qualité des ressources alimentaires estivales pour atteindre une masse corporelle maximale pour le rut qui aura lieu à l'automne (Côté *et al.* 2012).

Messier *et al.* (1988) suggèrent qu'à haut niveau de population, les populations de caribous seraient régulées par la disponibilité des ressources alimentaires estivales, notamment le saule, le bouleau et les poacées (Pajunen, Virtanen & Roininen 2012). Dans le Nord du Québec, le bouleau est dominant dans le régime alimentaire estival du caribou migrateur à des niveaux de population élevés (52% du régime alimentaire à Kuujuaq; Crête, Huot & Gauthier 1990). À la fin des années 1980, les fortes densités de caribous du TRG ont réduit l'abondance du bouleau au sein de l'aire d'estivage (Manseau, Huot & Crête 1996). Au début de l'été, le bouleau a une digestibilité élevée et une forte concentration en protéines (Klein 1990).

Une altération de l'habitat due aux fortes pressions de broutement en interaction avec le réchauffement climatique pourrait modifier les relations entre le caribou et son habitat d'été. Une réduction de la disponibilité des ressources estivales pourrait diminuer le taux de gestation (Messier *et al.* 1988; Manseau, Huot & Crête 1996). La fécondité chez les caribous migrants est étroitement liée avec la masse de la femelle à l'automne (Adams & Dale 1998), qui dépend principalement de la disponibilité des ressources alimentaires dans l'aire

d'estivage (Bergerud, Luttich & Camps 2008). Joly et al. (2011) avancent que plusieurs mécanismes pourraient affecter les caribous suite au réchauffement climatique. Parmi ces mécanismes, une modulation dans la disponibilité des ressources alimentaires a été suggérée (Post & Forchhammer 2008), mais également un devancement dans la migration printanière qui limiterait l'écart entre leur arrivée sur l'aire d'estivage et le pic d'abondance de la disponibilité des ressources (Sharma, Couturier & Côté 2009).

1.3. L'aire d'étude

L'aire d'étude correspond à une partie de l'aire d'estivage du troupeau Rivière-aux-Feuilles (Couturier *et al.* 2004). Le dispositif expérimental est situé près de la Baie Déception (62°06'12"N, 74°33'36"W) à 23 km du port de la mine de nickel Glencore-Raglan au Nunavik, Québec, Canada. La région est caractérisée par des affleurements rocheux, du sol minéral et très peu de sol organique (Agriculture and Agri-Food Canada 2013), ce qui résulte en un milieu sec. La végétation est caractéristique du domaine de la toundra arctique herbacée (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune 2003), principalement composée de poacées (ex. *Calamagrostis lapponica* Wahlenb.), de cypéracées (ex. *Carex* spp.), de mousses, mais également d'arbustes nains (ex. *B. glandulosa* et *Salix* spp.; Walker et al. 2005) .

1.4. Objectifs et hypothèses

Notre objectif consiste à évaluer l'effet du réchauffement climatique en lien avec la pression de broutement par le caribou migrateur sur la phénologie et la disponibilité des ressources végétales dans la toundra arctique herbacée. Les effets du réchauffement climatique dont il est question pour chacune des hypothèses sont l'augmentation de température (effet direct), et l'accélération des cycles biogéochimiques qui augmentera la disponibilité en azote (simulation des effets indirects du réchauffement). Nous avons émis l'hypothèse que le broutement par le caribou peut limiter les effets du réchauffement climatique sur le bouleau glanduleux. Nous avons prédit une diminution de la biomasse de feuilles de bouleau suite au broutement, indépendamment du réchauffement et de la fertilisation. Suite à une pression de broutement chronique durant 5 années consécutives, nous ne nous attendons pas à une compensation par les bouleaux. Nous avons également prédit que l'augmentation des

nutriments du sol favoriserait une amélioration de la qualité nutritionnelle des feuilles de bouleau, tout comme le broutement qui contribue à maintenir les feuilles à un stade juvénile (feuilles plus jeunes). Enfin, nous avons prédit que les effets directs et indirects du réchauffement climatique avanceraient le développement phénologique du bouleau.

1.5. Approche méthodologique

Pour tester l'hypothèse ci-haut mentionnée nous avons utilisé une expérience de simulation mise en place à l'été 2009. Nous avons utilisé 5 blocs (12 x 26 x 1,5 m) clôturés de manière à exclure le caribou. L'expérience comportait 2 niveaux de fertilisation en nutriments (sans addition et avec addition d'azote) représentant les parcelles primaires. Les parcelles secondaires correspondaient à 12 parcelles de 4 x 4 m dans chacun des blocs. Ces parcelles secondaires comportaient 2 niveaux de température (ambiante et augmentée de 0,9°C à l'aide de serres ouvertes) et 3 pressions de broutement (0, 25 et 75% des ramilles disponibles broutées) disposées aléatoirement (Annexe 1).

L'implantation d'un dispositif expérimental en milieu naturel permet l'atteinte de résultats plus réalistes des variables mesurées, mais comporte le désavantage d'être soumis à des sources de variations non contrôlées comme les variations environnementales (pluie, vent, ennuagement, etc). L'avantage d'une exclusion totale du caribou par des exclos permet de contrôler les deux pressions de broutement appliquées (25% et 75% des ramilles disponibles broutées). La simulation du broutement est une méthode efficace dans l'étude des effets du broutement (Bergström & Edenius 2003), puisqu'elle permet d'isoler ses effets des autres perturbations, comme le piétinement.

La simulation des effets directs du réchauffement climatique a été effectuée à l'aide de serres ouvertes qui agissent comme une trappe à énergie solaire (Marion *et al.* 1997). Cependant, les serres ouvertes, si elles sont installées à l'année, peuvent agir comme trappe à neige et ainsi augmenter l'humidité du sol (Marion *et al.* 1997). Pour éviter ces effets indésirables, nous avons retiré les serres ouvertes à chaque fin d'été, vers la fin août, pour les réinstaller au printemps suivant, une fois la neige fondue. La simulation des effets indirects du réchauffement climatique a consisté à augmenter la température et la disponibilité en nutriments dans le sol par le dépôt d'urée sous forme de granules (voir Zamin & Grogan

2012). Les parcelles simulant une augmentation de la disponibilité en nutriments ont reçu une dose élevée d'azote (10 g N m^{-2}) pour les années 2009 à 2011, pour assurer une assimilation rapide des nutriments (Chapin *et al.* 1995; Bret-Harte *et al.* 2001; Bret-Harte *et al.* 2008), et une dose plus faible (1 g N m^{-2}) pour les années 2012-2013 pour éviter une sursaturation du sol en azote (Zamin & Grogan 2012).

1.6. Contributions des différents auteurs

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

	V. Saucier	S. D. Côté	E. Champagne	J.-P. Tremblay
Conception du projet		X	X	X
Financement		X		X
Mise en place du design expérimental		X	X	X
Prise de données	X		X	
Analyse statistique et interprétation	X			X
Rédaction	X			
Révision	X	X	X	X
Approbation finale	X	X	X	X

2. Top-down control from browsing and bottom-up effects of climate warming modify the availability of dwarf birch as forage for migratory caribou

Valérie Saucier, Steeve D. Côté, Emilie Champagne and Jean-Pierre Tremblay¹

Département de biologie, Centre d'Études Nordiques et Caribou Ungava, Université Laval

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

valerie.saucier.3@ulaval.ca, steeve.cote@bio.ulaval.ca, emilie.champagne.2@ulaval.ca, Jean-Pierre.Tremblay@bio.ulaval.ca

¹ Centre d'Études de la Forêt, Université Laval

2405 Rue de la Terrasse, Pavillon Abitibi-Price, Québec, QC, Canada G1V 0A6

Sera soumis à Functional Ecology

Résumé

Les populations de caribous migrateurs (*Rangifer tarandus*) abondantes pourraient être régulées par l'abondance des ressources sur leur aire d'estivage. Le réchauffement climatique pourrait augmenter l'abondance des ressources par un gain dans la productivité des arbustes. Cependant, certains facteurs comme le broutement pourraient tamponner l'augmentation du couvert arbustif. De plus, le réchauffement climatique devance la saison de croissance des plantes, ce qui favoriserait un avancement de la phénologie des plantes. Un avancement de plusieurs jours de la phénologie des plantes pourrait affecter la synchronie entre les besoins du caribou migrateur et la disponibilité des ressources. Notre objectif consistait à évaluer les effets du réchauffement climatique en interaction avec la pression de broutement sur la disponibilité d'une ressource estivale du caribou migrateur, le bouleau glanduleux (*Betula glandulosa*). Nous avons simulé les effets directs du réchauffement climatique par des serres et les effets indirects par de la fertilisation en interaction avec le broutement (0, 25 et 75% des ramilles disponibles broutées) sur le bouleau glanduleux pendant 5 années consécutives. Les pressions de broutement modérée et élevée ont diminué la biomasse des feuilles de bouleau de 14% et 34%, respectivement. L'augmentation de température a diminué la biomasse et avancé la phénologie des feuilles de bouleau de 4 et 7 jours pour 2 années où ces stades étaient tardives dans parcelles témoins. L'augmentation des nutriments dans le sol n'a pas augmenté la biomasse, mais a augmenté la qualité des feuilles de bouleau de 2%. Ces résultats suggèrent que le broutement pourrait contrecarrer les effets du réchauffement climatique en réduisant l'abondance de la ressource. Cependant, la dominance des effets du broutement pourrait être temporaire, puisque les effets du réchauffement climatique sont directionnels et globaux, ce qui pourrait graduellement surpasser les effets du broutement sur les arbustes.

Abstract

At high population level, migratory caribou (*Rangifer tarandus*) could be regulated by forage abundance on their summer range. Climate warming may be changing forage abundance by increasing productivity and colonization of erect and dwarf shrubs. Browsing by large herbivores, however, could be limiting the growth of shrubs in some arctic regions. Moreover, climate warming is also extending the growing season of plants. Warmer and longer growing seasons could advance phenological events, potentially affecting the match between nutritional requirements of migratory caribou and resource availability. Our objective was to assess the combined effects of direct and indirect simulated climate warming with browsing by migratory caribou on forage biomass, phenology and quality of one of the summer resource of migratory caribou, *Betula glandulosa*. We simulated direct and indirect effects of climate warming in interaction with 3 levels of summer browsing (0, 25 and 75% of available twigs browsed) on dwarf birch during 5 consecutive years. Moderate and heavy browsing reduced the biomass of dwarf birch leaves by 14% and 34%, respectively. Warming advanced the opening of leaves of 4 and 7 days in years when these stage were later than the median of the 5 years of our study in the control plots. Increase in soil nutrient availability did not increase biomass, but increased the quality of dwarf birch leaves by 2%. These results suggest that browsing could counteract climate warming effects by reducing forage biomass. Dominance of browsing effects, however, could be temporary since the effects of climate warming are directional and global, which could gradually surpass browsing effects on shrubs.

Introduction

In arctic and subarctic ecosystem, the annual net primary productivity is limited by the low temperatures that limit the availability of soil nutrients, due to slow biogeochemical activity in cold soils (Nadelhoffer *et al.* 1992). In such conditions, herbivores can also exert a strong top-down control, potentially forcing ecosystem into alternate regimes (Oksanen *et al.* 1981; Jefferies, Jano & Abraham 2006; Bråthen *et al.* 2007). Our understanding of the interactive effects of climatic, edaphic and biotic factors on primary and secondary production is limited due to the large number of links and retroactive feedbacks involved (Myers-Smith *et al.* 2011).

At high population level, migratory caribou (*Rangifer tarandus*) could be regulated by the availability of summer forage (Messier *et al.* 1988). Forage availability in early summer is crucial for the reconstitution of body mass and growth of caribou (Gunn & Skogland 1997); females rely on the protein content of forage to restore their body condition (Klein 1990), and produce milk (Taillon, Barboza & Côté 2013), which calves rely on for their growth (Cebrian, Kielland & Finstad 2008; Post *et al.* 2008a). From fall to the following spring, caribou forage mainly on lichens that are low in protein, yet highly digestible (Klein 1990), leading to a negative protein balance for ca. 7 months a year (Gerhart *et al.* 1996). The match between the availability of protein-rich forage and peak nutritious demands for caribou could be jeopardized by climate warming (Post & Forchhammer 2008). A mismatch could decrease the recruitment of calves (Post *et al.* 2008a), and potentially contribute to the synchronous decline of most caribou herds around the arctic circle (Vors & Boyce 2009). The responses of key plant species to combined effects of browsing and climate warming thus appears fundamental to our understanding of population dynamics of migratory caribou.

One of the most evident impacts of climate warming in arctic and subarctic ecosystems is the densification of erect shrubs (Myers-Smith *et al.* 2011; Elmendorf *et al.* 2012; Ropars & Boudreau 2012). Erect deciduous shrubs, such as willows (*Salix* spp.) and dwarf birches (*Betula glandulosa* Michx. and *B. nana* L.), can be dominant resources in the summer diet of migratory caribou when populations are high (Crête, Huot & Gauthier 1990; Klein 1990). Although, *B. glandulosa* is high in triterpenes and could be less digestible than other resources (Bryant *et al.* 2014), its protein content when leaves open is higher than many other plants

(Klein 1990). The erected structure of shrubs alters the microhabitat conditions by trapping snow. A deeper cover of snow insulates soils underneath shrubs (Sturm *et al.* 2005), and together with the addition of deciduous litter (Shaver *et al.* 2001), can increase microbial activity, accelerate nutrient cycling and thus, increase the availability of soil nutrients leading to a positive feedback on shrubs growth (Sturm *et al.* 2005). Another impact of warmer temperature is plant phenological changes due to the earlier onset of the growing season (Stenseth 2002; Post *et al.* 2009). Populations of migratory caribou are closely related to plant phenology, mainly because calf growth depends on protein-rich forage (Post & Klein 1999). An advance by several days in plant phenology, for a migratory species such as caribou, could lead to a mismatch between the availability of protein-rich forage and peak nutritious demands (Post *et al.* 2008a; Gauthier *et al.* 2013), which could eventually decrease the recruitment of calves (Post & Forchhammer 2008).

Although climate warming could increase the biomass of forage, recent studies provided experimental evidences that arctic herbivores can counteract the increase in the abundance of shrubs (Olofsson *et al.* 2009; Ravolainen *et al.* 2011). Plante *et al.* (2014), for example, proposed that the apparent inertia in shrub cover in part of the summer range of the Rivière-aux-feuilles caribou herd in northern Québec, inferred by comparisons of photographs over a 38 year-period, could be associated with the heavy browsing pressure sustained when the herd reached over 600 000 individuals. Reduction of forage availability due to overgrazing have been reported elsewhere (Skogland 1983; Evans 1996; Manseau, Huot & Crête 1996). The effect of herbivory on phenological stages such as bud burst, opening of leaves or leaf senescence, has yet to be quantified, because most studies have focused on the phenological stages of flowering and fruiting (Diaz, Acosta & Cabido 1994; Brody & Irwin 2012). While flowering and fruiting are important because of their role on plant fitness, the timing of bud burst, opening of leaves and leaf senescence are linked to the availability and quality of summer forage for herbivores. Independently of browsing, shifts in the phenological development of plants influence their quality because composition of plants change over the growing season: N concentration decreases while fiber content increases (Laycock & Price 1970; Manseau & Gauthier 1993; Mårell, Hofgaard & Danell 2006). Yet, it is unclear how climate warming together with browsing will affect forage quality. Warming has been shown to decrease, increase or have no effect on N concentration of summer forage (Turunen *et al.*

2009; Doiron, Gauthier & Lévesque 2014) and to increase lignification of plant cells (Van Soest 1994). On the other hand, herbivory can improve forage quality by stimulating growth of new leaves that are high in N and low in fiber content, hence increasing forage nutritional quality (Laycock & Price 1970).

Here, we report the results from a 5-years simulation experiment investigating the direct (warming) and indirect effects (warming and fertilization) of climate warming in interaction with herbivory on the availability (i.e. biomass, phenology and forage quality) of leaves from *B. glandulosa* (hereafter dwarf birch) in the summer range of the Rivière-aux-Feuilles caribou herd. We hypothesised that browsing by caribou can counteract the effect of climate warming on dwarf birch leaves through a decrease in the biomass of leaves even under warming and/or fertilization. Higher soil nutrient availability could improve the nutritional quality of birch as would do browsing if it contributes to maintain birches in a juvenile stage. The direct and indirect effects of climate warming are expected to advance the phenological development of dwarf birch leaves.

2.1. Material and methods

Study area

Our study site was located near Deception bay (62.08'41" N, 74.41'52" O), Nunavik, Québec, Canada. This site is located within the summer range of the Rivière-aux-Feuilles migratory caribou herd (Taillon, Festa-Bianchet & Côté 2012). This area is mainly characterized by rocks and mineral soil (Agriculture and Agri-Food Canada 2013). The surficial material of this area is composed of till veneer (Fulton 1995) and is underlain by continuous permafrost. The vegetation of the arctic herbaceous tundra bioclimatic region (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune 2003) is essentially composed of bryophytes, poaceae (mainly *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm., *Hierochloë alpina alpina* (Sw. ex Willd.) Roem. & Schult, and *Eriophorum angustifolium* subsp. *angustifolium* Honck.), evergreen shrubs (mainly *Vaccinium vitis-idaea* L. and *Vaccinium uliginosum* L.) and deciduous shrubs (mainly *B. glandulosa* and *Salix* spp.; Walker *et al.* 2005). Mean temperatures of 7°C and precipitations of 150 to 200 mm were recorded in summer for the period 1961 to 2010 (June to August; Environment Canada 2014b; see Table 2).

Table 2 Average climatic conditions in July at Deception Bay, Nunavik, Canada from 2009 to 2013. Numbers within brackets are values of the lower and upper limits of the 95% confidence interval. Temperature data are from CEN (2014), while relative humidity data are from Environment Canada (2014a). Data are from Salluit weather stations.

Variables	2009	2010	2011	2012	2013
Temperature (°C)	12.5 (12.1; 12.9)	10.3 (10.0; 10.6)	10.1 (9.7; 10.4)	9.6 (9.3; 9.9)	8.1 (7.8; 8.5)
Total thawing degree-days (June-July-August) ¹	753	801	759	815	566
Relative humidity (%)	50 (47; 52)	77 (74; 79)	74 (71; 77)	83 (80; 85)	80 (78; 82)

¹Sum of degree-days above 0°C

Experimental design

In 2009, we implemented a simulation experiment to manipulate direct and indirect effects of climate warming (increases in temperature only or temperature and soil nutrient availability, respectively) in interaction with caribou browsing pressure on dwarf birch leaves. The split-plot experimental design included 2 levels of fertilization (unfertilized and fertilized) in main plots where we randomly allocated 2 levels of temperature (increased and ambient) crossed with 3 levels of summer caribou browsing (0%, 25% and 75% of available shoots stripped of their leaves; an available shoot was defined as a distal twig ≥ 5 cm and ≤ 12 cm following Manseau (1996)), resulting in twelve 4 x 4 m plots. We chose unequal levels of summer caribou browsing because we suspected a non-linear response at the extreme of the browsing treatment on the dependent variables (Leik 1997). We replicated the factorial combination of the 3 treatments in 5 blocks where caribou were excluded by 12 x 26 x 1.5 m wire fences. We cutted trenches between plots to isolate birch clones. All blocks were located on a south-west facing hill dominated by dwarf birch (slope between 1% and 11%; see Champagne, Tremblay & Côté 2012 for details on orientation of the block and snow depth accumulation). We fertilized

plots located downslope, to limit runoff toward unfertilized plots, with 10 g N m⁻² in 2009 to 2011 in the form of granular urea at the beginning of bud burst in early June (Appendix 1) following the experiment of Toolik Lake, Alaska (Chapin *et al.* 1995; Bret-Harte *et al.* 2001; Bret-Harte *et al.* 2008). We reduced the fertilization to 1 g N m⁻² in 2012-2013 to represent a more realistic N addition in the soil induced by climate warming (Zamin & Grogan 2012). We used hexagonal open top chambers (OTCs) to simulate warming following the protocol of the International Tundra Experiment (Henry & Molau 1997; Marion *et al.* 1997; see Appendix 1). We measured the temperature of the active layer at 5 cm beneath soils surface in OTCs and ambient plots using temperature data loggers (Hobo Pendant Temperature Data Loggers 64K-UA-002-64, ©Onset Computer Corporation, Bourne, MA, United States). The average soil temperature increase in OTCs was 0.9°C ± 0.2 in July. We applied the browsing treatment to all distal twigs in a 1 x 1 m subplot within plots when 75% of birch leaves had opened, which approximately corresponds to the moment when caribou was observed stripping ramets (See Appendix 3; Bergerud, Luttich & Camps 2008).

Biomass of forage from dwarf birch

We estimated the biomass of dwarf birch leaves and Poaceae in the subplots in early August of each year using the point intercept method with 25 systematic points within a 75 x 75 cm frame (Jonasson 1988; Bråthen & Hagberg 2004). To validate the method, we correlated the number of intercepts on dwarf birch leaves and Poaceae with their dry biomass ($R^2 = 0.80$ and 0.78 , respectively) in 55 plots from which these species were destructively harvested following application of the point intercept protocol. We then used the regression of biomass against point intercept obtained with these plots to estimate the biomass from the number of points intercepted (dwarf birch leaves biomass = 1.4 ± 0.1 [number of intercepts] - 0.8 ± 4 ; Poaceae biomass = 1.05 ± 0.08 [number of intercepts] + 1 ± 2).

Forage quality

In August 2013, we collected leaf samples from dwarf birch to estimate forage quality. We dried leaves at 45°C until constant mass and milled them at 0.05 cm (Ultra Centrifugal Mill ZM200 ©Retsch, Haan, Germany). We estimated nitrogen content in milled leaves solubilised with the wet oxidation procedure of Parkinson & Allen (1975), and processed them with a flow

injection analyzer (Quikchem 4000, Zellweger Analytics Inc., Lachat Instruments Division, Milwaukee, WI, United States). We estimated leaf fiber content using a neutral-detergent fiber (NDF) analysis (ANKOM Fiber Analyser 200, ANKOM Technology). NDF analysis separates the fiber residuals after digestion, essentially cell-wall constituents and lignin (Van Soest 1994).

Phenological responses of dwarf birch

We tracked the phenological responses of dwarf birch in each subplot every 3 days from June to August 2010 to 2013. We used 3 discrete stages of dwarf birch phenological development: bud burst, opening of 75% of leaves and leaf senescence. The onset of a stage corresponded to the first observation of a plant at that stage in each plot (Molau 1997). Bud burst was used as an indication of the beginning of the plant growing season. The opening of 75% of leaves was associated with the peak of consumption by caribou (Bergerud, Luttich & Camps 2008). Leaf senescence was associated with a decrease in forage quality.

Statistical analyses

We used linear mixed models (MIXED procedure; SAS Institute 2008c) to examine the effects of fertilization, temperature, browsing, year and all interactions between these variables included as fixed effects on the biomass of birch leaves and poaceae. We conducted biomass and phenological stages analyses with block as a random factor and year as a repeated measure (see Table 3). We analyzed the effect of fertilization, temperature, browsing, year and all interactions between these variables on the date of occurrence of 3 phenological stages of dwarf birch using multivariate analysis of variance (MANOVA; MIXED procedure; SAS Institute 2008c). For the phenology analysis, we adjusted alpha levels using a Bonferroni adjustment of significant effects. We analyzed the effects of the treatments on N and fiber content of birch leaves using the same procedure as for the biomass, without year because samples were only taken in 2013. For all analyses, we visually assessed homogeneity of variance and the normality of residuals. We applied square root transformations when required. When effects were the same between raw and transformed data, we used raw data to conduct analyses (Conover 1999). We conducted mean comparisons with polynomial contrast whenever year was involved (CONTRAST statement; SAS Institute 2008a) for biomass and else used least

square means (LSMEANS statement; SAS Institute 2008b). Data are presented as untransformed ($\bar{x} \pm 95\%$ CL). All statistical analyses were performed with SAS 9.3 (SAS Institute 2012) with $\alpha = 0.05$.

2.2. Results

Biomass of forage from dwarf birch

Independently of all other treatments, heavy browsing reduced the biomass of birch leaves by 34% compared to unbrowsed plots ($t_{40} = 4.97$, $P < 0.0001$, Table 3, Fig. 1) and by 20% compared to moderately browsed plots ($t_{40} = 3.04$, $P = 0.004$). Moderate browsing also tended to reduce the biomass of birch by 14% compared to unbrowsed plots ($t_{40} = 1.93$, $P = 0.06$, **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Warmed plots had 13% less biomass of dwarf birch leaves than plots under ambient temperature ($35 \text{ g} \pm 3$ vs. $40 \text{ g} \pm 3$; Table 3) and did not increase the biomass of Poaceae ($30 \text{ g} \pm 7$ vs. $36 \text{ g} \pm 7$; $F_{1,40} = 2.91$, $P = 0.1$). Fertilization did not increase the biomass of birch leaves, however, the biomass of Poaceae increased with time in fertilized and unfertilized plots, although at a lower rate in the later one (N x Y: $F_{4,190} = 17.9$, $P < 0.0001$; Fig. 2).

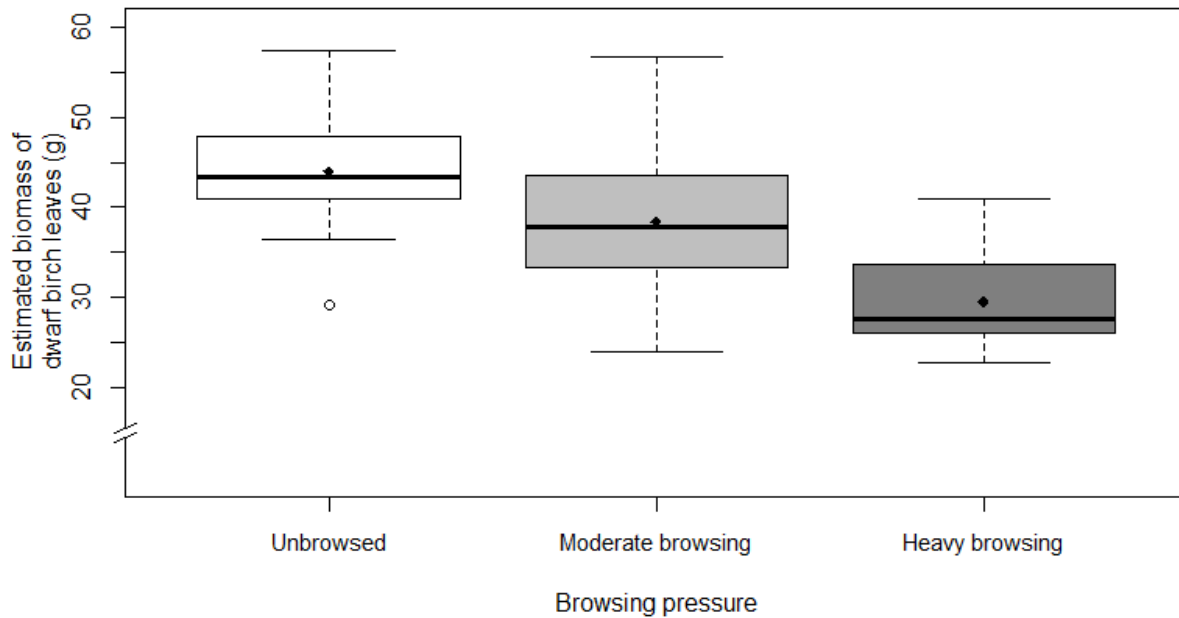


Fig. 1 The boxplot distribution of estimated biomass of dwarf birch (*Betula glandulosa*) leaves (g of dry matter) from 3 different browsing pressure simulated in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, Ca. Both moderate and heavy browsing reduced the biomass of dwarf birch leaves. Bottom and top of the boxes denote the 25th and 75th percentiles, respectively, and the bold line within the box is the median. The whiskers show the range of the distribution. The dot in the box is the mean of the distribution and the open circle is an outlier.

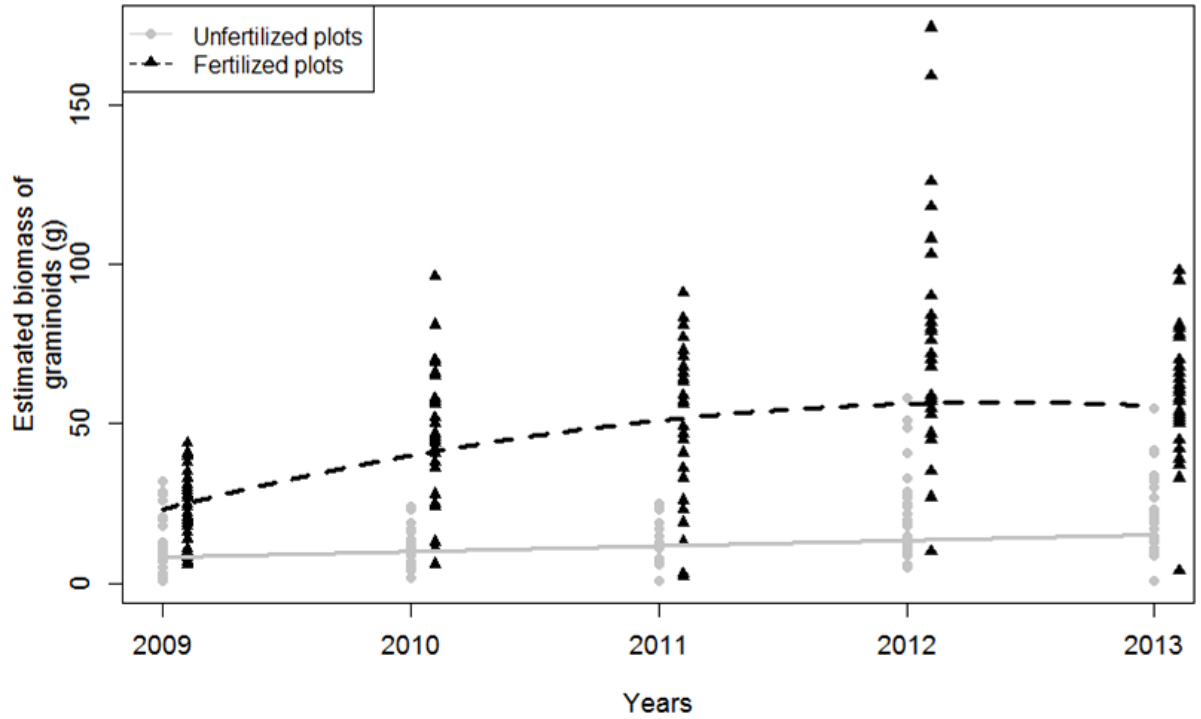


Fig. 2 Changes in the biomass of Poaceae (g of dry matter) from 2 levels of fertilization through 5 years of experimental treatment in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, Ca. Biomass of Poaceae increased with time in fertilized and unfertilized plots, although at a lower rate in the later one. Triangles and circles represent raw data of each fertilized and unfertilized plots, respectively.

Table 3 Analyses of variance (ANOVAs) testing the effects of fertilization, temperature and browsing pressure on the biomass, phenology, protein and fiber of dwarf birch leaves (*Betula glandulosa*) in a simulation experiment conducted for 5 years in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, CA. We used ANOVAs to compare the effects of treatments on biomass, protein and fiber, and a MANOVA to analyse phenological stages. We conducted biomass and phenological stages analyses with block as a random factor and year as a repeated measure. For phenology, the dependent variable is the julian day and all effects were tested in interaction with the phenological stages (bud burst, opening of 75% of leaves, leaf senescence). Significant P values (alpha = 0.05) are indicated in bold.

	Biomass			Protein content			Fiber content			Phenology		
	df	F ratio	P value	df	F ratio	P value	df	F ratio	P value	df	F ratio	P value
Nitrogen (N)	1,4	4.56	0.10	1,4	12.35	0.02	1,4	0.87	0.40	3,12	0.92	0.46
Browsing (B)	2,40	12.57	<0.0001	2,39	1.01	0.38	2,35	1.26	0.30	6,24	0.87	0.53
N x B	2,40	1.13	0.33	2,39	0.14	0.87	2,35	0.22	0.80	6,24	1.68	0.17
Temperature (T)	1,40	4.78	0.03	1,39	0.03	0.86	1,35	2.06	0.16	3,12	18.98	<0.0001
N x T	1,40	0.23	0.63	1,39	1.45	0.24	1,35	5.07	0.03	3,12	1.31	0.32
T x B	2,40	0.27	0.76	2,39	1.32	0.28	2,35	0.47	0.63	6,24	0.62	0.71
N x T x B	2,40	0.19	0.82	2,39	0.16	0.86	2,35	4.65	0.02	6,24	0.84	0.55
Year (Y)	4,191	3	0.02							7,28	530.66	<0.0001
N x Y	4,191	1.95	0.10							7,28	1.38	0.25
B x Y	8,191	1.46	0.17							14,56	0.79	0.68
N x B x Y	8,191	1.5	0.16							14,56	1.53	0.13
T x Y	4,191	1.45	0.22							7,28	13.85	<0.0001
N x T x Y	4,191	0.94	0.44							7,28	1.83	0.12
T x B x Y	8,191	0.62	0.76							14,55	1.26	0.26
N x T x B x Y	8,191	0.41	0.92							14,47	0.63	0.83

Forage quality

At the end of the last growing season, fertilization was the only experimental treatment that increased the protein content in birch leaves (fertilized: $20.0\% \pm 0.8$ vs. unfertilized: $18.0\% \pm 0.8$; Table 3). The fiber content of birch leaves in heavily browsed plots, fertilization decreased the fiber content of leaves under simulated warming (fertilized: $17\% \pm 1$ vs. unfertilized $19\% \pm 1$, $t_{35} = -3.00$, $P = 0.005$) but increased it at ambient temperature (fertilized: $20\% \pm 1$ vs. unfertilized: $18\% \pm 1$, $t_{35} = 2.54$, $P = 0.02$). In unbrowsed and moderately browsed plots the fiber content was similar independently of temperature and fertilization levels (Table 3; unbrowsed: $F_{3,35} = 1.18$, $P = 0.3$; moderately browsed: $F_{3,35} = 0.06$, $P = 0.98$; interval of values $18\% \pm 1$ to $20\% \pm 1$).

Phenological responses of dwarf birch

Simulated warming was the only treatment that advanced the phenological development of dwarf birch leaves in 2011 and in 2013 (Table 3; Fig. 3). In 2011, bud burst was advanced by 2 days in warmed plots ($t_{28} = 6.61$, $P < 0.0001$) and opening of 75% of leaves was advanced by 4 days ($t_{28} = 5.28$, $P < 0.0001$; Fig. 3). In 2013, opening of 75% of leaves was advanced by 7 days ($t_{28} = 8.79$, $P < 0.0001$) and leaves senescence was advanced by 5 days ($t_{28} = 4.71$, $P < 0.0001$; **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). No effects were detected in 2010 and 2012.

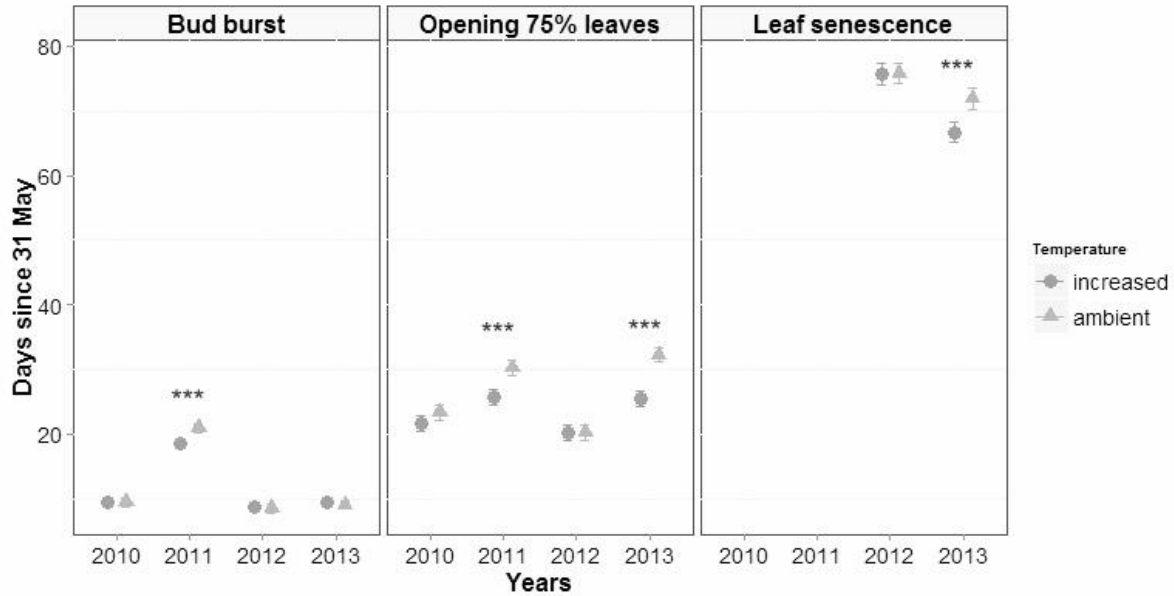


Fig. 3 Estimation of the effect of warming on the phenological development of dwarf birch (*Betula glandulosa*) in a simulation experiment conducted for 5 years in the arctic tundra at Deception Bay, Nunavik, Ca. Warming advanced budburst and opening of 75% of leaves in 2011 and advanced opening of 75% of leaves and leaf senescence in 2013. We conducted a multivariate analysis of variance with block ($n = 5$) as a random factor year as a repeated measurement (see Table 3). The results of leaf senescence for 2010 and 2011 are not shown because too many data were missing.

2.3. Discussion

As predicted, our results suggest that browsing is the dominant factor affecting dwarf birch leaf biomass, independently of warming and fertilization. Furthermore, heavy browsing pressure in interaction with indirect effects of climate warming decreased the fiber content of dwarf birch leaves, supporting the idea that browsing and climate warming could interact and improve the nutritional quality of dwarf birch leaves. As predicted, simulated warming advanced the phenological development of dwarf birch but only in years when bud burst or opening of leaves were later than the median of the 5 years of our study in control plots, thus reducing inter-annual variability instead of increasing it. Overall, our experiment provides robust evidence of interactions between heavy browsing by caribou and climate warming on the availability of dwarf birch.

Biomass of dwarf birch

The top-down effect of browsing was the dominant factor affecting the biomass of dwarf birch compared to the bottom-up effects of warming and fertilization. Recent studies indicate that browsing by herbivores could limit the expansion of dwarf shrub (Manseau, Huot & Crête 1996; Olofsson *et al.* 2009; Plante *et al.* 2014). Removal of leaves on 75% of available twigs likely corresponds to heavy browsing conditions encountered at very high population level. After 5 years of moderate browsing, birch could apparently not sustain the compensatory response reported after 2 years by Champagne *et al.* (2012).

We expected that browsing would counteract the positive effect of warming on the biomass of erect shrubs (Myers-Smith *et al.* 2011). Our simulation of climate warming with OTC, however, lead to a 13% reduction in the biomass of dwarf birch leaves in opposition with the implicit prediction that warming should increase the primary production of dwarf shrubs. This counterintuitive result could be attributed to an indirect effect of the warming treatment. The average soil temperature increase in OTC's was $0.9^{\circ}\text{C} \pm 0.2$ in July, but on warm days we measured temperature increases up to $6^{\circ}\text{C} \pm 1$ that could have increased evapotranspiration, thus reducing soil moisture (Marion *et al.* 1997). Considering the dry conditions of our study area, soil moisture could have become limiting, reducing the growth of dwarf birch (Dunne, Harte & Taylor 2003).

Some studies have suggested that the largest responses in terms of increased biomass were observed under simultaneous additions of N and phosphorus (Elser *et al.* 2007; Zamin & Grogan 2012). Our fertilization by N did not increase the biomass of birch leaves but could have unbalanced the soil N: P stoichiometry, because P fertilizer was not added and P is also limited in tundra ecosystems, thus reducing the biomass response of birch (Elser *et al.* 2007; Zamin & Grogan 2012). Alternatively, Zamin and Grogan (2012) have also suggested that *Betula* could be unresponsive to realistic small changes in the availability of soil nutrient, since no apical stem growth was observed after 6 years of low level N addition in their study. Poaceae are known to benefit from fertilization (Aerts, Cornelissen & Dorrepaal 2006) and responded accordingly in our study area. A shift in dominance from dwarf shrub to Poaceae would likely change the nutritional value of forage available to caribou (Klein, Harte & Zhao

2007). Although Poaceae are commonly used as a forage for caribou, especially in spring, their protein content is lower than in dwarf shrub leaves in early summer, when caribou have their highest nutrient requirements (Klein 1990). Yet, an increase in Poaceae could likely be a transient successional stage if shrubs start to respond to improved growing condition and overgrow and eventually shade the ground layer (Chapin *et al.* 1995).

Forage quality

The estimated protein content in leaves of dwarf birch at the end of the growing season in unfertilized plots is similar to the estimates of Manseau (1996; 18% at the end of the growing season). As expected, fertilization increased the protein content of leaves of dwarf birch by 2%. Van Heerwaarden *et al.* (2003) showed that *B. nana* had a higher N resorption proficiency under N fertilization. Since N resorption proficiency is increased under high soil nutrient availability and N content in leaves decreases throughout the growing season, it is likely that the 2% difference we found could be underestimating the difference of protein content in leaves during early summer when the nutritional requirements of caribou reach a peak. Because nitrogen is considered a limited nutrient in caribou forage and caribou are experiencing high energetic costs of lactation and growth (Lavigne & Barette 1992), an increase of 2% in protein content in summer forage could contribute to meet caribou high nutritional requirements (Klein 1990).

Herbivory is often associated with an increase in forage quality, probably because it prevents fiber accumulation while stimulating the growth of new leaves (Laycock & Price 1970). Our study showed that an increase in forage quality, by a reduction of 2% in fiber concentration, would only occur under heavy browsing pressure combined with indirect effects of climate warming. Our conclusions about the quality of forage, however, are limited by the period of sampling. We did not measure the quality of leaves when caribou were observed stripping ramets but at the end of the growing season because our experimental design did not allow destructive sampling. Since N concentration decreases while fiber content increases over the growing season (Laycock & Price 1970; Mårell, Hofgaard & Danell 2006), it could be inappropriate to draw conclusions about the quality of forage at the moment of the highest needs of caribou. Furthermore, intra-sample variability of the fiber concentration of *B. glandulosa* leaves may be between 0.6 and 2.8% (Manseau 1996), thus a 2% reduction in

fibre could be biologically non significant. Reindeer in Svalbard has been reported to select feeding patches based on quantity rather than quality (Van der Wal *et al.* 2000), thus forage quality could be equally or less important than forage quantity (Mårell, Hofgaard & Danell 2006), although an increase in forage quality could reduce feeding time to meet nutritional requirements (Hume 1989).

Phenological responses of dwarf birch

A delay in the phenological development of leaves of birches could also influence their nutritional quality (Doiron, Gauthier & Lévesque 2014). As predicted, simulated warming advanced the timing of bud burst, opening of leaves and senescence but only in years when these stages were later than the median of the 5 years of our study in control plots. Wolkovich *et al.* (2012) suggested that bud burst advances in experiments are underestimated compared to observational data, because the latter integrates the complex effects of all the interactions among climate warming and its variability. This could explain why bud burst was advanced by only 2 days in our study, and only in 2011. There is evidence for a strong synchronization between the timing of parturition and plant emergence in caribou (Post *et al.* 2003). Yet, (Taillon, Barboza & Côté 2013) showed that the first few weeks following birth in early June, female caribou use body protein stores to ensure a constant supply of nitrogen for milk production thus buffering the effect of a trophic mismatch. Metabolic weaning could begin at 15-20 days and continue until 40-45 days (Lavigne & Barette 1992). From this point, females must restore their body reserves following 7 months of negative protein balance (Gerhart *et al.* 1996). Survival of the calf is dependent on its weight at birth, a biodemographic parameter determined by the mass of the mother, but also on its mass at weaning that is influenced by the resources available during lactation and after weaning (Taillon *et al.* 2012). The phenological stage of the opening of 75% of leaves thus corresponds to the beginning of the metabolic weaning and peak consumption by caribou (Bergerud, Luttich & Camps 2008), consequent with the observation that leaves are then high in protein and low in fiber (Klein 1990).

The advances of 4 days in 2011 and 7 days in 2013 for the opening of 75% of leaves are lower than the advance of 10 days reported by Post and *al.* (2008b) in Greenland that have been shown to reduce the recruitment of calves (Post *et al.* 2008a). The advance observed in our

study contributed to the reduction of inter-annual variability in dwarf birch phenology. We also observed an advance in the senescence of birch leaves of 5 days in 2013. Conclusions on the effect of these changes on the trophic mismatch between caribou and their food resources would, require data on the reproductive phenology of caribou and temporal dynamic of nitrogen in forage, and ideally on the recruitment of calves at the same place and time.

2.4. Conclusion

Heavy browsing pressure was the strongest driver of birch production in our study. Browsing pressure at the landscape scale is dependent on the size and spatial distribution of caribou herds. Population dynamics and space use of caribou are highly variable in time (See Vors & Boyce 2009; Taillon, Festa-Bianchet & Côté 2012), thus providing birch with windows of opportunity to recuperate from browsing. Interestingly, the situation may be different with semi-domesticated reindeer where populations are often maintained at high density and where dwarf birches are less defended, because of their lack in toxic secondary compounds (Bryant *et al.* 2014) leading to persistent impact on shrub growth (Ravolainen *et al.* 2011). Warming and fertilization had lower effect sizes in our study but since climate warming is directional, it can gradually affect shrub growth. Changes in the composition of plant communities in the long term could thus have stronger effects on the nutritional ecology of caribou. Moreover, changes in the structure of birch could also reduce their use by large herbivores such as migratory caribou (Christie *et al.* 2014).

In dry regions of the arctic such as our study area, the biomass of forage could be reduced with climate warming, while the quality of forage would increase. It also seems that up to a certain limit, warming could contribute to reduce yearly variation in phenological development of plants by advancing stages important for caribou such as leaf opening. On a longer term, earlier spring and longer growth period could lead to asynchrony between plant development and nutritional needs of caribou as shown elsewhere (Post & Forchhammer 2008). Our study confirms the strong top-down effect of herbivory in interactions with edaphic and climatic factors on caribou forage, but there is still a need to investigate how these factors influence the composition of arctic plant communities and consequently forage availability for caribou.

2.5. Acknowledgements

V. S. received scholarships from Caribou Ungava, EnviroNord, Association of Canadian Universities for Northern Studies and the Beverly and Qamarniqjuak management board. This project is part of the Caribou Ungava research program (<http://www.caribou-ungava.ulaval.ca/en/accueil/>) funded by Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs au Québec, ArcticNet, Fonds de recherche du Québec nature et technologies, Hydro Québec, Xstrata Nickel (now Glencore), Fédération des pourvoiries du Québec inc., Fédération québécoise des chasseurs et pêcheurs, First Air, Makivik Corporation, CircumArctic Rangifer Monitoring and Assessment (CARMA), International Polar Year, Canada Foundation for Innovation, Institute for Environmental Monitoring and Research, Fondation de la Faune du Québec, Ouranos, and the Canadian Wildlife Federation. We are particularly indebted to Glencore -Raglan Mine for their collaboration, logistic support and the continuous use of their infrastructures. The Quarqalik landholding corporation of Salluit welcomed our team on their land. Thanks to Raglan Mine employees, S. Lavoie, E. Champagne, M. LeCorre, A.-A. Simard, A. Drolet, M. Bonin, G. Daigle, M.-C. Martin, A. Brousseau, B. A. Campeau, and especially J. Boulanger-Pelletier, D. Côté-Vaillancourt and F. Dulude-de-Blouin for their help with field work. We are grateful to C. Hins and S. De Bellefeuille for logistical help and to A. Drolet, M. Bonin, and S. Lavoie for reviewing an earlier version of this manuscript.

Conclusion générale

Une expérience en milieu naturel sur les effets directs et indirects du réchauffement climatique en interaction avec le broutement nous a permis d'évaluer les changements dans la disponibilité d'une des ressources alimentaires d'été du caribou migrateur en réponse aux modulations de ces facteurs. Les résultats de l'étude démontrent que des pressions de broutement modérées et élevées ont diminué la biomasse de feuilles de bouleau glanduleux disponible. De plus, nous avons démontré une diminution de la biomasse des feuilles de bouleau sous des conditions d'augmentation de température et une absence d'augmentation de la biomasse de feuilles du bouleau sous traitement de fertilisation. Puisque la diminution de biomasse est plus importante sous le traitement de broutement que sous les traitements de réchauffement climatique directs et indirects, ces résultats supportent notre première prédiction qui stipulait que le broutement diminuerait la biomasse de feuilles de bouleau, indépendamment du réchauffement et de la fertilisation. Les résultats d'une étude précédente au même site suggèrent que la compensation sous broutement modéré est observée après deux ans (Champagne, Tremblay & Côté 2012). Nos résultats démontrent que la capacité à compenser pour les pertes de tissus s'estomperait après 5 ans de traitement de broutement.

Notre deuxième prédiction était que l'augmentation des nutriments du sol et le broutement favoriseraient une amélioration de la qualité nutritionnelle des feuilles de bouleau. Le pourcentage de protéines brutes retrouvées dans les feuilles de bouleau a augmenté sous une augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol, alors que le pourcentage de fibres a diminué sous les effets indirects du réchauffement climatique et du broutement élevé, ce qui supporte en partie cette prédiction sur la qualité. Par contre, le broutement élevé en conditions ambiantes (sans simulation de réchauffement ou d'augmentation de disponibilité de nutriments dans le sol) a également diminué le pourcentage de fibres, donc a augmenté la qualité des feuilles de bouleau. Notre étude démontre que le réchauffement climatique direct et indirect, ainsi que le broutement peuvent modifier la qualité des ressources alimentaires d'été du caribou.

Notre troisième prédiction était que les effets directs et indirects du réchauffement climatique avanceraient le développement phénologique du bouleau, ce qui réduirait la qualité des

feuilles comme ressource alimentaire. L'augmentation de température a avancé certains stades phénologiques du bouleau, mais seulement pour les années 2011 et 2013, ce qui supporte en partie cette prédiction. Les années avec un avancement phénologique sont celles qui ont eu le moins de degrés-jours de dégel. Ainsi, notre traitement d'augmentation de température a pu fournir les quelques degrés de plus pour permettre le développement plus précoce des stades au cours des années ayant une saison de croissance plus courte.

Limites de l'étude

L'implantation d'un dispositif expérimental en milieu naturel permet une simulation plus réaliste des variables mesurées, en optimisant la capacité de manipuler les facteurs d'intérêt comme les pressions de broutement appliquées. Par contre, l'addition de traitements au-delà de 2, bien qu'augmentant le réalisme de l'expérience diminue considérablement les probabilités de trouver un effet statistiquement significatif pour l'un ou une combinaison de traitements (Leuzinger *et al.* 2011).

Notre dispositif n'excluait pas les lemmings (*Lemmus trimucronatus*) qui peuvent eux aussi exercer une pression de broutement et moduler les réponses des plantes en diminuant l'abondance d'arbustes comme le bouleau nain (Olofsson *et al.* 2009). À défaut de pouvoir contrôler les visites des lemmings et puisque leur impact induit probablement un bruit dans les données, nous avons pris des relevés de leurs activités au sein de nos parcelles. Tout au long de l'étude, seulement une parcelle a été gravement affectée par le broutement des lemmings. Par contre, cet impact n'a pas justifié que cette parcelle soit retirée des analyses, les résultats étant les mêmes avec ou sans cette parcelle. Les lagopèdes des saules (*Lagopus lagopus*) ou le lagopède des rochers (*Lagopus muta*) peuvent aussi affecter les arbustes (Pajunen, Virtanen & Roininen 2012). Une étude de Tape *et al.* (2010) a démontré que les lagopèdes réduisent la hauteur des arbustes et altèrent leur structure. Cependant, l'intensité de cette perturbation est grandement liée à la couverture de neige qui protège les arbustes l'hiver (Tape *et al.* 2010). La couverture de neige à notre site pour le mois de mars 2010 oscillait entre 1 et 63 cm (E. Champagne, données non-publiées), ce qui suggère que certains dommages auraient pu être faits aux arbustes durant l'hiver. Par contre, suite à notre suivi

annuel de la dessiccation et de la prédation hivernale, aucune observation de dommages majeurs par le lagopède n'a été relevée.

Tel qu'utilisé dans plusieurs études (Elser *et al.* 2007; Zamin & Grogan 2012), nous avons simulé une augmentation des nutriments dans le sol à l'aide d'une fertilisation à l'azote. Zamin et Grogan (2012) ont démontré que la stoichiométrie du rapport azote : phosphore exerce un contrôle fondamental dans la limitation de la croissance des arbustes (Elser *et al.* 2007). Ainsi, notre traitement de fertilisation à l'azote aurait pu déséquilibrer le rapport azote : phosphore du sol et ainsi ne pas représenter une augmentation réaliste des nutriments dans le sol. Ce faisant, la limitation en phosphore aurait pu limiter la réponse en croissance du bouleau.

Nous avons simulé une augmentation de température à l'aide des serres ouvertes. Par contre, cette augmentation de température est dépendante de la température ambiante et du pourcentage d'ensoleillement, puisque les serres ouvertes agissent comme trappe solaire (Marion *et al.* 1997). La vitesse du vent a également un impact sur la différence de température dans les serres et la température ambiante. Lorsque le vent excède 4 m/s, les différences de température sont inférieures à 1°C, alors que les jours où le vent est inférieur à 4 m/s, les différences de températures au sol peuvent excéder 2°C (Marion *et al.* 1997). Même si les serres ouvertes permettent à l'excédent de chaleur de s'échapper par le dessus, les augmentations de température peuvent altérer le régime hydrologique du sol et peut-être créer un stress hydrique aux plantes (Marion *et al.* 1997). Ainsi, les conditions climatiques ambiantes ont pu influencer le rendement de notre traitement de simulation de réchauffement climatique. Par contre, les serres ouvertes sont utilisées dans de nombreuses études pour simuler l'augmentation de température atmosphérique du réchauffement climatique et rendent donc nos résultats facilement comparables (Arft *et al.* 1999; Klein, Harte & Zhao 2007; Elmendorf *et al.* 2012).

De plus, nous installions les serres ouvertes dès la fonte des neiges, ce qui limitait la possibilité que les serres agissent comme trappe à neige et changent le régime d'humidité dans le sol au printemps (Marion *et al.* 1997). Par contre, certaines années plus hâtives comme 2012, la fonte des neiges était déjà passée lors de notre arrivée et la saison de croissance avait déjà débuté. Il est possible que les serres ouvertes aient un impact plus

grand au printemps en donnant aux arbustes les quelques degrés-jours de plus qui suffisent à enclencher le débourrement des bourgeons (Arft *et al.* 1999). Ainsi, les années plus hâtives n'auraient pas pu bénéficier de ces quelques degrés-jours en début de saison, ce qui a pu limiter la réponse des stades phénologiques du bouleau pour ces années et biaiser notre interprétation des effets des traitements expérimentaux lors de ces années. C'est une situation préoccupante puisque l'augmentation des printemps hâtifs est un effet attendu des changements climatiques.

Les modifications de la biomasse des ressources alimentaires d'été en lien avec le réchauffement climatique et le broutement pourraient être plus grandes que celles estimées, principalement à cause de notre méthode d'estimation de la biomasse. La méthode d'interception permet d'obtenir une estimation non-destructive de la biomasse au sein d'une parcelle. Par contre, ce n'est pas tout ce qui est présent dans une parcelle qui est disponible pour le caribou. Le broutement peut générer des réponses structurales, par exemple en créant une couronne de branches emmêlée faisant en sorte que les feuilles deviennent structurellement inaccessibles (Champagne 2012). Notre méthode d'estimation de la biomasse pourrait ainsi surestimer la biomasse disponible pour le caribou, puisqu'elle ne tient pas compte de la structure de l'arbuste. Cette surestimation de la biomasse disponible à la consommation du caribou remet en question l'usage des méthodes ne tenant pas en compte la structure des plantes, comme l'indice NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) utilisé dans plusieurs études pour estimer l'abondance des ressources végétales au sein des habitats (Pettorelli *et al.* 2007; Hebblewhite, Merrill & McDermid 2008; de Beurs & Henebry 2013).

Une limite majeure dans notre calcul de la qualité de la ressource est notre date d'échantillonnage. Parce que le dispositif expérimental servait pour une étude à long terme, et donc qu'il nous était impossible de faire de l'échantillonnage destructif, il nous a été impossible d'échantillonner les feuilles au moment du pic de consommation par le caribou. Nous avons donc dû nous fier à des courbes d'azote et de fibres dans la littérature (Laycock & Price 1970; Mårell, Hofgaard & Danell 2006; Thompson & Barboza 2014) pour tirer nos conclusions sur la qualité de la ressource au moment du pic de consommation par le caribou. La meilleure façon de faire aurait été d'échantillonner les feuilles de bouleau tout au long de l'été pour construire

nos propres courbes de phénologie de l'azote et des fibres, et ainsi tirer des conclusions solides sur la qualité de la ressource sur notre aire d'étude.

Implications des changements de disponibilité de la ressource pour le caribou migrateur

Une des raisons ayant été invoquée pour expliquer le phénomène circumpolaire de déclin des populations de caribou et de rennes est une altération de l'habitat due au réchauffement climatique (Vors & Boyce 2009), puisque peu de facteurs agissent à une échelle aussi globale. Notre étude démontre que les effets directs et indirects du réchauffement climatique ont des effets sur la disponibilité d'une ressource alimentaire d'été du caribou migrateur, le bouleau glanduleux. Le réchauffement atmosphérique diminue la biomasse et avance les stades phénologiques du bouleau les années où la saison de croissance des plantes est plus courte, i.e. avec un printemps tardif. L'avancement des stades phénologiques pour ces années a potentiellement amélioré la synchronisation entre les besoins nutritifs élevés du caribou après la mise bas et le moment d'abondance de la ressource. Lorsque les femelles sont en lactation et les faons en croissance, les besoins nutritifs sont élevés (Lavigneur & Barette 1992). La disponibilité et la qualité des ressources à ce moment sont cruciales pour la condition corporelle des femelles et leurs faons (Adams & Dale 1998). Un décalage de la disponibilité des ressources par rapport aux besoins nutritifs du caribou pourrait mener à une réduction du recrutement (Post & Forchhammer 2008). Cependant, nos résultats montrent une diminution de la variabilité de la période où les feuilles de bouleau sont disponibles, ce qui pourrait permettre au caribou d'avoir accès à une ressource alimentaire rapidement après la mise bas, au moment où les besoins nutritifs sont élevés (Lavigneur & Barette 1992). De plus, nos résultats suggèrent une ressource alimentaire plus riche en protéines et qui tend à augmenter sous une meilleure disponibilité des nutriments dans le sol. Conséquemment, ceci suggère une ressource alimentaire plus riche en protéines.

De plus, notre étude a montré que le broutement, qu'il soit modéré ou élevé, diminue la biomasse de la ressource. La diminution de la ressource alimentaire pourrait contribuer au déclin des populations de caribou, comme le suggérait Manseau (1996). D'un autre côté, sous un broutement élevé, notre étude a montré que la concentration en fibres des feuilles diminuait

dans des conditions d'augmentation des nutriments dans le sol. Il serait donc possible que malgré la diminution de la ressource, le réchauffement climatique indirect améliore la qualité de cette ressource. Le bilan entre la qualité et la quantité de la ressource reste cependant à établir.

Avenues de recherche

Les résultats, ainsi que les lectures effectuées au cours de cette étude, ont soulevé quelques pistes de recherche. Tout d'abord, il est de plus en plus évident que le couvert de neige influence la phénologie des plantes, mais également leur biomasse (Myers-Smith *et al.* 2011). Le réchauffement climatique aura pour effet d'augmenter les précipitations hivernales, ce qui pourrait changer les patrons de phénologie des plantes (Aerts, Cornelissen & Dorrepaal 2006). Si plus de temps est requis pour la fonte de la neige, il est possible qu'une désynchronisation entre les besoins nutritifs du caribou et l'abondance de la ressource ait lieu (Durant *et al.* 2007). De plus, tel que mentionné dans la boucle de rétroaction de Sturm (2005), une augmentation du couvert de neige pourrait isoler le sol, permettre une activité microbienne accrue pendant l'hiver et mener à une couche active plus profonde au printemps. Par contre, nos connaissances sur les changements qui s'ensuivront sur la disponibilité en eau sont limitées. La fonte des neiges est un des événements dominants dans l'hydrologie arctique (Kane *et al.* 1992). L'hiver, le couvert de neige isole les arbustes de l'érosion par le vent, ce qui limite la hauteur relative des arbustes dans la toundra (Maycock & Matthews 1966). Conséquemment, une augmentation du couvert de neige pourrait entraîner une augmentation de la hauteur des arbustes. Cependant, Zamin et Grogan (2012) n'ont pas noté de croissance apicale du bouleau glanduleux après 6 ans de traitement avec des clôtures à neige. Une avenue de recherche intéressante serait d'évaluer si une augmentation du couvert de neige entraîne une augmentation de la hauteur des arbustes. Compte tenu des connaissances limitées sur les changements en disponibilité en eau, il serait également intéressant d'évaluer comment une augmentation du couvert de neige change la disponibilité en eau pour un peuplement d'arbustes.

Nous avons évalué la qualité de la ressource alimentaire à l'aide de la composition en azote et en fibres. Cependant, il existe plusieurs autres composés secondaires qui pourraient être

étudiés pour qualifier la ressource alimentaire. Le bouleau glanduleux est un arbuste dont les ramilles de l'année présentent des trichomes glanduleux qui produisent une résine riche en triterpènes (Bryant *et al.* 2014). Les triterpènes font partie des composés secondaires toxiques qui pourraient dissuader le broutement. Par exemple, le bouleau glanduleux résisterait au broutement du lièvre arctique (*Lepus arcticus*), du caribou, du bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) et de l'orignal (*Alces alces* subsp. *gigas*) à cause des fortes concentrations en triterpènes (Bryant *et al.* 2014). Pour le moment, aucune protection de l'herbivore face à ces composés secondaires n'est connue (Bryant *et al.* 2014).

Nous nous sommes intéressés à l'arbuste érigé dominant de l'habitat d'été du caribou, le bouleau glanduleux. Par contre, d'autres arbustes sont également présents en plus faible abondance et fortement utilisés par le caribou. En effet, nous avons observé un fort broutement, passé et présent, sur les saules; la plupart étant morts ou moribonds. Malgré l'état des saules et leur faible abondance, les caribous continuent de s'alimenter sur ces derniers, ce qui suggère que les saules sont fortement sélectionnés. Une étude a récemment été entamée afin d'estimer le contrôle que le broutement naturel du caribou exerce sur la production annuelle du saule et évaluer la capacité de récupération du saule.

Kutz *et al.* (2012) se sont intéressés à la prévalence et l'intensité de nombreux parasites chez les ongulés dans l'arctique, dont le caribou migrateur. Une forte intensité de parasites diminue la condition corporelle des faons, tout en altérant indirectement la production de lait chez la femelle (Weladji, Holand & Almoy 2003). Une augmentation des températures atmosphériques pourrait être favorable aux parasites du caribou en leur permettant d'émerger plus tôt et d'être plus abondants (Vors & Boyce 2009), mais aussi à d'autres insectes qui pourraient affecter les ressources alimentaires. Martemyanov *et al.* (2012) ont montré que la concentration de certains composés secondaires augmentaient dans les feuilles lorsqu'elles étaient consommées par des larves d'insectes. Une augmentation des insectes qui broutent les ressources alimentaires pourraient modifier la qualité de la ressource pour le caribou.

Dans notre étude, nous avons étudié les changements dans la disponibilité du bouleau glanduleux en lien avec le broutement et le réchauffement climatique direct et indirect. Par contre, nous ignorons si le broutement et le réchauffement climatique direct et indirect

influencent la croissance radiale du bouleau glanduleux. La croissance radiale est un indice de la performance des plantes (Fisichelli, Frelich & Reich 2012). Dans leur étude, Fisichelli et al. (2012) ont observé que la température induisait des différences dans la croissance radiale de l'érable à sucre (*Acer saccharum*) lorsque la pression de broutement était faible. Par contre, les plants d'érable ayant subi une pression de broutement élevée n'ont eu aucune différence de croissance selon la température. Ces changements de performance des plantes selon le broutement et la température peuvent mener à des changements dans la composition spécifique des communautés végétales et peut-être favoriser les plantes moins palatables au détriment des plantes actuellement sélectionnées. Il serait donc intéressant d'évaluer comment le réchauffement direct et indirect en lien avec le broutement influencent la croissance radiale du bouleau et si les changements favorisent des espèces au détriment d'autres. Ces avenues de recherche nous permettraient de comprendre davantage l'influence de la pression de broutement et du réchauffement climatique direct et indirects sur la disponibilité des ressources alimentaires, ce qui favoriserait notre compréhension du rôle du caribou dans la modulation de son habitat d'été et des répercussions à venir du réchauffement climatique. La simulation du réchauffement climatique permettra de mieux prévoir les changements que pourraient rencontrer le caribou dans un avenir plus ou moins rapproché.

Bibliographie

Adams, L.G. & Dale, B.W. (1998) Reproductive performance of female Alaskan caribou. *Journal of Wildlife Management*, 62, 1184-1195.

Aerts, R., Cornelissen, J.H.C. & Dorrepaal, E. (2006) Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Plant Ecology*, 182, 65-77.

Agriculture and Agri-Food Canada (2013) National ecological framework of Canada: ecological framework attribute. *Agriculture and Agri-food Canada, Ottawa, Ont., CA.* http://sis.agr.gc.ca/cansis/nsdb/ecostrat/1999report/data_tables.html . Cited 4 september 2014.

Arft, A.M., Walker, M.D., Gurevitch, J., Alatalo, J.M., Bret-Harte, M.S., Dale, M., Diemer, M., Gugerli, F., Henry, G.H.R., Jones, M.H., Hollister, R.D., Jonsdottir, I.S., Laine, K., Levesque, E., Marion, G.M., Molau, U., Molgaard, P., Nordenhall, U., Raszhivin, V., Robinson, C.H., Starr, G., Stenstrom, A., Stenstrom, M., Totland, O., Turner, P.L., Walker, L.J., Webber, P.J., Welker, J.M. & Wookey, P.A. (1999) Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 69, 491-511.

Bergerud, A.T., Luttich, S.N. & Camps, L. (2008) *The return of caribou to Ungava*, Bruce G. Trigger edn. McGill-Queen's University Press.

Bergström, R. & Edenius, L. (2003) From twigs to landscapes - methods for studying ecological effect of forest ungulates. *Journal for Nature Conservation*, 10, 203-211.

Borner, A.P., Kielland, K. & Walker, M.D. (2008) Effects of simulated climate change on plant phenology and nitrogen mineralization in alaskan arctic tundra. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40, 27-38.

Boudreau, S., Payette, S., Morneau, C. & Couturier, S. (2003) Recent decline of the George River Caribou herd as revealed by tree-ring analysis. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 35, 187-195.

Bråthen, K.A. & Hagberg, O. (2004) More efficient estimation of plant biomass. *Journal of Vegetation Science*, 15, 653-660.

Bråthen, K.A., Ims, R., Yoccoz, N., Fauchald, P., Tveraa, T. & Hausner, V. (2007) Induced shift in ecosystem productivity? Extensive scale effects of abundant large herbivores. *Ecosystems*, 10, 773-789.

Bret-Harte, M.S., Mack, M.C., Goldsmith, G.R., Sloan, D.B., DeMarco, J., Shaver, G.R., Ray, P.M., Biesinger, Z. & F. Stuart Chapin, I. (2008) Plant functional types do not predict biomass responses to removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 96, 713-726.

Bret-Harte, M.S., Shaver, G.R., Zoerner, J.P., Johnstone, J.F., Wagner, J.L., Chavez, A.S., Gunkelman, R.F., Lippert, S.C. & Laundre, J.A. (2001) Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment. *Ecology*, 82, 18-32.

Brody, A.K. & Irwin, R.E. (2012) When resources don't rescue: flowering phenology and species interactions affect compensation to herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oikos*, 121, 1424-1434.

Bryant, J.P., Chapin, F.S. & Klein, D.R. (1983) Carbon-Nutrient balance of boreal forest in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40, 357-368.

Bryant, J.P., Joly, K., F. Stuart Chapin, I., DeAngelis, D.L. & Kielland, K. (2014) Can antibrowsing defense regulate the spread of woody vegetation in arctic tundra? *Ecography*, 37.

Cebrian, M.R., Kielland, K. & Finstad, G. (2008) Forage quality and reindeer productivity: Multiplier effects amplified by climate change. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 40, 48-54.

CEN (2014) Environmental data from the Salluit region in Nunavik, Quebec, Canada, v. 1.2 (1987-2013). Nordicana D3. doi: 10.5885/45048SL-4708BCCDFA124359.

Champagne, E. (2012) Conséquences de la tolérance au broutement du bouleau glanduleux sur les ressources alimentaires du caribou au Nunavik. Master, Université Laval.

- Champagne, E., Tremblay, J.P. & Côté, S.D. (2012) Tolerance of an expanding subarctic shrub, *Betula glandulosa*, to simulated caribou browsing. *PLoS ONE*, 7.
- Chapin, F.S., Shaver, G.R., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J. & Laundre, J.A. (1995) Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 76, 694-711.
- Christie, K.S., Ruess, R.W., Lindberg, M.S. & Mulder, C.P. (2014) Herbivores influence the growth, reproduction, and morphology of a widespread arctic willow. *PLoS ONE*, 9.
- Conover, W.J. (1999) *Practical nonparametric statistics, 3rd edition*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Côté, S.D., Festa-Bianchet, M., Dussault, C., Tremblay, J.-P., Brodeur, V., Simard, M., Taillon, J., Hins, C., Le Corre, M. & Sharma, S. (2012) Caribou herd dynamics: impacts of climate change on traditional and sport harvesting. *Nunavik and Nunatsiavut: From Science to Policy. An Integrated Regional Impact Study (IRIS) of climate change and modernization*. ArcticNet Inc. (eds M. Allard & M. Lemay). Quebec City, Canada, 303 p.
- Couturier, S., Côté, S.D., Otto, R.D., Weladji, R.B. & Huot, J. (2009) Variation in Calf Body Mass in Migratory Caribou: The Role of Habitat, Climate, and Movements. *Journal of Mammalogy*, 90, 442-452.
- Couturier, S., Courtois, R., Crépeau, H., Rivest, L.-P. & Luttich, S. (1994) Calving photocensus of the Rivière George caribou herd and comparison with an independent census. *Rangifer, Special Issue No.9*, 283-296.
- Couturier, S., Jean, D., Otto, R. & Rivard, S. (2004) Demography of the migratory tundra caribou (*Rangifer tarandus*) of the Nord-du-Québec region and Labrador. pp. 68 p. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de l'aménagement de la faune du Nord-du-Québec and Direction de la recherche sur la faune, Québec. 68 p.
- Crête, M., Huot, J. & Gauthier, L. (1990) Food selection during early lactation by caribou calving on the tundra in Québec. *Arctic*, 43, 60-65.

Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. & Pastor, J. (2006) Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. *Conservation Biology* (ed. C.U. Press).

Danell, K., Bergström, R. & Edenius, L. (1994) Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody-plants. *Journal of Mammalogy*, 75, 833-844.

de Beurs, K.M. & Henebry, G.M. (2013) Vegetation phenology in global change studies. *Phenology: An integrative environmental science* (ed. M.D. Schwartz), pp. 483-502. Springer, Milwaukee.

DeMarco, J., Mack, M.C. & Bret-Harte, M.S. (2011) The effects of snow, soil microenvironment, and soil organic matter quality on N availability in three alaskan arctic plant communities. *Ecosystems*, 14, 804-817.

Diaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1994) Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach *Oikos*, 70, 287-295.

Doiron, M., Gauthier, G. & Lévesque, E. (2014) Effects of experimental warming on nitrogen concentration and biomass of forage plants for an arctic herbivore. *Journal of Ecology*, 102, 508-517.

Dunne, J.A., Harte, J. & Taylor, K.J. (2003) Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs*, 73, 69-86.

Durant, J.M., Hjermmann, D.O., Ottersen, G. & Stenseth, N.C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33, 271-283.

Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Bjorkman, A.D., Callaghan, T.V., Collier, L.S., Cooper, E.J., Cornelissen, J.H.C., Day, T.A., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Grétarsdóttir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jarrad, F., Jónsdóttir, I.S., Keuper, F., Klanderud, K., Klein, J.A., Koh, S., Kudo, G., Lang, S.I., Loewen, V., May, J.L., Mercado, J., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Pieper, S., Post, E., Rixen, C., Robinson, C.H., Schmidt, N.M., Shaver, G.R., Stenström, A., Tolvanen, A., Totland, Ø., Troxler, T., Wahren, C.-H., Webber, P.J., Welker, J.M. & Wookey, P.A. (2012) Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, 15, 164-175.

Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B. & Smith, J.E. (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135-1142.

Environment Canada (2014a) Climate Data Online of the Salluit A meteorological station
Environment Canada, Ottawa, Ont, CA.
http://climate.weather.gc.ca/climateData/hourlydata_e.html?timeframe=1&Prov=QUE&StationID=10226&hlyRange=1969-12-31%7C2014-07-09 . Cited 21 January 2014.

Environment Canada (2014b) Climatology of temperature and precipitation. Observation for June-July-August from the 1981-2010 period. *Environment Canada, Ottawa, Ont, CA.*
http://weather.gc.ca/saisons/clim_e.html . Cited 11 July 2014.

Evans, R. (1996) Some impacts of overgrazing by reindeer in Finnmark, Norway. *Rangifer*, 16, 3-19.

Fisichelli, N., Frelich, L.E. & Reich, P.B. (2012) Sapling growth responses to warmer temperatures 'cooled' by browse pressure. *Global Change Biology*, 18, 3455-3463.

Fulton, R.J. (1995) Surficial Materials of Canada. *Geological Survey of Canada, Map 1880A.*

Gauthier, G., Bety, J., Cadieux, M.C., Legagneux, P., Doiron, M., Chevallier, C., Lai, S., Tarroux, A. & Berteaux, D. (2013) Long-term monitoring at multiple trophic levels suggests heterogeneity in responses to climate change in the Canadian Arctic tundra. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 368.

Gerhart, K.L., White, R.G., Cameron, R.D. & Russell, D.E. (1996) Body composition and nutrient reserves of arctic caribou. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 136-146.

Guillet, C. & Bergström, R. (2006) Compensatory growth of fast-growing willow (*Salix*) coppice in response to simulated large herbivore browsing. *Oikos*, 113, 33-42.

- Gunn, A. & Skogland, T. (1997) Responses of caribou and reindeer to global warming. *Global change and arctic terrestrial ecosystems* (eds W.C. Oechel, T. Callaghan, T. Gilmanov, J.I. Holten, B. Maxwell, U. Molau & B. Sveinbjörnsson), pp. 189-200. Springer, New York.
- Hebblewhite, M., Merrill, E. & McDermid, G. (2008) A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs*, 78, 141-166.
- Henry, G.H.R. & Molau, U. (1997) Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology*, 3, 1-9.
- Hester, A.J., Bergman, M., Iason, G.R. & Moen, J. (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (eds K. Danell, P. Duncan, R. Bergstrom & J. Pastor), pp. 97-142. Cambridge University Press.
- Hume, I.D. (1989) Invited perspectives in physiological zoology: optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiological Zoology*, 62, 1145-1163.
- Jefferies, R.L., Jano, A.P. & Abraham, K.F. (2006) A biotic agent promotes large-scale catastrophic change in the coastal marshes of Hudson Bay. *Journal of Ecology*, 94, 234-242.
- Joly, K., Klein, D.R., Verbyla, D.L., Rupp, T.S. & Chapin, F.S. (2011) Linkages between large-scale climate patterns and the dynamics of Arctic caribou populations. *Ecography*, 34, 345-352.
- Jonasson, S. (1988) Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos*, 52, 101-106.
- Kane, D.L., Hinzman, L.D., Woo, M.-k. & Everett, K.R. (1992) Arctic hydrology and climate change *Arctic ecosystems in a changing climate: An ecophysiological perspective* (ed. I. F. Stuart Chapin), pp. 35-58. Academic Press, San Diego, California.
- Klein, D.R. (1990) Variation in quality of caribou and reindeer forage plants associated with season, plant part, and phenology. *Rangifer*, Special, 123-130.

- Klein, J.A., Harte, J. & Zhao, X.-Q. (2007) Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 17, 541-557.
- Kutz, S.J., Ducrocq, J., Verocai, G.G., Hoar, B.M., Colwell, D.D., Beckmen, K.B., Polley, L., Elkin, B.T. & Hoberg, E.P. (2012) Parasites in Ungulates of Arctic North America and Greenland: A View of Contemporary Diversity, Ecology, and Impact in a World Under Change. *Advances in Parasitology*, Vol 79 (eds D. Rollinson & S.I. Hay), pp. 99-252.
- Lavigueur, L. & Barette, C. (1992) Suckling, weaning, and growth in captive woodland caribou *Canadian Journal of Zoology*, 70, 1753-1766.
- Laycock, W.A. & Price, D.A. (1970) Environmental influences on nutritional value of forage plants. *Range and wildlife habitat evaluation: A research symposium* (ed. U.S.D. Agriculture), pp. 37-47. Miscellaneous Publication no. 1147, Washington.
- Leik, R.K. (1997) *Experimental Design and the Analysis of Variance*. Sage Publications, Inc.
- Leuzinger, S., Luo, Y.Q., Beier, C., Dieleman, W., Vicca, S. & Körner, C. (2011) Do global change experiments overestimate impacts on terrestrial ecosystems? *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 236-241.
- Manseau, M. (1996) Relation réciproque entre les caribous et la végétation des aires d'estivage: le cas du troupeau de caribous de la rivière George. Ph. D., Université Laval, Canada.
- Manseau, M. & Gauthier, G. (1993) Interactions between greater snow geese and their rearing habitat. *Ecology*, 74, 2045-2055.
- Manseau, M., Huot, J. & Crête, M. (1996) Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: Community and landscape level. *Journal of Ecology*, 84, 503-513.
- Mårell, A., Hofgaard, A. & Danell, K. (2006) Nutrient dynamics of reindeer forage species along snowmelt gradients at different ecological scales. *Basic and Applied Ecology*, 7, 13-30.

Marion, G.M., Henry, G.H.R., Freckman, D.W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M.H., Levesque, E., Molau, U., Molgaard, P., Parsons, A.N., Svoboda, J. & Virginia, R.A. (1997) Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3, 20-32.

Martemyanov, V.V., Dubovskiy, I.M., Belousova, I.A., Pavlushin, S.V., Domrachev, D.V., Rantala, M.J., Salminen, J.P., Bakhvalov, S.A. & Glupov, V.V. (2012) Rapid induced resistance of silver birch affects both innate immunity and performance of gypsy moths: the role of plant chemical defenses. *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 507-518.

Maycock, P.F. & Matthews, B. (1966) An arctic forest in tundra of northern Ungava Québec. *Arctic*, 19, 114-&.

Messier, F., Huot, J., Lehenaff, D. & Luttich, S. (1988) Demography of the George river caribou herd: Evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. *Arctic*, 41, 279-287.

Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (2003) Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. Gouvernement du Québec.

Molau, U. (1997) Responses to natural climatic variation and experimental warming in two tundra plant species with contrasting life forms: *Cassiope tetragona* and *Ranunculus nivalis*. *Global Change Biology*, 3, 97-107.

Myers-Smith, I.H., Forbes, B.C., Wilking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K.D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Lévesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L.S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S.A., Schmidt, N.M., Schaepman-Strub, G., Wipf, S., Rixen, C., Ménard, C.B., Venn, S., Goetz, S., Andreu-Hayles, L., Elmendorf, S., Ravolainen, V., Welker, J., Grogan, P., Epstein, H.E. & Hik, D.S. (2011) Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6, 045509.

Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Shaver, G.R. & Linkins, A.E. (1992) Microbial processes and plant nutrient availability in arctic soils. *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: An Ecophysiological Perspective* (eds F.S. Chapin III, R.L. Jefferies, J.F. Reynolds, G.R. Shaver, J. Svoboda & E.W. Chu), pp. 281-300. Academic Press, San Diego.

- Nybakken, L., Sandvik, S.M. & Klanderud, K. (2011) Experimental warming had little effect on carbon-based secondary compounds, carbon and nitrogen in selected alpine plants and lichens. *Environmental and Experimental Botany*, 72, 368-376.
- Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J. & Niemela, P. (1981) Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity *American Naturalist*, 118, 240-261.
- Olofsson, J., Oksanen, L., Callaghan, T., Hulme, P.E., Oksanen, T. & Suominen, O. (2009) Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra. *Global Change Biology*, 15, 2681-2693.
- Olson, B.E. & Richards, J.H. (1988) Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia*, 76, 1-6.
- Pajunen, A., Virtanen, R. & Roininen, H. (2012) Browsing-mediated shrub canopy changes drive composition and species richness in forest-tundra ecosystems. *Oikos*, 121, 1544-1552.
- Parkinson, J.A. & Allen, S.E. (1975) A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 6, 1-11.
- Pettorelli, N., Pelletier, F., von Hardenberg, A., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2007) Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88, 381-390.
- Plante, S., Champagne, E., Ropars, P., Boudreau, S., Lévesque, E., Tremblay, B. & Tremblay, J.-P. (2014) Shrub cover in northern Nunavik: can herbivores limit shrub expansion? *Polar Biology*, 37, 611-619.
- Post, E., Boving, P.S., Pedersen, C. & MacArthur, M.A. (2003) Synchrony between caribou calving and plant phenology in depredated and non-depredated populations. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 81, 1709-1714.

Post, E. & Forchhammer, M.C. (2008) Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 2367-2373.

Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B., Fox, A.D., Gilg, O., Hik, D.S., Høye, T.T., Ims, R.A., Jeppesen, E., Klein, D.R., Madsen, J., McGuire, A.D., Rysgaard, S., Schindler, D.E., Stirling, I., Tamstorf, M.P., Tyler, N.J.C., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P.A., Schmidt, N.M. & Aastrup, P. (2009) Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science*, 325, 1355-1358.

Post, E. & Klein, D.R. (1999) Caribou calf production and seasonal range quality during a population decline. *Journal of Wildlife Management*, 63, 335-345.

Post, E., Pedersen, C., Wilmers, C.C. & Forchhammer, M.C. (2008a) Warming, plant phenology and the spatial dimension of trophic mismatch for large herbivores. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2005-2013.

Post, E.S., Pedersen, C., Wilmers, C.C. & Forchhammer, M.C. (2008b) Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming. *Ecology*, 89, 363-370.

Ravolainen, V.T., Bråthen, K.A., Ims, R.A., Yoccoz, N.G., Henden, J.-A. & Killengreen, S.T. (2011) Rapid, landscape scale responses in riparian tundra vegetation to exclusion of small and large mammalian herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 12, 643-653.

Ropars, P. & Boudreau, S. (2012) Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography. *Environmental Research Letters*, 7, 015501.

Rosenthal, J.P. & Kotanen, P.M. (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 145-148.

SAS Institute (2008a) *The CONTRAST statement*. SAS Institute, Cary, N.C.

SAS Institute (2008b) *The LSMEANS statement*. SAS Institute, Cary, N.C.

- SAS Institute (2008c) *The MIXED procedure*. SAS Institute, Cary, N.C.
- SAS Institute (2012) *The SAS system for Windows V9.3*. SAS Institute, Cary, N.C.
- Sawyer, H. & Kauffman, M.J. (2011) Stopover ecology of a migratory ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 80, 1078-1087.
- Sharma, S., Couturier, S. & Côté, S.D. (2009) Impacts of climate change on the seasonal distribution of migratory caribou. *Global Change Biology*, 15, 2549-2562.
- Shaver, G.R., Bret-Harte, S.M., Jones, M.H., Johnstone, J., Gough, L., Laundre, J. & Chapin, F.S. (2001) Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology*, 82, 3163-3181.
- Skogland, T. (1983) The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia*, 60, 156-168.
- Stenseth, N.C. (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 13379-13381.
- Sturm, M., Racine, C. & Tape, K. (2001) Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 411, 546-547.
- Sturm, M., Schimel, J., Michaelson, G., Welker, J.M., Oberbauer, S.F., Liston, G.E., Fahnestock, J. & Romanovsky, V.E. (2005) Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *Bioscience*, 55, 17-26.
- Taillon, J., Barboza, P.S. & Côté, S.D. (2013) Nitrogen allocation to offspring and milk production in a capital breeder. *Ecology*, 94, 1815-1827.
- Taillon, J., Brodeur, V., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2011) Variation in Body Condition of Migratory Caribou at Calving and Weaning: Which Measures Should We use? *Ecoscience*, 18, 295-303.

- Taillon, J., Brodeur, V., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2012) Is mother condition related to offspring condition in migratory caribou (*Rangifer tarandus*) at calving and weaning? *Canadian Journal of Zoology*, 90, 393-402.
- Taillon, J., Festa-Bianchet, M. & Côté, S.D. (2012) Shifting targets in the tundra: Protection of migratory caribou calving grounds must account for spatial changes over time. *Biological Conservation*, 147, 163-173.
- Tanentzap, A.J. & Coomes, D.A. (2012) Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological Reviews*, 87, 72-94.
- Tape, K.D., Lord, R., Marshall, H.P. & Ruess, R.W. (2010) Snow-mediated ptarmigan browsing and shrub expansion in arctic Alaska. *Ecoscience*, 17, 186-193.
- Thompson, D.P. & Barboza, P.S. (2014) Nutritional implications of increased shrub cover for caribou (*Rangifer tarandus*) in the Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 92, 339-351.
- Turunen, M., Soppela, P., Kinnunen, H., Sutinen, M.L. & Martz, F. (2009) Does climate change influence the availability and quality of reindeer forage plants? *Polar Biology*, 32, 813-832.
- Van der Wal, R., Madan, N., van Lieshout, S., Dormann, C., Langvatn, R. & Albon, S.D. (2000) Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia*, 123, 108-115.
- van Heerwaarden, L.M., Toet, S. & Aerts, R. (2003) Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *Journal of Ecology*, 91, 1060-1070.
- Van Soest, P.J. (1994) *Nutritional ecology of the ruminant, 2nd ed.* - Cornell Univ. Press.
- Vors, L.S. & Boyce, M.S. (2009) Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, 15, 2626-2633.

- Walker, D.A., Raynolds, M.K., Daniels, F.J.A., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W.A., Katenin, A.E., Kholod, S.S., Markon, C.J., Melnikov, E.S., Moskalenko, N.G., Talbot, S.S., Yurtsev, B.A. & Team, C. (2005) The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science*, 16, 267-282.
- Weih, M. & Karlsson, P.S. (2001) Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytologist*, 150, 147-155.
- Weladji, R.B., Holand, O. & Almoy, T. (2003) Use of climatic data to assess the effect of insect harassment on the autumn weight of reindeer (*Rangifer tarandus*) calves. *Journal of Zoology*, 260, 79-85.
- Wolkovich, E.M., Cook, B.I., Allen, J.M., Crimmins, T.M., Betancourt, J.L., Travers, S.E., Pau, S., Regetz, J., Davies, T.J., Kraft, N.J.B., Ault, T.R., Bolmgren, K., Mazer, S.J., McCabe, G.J., McGill, B.J., Parmesan, C., Salamin, N., Schwartz, M.D. & Cleland, E.E. (2012) Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 1-4.
- Zamin, T.J. & Grogan, P. (2012) Birch shrub growth in the low Arctic: the relative importance of experimental warming, enhanced nutrient availability, snow depth and caribou exclusion. *Environmental Research Letters*, 7, 034027.

Annexe 1. Dispositif expérimental de Baie Déception, Nunavik, Québec.

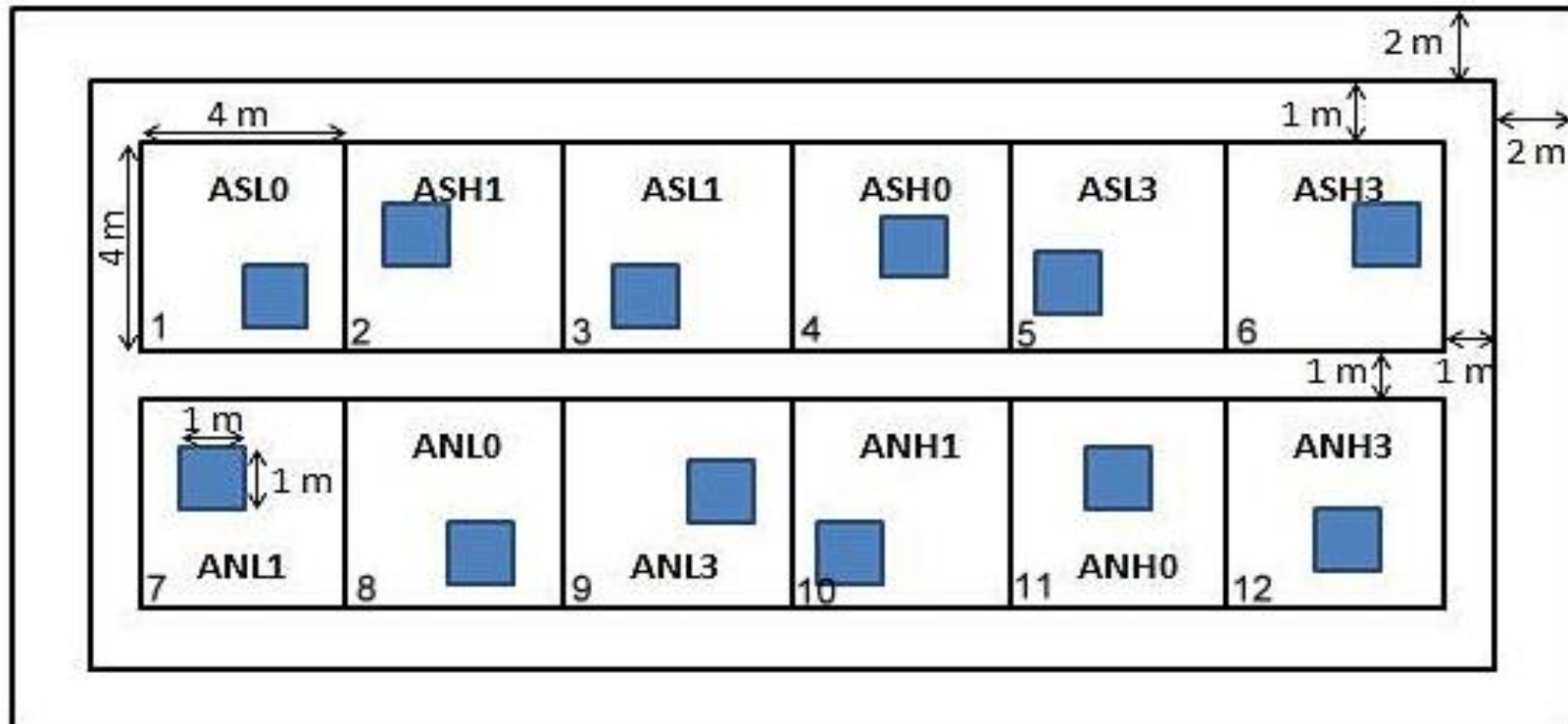


Fig. A1 Experimental design. ■ sample plot, **A** : Block ID (A to E), **S ou N** : fertilization treatment (N = with fertilizer, S = without fertilizer), **H ou L** : temperature treatment (H = increased temperature, L = ambient temperature), **0 ou 1 ou 3** : browsing treatment (0= unbrowsed, 1= 25% browsed and 3 = 75% browsed). **1 to 12** : Position of plots in each block. External fence is composed of 2 horizontal straps of metal to prevent caribou antlers entanglement in the internal quarry fence.

Table A1 Positions of each treatment in the plots of the 5 blocks (A to E; see also Fig. A1).

Traitements	A	B	C	D	E
SL0	1	2	6	1	1
SL1	3	6	2	5	2
SL3	5	4	4	3	6
SH0	4	5	3	4	3
SH1	2	3	5	6	5
SH3	6	1	1	2	4
NL0	8	10	7	11	11
NL1	7	8	9	9	8
NL3	9	12	12	7	7
NH0	11	9	11	10	12
NH1	10	7	10	12	9
NH3	12	11	8	8	10

Table A2 Dates of application of treatments for each experimental year

Treatments	2009	2010	2011	2012	2013
Browsing	1-5 July	23-28 June	1-5 July	21-27 June	6-14 July
Warming	16-17 June	11 June	8-9 June	7-8 June	2-8 June
Fertilization	16 June	10 June	13 June	17 June	17 June

Annexe 2. Scripts des analyses présentées dans le chapitre 2

Ces scripts ont été programmés en étroite collaboration avec Gaétan Daigle, consultant en statistique au Service de Consultation Statistique du Département de mathématiques et de statistique de l'Université Laval.

Analyse de biomasse de feuilles de bouleau et de poacées pour les années 2009 à 2013

```
***Lecture et regroupement des fichiers;
data intercep2009;
    infile ".\Intercep_2009.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
    input an parcelle$ sp1$;
    run;
data intercep2010;
    infile ".\Intercep_2010.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
    input an parcelle$ sp1$;
    run;
data intercep2011;
    infile ".\Intercep_2011.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
    input an parcelle$ sp1$;
    run;
data intercep2012;
    infile ".\Intercep_2012.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
    input an parcelle$ sp1$;
    run;
data intercep2013;
    infile ".\Intercep_2013.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
    input an parcelle$ sp1$;
    run;
proc sort data=intercep2009; by an parcelle sp1;
proc sort data=intercep2010; by an parcelle sp1;
proc sort data=intercep2011; by an parcelle sp1;
proc sort data=intercep2012; by an parcelle sp1;
proc sort data=intercep2013; by an parcelle sp1;run;
data biomasse;
    merge intercep2009 intercep2010 intercep2011 intercep2012 intercep2013;
    by an parcelle sp1;
    if an="." then delete;
    bloc = substr(parcelle,1,1);
    azote = substr(parcelle,2,1);
    temp = substr(parcelle,3,1);
    brout = substr(parcelle,4,1);
```

```

        if brout = "N" then delete;
run;
*****

```

Regroupement et standardisation des noms d'espèces

```
*****
;
```

```

data regroup;
set biomasse;
    if sp1="ANTMONI" or sp1="ANTMONi" or sp1="ANTMON" or sp1="CALLAP" or
    sp1="CALLAPI" or sp1=""CALLAPI" or sp1="CALLAPi" or sp1="POAARC" or sp1="POAARCI"
    or sp1=""POAARCI" or sp1="POAARCI" or sp1="POAARCl" or sp1="POAARCFr" or
    sp1="GRAM" or sp1="GRAMsp" or sp1="TRISPI" or sp1="LUZCON" or sp1="FESBRA" then
    sp1="GRAMSP";
    if sp1="CARSPI" or sp1="CARsp" or sp1="CARBIG" or sp1="CARVAG" or sp1="CAR_sp"
    then sp1="CARSP";
    if sp1="BGB" or sp1="BGBO" /*or sp1="BGF"*/ or sp1="BGI" then sp1="BETGLA";
    if sp1="PEDLAPI" or sp1="PEDLAP" or sp1="PEDLAB" or sp1="PEDSPI" or sp1="PEDsp"
    then sp1="PEDSP";
    if sp1="SALGLAB" or sp1="SALGLAb" or sp1="SALGLAI" or sp1="SALGLAI" or
    sp1="SALGLA" or sp1="SALPLAb" or sp1="SALPLA" or sp1="SALIXspi" or sp1="SALIXsp" or
    sp1="salixsp" or sp1="SALHER" or sp1="SALARC" or sp1="SALARCFr" then sp1="SALIXSP";
    if sp1="STELONI" or sp1="STELONI" or sp1="STELONfr" then sp1="STELON";
    if sp1="VACVITf" or sp1="VACVITFr" or sp1="VACVITfr" or sp1="VACVITI" or sp1="VACVITi"
    or sp1="VAVIF" then sp1="VACVIT";
    if sp1="Lmou" or sp1="lmou" then sp1="MOU";
    if sp1="Lich" then sp1="LICH";
    if sp1="BISVIVI" or sp1="PERVIV" then sp1="BISVIV";
    if sp1="EUTEDWI" then sp1="EUTEDW";
    if sp1="PYRGRAFr" or sp1="PYRGRAfr" or sp1="PYRGRAI" then sp1="PYRGRA";
    if sp1="champign" or sp1="Champign" or sp1="CALLAPm" or sp1="VACVITm" or
    sp1="VACVITM" or sp1="PYRGRAM" or sp1="PEDspm" or sp1="SALGLAbm" or
    sp1="SALIXSPm" or sp1="SALPLAm" or sp1="SALPLABM" or sp1="STELONm" or
    sp1="VACULm" or sp1="lfmorte" or sp1="lgram" or sp1="BGM" or sp1="Lgram" or sp1="LIT"
    or sp1="pollen" or sp1="ROCHE" or sp1="Roche" or sp1="CROTTEs" or sp1="crottes" or
    sp1="Poil" or sp1="Styromou" or sp1="trou" or sp1="Nid" or sp1="Sol" or sp1="sol" or
    sp1="Sol org." or sp1="Sol min." or sp1="Sol org" then delete;
run;

```

```
*****
```

Retrait des espèces qui sont présentes dans < 5% des parcelles

```
*****
;
```

```

data cinq;
    set regroup;
    if sp1="BISVIV" or sp1="CASTET" or sp1="EUTEDW" or sp1="OXYMAY" or sp1="PYRGRA"
    or sp1="RHOLAP" or sp1="RHOTOM" or sp1="VACULI" then delete;
run;

```

****Faire un tableau de fréquence avec les sp1 de plus de 5% pour créer des variables qui sont des espèces;

```

proc sort data=cinq; by an bloc azote temp brout;
proc freq data=cinq noprint;
    tables sp1/out=Pivottable;
    by an bloc azote temp brout;
run;
proc transpose data=Pivottable out=work;
    by an bloc azote temp brout;
    var count;
    id sp1;
run;

```

```

data biom5p100;
    set work;
    if Mou=. then Mou=0;
    if vacvit=. then vacvit=0;
    drop _NAME_ _LABEL_;
run;

```

```

*****
Analyse sur BETGLA BGF (feuilles du bouleau glanduleux, Betula glandulosa)
*****

```

```

proc mixed data=biom5p100 covtest maxiter=10000;
    class Bloc Azote Temp Brout An;
    model BGF = Azote | Temp | Brout | An/outpm=statBGF vciry;
    random Intercept Azote Azote*Temp*Brout/subject=Bloc;
    repeated An / subject=Bloc*Azote*Temp*Brout type=ar(1);
    title 'Biomasse des feuilles de bouleau';
    contrast 'AnL*azote' an*azote -2 -1 0 1 2 2 1 0 -1 -2;
    contrast 'AnQ*azote' an*azote 2 -1 -2 -1 2 -2 1 2 1 -2;
    contrast 'lin an pour N' an -2 -1 0 1 2 an*azote -2 -1 0 1 2 0 0 0 0 0;
    contrast 'lin an pour S' an -2 -1 0 1 2 an*azote 0 0 0 0 0 -2 -1 0 1 2;
    contrast 'quad an pour N' an 2 -1 -2 -1 2 an*azote 2 -1 -2 -1 2 0 0 0 0 0;
    contrast 'quad an pour S' an 2 -1 -2 -1 2 an*azote 0 0 0 0 2 -1 -2 -1 2;
    lsmeans temp/cl;
    lsmeans brout/pdiff cl;
run;

```

```

*****
Analyse sur GRAMSP (poacées)
*****

```

```

data grams;
    set biom5p100;
    sqrt_gram= sqrt(Gramsp);
run;

proc mixed data=grams;
    class Bloc Azote Temp Brout An;
    model sqrt_gram = Azote | Temp | Brout | An/outpm=statgram vciry;
    random Intercept Azote Azote*Temp*Brout/subject=Bloc;
    repeated An / subject=Bloc*Azote*Temp*Brout type=ar(1); run;
    contrast 'AnL*azote' an*azote -2 -1 0 1 2 2 1 0 -1 -2;

```



```

contrast 'AnQ*azote' an*azote 2 -1 -2 -1 2 -2 1 2 1 -2;
contrast 'lin an pour N' an -2 -1 0 1 2 an*azote -2 -1 0 1 2 0 0 0 0 0;
contrast 'lin an pour S' an -2 -1 0 1 2 an*azote 0 0 0 0 0 -2 -1 0 1 2;
contrast 'quad an pour N' an 2 -1 -2 -1 2 an*azote 2 -1 -2 -1 2 0 0 0 0 0;
contrast 'quad an pour S' an 2 -1 -2 -1 2 an*azote 0 0 0 0 0 2 -1 -2 -1 2;
title 'ANOVA sur sqrtGramsp';

run;

```

Analyse de phénologie du bouleau pour les années 2010 à 2013

***Lecture des données;

```

data lecture;
    infile ".\Pheno 2009 to 2013_2.txt" dlm="09" x firstobs=2 dsd missover;
    input Annee mois jour Jjulian Bloc$ Azote$ Temp$ Brout$ Espece$ Stade$ indice toutst$
    veget$ v1 v2 v3 repro$ r1 r2 r3 r4;
    if brout="N" then delete;
    if annee=2009 then delete;
    An=annee-2000;

run;

```

***Analyse sur l'espèce BETGLA (bouleau glanduleux);

```

data betgla;
    set lecture;
    if espece="BETGLA";

run;

```

***Première date d'apparition du stade phénologique (V1, V2, V3);

```

%macro analyse(vars=);
%let i=1;
%do %while(%length(%scan(&vars,&i)));
    %let var = %scan(&vars,&i);
    proc sort data=betgla; by bloc azote temp brout annee Jjulian;
    proc means data=betgla noprint; by bloc azote temp brout annee;
        where &var=1;
        var Jjulian;
        output out=data1 min=Jjulian_&var;
    run;
    data complet;
        attrib bloc azote temp brout length=$8.;
        do bloc="A", "B", "C", "D", "E";
            do Azote = "N", "S";
                do temp = "H", "L";
                    do brout = "0", "1", "3";
                        do annee = 2010, 2011, 2012, 2013;
                            Jjulian_&var = .;
                            output;
                        end;
                    end;
                end;
            end;
        end;
end;
end;

```

```

end;
end;
end;
run;

proc sort data=complet; by bloc azote temp brout annee;
data fusion&i;
merge complet data1; by bloc azote temp brout annee;
run;
%let i=%eval(&i+1);
%end;
%mend;
%analyse(vars=v1 v2 v3);

```

***** On met les trois fichiers pour chacun des stades phénologiques ensemble;**

```

data final;
merge fusion1 fusion2 fusion3;
drop _type_ _freq_;
run;

```

*****Création de nouvelles variables pour standardiser les variables de l'analyse;**

```

data analyse;
set final;
retain obs;
if _n_=1 then obs=0;
if an in(10, 11, 13) then start = 151;
if an=12 then start = 152;
nb_jours_v1 = Jjulian_v1 - start;
nb_jours_v2 = Jjulian_v2 - start;
nb_jours_v3 = Jjulian_v3 - start;
stade="v1";          nb_jours=nb_jours_v1;          sqrt_nb_jours=sqrt(nb_jours_v1);
log_nb_jours=log(nb_jours_v1); obs=obs+1; output;
stade="v2";          nb_jours=nb_jours_v2;          sqrt_nb_jours=sqrt(nb_jours_v2);
log_nb_jours=log(nb_jours_v2); obs=obs+1; output;
stade="v3";          nb_jours=nb_jours_v3;          sqrt_nb_jours=sqrt(nb_jours_v3);
log_nb_jours=log(nb_jours_v3); obs=obs+1; output;
run;

```

MANOVA incluant toutes les années;

N.B. L'analyse sur les données transformées en log ou en sqrt donne les mêmes conclusions que l'analyse sur les données brutes. De même, les conclusions sont les mêmes en présence ou non des observations extrêmes. L'analyse sur les données brutes sans exclusion des données aberrantes a donc été retenue pour l'interprétation des données;

```

options ls=90 ps=63;
proc mixed data=analyse namelen=75;
*where obs not in(46,293);
class Stade bloc azote temp brout an;

```

```

model nb_jours = Stade Stade*Azote Stade*Temp Stade*Azote*Temp Stade*Brout
Stade*Azote*Brout Stade*Temp*Brout Stade*Azote*Temp*Brout
Stade*an Stade*Azote*an Stade*Temp*an Stade*Azote*Temp*an
Stade*Brout*an Stade*Azote*Brout*an Stade*Temp*Brout*an
Stade*Azote*Temp*Brout*an/noint ddfm=bw outpm=stat vciry;
random intercept Azote / subject=Bloc;
repeated Stade an / subject=bloc*azote*temp*brout type=un@cs;
lsmeans stade*temp*an;
slice stade*temp*an/sliceby=stade*an lines diff;
run;

```

Analyse du contenu en protéines des feuilles de bouleau pour 2013

***Lecture des données;

```

data lecture;
  infile ".\Azote_14-04-04.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
  input Id Bloc$ Azote$ Temp$ Brout pourcent_N crude_prot;
  trt = compress(azote||temp||brout," ");
  if bloc="Control" then delete;
run;

```

Modélisation des protéines brutes_ Analyse sur les données brutes

```

ods output lsmeans=lsmeans;
proc mixed data=lecture;
  class Bloc Azote Temp Brout;
  model crude_prot = Azote | Temp | Brout/outpm=stat vciry;
  random Intercept Azote Azote*Temp*Brout/subject=Bloc;
  lsmeans azote/cl;
  title'ANOVA sur les crude protein';
run;

```

Analyse du contenu en fibres des feuilles de bouleau pour 2013

***Lecture des données;

```

data lecture;
  infile ".\NDF_2013.txt" dlm="09"x firstobs=2 dsd missover lrecl=10000;
  input Bloc$ Azote$ Temp$ Brout$ NDF;
  trt = compress(azote||temp||brout," ");
  if bloc="Control" then delete;
run;

```

Modélisation des fibres

```
ods output lsmeans=lsmeans;
proc mixed data=lecture; parms / ols;
  class Bloc Azote Temp Brout;
  model NDF = Azote | Temp | Brout/outpm=stat vciry ddfm=kr/*residual*/;
  random Intercept Azote Azote*Temp*Brout/subject=Bloc;
  lsmeans azote*temp*brout/cl;
run;
```