

EMILIE CHAMPAGNE

**CONSÉQUENCES DE LA TOLÉRANCE AU
BROUTEMENT DU BOULEAU GLANDULEUX SUR
LES RESSOURCES ALIMENTAIRES DU CARIBOU**

Mémoire présenté

à la Faculté des études supérieures et postdoctorales de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
pour l'obtention du grade de Maître ès Sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2012

© Emilie Champagne, 2012

Résumé

Pour comprendre les relations plantes-herbivores, il ne faut pas seulement étudier les réponses des plantes, mais comment ces réponses influenceront la disponibilité de la ressource pour les herbivores. Ce mémoire vise à étudier cette interaction, en prenant comme modèle le caribou migrateur (*Rangifer tarandus*) et le bouleau glanduleux (*Betula glandulosa* Michx), à l'aide d'une expérience de simulation du broutement et de fertilisation en azote. Nos résultats indiquent que le bouleau est capable de compenser, c'est-à-dire recroître, suite à un broutement modéré du caribou. Cette compensation est indépendante de la disponibilité en azote, ce qui soutient le modèle de la ressource limitante, dont nous adaptons les prédictions pour une pression de broutement variable. De plus, même s'il y a compensation, la disponibilité en ressource pour le caribou diminue. Cette étude augmente notre compréhension de la relation entre le caribou et le bouleau, alors que les populations de caribous du Nunavik et du Nunatsiavut sont en déclin.

Abstract

To understand plant-herbivore relationships, we need to study both how plants respond to herbivory and how their response influence resource availability for herbivores. Our goal is to study this interaction using migratory caribou (*Rangifer tarandus*) and the american dwarf birch (*Betula glandulosa* Michx) with a simulated browsing and nitrogen fertilisation experiment. Our results showed that birch is tolerant to moderate browsing pressure, as it can regrow following browsing. This tolerance is independent of nitrogen availability supporting the expanded predictions of the limiting resource model. Despite compensation, resource availability for caribou, however, declines with increasing browsing pressure. Our study increases our knowledge of the caribou-birch interaction, in the context of caribou population declines in Nunavik and Nunatsiavut.

Avant-Propos

Ce mémoire est construit sous la forme d'articles scientifiques en anglais, avec une introduction et une conclusion générale en français. Je suis l'auteure principale de ce mémoire et la contribution des différents auteurs est résumée par un tableau en fin d'introduction.

J'ai d'ailleurs commencé à écrire ces remerciements bien avant d'écrire l'introduction et la conclusion de ce mémoire, car je croyais que ce serait facile. Erreur. C'est une grande tâche que de dire merci et je ne le fais pas assez souvent. Je vais donc prendre le temps de m'étendre sur ce sujet.

Avant tout, ce projet n'aurait pu être réalisé sans la contribution financière d'une longue liste de partenaires, qui ont décidé d'investir dans la recherche sur le caribou par le biais de Caribou Ungava. Dans le désordre, merci au CRSNG, à Ressources naturelles et Faune Québec, à Arctic Net, au Fonds de recherche sur la nature et les technologies du gouvernement du Québec, à Hydro Québec, à Xstrata Nickel, à la Fédération des pourvoires du Québec inc., à la Fédération Québécoise des chasseurs et pêcheurs, à First Air, à la Corporation Makivik, à Carma, à l'Année Polaire Internationale, à la Fondation Canadienne pour l'Innovation, à l'Institut pour la Surveillance et la Recherche Environnementales, à la Fondation de la Faune du Québec, à Ouranos, à la Fédération Canadienne de la Faune et à la Conférence Régionale des Élus de la Baie James. Je remercie également la corporation Quarqalik landholding de Salluit de nous avoir accueillis sur leurs terres. Un merci particulier au CRSNG ainsi qu'à l'Association Universitaire Canadienne d'Études Nordiques en collaboration avec le Beverly and Qamanirjuaq Caribou Management Board qui, par le biais de bourses, m'ont offert leur soutien.

Avant de commencer ce projet, je n'avais passé qu'une seule journée de terrain avec mon directeur, Jean-Pierre Tremblay. Je suis encore étonnée qu'il ait bien voulu me confier un projet après cette journée. Une partie de l'explication réside probablement dans sa patience et son enthousiasme. Je ne pourrai jamais assez le remercier et la seule façon d'exprimer ma gratitude est de dire qu'il est le meilleur directeur que je connaisse. Une autre personne

a bien voulu m'accorder sa confiance et son soutien, et c'est Steeve Côté, mon codirecteur. J'ai beaucoup aimé notre collaboration, particulièrement sur le terrain. C'est le meilleur codirecteur que je connaisse. Merci également à Gilles Gauthier et à Stéphane Boudreau, qui ont suivi ce projet du début à la fin en acceptant d'examiner ce mémoire.

C'est d'ailleurs un terrain qui aurait été irréalisable sans les installations et surtout les employés de la Mine Raglan de Xstrata Nickel. Notre contact à la mine, Joël Pagé, ainsi que le service environnement (France, Vincent, Anthony, Jonathan, Sylvain, Christine et Pierre) ont fait un travail exceptionnel pour permettre ces séjours. Les souvenirs magnifiques que j'en garde sont également dus au personnel de la Baie Déception, qui nous a nourris et hébergés. Vous m'avez fait sentir comme un membre de la famille. Merci spécial à Clément, Roger, Jean (un menuisier talentueux!), Alain, Jasmin, Benoît, Michel et Michel, Nancy, Daniel, Moustache, Yves... et tous les autres. De plus, j'ai eu de merveilleux assistants de terrain en les personnes d'Olivier Simard, Bérénice Doyon et Eric Devost. Ils ont affronté le froid ou la canicule avec brio et humour. Merci également à nos visiteurs de terrain, Alex Niviaxie et Benoît Tremblay. Benoît est demeuré pour moi une référence botanique incontournable, dans l'univers dévasté de BD.

J'ai été incroyablement bien entourée au laboratoire par des assistants dévoués soit Katherine Charland, Brenda Salmon-Rivera, Jean-Gabriel Soulières-Jasmin et Valérie Bélanger, mais aussi par une coordonnatrice de laboratoire dynamique, Marie-Claude Martin. Marie-Claude, avec la collaboration de Pascal Dubé de l'INAF, a effectué les analyses de phénols et a donc préservé mes nerfs. Merci ! Alain Brousseau, du CEF, m'a secourue de diverses façons par ses analyses chimiques. Je ne peux oublier Gaétan Daigle, le statisticien « vénéré comme un dieu » au département de Biologie. Ce fut un plaisir de collaborer avec tous ces professionnels.

L'équipe au complet de Caribou Ungava, Joëlle Taillon, Maël Le Corre, Mélanie Pachkowski, Glenn Yannic et Alex Rasiulis sont également venus nous porter main forte sur le terrain. Pour cela et pour leur aide à toutes les étapes du projet (y compris les « difficiles » congrès), merci! Sans les membres du laboratoire Tremblay, particulièrement Janick et Julie, je ne crois pas que j'aurais progressé aussi facilement. Merci à Sébastien, d'avoir animé la plus difficile session de cette maîtrise et d'avoir bien voulu relire certains

textes. Plus qu'un laboratoire, ce sont des amis très chers. Je n'oublie pas les membres du grand laboratoire Côté, conseillers de tous les instants. Un merci spécial à Marianne, qui m'a fait découvrir les relations plantes-herbivores, ainsi qu'à Gaëlle et Bert, mes relecteurs préférés. Ces laboratoires ont la chance d'avoir deux professionnelles dévouées, Sonia et Caroline, dont l'aide était essentielle pour tous les détails techniques. Elles m'ont secourue à maintes reprises.

Finalement, ma famille a été d'un grand secours, m'apportant aide financière et détente. Merci à mes parents, de m'avoir toujours laissé faire mes choix et de m'avoir même déménagé pendant que je m'amusais à mesurer des plantes. Merci à mes amis, particulièrement Anne, de me faire rire. À ceux qui ont besoin que je le spécifie, être dans un exclos, c'est être dans un exclos. En dernier, mais non le moindre, merci à Marc Antoine (M. Sc, à ne pas oublier!) pour tout. Il m'a non seulement concocté d'excellents repas, mais il a amené ses conseils judicieux et bien intentionnés dans toutes les étapes de ma maîtrise. Je crois avoir réussi à en suivre un ou deux...

Je m'étais promis de remercier mes genoux et mon dos à la fin de ce projet, car je me suis penchée durant ce projet plus de 2 000 fois au-dessus de 70 parcelles, selon mes estimations. Voilà qui est fait!

*À tous les auteurs qui m'ont inspirée, que
leur œuvre soit scientifique ou fictive.*

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Avant-Propos	iii
Table des matières	vii
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures	x
1. Introduction.....	1
1.1 Réponses des plantes aux perturbations et effets sur la disponibilité de la ressource ..	1
1.1.1 Compensation et ressources disponibles pour les plantes	3
1.1.2 L'influence d'une pression de broutement variable sur la compensation	4
1.1.3 Mécanismes de réponses.....	5
1.2 Modèle d'étude : Ressource alimentaire estivale des caribous migrateurs	6
1.3 Objectifs et hypothèses	7
1.4 Approche méthodologique et analytique	9
1.5 Contribution des différents auteurs.....	11
2. Responses of dwarf birch (<i>Betula glandulosa</i>) to simulated summer browsing by migratory caribou (<i>Rangifer tarandus</i>).....	12
Résumé.....	13
Abstract.....	14
2.1 Introduction.....	15
2.2 Material and methods.....	18
2.2.1 Study area	18
2.2.2 Experimental design	20
2.2.3 Estimation of the responses of dwarf birch	21
2.2.4 Statistical analyses	22
2.3 Results.....	22
2.3.1 Phytomass and leaf area.....	22
2.3.2 Structure: short and long shoots.....	22
2.4 Discussion	26
Acknowledgements.....	30
3. Dwarf birch responses to browsing by caribou: structural changes reduce the availability of forage in tolerant shrubs	31
Résumé.....	32
Abstract.....	33
3.1 Introduction.....	34
3.2 Material and methods.....	37
3.2.1 Study area	37
3.2.2 Experimental design	38
3.2.3 Estimation of changes in forage availability.....	39
3.2.4 Estimation of changes in forage nutritive quality.....	39
3.2.5 Statistical analyses	40
3.3 Results.....	40

3.3.1 Forage availability	40
3.3.2 Nitrogen content of leaves	44
3.4 Discussion	44
Acknowledgements.....	47
4. Conclusion	48
4.1 Le modèle de la ressource limitante : développements possibles.....	50
4.2 Implications de la tolérance sur la disponibilité de la ressource pour le caribou	52
5. Bibliographie	54
6. Annexe : Résultats des analyses de phénols totaux	62

Liste des tableaux

Tableau 1.1 Contribution détaillée des auteurs des articles insérés dans le mémoire	11
Table 2.1 Climatic conditions in July at Deception Bay, Nunavik, Canada.	19
Table 2.2 Productivity and structural responses of <i>Betula glandulosa</i> in response to simulated browsing (0, 25% and 75% of shoots ≥ 5 cm stripped of their leaves) and fertilisation (natural level and addition of 10 g N/m ²) during two years (2009-2010). ANOVA results are based on linear mixed models with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure, except for leaf area, for which the analysis was only performed in 2010. Numbers in bold are statistically significant ($\alpha=0.05$).	23
Table 3.1 Productivity, structure and chemical composition of <i>Betula glandulosa</i> in response to simulated browsing (0, 25% and 75% of shoots ≥ 5 cm stripped of their leaves) and fertilisation (natural level and addition of 10 g N/m ²) during two years (2009-2010) at Deception Bay (Nunavik, Canada). ANOVA results are based on linear mixed models with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Numbers in bold are statistically significant ($\alpha=0.05$).	41
Tableau 6.1 Analyse de variance sur le contenu (%) en phénols totaux des feuilles de <i>Betula glandulosa</i> en réponse au broutement simulé et à la fertilisation, en 2010, à Baie Déception (Nunavik, Canada). L'analyse a été effectuée selon un modèle linéaire mixte avec le bloc (réplicat) et toutes les interactions incluant ce facteur comme effets aléatoires. Les chiffres en gras sont significatifs ($\alpha=0.05$).	63

Liste des figures

- Figure 1.1** Prédiction des hypothèses alternatives sur la compensation et la disponibilité des ressources pour les plantes (environnement pauvre vs riche en ressources) avec pression de broutement variable, basées sur a) l'hypothèse du continuum compensatoire (Compensatory Continuum Hypothesis (CCH), Maschinski et Whitham 1989), b) l'hypothèse du taux de croissance (Growth-Rate Hypothesis (GRH), Hilbert et al. 1981) et c) la prédiction de tolérance égale en milieu pauvre et riche en ressources du Modèle de la ressource limitante (Limiting Resource model (LRM), Wise et Abrahamson 2007). Les courbes interceptent l'axe des y à différents niveaux, car on ne s'attend pas à une productivité primaire similaire entre milieu riche et pauvre en ressources.9
- Figure 1.2** Schéma d'un bloc parmi les cinq du dispositif expérimental mis en place en 2009 à la Baie Déception (Québec, Canada). Les parcelles principales en gris foncé sont supplémentées en azote. Les traitements de broutement sont alloués aléatoirement aux parcelles secondaires en gris pâle. Les lignes pointillées indiquent que le chiffre adjacent réfère à leur longueur. La clôture externe est composée de deux brins horizontaux pour éviter que les caribous empêtrent leurs bois dans la clôture à gibier interne. 11
- Figure 2.1** Alternative hypotheses on compensation and resource availability (low vs high resource environments) integrating browsing pressure, based on a) the Compensatory Continuum Hypothesis (CCH, Maschinski and Whitham 1989), b) the Growth-Rate Hypothesis (GRH, Hilbert et al. 1981) and c) the prediction of equal tolerance between high and low resource environments of the Limiting Resource model (LRM, Wise and Abrahamson 2007). Intercepts are different between high and low resources, as we do not expect a similar primary productivity in those environments.....18
- Figure 2.3** Phytomass estimation of live *Betula glandulosa* ($x \pm 95\%$ CI) as a function of browsing based on the number of leaf point intercepts (25 points/0.56 m² plot) in August after two years of simulated caribou browsing and fertilisation near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). The analysis was performed using a linear mixed model with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure.....24
- Figure 2.4** Growth allocation of *Betula glandulosa* to short shoots ($x \pm 95\%$ CI) and long shoots ($x \pm 95\%$ CI) in August after two years of simulated caribou browsing and fertilisation near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). Means and CI presented are untransformed. The analysis was performed using a linear mixed model with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Different letters over bars indicate a posteriori least square mean differences in simulated browsing level for each year on transformed data; ($\alpha = 0.05$). For long shoots, the a posteriori test was performed on transformed data, on a nearly significant interaction, ($\alpha = 0.05$).....25

- Figure 3.1** Schematic representation of two shoots available to browsing (AS) in summer. An available shoot is defined as the distal end of a branch ≥ 5 cm and ≤ 12 cm long, corresponding approximately to the size of one bite (Manseau 1996). Long shoots (LS in grey) are the current year elongation, short shoots (SS) are formed from axillary buds (black buds) on the long shoots of preceding years.36
- Figure 3.2** Annual production of *Betula glandulosa* shoots ≥ 5 cm per ramet ($x \pm 95\%$ CI) in a two-year simulated caribou browsing experiment near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). The analysis was performed using a linear mixed model with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Different letters over bars indicate a posteriori least square mean differences in browsing levels ($\alpha = 0.05$).42
- Figure 3.3** Ratio of long:short shoots ($x \pm 95\%$ CI) of *Betula glandulosa* in a two-year simulated caribou browsing experiment near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). The analysis was performed using a linear mixed model with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Different letters over bars indicate a posteriori least square mean differences ($\alpha = 0.05$).43
- Figure 6.1** Contenus (%) en phénols totaux des feuilles de *Betula glandulosa* ($x \pm 95\%$ CI) en fonction de l'intensité de broutement et de la fertilisation à la Baie Déception (Nunavik, Canada). L'analyse a été effectuée selon un modèle linéaire mixte avec le bloc (réplicat) et toutes les interactions incluant ce facteur comme effets aléatoires. Les lettres indiquent les résultats de test a posteriori (Différence des moindres carrés, $\alpha = 0.05$).64

1. Introduction

Les relations entre les plantes et les herbivores jouent un rôle central dans les écosystèmes terrestres. Alors que la productivité primaire permet de soutenir les populations d'herbivores (Oksanen et Oksanen 2000), ces derniers, par leurs effets sur le milieu biotique et abiotique, influencent la structure, la composition et le fonctionnement des écosystèmes (Côté et al. 2004, Gill 1992, Hester et al. 2006). Par exemple, l'influence des herbivores pourrait sous certaines conditions contrer l'expansion résultant des changements climatiques globaux des arbustes dans les milieux arctiques et subarctiques (Naito et Cairns 2011). Ces modifications de l'écosystème peuvent être modulées par les réponses des plantes à la perturbation par les herbivores. Les plantes peuvent répondre en termes de productivité primaire, c'est-à-dire en biomasse produite, mais également en termes de composition chimique. Du point de vue d'un herbivore, ces réponses se traduisent par une modification de la quantité et de la qualité nutritive de la ressource alimentaire disponible.

Pour comprendre l'interaction entre les herbivores et leur habitat, il faut donc non seulement étudier comment les plantes réagissent aux perturbations par les herbivores, mais aussi comment ces réponses affectent la ressource alimentaire disponible. Ce mémoire de maîtrise vise à étudier l'interaction plante-herbivore, en évaluant l'effet du caribou (*Rangifer tarandus*) sur le bouleau glanduleux (*Betula glandulosa*) et la rétroaction sur la ressource alimentaire du caribou.

1.1 Réponses des plantes aux perturbations et effets sur la disponibilité de la ressource

On classe les réponses de résistance des plantes au broutement entre la tolérance et l'évitement (Belsky et al. 1993, Hester et al. 2006). La tolérance est la capacité de maintenir l'aptitude phénotypique (Hester et al. 2006, Rosenthal et Kotanen 1994), soit directement par la reproduction ou indirectement par la croissance compensatoire (c'est-à-dire la croissance suite au broutement, Belsky 1986). Il peut y avoir sous-compensation ou compensation exacte lorsque l'on compare la croissance de la plante consommée à une

plante intacte (Belsky 1986). Lorsque la productivité primaire de la plante consommée dépasse celle de la plante intacte, on parle de surcompensation, un phénomène observé jusque dans les milieux boréaux (voir Guillet et Bergström 2006). Comme son nom l'indique, l'évitement consiste en des mécanismes permettant de diminuer le broutement (Hester et al. 2006, Rosenthal et Kotanen 1994) par des moyens physiques ou chimiques, tels les composés secondaires de défense (Bryant et al. 1983). Les tannins, par exemple, diminuent la disponibilité des protéines végétales lors de la digestion (Robbins et al. 1987). L'évitement physique résulte de n'importe quelle structure qui diminue la prédation par les herbivores, qu'elle ait ou non évolué dans ce but, comme les épines ou la pubescence (Hanley et al. 2007).

La disponibilité de la ressource alimentaire dépendra de ces réponses de tolérance et d'évitement. Les effets sur la disponibilité se répartissent, tout comme la tolérance, sur un continuum qui va de la réduction à l'augmentation de la ressource. Par exemple, le broutement simulé de l'orignal (*Alces alces*) augmente ou diminue la production de brout de bouleau (*B. pendula* et *B. pubescens*) selon la pression de broutement (Persson et al. 2007). Lors d'une simulation de broutement, la biomasse de saule (*Salix viminalis*) disponible pour les herbivores a été maintenue ou augmentée (Guillet et Bergström 2006), dépendamment de la pression et du moment du broutement.

Les réponses d'évitement chimiques et physiques ne peuvent augmenter la ressource disponible, car elles la diminuent par définition. Par exemple, plusieurs arbustes de Nouvelle-Zélande présentent une structure de branches divergentes (*divaricate branching*), c'est-à-dire des branches se présentant à grand angle et formant un couvert enchevêtré (Bond et al. 2004). Cette structure pourrait avoir évolué en réponse au broutement des grands oiseaux herbivores ou à des conditions environnementales extrêmes de gel et de vent (McGlone et Webb 1981). Bond et al. (2004) ont démontré expérimentalement l'effet réducteur des branches divergentes sur la disponibilité des plantes pour les herbivores. L'augmentation du nombre de branches en réponse au broutement chez les bouleaux pourrait être une version boréale de cette défense structurelle (Vivas et al. 1991).

Les plantes étant fortement dépendantes des conditions environnementales, on peut s'attendre à des effets différentiels du broutement selon la période à laquelle le broutement

survient, ce qui influencera la disponibilité de la ressource pour les herbivores. Généralement, on considère le broutement printanier et du début d'été comme plus dommageable pour les plantes, car à cette période les ressources sont fortement mobilisées et faiblement défendues (Bryant et al. 1983, Gill 1992). Par exemple, Hester et al. (2004) ont observé que le broutement au moment du débourrage était plus dommageable que durant la dormance chez *Pinus sylvestris*. Toutefois, des exemples de compensation existent durant cette saison. L'expérience de Guillet et Bergström (2006) mentionnée précédemment relate une compensation en biomasse en réponse au broutement estival. Lorsque l'on considère l'effet sur la disponibilité de la ressource, certains exemples en milieu forestier démontrent même une augmentation de la ressource alimentaire suite au broutement chez des arbres. Ces exemples sont liés à la réduction de la taille des plantes par le broutement qui permet de conserver les arbres à une hauteur disponible pour le broutement (Danell et al. 1985). En forêt boréale, le broutement estival de l'original a réduit la taille de *B. pendula* sans limiter sa capacité de compenser la perte en phytomasse, augmentant ainsi la disponibilité (Den Herder et al. 2009).

1.1.1 Compensation et ressources disponibles pour les plantes

Les perturbations par les herbivores ne sont pas les seules pressions sélectives ressenties par les plantes. La tolérance et la résistance des plantes dépendront également de leur habitat, notamment des nutriments disponibles (Bryant et al. 1983). Les herbivores peuvent augmenter localement cette disponibilité par l'ajout de nutriments par les fèces et l'urine (Hobbs 1996). Plusieurs hypothèses concernant les réponses de tolérance des plantes ont intégré la disponibilité en nutriments ou, plus globalement, en ressources nécessaires à la croissance végétale. Deux hypothèses tentant d'expliquer la relation entre tolérance et disponibilité des ressources ont obtenu un support considérable dans la littérature (Hawkes et Sullivan 2001, Wise et Abrahamson 2007), bien que présentant des prédictions opposées. La première est l'hypothèse du continuum compensatoire (Compensatory continuum hypothesis (CCH), Maschinski et Whitham 1989) et se base sur le fait que les environnements riches en ressources produisent des plantes avec de forts taux de croissance. Pour la même biomasse consommée, le pourcentage de production primaire nette perdu est plus faible dans ces environnements riches que dans les sites pauvres (Coley

et al. 1985), et donc la possibilité de recroissance est supérieure. En opposition avec le CCH, l'hypothèse du taux de croissance (Growth rate hypothesis (GRH), Hilbert et al. 1981), postule que les plantes des environnements pauvres en ressources ont une meilleure capacité compensatoire, car leur taux de croissance n'est pas maximal avant le broutement. Toutefois, comme précisé dans la méta-analyse de Hawkes et Sullivan (2001), aucune des deux hypothèses n'explique toute l'étendue des réponses au broutement.

Pour combler ce manque, Wise et Abrahamson (2005, 2007) ont développé le modèle de la ressource limitante (Limiting resource model, soit le LRM), un groupe d'hypothèses avec chacune leurs postulats de base (Banta et al. 2010). Le modèle prédit trois débouchés différents, soit une tolérance supérieure en milieu riche en ressources, supérieure en milieu pauvre en ressources ou égale en milieu riche et pauvre. La situation prédite dépendra de la ressource limitante pour la croissance dans le milieu ainsi que de l'influence des herbivores sur celle-ci. Ce modèle a obtenu du soutien par une revue de la littérature (Wise et Abrahamson 2007), mais le support expérimental est jusqu'à présent divisé. Les réponses de trois espèces ligneuses sur quatre correspondaient à la prédiction du LRM de tolérance supérieure en milieu de haute disponibilité en lumière (Baraza et al. 2010). Ces résultats sont similaires à ceux de Ballina-Gomez et al. (2010) qui testaient la même prédiction en réponse à une disponibilité de lumière variable, cette dernière étude appuyant le LRM pour deux autres espèces ligneuses. Toutefois, dans ces deux expériences, les prédictions du LRM étaient indiscernables de celles du CCH. Banta et al. (2010) ont mis en évidence qu'*Arabidopsis thaliana* suivait à la fois la prédiction de tolérance égale en milieu riche et pauvre en nutriments et celle de disponibilité supérieure en milieu riche, selon ses origines géographiques.

1.1.2 L'influence d'une pression de broutement variable sur la compensation

Les hypothèses reliant ressources et compensation présentées au point précédent n'intègrent pas l'effet d'une pression de broutement variable. Une grande part de la recherche effectuée sur les espèces ligneuses a eu lieu dans un contexte entomologique dont une particularité est un broutement épisodique (Haukioja et Koricheva 2000). D'autre part, les premières études de compensation ont été effectuées sur des herbacées et des graminées (Haukioja et Koricheva 2000). Dans certains de ces cas, le concept de pression variable par un grand

herbivore est superflu, car une seule bouchée affecte toute la plante. En transposant ces connaissances vers les relations de broutement avec les grands herbivores, la pression de broutement a largement été omise. Le paradigme accepté est que plus la pression de broutement est grande, moindre est la compensation. Ce concept n'est toutefois pas intégré aux hypothèses précédentes, bien qu'il s'insère bien au CCH, c'est-à-dire qu'un broutement plus intense retire plus de ressources à la plante et donc diminue sa compensation. D'un autre côté, il pourrait être contradictoire avec le GRH qui prédit une tolérance supérieure en milieu pauvre en ressources, car les plantes étant broutées fortement à répétition seraient plus loin de leur taux maximal de croissance ce qui augmenterait leur potentiel à recroître. Intégrer la pression d'herbivorie à la disponibilité des ressources permettrait de produire des modèles plus réalistes pour les relations plante-herbivore.

1.1.3 Mécanismes de réponses

Les réponses de tolérance et de résistance résultent de mécanismes physiologiques, notamment du relâchement de la dominance apicale suite à un dommage du méristème apical. La dominance apicale est un mécanisme de contrôle qui favorise la croissance selon un axe principal (Aarssen 1995). Lorsqu'une perturbation, comme le broutement, endommage le méristème apical, les méristèmes latéraux peuvent croître, ce qui permet parfois de compenser la perte de biomasse par la croissance compensatoire (Haukioja et Koricheva 2000). La croissance réalisée après le relâchement de la dominance apicale est généralement plus dense et ramifiée, car le nombre de points de croissance est plus élevé (Aarssen 1995, Haukioja et Koricheva 2000). Les nutriments, qui étaient massivement dirigés vers le méristème apical, sont redistribués entre ces points de croissance qui ont alors une concentration en nutriments plus élevée (Danell et al. 1997, Honkanen et Haukioja 1998, Veraart et al. 2006). La composition chimique des plantes dépendra également de la balance carbone:nutriments (Bryant et al. 1983), basée sur la disponibilité en nutriments et en carbone de l'environnement. Cette hypothèse postule que dans un milieu limité en nutriments, les plantes accumulent les composés de défense à base de carbone, car la croissance est limitée. Si on déséquilibre cet état en ajoutant des nutriments, tel l'azote, les plantes redirigeront le carbone vers la croissance et les composés de défense diminueront.

Au niveau de la ressource alimentaire disponible, nous avons déjà présenté au point 1.1.1 comment la disponibilité de la ressource peut augmenter par le maintien des arbres à une taille disponible pour le broutement. Ce mécanisme physique d'augmentation de la disponibilité apparaît toutefois peu pertinent dans des milieux moins productifs comme la toundra où la biomasse est de hauteur réduite. Par contre, la structure des espèces ligneuses suite à la perte de la dominance apicale pourrait réduire la disponibilité de la ressource et constituer un mécanisme d'évitement physique, comme c'est le cas avec la structure de branches divergentes (voir 1.1.1). La disponibilité est une donnée centrée sur l'herbivore et déterminée par la taille des bouchées que peut prendre cet herbivore. Par exemple, Persson et al. (2007, 2005) ont défolié des arbres décidus sur une longueur moyenne de 20 cm, à partir d'observations de défoliation par l'orignal. Dans un contexte de diète optimale, il est également plus efficace pour un grand herbivore de se nourrir sur les plantes présentant quelques grandes ramilles que plusieurs petites (Vivas et al. 1991).

1.2 Modèle d'étude : Ressource alimentaire estivale des caribous migrants

La dynamique entre les caribous et leurs ressources alimentaires est un système pertinent pour étudier les relations plante-herbivore, compte tenu de l'importance des caribous pour les communautés végétales nordiques et de la situation précaire de cette espèce (Vors et Boyce 2009). Les populations mondiales sont actuellement en déclin dans la majorité des régions circumpolaires (Gunn et al. 2009) et leurs ressources alimentaires sont appelées à changer dans un contexte de changements climatiques (Turunen et al. 2009). Les populations de caribous migrants du Nord-du-Québec et du Labrador ont une particularité en ce qui a trait à leur ressource alimentaire : les contraintes énergétiques seraient plus importantes à la saison estivale qu'à l'hiver (Couturier 2009, Messier et al. 1988). Crête et Huot (1993) ont lié la condition physique pauvre des femelles caribous du troupeau de la Rivière-George à l'état dégradé de l'aire d'estivage; leurs réserves de gras corporel à l'automne étaient faibles (Huot 1989) et leur survie estivale diminuée par rapport aux années précédentes où l'habitat n'était pas dégradé (Hearn et al. 1990). À l'opposé, leur habitat hivernal était riche en lichens (Crête et al. 1990a) et en conséquence, le pourcentage de gras des femelles augmentait durant cette saison (Couturier et al. 2009).

Le bouleau glanduleux est l'un des éléments principaux du régime alimentaire estival des caribous dans le Nord du Québec et au Labrador (Gauthier et al. 1989, Manseau 1996). La disponibilité de cette ressource a décliné suite au pic de population du troupeau Rivière-George de la fin des années 1980 (Manseau et al. 1996). Cette réduction persistait encore quelques années après la diminution de la pression de broutement (Crête et Doucet 1998). Quant à la qualité nutritive des feuilles de bouleau, elle semblait être augmentée par le broutement (Filion 1996). Toutefois, on en connaît relativement peu sur les capacités de compensation du bouleau ainsi que sur l'influence de la disponibilité des nutriments, notamment l'azote, le nutriment qui limite principalement la croissance en milieu arctique (Nadelhoffer et al. 1992).

Le bouleau présente des traits fonctionnels qui favorisent une grande plasticité phénotypique (Bret-Harte et al. 2001). En effet, les bouleaux présentent deux types de feuilles : les feuilles hâtives, qui ont passé l'hiver dans les bourgeons et les feuilles tardives, développées au cours de l'été (Maillette 1982). Ils produisent également deux types de ramilles qui sont responsables de la plasticité dans la croissance (Bret-Harte et al. 2001, Haukioja et al. 1990, Lehtilä et al. 2000). Les ramilles longues permettent l'élongation et portent à la fois des feuilles hâtives et tardives (Maillette 1982). Leur production de feuilles est donc indéfinie lors de la saison de croissance. Les ramilles courtes ne portent que des feuilles hâtives (Maillette 1982) et ont donc une production de feuilles définie. Elles ne participent pas à l'élongation des branches car ce ne sont que des bourgeons produisant quelques feuilles (Ishihara et Kikuzawa 2004). Toutefois, elles ont la possibilité de se convertir en ramilles longues, en réponse à une perturbation, comme la fertilisation ou le broutement (Bret-Harte et al. 2001, Lehtilä et al. 2000).

1.3 Objectifs et hypothèses

Dans ce contexte, le premier objectif de ce projet de maîtrise consiste à évaluer les capacités de compensation du bouleau glanduleux selon la pression de broutement et la disponibilité des ressources pour l'arbuste. Dans un second temps, nous souhaitons évaluer comment les réponses du bouleau influencent la disponibilité de la ressource pour le caribou en termes de quantité et de qualité nutritive. Ce mémoire se présente donc en deux

chapitres adressant chacun l'un de ces objectifs sous la forme d'articles scientifiques rédigés en anglais.

Dans le premier chapitre, nous posons une série d'hypothèses alternatives dont les prédictions sont représentées graphiquement (Figure 1.1), basées sur les hypothèses reliant compensation et disponibilité des ressources (CCH, GRH, LRM). Si cette compensation se produit dans le contexte du CCH, elle sera supérieure en milieu supplémenté en azote (Figure 1.1a); au contraire, si elle suit le GRH, la compensation sera supérieure en milieu non supplémenté (Figure 1.1b). Finalement, le LRM prédit que la compensation sera égale dans les deux milieux, car les ressources affectées par le broutement, le carbone (par le biais de la réduction des tissus qui le fixent) et les méristèmes actifs ne sont pas limitantes pour le bouleau (Figure 1.1c). Nous bonifions ces hypothèses en incluant l'effet d'une pression de broutement variable basé sur le paradigme que plus la pression de broutement sera forte, moindre sera la compensation. Nous introduisons l'idée qu'il y a un seuil de broutement sous lequel la plante peut compenser et au-dessus duquel la productivité primaire diminue, car les tissus restants ne permettent plus de soutenir une compensation. Nous prédisons donc que la phytomasse – biomasse de feuilles – ainsi que l'aire des feuilles de bouleau seront moindres à broutement élevé qu'à broutement modéré. Le mécanisme de cette compensation serait la conversion de ramilles courtes à croissance définie en ramilles longues à croissance indéfinie. Nous prédisons donc que la compensation s'observera dans le nombre de ramilles longues et non dans le nombre de ramilles courtes.

Dans le second chapitre, nous abordons la quantité et la qualité nutritive de la ressource disponible. Nous posons comme hypothèse que la structure similaire aux branches divergentes provoquée par le relâchement de la dominance apicale agit en défense structurelle qui diminuera la disponibilité de la ressource. Il y aura donc augmentation du rapport ramilles longues:courtes, ce qui nous indiquera la structure de l'arbuste et une réduction du nombre de ramilles disponibles pour le broutement. Suite au relâchement de la dominance apicale, l'hypothèse du rapport carbone:nutriments prédit une augmentation de la qualité nutritive par une augmentation de la quantité d'azote avec le broutement et la fertilisation.

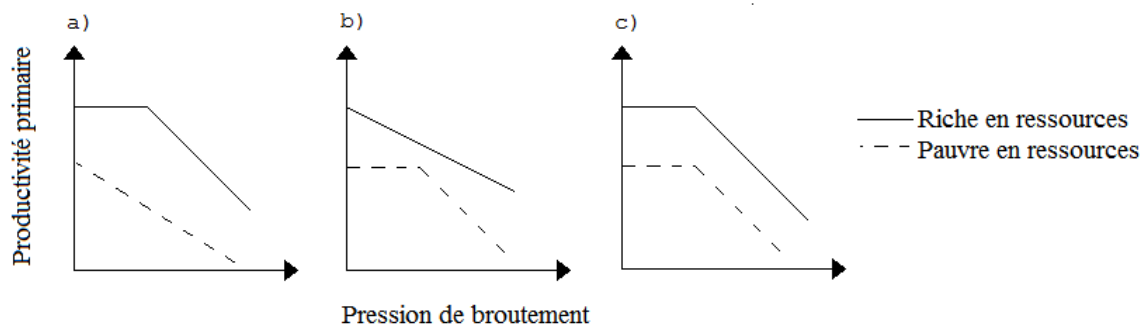


Figure 1.1 Prédiction des hypothèses alternatives sur la compensation et la disponibilité des ressources pour les plantes (environnement pauvre vs riche en ressources) avec pression de broutement variable, basées sur a) l'hypothèse du continuum compensatoire (Compensatory Continuum Hypothesis (CCH), Maschinski et Whitham 1989), b) l'hypothèse du taux de croissance (Growth-Rate Hypothesis (GRH), Hilbert et al. 1981) et c) la prédiction de tolérance égale en milieu pauvre et riche en ressources du Modèle de la ressource limitante (Limiting Resource model (LRM), Wise et Abrahamson 2007). Les courbes interceptent l'axe des y à différents niveaux, car on ne s'attend pas à une productivité primaire similaire entre milieu riche et pauvre en ressources.

1.4 Approche méthodologique et analytique

Pour tester ces hypothèses, nous avons développé un dispositif expérimental dans lequel nous avons simulé trois intensités de broutement et deux niveaux d'azote dans le sol (Figure 1.2). Le dispositif est installé à la Baie Déception, au Nunavik. L'approche expérimentale en recherche permet une puissance supérieure dans l'interprétation des résultats, car le contrôle sur les conditions et les traitements appliqués établissent des relations de cause à effet (Fortin et al. 1988). Un dispositif expérimental en milieu naturel a l'avantage d'être plus réaliste, mais le désavantage d'être soumis à des sources de variations non contrôlées. La simulation du broutement est une méthode expérimentale efficace qui a fait ses preuves dans l'étude des effets du broutement (Bergström et Edenius 2003). Cette méthode permet d'isoler les effets du broutement des autres perturbations, comme le piétinement. En contrepartie, la simulation peut ne pas représenter fidèlement

l'effet du broutement. Par exemple, il a été proposé que la salive, absente lors d'une simulation, pourrait induire une réponse chez la plante (Bergström et Edenius 2003). Toutefois, Bergman (2002) a démontré que la salive d'original n'influçait que légèrement le nombre de branches produites. Notre méthodologie est basée sur les observations comportementales de l'alimentation des caribous effectuées par Manseau (1996) qui avait simulé le broutement du caribou, mais à des pressions de broutement différentes des nôtres. D'après ses travaux, la longueur d'une ramille disponible serait entre 5 et 12 cm. Lorsque le broutement des herbivores est épisodique et dispersé sur une grande aire, comme dans notre cas, la simulation du broutement est le choix évident pour étudier ces effets. La simulation de l'urine et des fèces a été effectuée par le dépôt d'urée sous forme de granules (voir Bret-Harte et al. 2001). C'est une approximation qui a l'avantage de dissocier l'apport en eau et en nutriments de celui en azote et qui est plus simple que d'ajouter une quantité similaire d'eau sur les parcelles non fertilisées (pour exemple, voir Semmartin et Oesterheld 2001).

L'approche analytique découle de notre dispositif expérimental, de type split-block-split-block (Federer et King 2007). Ce type de dispositif comporte deux restrictions à la distribution aléatoire des traitements, soit l'année et le traitement de fertilisation, ce dernier systématiquement appliqué sur les parcelles dans le bas de la pente. Cette restriction lors de la fertilisation permet de diminuer le risque d'écoulement d'une parcelle fertilisée vers une parcelle non-fertilisée. Une attention particulière a été portée à la pseudoréplication (Hurlbert 1984), car notre dispositif présentait à la fois des unités expérimentales primaires (traitement de fertilisation) et secondaires (traitement de broutement) ainsi que des unités d'échantillonnages (ramets).

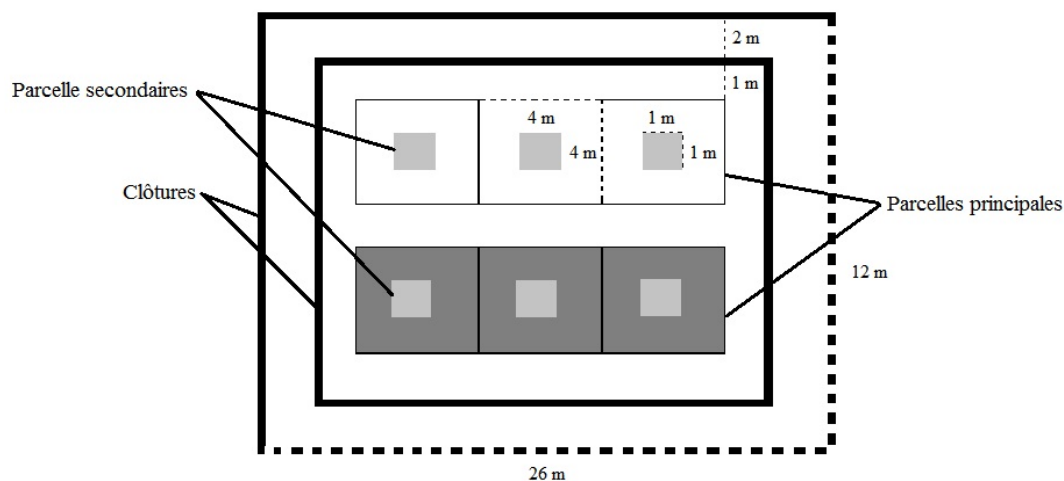


Figure 1.2 Schéma d'un bloc parmi les cinq du dispositif expérimental mis en place en 2009 à la Baie Déception (Québec, Canada). Les parcelles principales en gris foncé sont supplémentées en azote. Les traitements de broutement sont alloués aléatoirement aux parcelles secondaires en gris pâle. Les lignes pointillées indiquent que le chiffre adjacent réfère à leur longueur. La clôture externe est composée de deux brins horizontaux pour éviter que les caribous empêtrent leurs bois dans la clôture à gibier interne.

1.5 Contribution des différents auteurs

Tableau 1.1 Contribution détaillée des auteurs des articles insérés dans le mémoire

	E. Champagne	J.-P. Tremblay	S.D. Côté
Conception du projet		X	X
Mise en place du design expérimental	X	X	X
Analyse et interprétation	X		
Interprétations des résultats	X	X	X
Rédaction	X		
Révision		X	X
Approbation finale	X	X	X

2. Responses of dwarf birch (*Betula glandulosa*) to simulated summer browsing by migratory caribou (*Rangifer tarandus*)

Emilie Champagne, Jean-Pierre Tremblay, Steeve D. Côté

Département de biologie & Centre d'études nordiques, Université Laval 1045 ave de la Médecine, Québec, Qc, Canada, G1V 0A6, emilie.champagne.2@ulaval.ca, jean-pierre.tremblay@bio.ulaval.ca, steeve.cote@bio.ulaval.ca

Résumé

La densification de la strate arbustive a été rapportée dans plusieurs régions subarctiques, ce qui soulève des questions sur l'interaction entre les troupeaux de caribous et leurs ressources. Les arbustes peuvent tolérer le broutement et leur niveau de tolérance sera influencé par la pression de broutement et la disponibilité des ressources. Deux hypothèses lient la tolérance à cette disponibilité de la ressource et ont des prédictions opposées : l'hypothèse du continuum compensatoire (CCH) et l'hypothèse du taux de croissance (GRH). Un nouveau jeu d'hypothèses, le modèle de la ressource limitante (LRM), pourrait expliquer tout le continuum des réponses de tolérance possible. Notre objectif est d'évaluer la croissance compensatoire d'un arbuste arctique, *Betula glandulosa*, en relation avec la pression de broutement du caribou et la disponibilité en ressources en utilisant une expérience de simulation de broutement (0, 25 et 75% des ramilles disponibles) et de fertilisation (0 et 10 g/m²) en azote. Nos traitements ont été appliqués aux printemps 2009 et 2010 selon un design split-block-split-block. Nous avons estimé la phytomasse totale et mesuré la surface foliaire ainsi que le nombre de ramilles courtes et longues en fin de saison de croissance. Les bouleaux ont compensé complètement la perte de phytomasse à broutement modéré et sous compensé à broutement élevé. Cette compensation s'est produite par une conversion des ramilles courtes en ramilles longues. L'aire des feuilles a augmenté à broutement élevé, indice d'une autre forme de compensation. La fertilisation n'a pas influencé la réponse des bouleaux et donc nos résultats sont en ligne avec les prédictions du LRM de tolérance égale en milieu riche et pauvre en azote. Ces résultats mettent en valeur la capacité de tolérance du bouleau, dont la disponibilité pour le caribou pourrait être maintenue, même sous broutement répété. Toutefois, les populations de caribou sont présentement en déclin et ce déclin pourrait promouvoir l'expansion des arbustes.

Abstract

Densification of the shrub layer has been reported in many subarctic regions, raising questions on the interactions between caribou herds and their resources. Shrubs can tolerate browsing and their level of tolerance can be affected by herbivory pressure and resources availability. Two main hypotheses link tolerance to resource availability and have opposite predictions: the Compensatory Continuum Hypothesis (CCH) and the Growth Rate Hypothesis (GRH). A new framework, the Limiting Resource Model (LRM), may also explain the range of tolerance responses. Our objective was to assess the compensatory growth of an arctic shrub, *Betula glandulosa*, in relation to browsing pressure by caribou and to resource availability, using a simulated browsing (0, 25 and 75 % of available shoots) and nitrogen-fertilisation (0 and 10 g/m²) experiment. We used a split-block-split-block design with treatments applied in early springs of 2009 and 2010. We assessed at the end of the growing season the overall phytomass, leaf area and the number of short and long shoots. Birches fully compensated moderate browsing because the overall phytomass was similar to unbrowsed birches. At high browsing pressure, they undercompensated the loss of phytomass. Short shoots, by reverting into long shoots, mainly produced the compensation. Unexpectedly, the leaf area increased with high browsing pressure, another form of compensatory growth. Fertilisation did not influence the response of birch, thus we conclude that our results support the LRM hypothesis of equal tolerance at both high and low nitrogen availability. Our results highlight the tolerance of birch response to disturbance, whose availability for caribou could be maintained despite repeated browsing. Caribou populations, however, are currently declining in many regions worldwide and the decline in browsing pressure could promote shrub expansion.

2.1 Introduction

The expansion of deciduous dwarf shrubs has been reported in many arctic and subarctic regions mainly in response to global climate change (Naito and Cairns 2011, Sturm et al. 2001, Tape et al. 2006). Deciduous shrubs are a large component of caribou (*Rangifer tarandus*) diet in early summer (Crête et al. 1990b, Manseau 1996) when other resources are scarce and animals suffer from protein and mineral deficiency after the winter (Gerhart et al. 1996). Some authors have demonstrated that consumption and trampling of dwarf shrubs can at least partially counteract the positive impact of increasing temperatures on Arctic shrubs (Pajunen 2009, van der Wal 2006). The arctic tundra is a low productivity environment (Nadelhoffer et al. 1992) where plants cannot escape large herbivores by outgrowing them potentially leading to a top-down control of plants (Oksanen and Oksanen 2000).

In response to tissue removal by consumers, plants have evolved two mechanisms to cope with herbivory; avoidance and tolerance (sensu Belsky et al. 1993). Avoidance relates to mechanisms reducing or preventing herbivory such as physical (e.g., spines in *Acacia*, Young et al. 2003) or chemical (e.g., phenolics *Pinus sylvestris*, Roitto et al. 2009) defences (Hester et al. 2006, Rosenthal and Kotanen 1994). Tolerance is the capacity to maintain fitness following herbivory (Hester et al. 2006, Rosenthal and Kotanen 1994); it can be achieved through reproduction or compensatory growth, i.e., regrowth after browsing (Belsky 1986). For example, *Betula pubescens*, *B. pendula* and *Pinus sylvestris* can regrow following browsing (Persson et al. 2007). Here, we focus on compensatory growth as it may influence the availability of the resource for caribou. We are especially interested in how compensation is related to browsing pressure, a biotic factor seldom integrated in hypotheses related to compensatory growth (but see Moser and Schutz 2006, Persson et al. 2007).

The compensatory response of plants may be influenced by the availability of resources such as water, nutrients, and light (Hester et al. 2006). Two main hypotheses predict the degree of plant tolerance depending on resource availability, with opposite predictions. The Compensatory Continuum Hypothesis (CCH) argues that the degree of compensatory growth is positively related to resource availability (Maschinski and Whitham 1989).

Persson et al. (2007) found that a simulated high moose (*Alces alces*) browsing pressure stimulated *Betula pubescens* and *B. pendula* aboveground productivity in productive sites. High resource environments allow higher net primary production so that for the same amount of biomass removed, the percentage of the net primary production lost to herbivores is smaller (Coley et al. 1985). At the opposite of the CCH, the Growth Rate Hypothesis (GRH, Hilbert et al. 1981) states that plants in low-resource environments have a superior ability for compensatory growth because their relative growth rate is not maximal, thus providing a higher potential for response. For example, *Campanulastrum americanum* tolerated higher herbivory in shaded than in high light availability environments (Lin and Galloway 2010). Neither the GRH or CCH provide explanations for the effects of variation in browsing pressure. Yet, increasing browsing has been shown both to decrease the level of compensation in *Salix viminalis* (Guillet and Bergström 2006) and to increase compensation in *B. pubescens* and *B. pendula* (except under extreme browsing pressure; Persson et al. 2007).

A meta-analysis by Hawkes and Sullivan (2001) suggested that neither the CCH nor the GRH could explain the range of possible responses to herbivory. The Limiting Resource Model (LRM) was developed as a set of multiple hypotheses predicting tolerance depending on which resource is primarily affected by herbivory and which resource is limiting plant growth (Wise and Abrahamson 2005, Wise and Abrahamson 2007). The inclusion of herbivory as an explicit mechanism in the LRM is an improvement, but there is still no integration of browsing pressure although it is suggested that a minimum of two browsing levels is needed to test this hypothesis (Wise and Abrahamson 2005). Baraza et al. (2010) and Ballina-Gomez et al. (2010) found support for the LRM prediction of higher tolerance in high light availability environments in respectively three and two woody species. In both these experiments, however, predictions from the CCH and the LRM could not be discriminated. Banta et al. (2010) found evidence supporting both equal tolerance at high and low nutrient availability and higher tolerance at higher nutrient availability in *Arabidopsis thaliana*, depending on its geographic origin.

Here, we investigated compensatory growth of the dwarf shrub *Betula glandulosa* in relation with browsing pressure and nitrogen availability; nitrogen usually being the most limiting nutrient in arctic tundra (Nadelhoffer et al. 1992). We show that this species can

compensate moderate tissue loss to consumer through structural changes. *B. glandulosa* is a dominant resource in the summer diet of caribou in eastern North America (Manseau et al. 1996) and recent studies report an increase in its abundance (Ropars and Boudreau 2012). This shrub is heterophyllous, winter buds contain a definite number of early leaves, but late leaves are produced throughout the growing season (Maillette 1982). They produce two types of shoots (Haukioja et al. 1990, Ishihara and Kikuzawa 2004). Long shoots are responsible for the current year growth and bear early and late leaves (Maillette 1982). Short shoots bear only early leaves (Maillette 1982), but can convert to long shoots following herbivory (Lehtilä et al. 2000). We tested the predictions of the alternative hypotheses presented before (CCH, GRH and LRM) and integrated browsing pressure to the predictions (Figure 2.1). CCH predicts higher compensation following fertilisation but under increasing browsing pressure, we expect compensation to decrease once the amount of residual tissues left is not allowing further replacement (Figure 2.1a). The GRH predicts the opposite response to fertilisation (Figure 2.1b). Contrasting with the CCH and GRH, the LRM predicts equal tolerance under both nutrient conditions (Figure 2.1c) because damages from browsing mainly affect active meristems and carbon availability by removing carbon-fixing tissues, which are non-limiting resources (Wise and Abrahamson 2008). Because of the high plasticity of birch (Bret-Harte et al. 2001), we predict that compensation could mainly occur through the conversion of short shoots into long shoots following browsing.

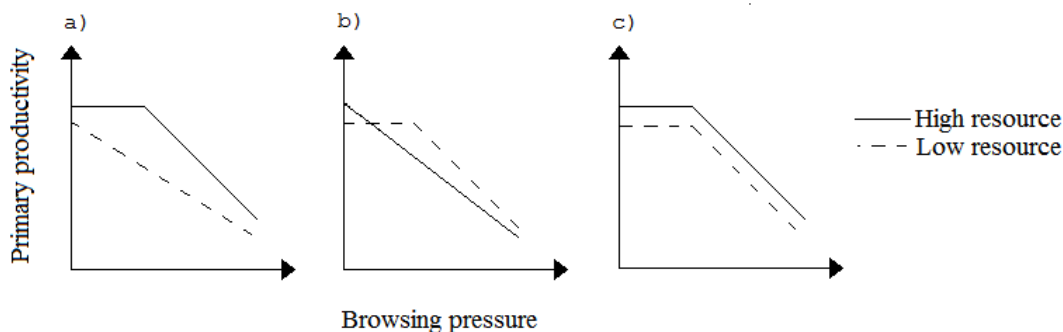


Figure 2.1 Alternative hypotheses on compensation and resource availability (low vs high resource environments) integrating browsing pressure, based on a) the Compensatory Continuum Hypothesis (CCH, Maschinski and Whitham 1989), b) the Growth-Rate Hypothesis (GRH, Hilbert et al. 1981) and c) the prediction of equal tolerance between high and low resource environments of the Limiting Resource model (LRM, Wise and Abrahamson 2007). Intercepts are different between high and low resources, as we do not expect a similar primary productivity in those environments.

2.2 Material and methods

2.2.1 Study area

Our study area is located near Deception bay (62.08'41"N, 74.41'52"O) Nunavik, Québec, Canada, within the summer range of the Rivière-aux-Feuilles caribou herd (Figure 2.2). The region is composed of intrusive tonalitic rocks (MRN 2002). According to the Circumpolar Arctic Vegetation Map (Walker et al. 2005), it is in the erect dwarf shrub tundra, on a mostly acidic soil. The first year of our study, July 2009, was warm and dry while 2010 was wetter and colder, resulting in a much smaller number of growing degree days (GDD, Table 2.1). It is possible that birches suffered a drought in 2009, as many ramets dried and died. Data from Katinniq (95 km south of Deception Bay) indicates 64.8 mm of rain for the months of June, July and August in 2009 compared to 164.6 mm in 2010 (V. Simoneau, pers. communication).

Table 2.1 Climatic conditions in July at Deception Bay, Nunavik, Canada.

Variables	Units	2009 (95% CI)	2010 (95% CI)	2002-2007 (95% CI)
Temperature	$^{\circ}\text{C}$	13.9 (13.8; 14.0)	10.9 (10.8; 11.0)	9.3 (8.6; 10.0)*
Relative humidity	%	56.5 (56.2; 56.7)	74.2 (74.0; 74.4)	-
Photosynthetically active radiations	μE	1698 (1630; 1766)	1642 (1457; 1826)	-
Growing degree days over 5°C in July	days	275	183	-
Precipitations (June/July/August)	mm	64.8	164.6	184.7 (151.1; 218.2)*

* Temperatures in 2002-2007 are from Salluit (SILA network, CEN, Québec) and precipitations from Katinniq (V. Simoneau, pers. communication).

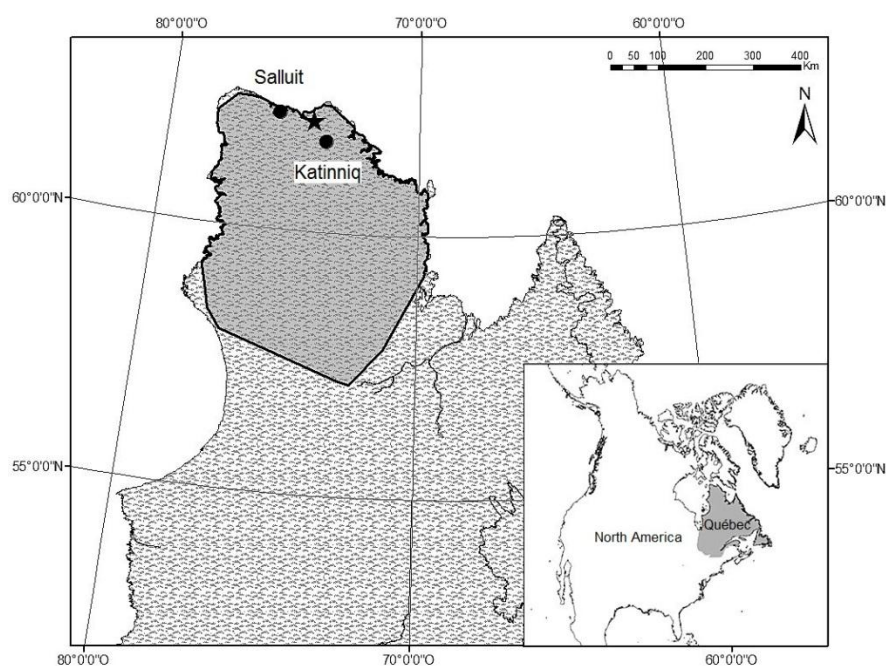


Figure 2.2 Study site (black star) within the summer range of the Rivière-aux-Feuilles migratory caribou herd (grey polygon) estimated from the 100% minimum convex polygon including locations of 64 females fitted with satellite collars from 15 June to 31 August 2010 in the Ungava peninsula, Nunavik, Québec, Canada

2.2.2 Experimental design

We implemented a simulation experiment in 2009 with three levels of browsing pressure (0, 25, and 75% of available shoots >5 cm and ≤ 12 cm stripped of their leaves each year the latter two proportions corresponding respectively to moderate and heavy browsing pressure; Manseau 1996) and two levels of nitrogen (no addition and 10 g nitrogen/m² as granular urea following Bret-Harte et al. 2001). Each combination of treatments was replicated in five blocks permanently enclosed by 12 x 26 x 1.5 m wire fences to exclude caribou. All blocks were located on a south-west facing hill (slope between 1 and 11%) with their long axis parallel to the slope. Blocks were subdivided into 12 4 x 4 m plots, half of which received a temperature increment treatment included in a companion study. We cut trenches to permafrost level between plots to isolate birch clones. The six plots located downslope were fertilized once a year, at the beginning of bud burst in early June (16 June 2009, 10 June 2010). The slope affected the depth of snow (generalized linear model: $F_{10,23}=5.37$, $p=0.0004$). The highest accumulation of snow, however, occurred at the top of the block and thus should not affect the humidity of fertilized vs unfertilized plots, because snow melt will run down the slope. The browsing treatment was allocated randomly among the two levels of fertilisation, for two years, leading to a complete factorial split-block-split-block design with two split blocked factors, fertilisation and year (Federer and King 2007). We simulated browsing in 1 x 1 m subplots within plots and performed the treatment manually (Bergström and Edenius 2003) when we observed caribou stripping newly emerged birch leaves nearby (1-5 July 2009, 23-28 June 2010). As long shoots are not always >5 cm, the simulated browsing affected both long and short shoots.

We tested for nitrogen limitation using the N:P ratio in a composite sample of leaves from three unfertilised and unbrowsed plots (Aerts et al. 2009). N contents were estimated from dried and milled leaves, solubilised with the wet oxidation procedure of Parkinson and Allen (1975) then processed with a flow injection analyzer (Quikchem 4000, Zellweger Analytics Inc., Lachat Instruments Division, Milwaukee, WI; Diamond 1992). P contents were prepared according to the same protocol and dosed with inductively coupled plasma optical emission spectrometry (Optima 4300DV, Perkin-Elmer Inc, Wellesley, MA). The mean N:P ratio was 11.1 ± 4.1 ($\bar{x} \pm 95\%CI$), suggesting nitrogen limitation (Aerts et al. 2009).

We assessed the bioavailable nitrogen content of the soil with plant root simulators (PRSTM-probes, Western Ag Innovations Inc., Saskatoon, SK, Canada). The probes were inserted in the soil for two five-day burial periods beginning one week and one month after fertilisation in 2010. Fertilized plots had a bioavailable N rate higher than unfertilized plots ($186 \pm 36 \mu\text{g} / 10 \text{ cm}^2 / 5 \text{ days}$ vs $10 \pm 2 \mu\text{g} / 10 \text{ cm}^2 / 5 \text{ days}$, mixed model, log-transformed: $F_{1,4}=174.8$, $p=0.0002$).

2.2.3 Estimation of the responses of dwarf birch

Compensatory growth is generally estimated from the production of aboveground non-reproductive tissues (Hawkes and Sullivan 2001). Total phytomass is a frequent estimator of compensatory growth (Gornall et al. 2009, Post and Pedersen 2008), although in shrubs such as birches, shoot production has also been used (Bergström and Danell 1987, Danell and Bergström 1989, Haukioja et al. 1990). We estimated the phytomass of birch leaves in subplots annually in early August using point intercept sampling with 25 systematic points within a 0.56 m^2 frame (Jonasson 1988). The accurate estimation of phytomass with this method does not usually require high pin density (Bråthen and Hagberg 2004). For confirmation, we sampled 14 plots with 100 points. In the data of each of these plots, we resampled six replicates for each pin density between 10 to 90 points with a pace of 10, plus one sample at 100 points. This resulted in a total of 55 samples per plot. The relative number of hits per point was not related to the pin density (generalized linear model: $F_{9,119}=0.5$, $p=0.9$).

We marked and followed three to seven ramets within subplots for the two years to obtain a minimum of 50 shoots available for browsing. We decided to follow ramets instead of an entire individual because of the clonal propagation of birches that renders identification of individuals difficult (Hermanutz et al. 1989) and we isolated the ramets by cutting trenches between plots. Each year, at the end of the growing season, we assessed the number of short and long shoots per ramet. In August 2010, we collected approximately 250 fresh leaves from available shoots per plot, pressed, dried and scanned them (HP Scanjet G4010, Mississauga). Images were transformed with the freeware Gimp v2.6 to maximum contrast and lower brightness for leaf differentiation. We used a modified blob detection program

(Blobfinder.java, Greensted, 2009) to measure the number of pixels for each leaf and converted the area in pixels to an individual leaf area.

2.2.4 Statistical analyses

We examined the effects of browsing and fertilisation on birch phytomass and structure (number of short and long shoots) using linear mixed models (MIXED procedure, Littell et al. 2006) with block and all interactions involving this factor entered as random factors and year as a repeated measure (Table 2.2). We visually assessed the normality of residuals and homogeneity of variance assumptions and applied transformations whenever required (square root and natural logarithm for long and short shoots, respectively). For leaf area in 2010, we used a generalized linear mixed model with a negative binomial distribution (GLIMMIX procedure, SAS 2008a). We conducted a posteriori mean comparisons with least square means (LSMEANS statement, SAS 2008b). Data are presented as untransformed $\bar{x} \pm 95\% \text{CI}$. All statistical analyses were performed with SAS 9.2 (SAS 2008c) with $\alpha = 0.05$.

2.3 Results

2.3.1 Phytomass and leaf area

Browsing was the only experimental treatment influencing birch phytomass and leaf area (Table 2.2). For both years and fertilisation levels, the phytomass of *B. glandulosa* in moderately browsed plots recovered to the level estimated in unbrowsed plots ($t_{16}=0.7$, $p=0.5$) while declining by about 30% in plots under heavy browsing pressure (unbrowsed vs heavily browsed: $t_{16}=3.2$, $p=0.005$; moderately vs heavily browsed $t_{16}=2.5$, $p=0.02$; table 2.2 and figure 2.3). Individual leaf area was higher for heavily browsed than unbrowsed *B. glandulosa* ($134 \pm 2 \text{ mm}^2$ and $115 \pm 2 \text{ mm}^2$ respectively, $t_{24} = -2.69$, $p=0.02$), but comparable to moderately browsed ones (heavy vs moderate: $123 \pm 2 \text{ mm}^2$, $t_{24} = -1.7$, $p=0.1$; table 2.2).

2.3.2 Structure: short and long shoots

In 2009, moderately browsed ramets had 40% fewer short shoots than unbrowsed ones ($t_{24}=2.7$, $p=0.01$; table 2.2, figure 2.4), while heavily browsed ramets could not be

Table 2.2 Productivity and structural responses of *Betula glandulosa* in response to simulated browsing (0, 25% and 75% of shoots ≥ 5 cm stripped of their leaves) and fertilisation (natural level and addition of 10 g N/m²) during two years (2009-2010). ANOVA results are based on linear mixed models with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure, except for leaf area, for which the analysis was only performed in 2010. Numbers in bold are statistically significant ($\alpha= 0.05$).

Sources of variation	<i>Df</i> (<i>num</i> , <i>den</i>)	Phytomass*		Leaf area		Number of short shoots		Number of long shoots	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Fertilisation	1,4	0.1	0.8	0.8	0.4	0.2	0.7	0.5	0.5
Browsing	2,16	5.7	0.01	3.7	0.05	6.9	0.007	9.5	0.002
Fertilisation x Browsing	2,16	1.3	0.3	0.5	0.6	0.1	0.9	0.08	0.9
Year	1,24	0.03	0.9	-	-	0.3	0.6	52.4	<0.0001
Fertilisation x Year	1,24	1.0	0.3	-	-	4.2	0.051	0.5	0.5
Browsing x Year	2,24	1.0	0.4	-	-	6.4	0.006	3.0	0.07
Fertilisation x Browsing x Year	2,24	1.1	0.4	-	-	1.4	0.3	0.6	0.6

*Phytomass is estimated from point intercept on leaves.

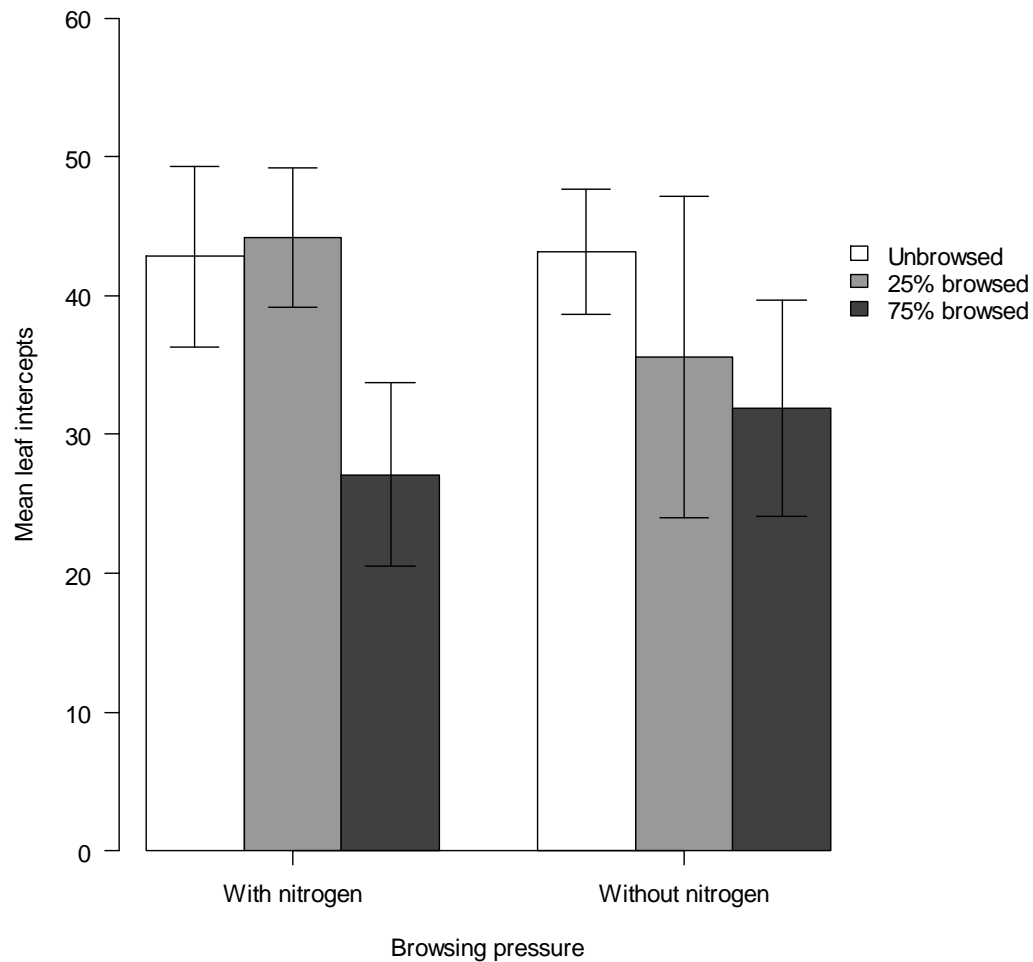


Figure 2.3 Phytomass estimation of live *Betula glandulosa* ($\bar{x} \pm 95\%$ CI) as a function of browsing based on the number of leaf point intercepts (25 points/0.56 m² plot) in August after two years of simulated caribou browsing and fertilisation near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). The analysis was performed using a linear mixed model with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure.

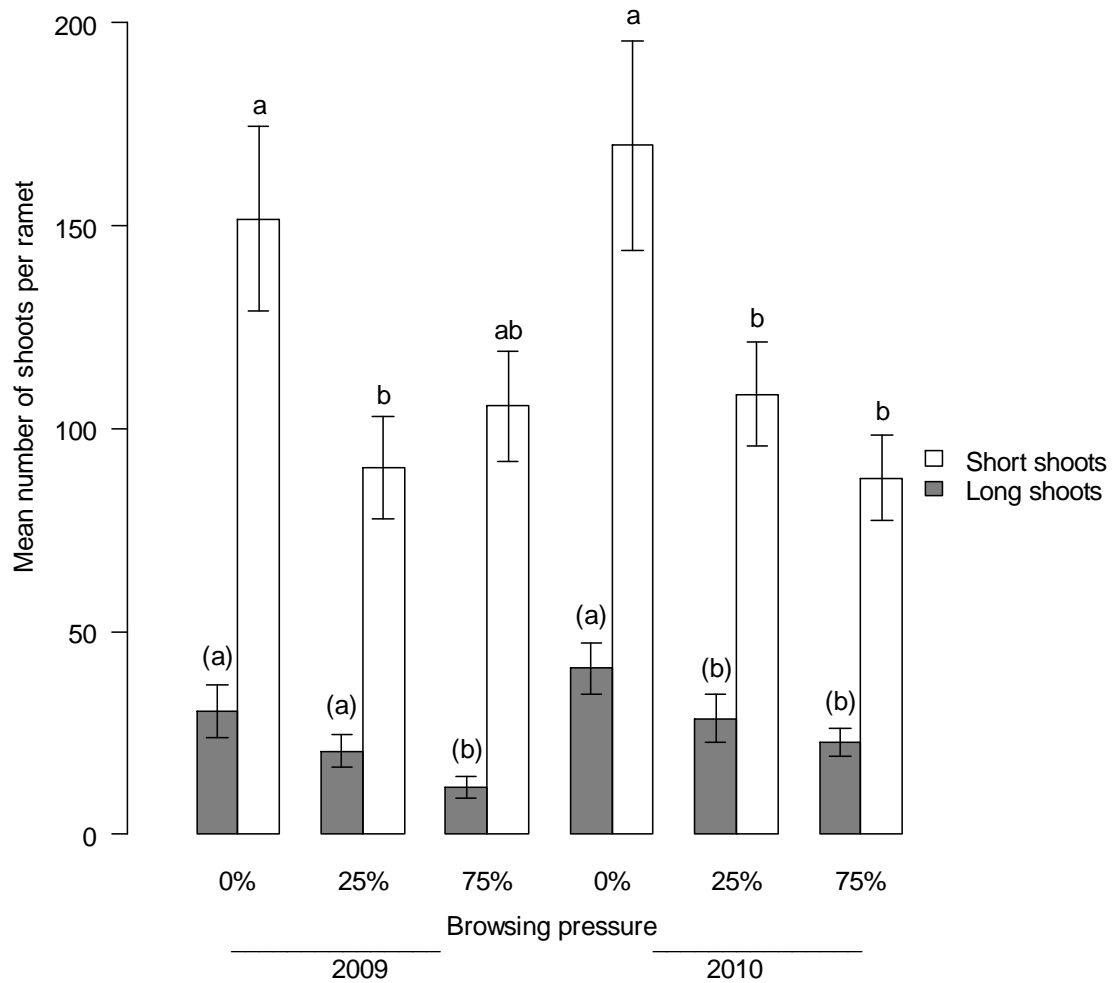


Figure 2.4 Growth allocation of *Betula glandulosa* to short shoots ($\bar{x} \pm 95\%$ CI) and long shoots ($\bar{x} \pm 95\%$ CI) in August after two years of simulated caribou browsing and fertilisation near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). Means and CI presented are untransformed. The analysis was performed using a linear mixed model with block ($n=5$) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Different letters over bars indicate a posteriori least square mean differences in simulated browsing level for each year on transformed data; ($\alpha = 0.05$). For long shoots, the a posteriori test was performed on transformed data, on a nearly significant interaction, ($\alpha = 0.05$).

discriminated from unbrowsed ramets in terms of short shoot numbers ($t_{24}=1.8$, $p=0.09$). The number of short shoots in heavily browsed ramets declined by 48% compared to unbrowsed ramets in 2010 ($t_{24}=4.5$, $p=0.0002$) and moderately browsed ramets had 36% fewer short shoots than unbrowsed ones ($t_{24}=2.8$, $p=0.01$). In both years, moderately browsed and heavily browsed ramets presented a similar number of short shoots (2009: $t_{24}=-0.9$, $p=0.4$; 2010: $t_{24}=1.7$, $p=0.1$; table 2.2, figure 2.4).

The abundance of long shoots decreased by 51% under heavy browsing pressure compared to unbrowsed ramets ($t_{24}=4.4$, $p=0.0005$), but increased from 21 ± 3 shoots in 2009 to 31 ± 3 in 2010 independently of treatment (Table 2.2). There was also a statistical trend for an interaction between browsing and year (Figure 2.4). In 2009, moderately browsed and unbrowsed ramets had a similar number of long shoots ($t_{24}=1.5$, $p=0.1$), while it was statistically different in 2010 ($t_{24}=2.5$, $p=0.02$). Moderately and heavily browsed ramets, that had a different number of long shoots in 2009 ($t_{24}=3.0$, $p=0.006$), were similar in 2010 ($t_{24}=1.0$, $p=0.4$).

The abundance of short shoots tended to increase in unfertilised plots from 110 ± 14 in 2009 to 126 ± 14 in 2010 ($t_{24}=-1.86$, $p=0.08$) while remaining stable in fertilised plots (122 ± 17 to 118 ± 19 ; $t_{24}=1.05$, $p=0.3$; table 2.2). Long shoot abundance was unrelated to fertilisation (Table 2.2).

2.4 Discussion

Our simulation experiment combining a gradient of browsing pressure and two fertilisation levels revealed compensatory growth of *B. glandulosa* under moderate browsing pressure independently of nitrogen availability. This is in accordance with the limiting resource model when herbivores affect a non-limiting alternate resource (Figure 2.1c). Even if apical meristems and carbon are not limiting compared to nutrient availability, removal of 75% of the shoots available to browsing led to under-compensation. Short shoots were as abundant in heavily browsed as in moderately browsed birches, at least in one year, despite the much higher removal of short shoots in the former. Similarly, long shoots were as abundant in unbrowsed birches as in moderately browsed birches in 2009. This suggests the conversion of short shoots into long shoots at moderate browsing pressure. In 2010, moderately browsed and heavily browsed birches presented the same number of short and long shoots

and thus, we cannot tell if conversion occurred. However, the similar proportion of short shoots compared to long shoots at all browsing pressures could suggest that conversion occurred at all browsing pressures.

Plasticity in shoot production can provide a mechanistic explanation for the full compensation of phytomass at moderate browsing pressure. The conversion of short shoots into long shoots allowed the phytomass to remain similar at unbrowsed and intermediate browsing pressure. Long shoots produce both early and late leaves (Maillette 1982), allowing an indefinite production of leaves throughout the growing season and thus, an increase in phytomass. The conversion of short shoots into long shoots is probably triggered by the release of apical dominance (Bret-Harte et al. 2001), because caribou browsing usually damages terminal buds (Manseau 1996). Similar adjustments of shoot production to different environmental alterations such as fertilisation and warming have been demonstrated in *B. nana* (Bret-Harte et al. 2001) even though the apical dominance was not mechanically removed. This allowed *B. nana* to dominate over other tundra shrubs, such as *Salix pulchra*, that does not express similar shoot plasticity. Alternatively, compensation could result from the increased of individual leaf area. Under heavy browsing pressure, birches apparently allocated their residual resources to leaf expansion rather than the production of new leaves even though this could not fully compensate for lost tissues. Still, it demonstrated the plasticity of dwarf birch in response to browsing. Increases in leaf area following summer herbivory have also been recorded in *B. pendula* in a 1 year simulated browsing experiment (Danell et al. 1994) and following bud removal in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman (Senn and Haukioja 1994). Compensation could also occur from sprouting of new ramets, but our data do not allow us to test this hypothesis.

We found an effect of year for short and long shoot numbers, suggesting a change in birch growth between a dry (2009) and average (2010) summer (Table 2.1). Because of the low precipitation at our study site, water availability may be a strong factor limiting birch growth. In 2010, unbrowsed birches had a high production of long shoots that could not be matched at moderate browsing pressure. The similar proportion of short shoots at all browsing intensities during this productive year suggests that conversion to long shoots could have occurred in highly browsed shrubs. This conversion did not result in phytomass

compensation, probably because of a lower number of leaves on the long shoots. Kaitaniemi et al. (1999) demonstrated that heavy defoliation can reduce long shoots length in *Betula pubescens*.

Opposite to the predictions of the CCH and GRH hypotheses but according to the LRM, we could not detect an effect of fertilisation on birch compensation. Similarly, Melnychuk and Krebs (2005) found that snowshoe hare (*Lepus americanus*) abundance affected *B. glandulosa* growth more than fertilisation. However, Gough et al. (2007) found that fertilisation effects were more important on the growth of *B. nana* than exclusion of herbivory in a 9-year experiment. Bret-Harte et al. (2001) also found increases in biomass of *B. nana* after 7 years of fertilisation. The level of N added to fertilised plots did increase the availability of N for plants at a level that should have led to an effect if there was one. Using the same quantity of nitrogen added, Hobbie et al. (2005) observed increased cover of *B. nana* 2 years following fertilisation. Chapin et al. (1995) also recorded a rapid growth response of *B. nana* by adding 10 g of N by m². Nevertheless, there could be a time lag in the response to fertilisation. The high variance in phytomass responses under moderately browsed, unfertilised plots led us to conclude that there was no effect of fertilisation on the growth of birch but higher statistical power or lower phytomass in unfertilised plots in coming years could provide support for the CCH.

Viewing LRM as a set of hypotheses as opposed to one model implies testing distinct hypotheses depending on prior assumptions (Banta et al. 2010). For instance, equal tolerance in both high and low resource environments is predicted if the three following assumptions are met. First, a focal resource needs to be limiting. This was confirmed by the low N:P ratio at our study site. Second, we assumed that browsing primarily affected use/acquisition of carbon or apical meristems, and not nitrogen. Palacio et al. (2008) showed that leaf N concentration was unaltered by repeated summer browsing in *B. pubescens*. They also observed a decrease in C in leaves of *B. pubescens* following short-term browsing, confirming that browsing affects C dynamics. Damages to apical meristems by leaf stripping were confirmed by observation of caribou browsing (Manseau 1996). Third, carbon availability or the number of apical meristems should not limit plant fitness in fertilised birches. In arctic ecosystems, plants are usually rich in carbohydrates (Bryant et

al. 1983). Birches also presented many short shoot meristems that could convert into long shoots, and thus cannot be considered limiting (Bret-Harte et al. 2001, Lehtilä et al. 2000).

The lack of an underlying mechanism in LRM greatly limits its explanatory power and probably explain the mixed support offered through experimental testing (Ballina-Gomez et al. 2010, Banta et al. 2010, Baraza et al. 2010). For example, there is no explanation on how herbivory could remove a limitation, which is one of the assumption of the LRM. The results of Bagchi and Ritchie (2011) on community-wide tolerance responses illustrate the problem of co-limitation situations; when unclipped, treated plots were water-limited but clipping induced a strong nitrogen limitation. The LRM cannot explain the tolerance response of a system where herbivory induced a transition between a water limitation to a nutrient limitation (Bagchi and Ritchie 2011) as the model was built under the hypothesis that one resource generally has a greater limiting potential (Wise and Abrahamson 2005).

The LRM also does not include of browsing pressure, as we did. Wise and Abrahamson (2005) stressed the importance of using factorial experiments with at least two levels of browsing. We go further by suggesting that studying tolerance in woody plants requires multiple levels of herbivory, because woody plants have a larger number of modules than herbaceous plants. There is a difference in effect size between a browsing event affecting one module and another affecting all modules of a woody plant (Haukioja and Koricheva 2000). By integrating varying browsing pressure into the LRM, it would improve its predictive abilities, because the differences between high and low resource environments could be smaller at low browsing pressure.

We demonstrated a compensatory response of *B. glandulosa* under moderate browsing pressure mainly through adjustments in the production of short vs. long shoots. Tolerance was unaffected by the soil nitrogen status after two years of simulation. Because birch leaf production seems to be plastic and to exhibit compensation at moderate browsing pressure, it could provide a reliable forage resource for caribou. We still have to demonstrate whether higher phytomass translates into higher forage availability and what effect browsing has on forage nutritive quality. Lower forage availability could occur even under full compensation if the structure of the shrubs is modified. We also demonstrated the usefulness of the LRM, when assumptions are met, and we integrated the effect of

browsing pressure in our predictions. On the other hand, we tested only one focal resource; birches could also be limited by water availability. Although *B. glandulosa* seems tolerant to periodic droughts, drainage of sites can be detrimental to the species (Groot et al. 1997). If both nitrogen and water are limiting, we cannot predict the effect on tolerance with the LRM. Further refinements of the LRM framework such as addressing the transition between the resource limiting growth thus appear necessary to increase the contribution of LRM into our understanding of plant-herbivore relationships. Our results showed that caribou can decrease birch phytomass, thus with recent declines in caribou populations worldwide (Vors and Boyce 2009) the subsequent decline in browsing pressure could benefit the current shrub expansion (Naito and Cairns 2011). It has been shown that under heavy browsing pressure, reindeer can convert shrub-dominated plant communities to grass-dominated ones (Olofsson 2006).

Acknowledgements

E.C. received scholarships from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, 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 NSERC, Ressources naturelles et Faune Québec, ArcticNet, Fonds de recherche sur la nature et les technologies du Gouvernement du Québec, Hydro Québec, Xstrata Nickel, Fédération des pourvoires du Québec inc., Fédération québécoise des chasseurs et pêcheurs, First Air, Makivik Corporation, 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 Xstrata Nickel-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, M. Pachkowsky, A. Niviaxie, B. Tremblay, M. Le Corre, J. Taillon, K. Charland, B. Salmon-Rivera, J.-G. Soulières-Jasmin, V. Bélanger, E. Devost, D. Sarrazin, G. Daigle, and especially O. Simard and B. Doyon for help with field work and analyses. We are grateful to C. Hins for logistical help and to B. Hidding for reviewing an earlier version of this manuscript.

3. Dwarf birch responses to browsing by caribou: structural changes reduce the availability of forage in tolerant shrubs

Emilie Champagne, Jean-Pierre Tremblay, Steeve D. Côté

Département de biologie & Centre d'études nordiques, Université Laval 1045 ave de la
Médecine, Québec, Qc, Canada, G1V 0A6, emilie.champagne.2@ulaval.ca, jean-
pierre.tremblay@bio.ulaval.ca, steeve.cote@bio.ulaval.ca

Résumé

Les grands herbivores peuvent moduler négativement ou positivement la disponibilité de leurs ressources alimentaires. Une modulation positive peut découler des réponses de tolérance des plantes, mais la structure des plantes ligneuses peut agir comme un mécanisme de défense. Notre objectif était de déterminer comment le broutement et les apports en azote pour un grand herbivore pouvaient moduler la ressource alimentaire disponible chez un arbuste, suite à une réponse de tolérance. Nous avons utilisé le caribou migrateur (*Rangifer tarandus*) et le bouleau glanduleux (*Betula glandulosa* Michx) comme modèles d'étude. Notre hypothèse était que la structure de l'arbuste agirait comme une défense structurelle qui diminue la disponibilité de la ressource, même lorsque cette plante compense les pertes de biomasse dues au broutement. Nous avons également posé comme hypothèse que la qualité nutritive de la ressource alimentaire pouvait augmenter suite à la perte de la dominance apicale, qui redistribue les nutriments dans la plante. En simulant le broutement et les apports en azote, nous avons évalué la disponibilité et la qualité nutritive de la ressource disponible pour les caribous. Comme prédit, le nombre de ramilles disponibles pour le broutement a diminué avec la pression de broutement, même si la structure des bouleaux non broutés était maintenue chez les bouleaux broutés grâce à la compensation. Ce mécanisme de compensation a probablement réduit la longueur des ramilles longues ce qui pourrait engendrer une défense structurelle diminuant la disponibilité des ressources. La qualité nutritive de la ressource a légèrement augmenté avec le broutement et la fertilisation. Notre étude démontre que même lorsqu'il y a compensation suite au broutement, il n'y a pas nécessairement compensation en termes de ressource disponible pour les herbivores. Ces résultats pourraient influencer la façon dont nous estimons la disponibilité des ressources alimentaires dans un contexte d'augmentation de la productivité primaire et d'expansion des arbustes dans l'arctique.

Abstract

Large herbivores can modulate the availability of forage resources either negatively or positively. Positive modulation of resource availability can result from tolerance responses of plants, but woody plants can also present a structure that reduces browse availability. We aimed to assess how summer browsing and nitrogen input by a large herbivore (migratory caribou, *Rangifer tarandus*) could modulate browse availability in a shrub (American dwarf birch, *Betula glandulosa* Michx) following compensation in phytomass. Our hypothesis is that the distribution of short and long shoots could act as a structural defence and decrease browse availability, even in tolerant shrubs. We also hypothesised an increase in resource nutritive quality following the loss of apical dominance redistribution of nutrients. Using an experimental design simulating caribou browsing and inputs of nitrogen, we evaluated availability and nutritive quality of browse following early summer defoliation. As predicted, the number of shoots available for browsing decreased with browsing pressure although the ratio of long to short shoots observed in unbrowsed ramets was maintained in browsed ramets by compensation. This mechanism, different from the one hypothesized, probably reduced the length of long shoots and thus could have created a structural defence that reduced resource availability. Resource nutritive quality slightly increased with both browsing and fertilisation. Our study showed that even if compensation in phytomass occurred, it did not translate into compensation in browse availability. These results could influence the way we estimate resource availability, particularly in a context of shrub expansion and arctic greening.

3.1 Introduction

Large herbivores can modulate the availability of forage resources either negatively through depletion (Côté et al. 2004, Gill 1992, Grange and Duncan 2006) or positively (Cromsigt and Kuijper 2011, McNaughton 1986). For example, moose (*Alces alces*) on Isle Royale crashed due to food depletion (Peterson 1999). On the other hand, Danell et al. (1985) found an increase in browse availability of *Betula pubescens* and *B. pendula* following herbivory. Availability can also increase indirectly through increasing nutritive quality of forage. White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) browsing, for instance, can increase the nitrogen content of plants, and thus their nutritive quality (Barrett and Stiling 2007). Persson et al. (2007) found both negative, positive and null effects of simulated moose browsing on forage production in birch depending on browsing intensity and site productivity.

Positive modulation of resource availability can originate from the tolerance responses of plants to herbivory. Tolerance can be expressed as a regrowth response following herbivory (Belsky 1986). For example, *Betula pendula* compensated the loss in leaf mass following summer browsing and thus increased browse availability (Den Herder et al. 2009). The response of *Sorbus aucuparia* to herbivory also generated an increase in the numbers of bites available (De Jager and Pastor 2010). In those examples, the positive relationship between compensation and browse availability occurred because browsing maintained plants below the maximum browse height for herbivores (Danell et al. 1985).

Different factors such as site productivity or browsing intensity, influence tolerance responses (Bryant et al. 1983, Hawkes and Sullivan 2001, Hester et al. 2006) and browse availability (Persson et al. 2007). In the simulated browsing experiment mentioned above, Persson et al. (2007) also recorded higher compensation of birches in more productive sites. On the other hand, the availability of resources may not influence the response to herbivory (Wise and Abrahamson 2005). For example, Danell et al. (1997) found that productivity did not influence the response of *Betula pubescens* spp *tortuosa* to clipping. Large herbivores can modulate site productivity because soil fertilisation by feces and urine can locally increase the amount of nutrients such as nitrogen (Hobbs 1996). Increasing browsing intensity generally affects tolerance responses negatively (Hester et al. 2006).

Edenius et al. (1993) found decreasing shoot biomass of *Pinus sylvestris* under increasing simulated moose browsing intensity.

Aside from tolerance, plants can avoid herbivory through chemical or structural defences (Hester et al. 2006, Rosenthal and Kotanen 1994). A structural defence can be any morphological trait that deters herbivores from feeding on the plant (Hanley et al. 2007). There are many different types of structural defences such as spines (see Hanley et al. 2007), but the divaricate branching of some woody species is probably the least studied. Divaricate branching is a growth form of plants characterized by branches at wide angle forming a tangled crown (Hanley et al. 2007). In New Zealand, the divaricate branching of some shrubs proved to be a structural defence by reducing their biomass removal in a feeding experiment (Bond et al. 2004). Similarly, Vivas et al. (1991) proposed that the increased branching observed in *Betula* following simulated browsing could also be an adaptation to reduce browsing, as the impact of herbivory is highest on tree presenting a few large shoots. The amount of biomass removed on those trees is more important because of the optimal diet choice of large herbivores (Vivas et al. 1991).

Here we assess how summer browsing by caribou (*Rangifer tarandus*) and nitrogen inputs modulate browse availability in dwarf birch (*Betula glandulosa* Michx.). Deciduous shrubs can be a major component of the summer diet of caribou in Northern Québec and Labrador, summing up to 36 to 66% of their diet in July (Manseau 1996) and dominating rumen contents of Rivière-aux-Feuilles lactating females (Crête et al. 1990a). Dwarf shrubs have been hypothesised to be critical for caribou herds of Northern Québec and Labrador (Crête and Doucet 1998). The lower availability of birch (Crête et al. 1990a) and lower productivity of the Rivière-George herd summer range was related to poor body condition (Crête and Doucet 1998, Crête and Huot 1993) and decreased survival of females (Hearn et al. 1990), compared to the Rivière-aux-Feuilles herd. In summer, biomass availability of birch could be more important than its nutritive quality as reindeer demonstrated a preference for forage abundance over forage nutritive quality, as approximated by N-content (Mårell et al. 2002, van der Wal et al. 2000).

Birches have an indefinite production of leaves in long shoots (Maillette 1982), allowing them to compensate summer browsing damage. They also produce short shoots with

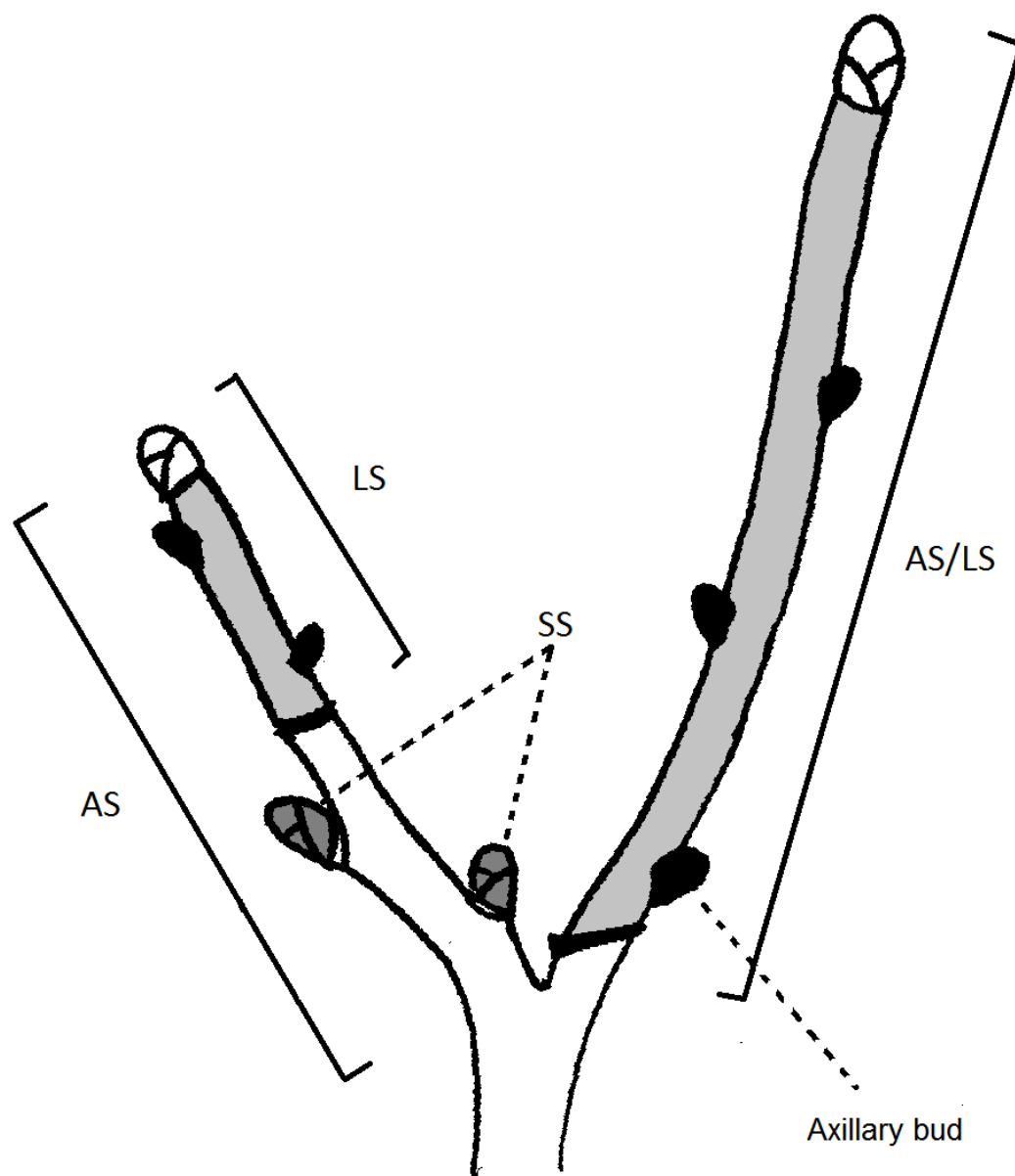


Figure 3.1 Schematic representation of two shoots available to browsing (AS) in summer. An available shoot is defined as the distal end of a branch ≥ 5 cm and ≤ 12 cm long, corresponding approximately to the size of one bite (Manseau 1996). Long shoots (LS in grey) are the current year elongation, short shoots (SS) are formed from axillary buds (black buds) on the long shoots of preceding years.

definite leaf production that can convert into long shoots following damage to apical meristems or fertilisation (Figure 3.1, Bret-Harte et al. 2001, Lehtilä et al. 2000). This mechanism was involved in the compensation of *Betula glandulosa* under moderate browsing pressure (chapter 2). Apical dominance favours elongation on one axis while pruning by herbivores may lead to a structure similar to divaricate branching (Bond et al. 2004, Hanley et al. 2007). However, it is actually unclear whether plants structural traits could play an anti-herbivore function reducing the availability of browse. We hypothesised that divaricate branching in shrubs could provide structural defence by reducing browse availability even in tolerant dwarf shrubs showing compensation (H1). We thus predict an increase of the ratio of long to short shoots (an indicator of the bushiness of the shrub) and a reduction of the number of shoots available for browsing with increasing browsing pressure.

The release of apical dominance can also change leaf nutritive quality. As the high sink power of terminal buds for nutrients is disrupted, nutrients are redirected to lateral buds, who then produce leaves with higher nutrient content (Danell et al. 1997, Honkanen and Haukioja 1998, Veraart et al. 2006), leading to a higher nutritive quality resource for herbivores (H2). For example, Fillion (1996) found an increase in leaf nitrogen content of *B. glandulosa* following caribou browsing. Nitrogen fertilisation also increased nitrogen leaf content in *Salix polaris* (Dormann 2003) and in *B. pendula* (Huttunen et al. 2008). Following this mechanism of release of apical dominance, we predict an increase in leaf nitrogen content in *B. glandulosa* with increasing browsing pressure.

Competition for resources in summer has been suggested to influence caribou population dynamics (Crête and Huot 1993). As caribou and reindeer populations are generally decreasing worldwide (Vors and Boyce 2009), we are compelled to improve our understanding of the relationships between caribou and their forage resources.

3.2 Material and methods

3.2.1 Study area

Our study area is located near Deception bay (62.08'41"N, 74.41'52"O) Nunavik (Québec, Canada) within the summer range of the Rivière-aux-Feuilles caribou herd. The region is

composed of intrusive tonalitic rocks (MRN 2002). According to the Circumpolar Arctic Vegetation Map (Walker et al. 2005), it is in the erect dwarf shrub tundra and stands on a mostly acidic soil. The average temperature for 2002-2006 in the closest village (Salluit) was $-6.0 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ ($\bar{x} \pm 95\%CI$) on an annual basis and $9.3 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ in July (SILA network, CEN, Québec, Canada). The temperature at our study site in July was warmer in 2009 ($13.9 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ and 275 degree days over 5°C) than in 2010 ($10.9 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ and 183 degree days over 5°C). The relative humidity was lower in 2009 ($56.5 \pm 0.3\%$) than in 2010 ($74.2 \pm 0.2\%$). A weather station located on the Katinniq plateau 95 km south from Deception Bay recorded 64.8 mm of precipitation for the months of June, July and August in 2009 compared to 164.6 mm in 2010 (V. Simoneau, pers. communication).

3.2.2 Experimental design

We implemented a controlled experiment to simulate three levels of browsing pressure (0, 25% and 75% of shoots ≥ 5 cm and ≤ 12 cm stripped of their leaves each year, the latter two proportions corresponding respectively to moderate and heavy browsing pressure; see Manseau 1996) and two levels of nitrogen (no addition and 10 g nitrogen/m² as granular urea; Bret-Harte et al. 2001). Each combination of treatments was replicated in five blocks permanently enclosed by 12 m x 26 m x 1.5 m wire fences to exclude caribou. All blocks were located on a south-west facing hill (slope between 1 and 11%) with their long axis parallel to the slope. Blocks were subdivided into 12 4 m x 4 m main plots; half of the plots received a temperature increment treatment that will not be addressed here. The six plots located downslope were fertilized once a year in early June, at the beginning of bud burst (16 June 2009, 10 June 2010). The slope affected snow depth (generalized linear model: $F_{10,23}=5.37$, $p=0.0004$). The highest accumulation of snow, however, occurred at the top of the block and should not affect the humidity of fertilized vs unfertilized plots because snow melt runs down slope. We allocated the browsing treatment randomly among the two levels of fertilisation leading to a complete factorial split-block-split-block design with two split blocked factors, fertilisation and year (Federer and King 2007). The simulated browsing treatment in 1 m x 1 m subplots was applied once a year when caribou were observed stripping newly emerged birch leaves (1-5 July 2009, 23-28 June 2010). This treatment

affects both short and long shoots, because both can be used by caribou (AS, figure 3.1). We cut roots between plots to isolate birch clones.

We assessed the bioavailable nitrogen content of soil with plant root simulators (PRSTM-probes, Western Ag Innovations Inc., Saskatoon, SK, Canada; Aerts 2010). In 2010, we inserted the probes in soil for two five-day burial periods, respectively beginning one week and one month after fertilisation. Fertilized plots had a bioavailable N rate higher than unfertilized plots ($186 \pm 36 \mu\text{g} / 10 \text{ cm}^2 / 5 \text{ days}$ vs $10 \pm 2 \mu\text{g} / 10 \text{ cm}^2 / 5 \text{ days}$, mixed model, log-transformed: $F_{1,4}=174.8$, $p=0.0002$).

3.2.3 Estimation of changes in forage availability

We marked and followed three to seven ramets of *B. glandulosa* within subplots, for a minimum of 50 shoots available for browsing by subplot. We decided to follow ramets instead of an entire individual, because of the clonal propagation of birches that renders identification of individuals difficult (Hermanutz et al. 1989) and we isolated the ramets by cutting trenches between plots. We counted the number of shoots available to browsing (distal end of branches ≥ 5 and ≤ 12 cm) per ramet at the beginning and at the end of each year and the number of short and long shoots at the end of each year (see figure 3.1). Long shoots are responsible for branch elongation and bear an indefinite number of leaves (Ishihara and Kikuzawa 2004, Maillette 1982). Short shoots produce a smaller number of leaves and are formed by the axillary buds of the long shoots from the preceding year (Ishihara and Kikuzawa 2004, Maillette 1982). Short shoots do not elongate, they produce such a small amount of wood that they are merely buds.

3.2.4 Estimation of changes in forage nutritive quality

In August 2009 and 2010, we collected and air-dried approximately 4 g of fresh leaves per plot from available shoots. We completed the drying process in a laboratory oven at 60°C for 48 hours before milling the leaves (centrifugal mill Model ZM 200, Retsch, Newtown, PA). Milled leaves were solubilised with the wet oxidation procedure of Parkinson and Allen (1975) then processed with a flow injection analyzer (Quikchem 4000, Zellweger Analytics, inc. Lachat Instruments Division, Milwaukee, WI) using the analysing method of the manufacturer (Diamond 1992), which provided a percentage of dried N content.

3.2.5 Statistical analyses

We examined the effects of browsing, fertilisation and year on the annual production of shoots available for browsing — i.e., the number of shoots ≥ 5 and ≤ 12 cm at the end of the growing season minus the number at the beginning of the season —, the ratio of long:short shoots, and the percentage of nitrogen in leaf content using linear mixed models (MIXED procedure, Littell et al. 2006) with block and all interactions involving block entered as random factors and year as a repeated measure. We visually assessed the normality of residuals and the homogeneity of variance assumptions and applied transformations whenever required (arcsine for percentage of nitrogen and natural logarithm for long:short shoot ratio). The a posteriori mean comparisons used was the least square means. Data are presented as untransformed $\bar{x} \pm 95\%CI$. All statistical analyses were performed with SAS 9.2 (SAS 2008c) and α was set at 0.05.

3.3 Results

3.3.1 Forage availability

As expected in H1, the production of shoots ≥ 5 cm decreased with increasing browsing pressure (table 3.1, figure 3.2), even if dwarf birch has been shown to compensate for lost tissues under moderate browsing pressure (chapter 2). Compared to unbrowsed ramets, shoot production declined by 48% under moderate browsing ($t_{16} = 2.4$, $p = 0.03$) and 92% under heavy browsing pressure ($t_{16} = 4.6$, $p = 0.0003$). The production of shoots ≥ 5 cm was higher in 2009 (3 ± 5 shoots/ramet) than in 2010 (1 ± 5 shoots/ramet; $t_{24} = 2.8$, $p = 0.01$).

Following the dry summer of 2009, the ratio of long to short shoots was lower under heavy browsing pressure than for unbrowsed ramets ($t_{24} = -3.3$, $p = 0.003$) and moderately browsed ones ($t_{24} = -4.1$, $p = 0.0004$; table 3.1, figure 3.3). In 2010, it was independent of browsing pressure (unbrowsed to moderate: $t_{24} = -0.02$, $p = 1.0$; unbrowsed to heavy browsing: $t_{24} = 0.1$, $p = 0.9$; moderate to heavy browsing: $t_{24} = 0.1$, $p = 0.9$). Fertilisation had no measurable effect on the shoot ratio (table 3.1).

Table 3.1 Productivity, structure and chemical composition of *Betula glandulosa* in response to simulated browsing (0, 25% and 75% of shoots ≥ 5 cm stripped of their leaves) and fertilisation (natural level and addition of 10 g N/m²) during two years (2009-2010) at Deception Bay (Nunavik, Canada). ANOVA results are based on linear mixed models with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Numbers in bold are statistically significant ($\alpha=0.05$).

Source of variation	<i>d.f.</i>	Shoots ≥ 5 cm		Long:short shoots		Nitrogen content in leaves	
		F	P	F	P	F	P
Fertilisation	1/4	0.8	0.4	0.2	0.7	21.2	0.01
Browsing	2/16	10.7	0.001	4.3	0.03	5.0	0.02
Fertilisation x Browsing	2/16	0.13	0.9	0.3	0.8	2.4	0.1
Year	1/24	7.72	0.01	21.2	0.0001	2.2	0.2
Fertilisation x Year	1/24	1.0	0.3	3.8	0.06	2.0	0.2
Browsing x Year	2/24	0.8	0.5	5.8	0.009	0.5	0.6
Fertilisation x Browsing x Year	2/24	0.8	0.4	0.7	0.5	1.2	0.3

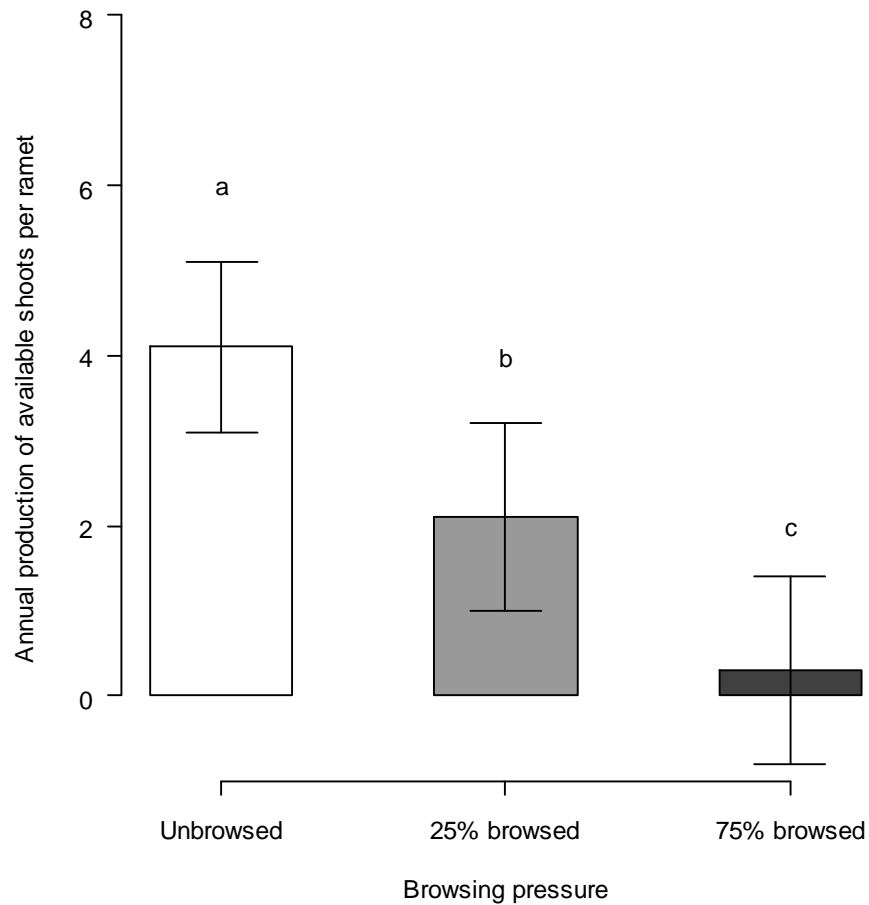


Figure 3.2 Annual production of *Betula glandulosa* shoots ≥ 5 cm per ramet ($\bar{x} \pm 95\%$ CI) in a two-year simulated caribou browsing experiment near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). The analysis was performed using a linear mixed model with block ($n=5$) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Different letters over bars indicate a posteriori least square mean differences in browsing levels ($\alpha = 0.05$).

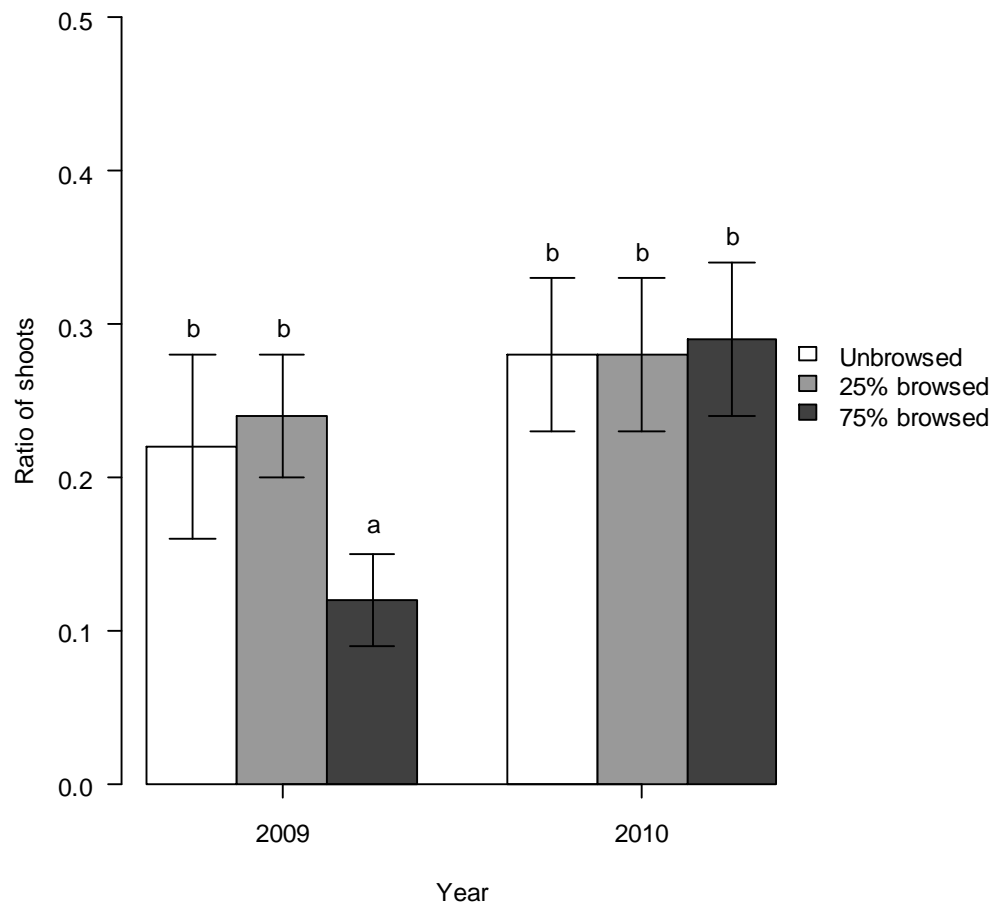


Figure 3.3 Ratio of long:short shoots ($\bar{x} \pm 95\%$ CI) of *Betula glandulosa* in a two-year simulated caribou browsing experiment near Deception Bay (Nunavik, Québec, Canada). The analysis was performed using a linear mixed model with block (n=5) and all interactions involving block as random factors and year as a repeated measure. Different letters over bars indicate a posteriori least square mean differences ($\alpha = 0.05$).

3.3.2 Nitrogen content of leaves

The percentage of nitrogen in leaves increased slightly with fertilisation (from $2.8 \pm 0.1\%$ to $3.1 \pm 0.1\%$, $t_4 = 4.6$, $p = 0.01$, table 3.1). Heavily browsed birches had leaves with a slightly higher nitrogen content than unbrowsed ones ($3.1 \pm 0.2\%$ and $2.9 \pm 0.1\%$, respectively, $t_{16} = -3.1$, $p = 0.007$, table 3.1), but there was no difference with moderately browsed ramets (2.9 ± 0.2 , $t_{16} = -1.4$, $p = 0.2$)

3.4 Discussion

Using a simulation experiment, we report a decline in the availability of dwarf birch browse with increasing browsing pressure even if this species can fully compensate for moderate tissue loss (chapter 2). The reduction in browse availability cannot be explained by a lower biomass of the birch and thus can only result from a change in structure. Despite a ratio of long to short shoots suggesting a similar structure in unbrowsed and moderately browsed shrubs, we argue that structural changes contribute to explain a reduction in browse availability as proposed by the anti-herbivore structural defence hypothesis (Vivas et al. 1991). According to the predictions of the resource reallocation hypothesis, the nutritive quality of forage increased slightly in browsed and fertilized shrubs, but the small increment in N content cannot counterbalance the lower browse availability.

Even though birches can compensate browsing damage (chapter 2), it did not result in compensation in terms of browse availability because of the birch structure. This is contrary to the studies of De Jager and Pastor (2010) and Den Herder et al. (2009) who found an increase in browse availability following compensation in *Sorbus aucuparia* and *Betula pendula*. Our results on structure, however, are consistent with the defoliation experiment of Kaitaniemi et al. (1999) on mountain birch (*B. pubescens*) who found a constant proportion of long:total shoots, except when defoliating 75% of leaf biomass. They also found a decrease in the length of mountain birch long shoots following heavy defoliation. As long shoots are at the distal end of ramets, they have a strong influence on browse availability. Maintenance of the ratio of long to short shoots under moderate browsing pressure in our experiment involves the conversion of short shoots into long shoots following the death of browsed long shoots (chapter 2). The newly produced long shoots, however, may not reach a length making them available to browsing. This is shown

by the decrease in the number of shoots ≥ 5 cm in these shrubs (figure 3.2), an indication of a stunt bushy structure with many small and branching long shoots. It is also revealed by the lower phytomass produced by heavily browsed birches, suggesting smaller long shoots that produced less late leaves (chapter 2). In summary, the reduction of browse availability through the reduction of long shoot length is suggested by 1) the reduction of the number of shoots ≥ 5 cm at all browsing pressure 2) a ratio long:short shoots similar to unbrowsed birches at moderate browsing pressure in 2009 and at all browsing pressures in 2010, and 3) a lower phytomass at high browsing pressure, despite the precedent point, suggesting smaller long shoots.

This potential structural defence is different from divaricate branching but similar in the sense that it creates a tangled crown. It rather results from the production of long shoots with a reduced length, rendering phytomass structurally inaccessible. A similar example is found in Den Herder et al. (2004), where reindeer browsing reduced the abundance of the resource by decreasing the length and the number of shoots of *Salix phylicifolia*. A bushy structure with short long shoots could have evolved as a defence against herbivory (Bond et al. 2004, Vivas et al. 1991), but could also have evolved from other selective pressures (Hanley et al. 2007). For example, protection against wind and frost has been evoked as an alternative hypothesis for the divaricate branching of shrubs and trees in New Zealand (Bond et al. 2004, McGlone and Webb 1981), because the divaricate structure creates a protective layer. Yet, unbrowsed shrubs in arctic tundra do not show the divaricate structure observed in browsed one. In boreal forest, moose maintain woody plants at an accessible height (Danell et al. 1985, Den Herder et al. 2009), and browsed trees are subsequently positively selected by moose (Danell et al. 1994). In low-shrub tundra, the entire biomass is always accessible and while it cannot escape browsing, the structure of shrubs may contribute to reduce availability (Hanley et al. 2007). In New-Zealand, Bond et al. (2004) listed 49 shrubs and the juvenile form of three tree species as having a divaricate structure, showing the importance of this growth form in short plants. The importance of defence should be higher for woody plants that cannot escape browsing.

Weather conditions during the growing season could influence the level of compensation in shrubs as well as forage production, as is suggested by the difference in response between 2009 and 2010. During the dry summer of 2009, heavily browsed birches were unable to

maintain the ratio of long:short shoots of other birches. In 2010, however, the ratio was maintained at each browsing pressure. This suggests better growing conditions in 2010 than in 2009 because heavily browsed birches had a structural response similar to moderately browsed birches in the latter year. In our study, it is possible that heavily browsed plants became water-limited, thus decreasing their ability to convert short shoots into long shoots under limited water conditions such as in 2009. The increase in importance of a secondary limitation has been reported in Bagchi and Ritchie (2011), where unbrowsed plants were limited by water availability while browsed and watered plants were limited by nutrient availability.

The release of apical dominance and fertilisation led to small increases in leaf nitrogen content. Caribou generally have a diet with a very low crude protein content (Parker et al. 2005), likely increasing the importance of nitrogen content in green shrub leaves during summer. Barboza and Parker (2008) found that lactating *Rangifer* females needed a minimum N content of 1.2% in their diet and a high forage intake. Birches in our study presented levels of N above that minimum content (2.8-3.1%). Moreover, studies on *Rangifer* have demonstrated that forage choices by animals were generally based on quantity over nutritive quality (Mårell et al. 2002, van der Wal et al. 2000), a small increase in nutritive quality could thus remain undetected by caribou.

In conclusion, we confirmed that forage abundance could be modified by caribou browsing. At moderate browsing levels, the availability of dwarf birch was reduced despite compensatory growth. Nutritive quality increased, but only slightly and could thus be of little biological importance. We demonstrated that structure may affect browse availability thus it emphasised the importance of choosing an appropriate metric to interpret the responses of woody shrubs in terms of forage availability. Simply using a phytomass estimation or an index of net primary productivity such as the NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, Santin-Janin et al. 2009) could overestimate availability when working with woody plants because structural changes may reduce access to replacement tissues. This is particularly relevant as shrub abundance is currently increasing in Northern Québec (Tremblay 2010, Ropars and Boudreau 2012) and worldwide (Naito and Cairns 2011), and NDVI indices are revealing increases in net primary productivity throughout

northern regions (Pouliot et al. 2009). Our study suggests that this should not directly be interpreted as an increase in the abundance of browse for caribou.

Acknowledgements

E.C. received scholarships from the National Sciences and Engineering Research Council of Canada, 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 NSERC, Ressources naturelles et Faune Québec, ArcticNet, Fonds de recherche sur la nature et les technologies du Gouvernement du Québec, Hydro Québec, Xstrata Nickel, Fédération des pourvoires du Québec inc., Fédération québécoise des chasseurs et pêcheurs, First Air, Makivik Corporation, 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 Xstrata Nickel- Mine Raglan for their collaboration and logistical support. The Quarqalik landholding corporation of Salluit welcomed our team on their land. Thanks to Raglan Mine employees, M. Pachkowsky, A. Niviaxie, B. Tremblay, M. Le Corre, J. Taillon, K. Charland, B. Salmon-Rivera, J.-G Soulières-Jasmin, V. Bélanger, E. Devost, D. Sarrazin, A. Brousseau, G. Daigle, and especially O. Simard and B. Doyon for help with field work and analyses. We are grateful to C. Hins for logistical help and to G. Darmon for reviewing an earlier version of this manuscript

4. Conclusion

Nous avons abordé le sujet des interactions plante-herbivore pour évaluer comment les réponses du bouleau glanduleux au broutement influencent la disponibilité des ressources alimentaires pour les caribous. Pour étudier ce thème, nous avons simulé des pressions de broutement et des disponibilités variables en azote dans un dispositif expérimental en milieu naturel.

Au chapitre 2, nous avons évalué les capacités de compensation du bouleau glanduleux. La compensation, mesurée par une estimation de la phytomasse, était négativement influencée par le broutement et résulterait de la conversion des ramilles courtes en ramilles longues en 2009. On soupçonne que le même mécanisme s'est produit en 2010. Nous avons testé trois hypothèses alternatives sur l'interaction entre la disponibilité en ressource de la plante et la compensation (CCH, GRH et LRM). Leur prédiction respectives était une tolérance supérieure en milieu riche en azote (CCH), inférieure en milieu riche (GRH) ou égale entre milieux riche et pauvre en azote (LRM). Nous avons raffiné les prédictions afin de prendre en considération l'effet de la pression de broutement en stipulant que la croissance compensatoire serait supérieure à pression de broutement modérée et qu'elle diminuerait à pression de broutement élevé. Comme la compensation est similaire en milieu riche et pauvre en azote, c'est le modèle de la ressource limitante (LRM) qui a été retenu. La compensation en phytomasse est présente à broutement modéré et il pourrait y avoir sous-compensation à forte pression de broutement, bien que nos données ne permettent pas de l'affirmer. Ce modèle récemment publié est prometteur pour étudier les relations plante-herbivore, mais un travail de développement du contexte mécanique et d'ajustement des prédictions doit être effectué pour régler ses lacunes, notamment au niveau de l'intégration de la pression de broutement et des situations de co-limitations. Ces lacunes seront discutées au point 4.2. Il est toutefois possible qu'un effet de la fertilisation sur la croissance du bouleau soit révélé dans les prochaines années, car notre expérience à court terme présentait une variation importante de la phytomasse dans les parcelles non fertilisées soumises à une pression de broutement intermédiaire.

Au chapitre 3, nous avons évalué comment les réponses du bouleau en fonction de la pression de broutement et de la disponibilité en azote modulaient la disponibilité du

bouleau glanduleux pour le caribou, en terme de quantité et de qualité nutritive de la ressource. Les ramilles disponibles pour le caribou diminuaient avec la pression de broutement, mais cette diminution n'était pas reliée au rapport de ramilles longues:courtes, un indicateur de la structure des arbustes. Toutefois, nous pensons que la diminution de la disponibilité est quand même le résultat d'un changement structurel. C'est-à-dire que le rapport ramilles longues:courtes s'est maintenu par une conversion des ramilles courtes en ramilles longues en 2009 à pression de broutement modérée et potentiellement en 2010 à pression de broutement modérée et élevée. Ces ramilles longues nouvellement produites seraient plus courtes et donc non disponibles pour le broutement. Pour évaluer la ressource alimentaire disponible, il faut donc tenir compte de la structure des espèces ligneuses. La quantité d'azote dans les feuilles a augmenté avec la fertilisation et le broutement. Cette augmentation est toutefois faible et a probablement une signification biologique faible en termes d'effet sur la valeur alimentaire des feuilles. Nos résultats sur la disponibilité dépendent de la longueur minimale d'une ramille disponible, qui a été fixée d'après les observations comportementale de l'alimentation des caribous effectuées par Manseau (1996). L'utilisation d'une longueur différente pour définir les ramilles disponibles au broutement pourrait modifier nos résultats. Si la taille minimale est plus courte, plus de ramilles seront disponibles pour le caribou. Comme les bouleaux fortement broutés produisent plusieurs petites ramilles longues, il y aurait un effet positif du broutement.

La disponibilité peut aussi être influencée par la qualité nutritive en termes de composés secondaires de défense. En se basant sur l'hypothèse de ratio carbone : nutriments (Bryant et al. 1983), la fertilisation devrait diminuer la concentration de métabolites secondaires à base de carbone, car le carbone serait démobilisé de la défense et dirigé vers la croissance. À l'opposé, le broutement pourrait augmenter la quantité de métabolites secondaires en entraînant un retour vers le stade juvénile mieux défendu de la plante (Bryant et al. 1983). Toutefois les travaux de Filion (1996) ne démontrent pas d'effet du broutement sur les phénols du bouleau glanduleux. Nos résultats indiquent toutefois que la concentration en phénols totaux résulterait d'une interaction complexe entre la fertilisation et le broutement (voir annexe). Les phénols totaux englobent plusieurs composés de défense et produits métaboliques (Salminen et Karonen 2011); il est donc possible que notre évaluation des composés de défense ne soit pas assez spécifique pour conclure.

En résumé, nous avons démontré que le bouleau possédait des capacités de tolérance au broutement qui ne se traduisaient pas en disponibilité de la ressource pour les caribous. Le mécanisme de compensation n'est pas affecté par la disponibilité en azote après une période courte de broutement – 2 ans – et n'influence que légèrement la qualité nutritive de la ressource, estimée par la quantité d'azote foliaire. Il faut souligner que notre étude est située sur une petite section de l'aire d'estivage qui n'est possiblement pas représentative du reste de cette aire. Toutefois, nos résultats portent sur les réponses du bouleau glanduleux au broutement et ne devraient pas être influencés par la localisation de l'aire d'étude.

4.1 Le modèle de la ressource limitante : développements possibles

Le modèle de la ressource limitante présente un intérêt certain puisque, comme dans notre cas, il peut expliquer des situations qui ne relèvent ni du GRH, ni du CCH, soit la tolérance similaire en milieu pauvre et riche en ressources. Il vient donc combler un manque relevé par la méta-analyse de Hawkes et Sullivan (2001) et il couvre tout le continuum des réponses possibles au broutement en relation avec la disponibilité en ressources. Il rassemble les prédictions du GRH et du CCH dans un seul et même cadre et établit dans quelles conditions elles sont applicables. Depuis plus de vingt ans, différents chercheurs sont arrivés à la conclusion que dans l'étude des relations plante-herbivore, l'accent devrait être mis sur la détermination des conditions influençant la tolérance (Hjältén et al. 1993). Le GRH et le CCH sont certaines des premières hypothèses qui s'intéressaient aux capacités de tolérance en fonction de la disponibilité des ressources. Elles ont largement montré leur validité dans diverses études (Hawkes et Sullivan 2001, Wise et Abrahamson 2005), bien qu'étant en totale contradiction. Le LRM est l'étape suivante dans la détermination des conditions permettant la tolérance, car en plus de réunir les prédictions opposées du CCH et GRH, il leur donne un mécanisme commun, bien que simpliste. Il permet l'utilisation d'un seul modèle pour toutes les situations et contient des prédictions vérifiables pour chacune de ses hypothèses. Tester ces prédictions assure qu'on utilise la bonne hypothèse pour notre système.

Certains auteurs hésitent toutefois à rejeter le CCH et le GRH au profit du LRM. Une vision alternative au mécanisme unificateur du LRM serait que la tolérance dépendrait des

groupes fonctionnels (Hawkes et Sullivan 2001). Les monocotylédones répondraient selon les prédictions du CCH et les dicotylédones ainsi que les espèces ligneuses répondraient selon les prédictions du GRH. Une étude récente sur les dicotylédones a obtenu des résultats en accord avec cette différence fonctionnelle et contredisant les prédictions du LRM (Lin et Galloway 2010). Selon le LRM, *Campanulastrum americanum* devrait être plus tolérant en milieu riche en lumière, la ressource limitante en forêt décidue nord-américaine. Les résultats démontrent une tolérance supérieure en milieu limité en lumière, en accord avec le GRH, bien qu'ils n'aient pas testé toutes les prédictions de l'hypothèse correspondante du LRM. Dans notre cas, la tolérance des bouleaux ne suivait pas les prédictions du CCH et n'est pas en accord avec cette différence fonctionnelle. Jusqu'à présent, aucune expérience publiée ne semble avoir testé les prédictions de cette hypothèse de différence fonctionnelle sur plus d'un groupe fonctionnel à la fois.

Le défi actuel pour le LRM serait d'intégrer une explication mécanistique. Par exemple, aucun mécanisme n'explique comment un herbivore pourrait rendre une ressource limitante. De plus, l'hypothèse ne contient pas de cas de figure pour les situations de co-limitation, c'est-à-dire quand il y a transition d'une ressource limitante à une autre suite au broutement. L'expérience de Bagchi et Ritchie (2011) illustre une telle situation. Dans leur système, les plantes à niveau nul de broutement étaient limitées par la disponibilité en eau tandis que les plantes broutées étaient fortement limitées par la disponibilité des nutriments. Le LRM est basé sur la supposition qu'une seule ressource exerce un effet limitant (Wise et Abrahamson 2005), ce qui réduit son pouvoir prédictif.

L'autre défi dans le domaine des hypothèses sur les relations plante-herbivore serait d'intégrer formellement l'effet d'un gradient de broutement à la disponibilité des ressources. D'ailleurs, Wise et Abrahamson (2005) spécifiaient l'importance d'avoir au minimum deux niveaux de broutement pour tester leur modèle – présence/absence de broutement. Nous sommes allés plus loin en comparant trois niveaux et en intégrant une pression variable à la prédiction de tolérance égale en milieu riche et pauvre en ressource du LRM quand l'herbivore affecte l'utilisation d'une ressource non limitante (Wise et Abrahamson 2007). C'est une prédiction d'une hypothèse du LRM où il est simple d'ajouter une pression de broutement variable. Une autre hypothèse du LRM prédit la tolérance supérieure en milieu riche en ressources, car le broutement provoque une

limitation dans la ressource. Une pression de broutement variable pourrait influencer cette prédiction, car on peut supposer qu'une pression de broutement faible engendrerait une limitation moindre qu'une pression de broutement élevée. Alors, on prédirait une tolérance similaire en milieu riche et pauvre en ressources à faible pression de broutement; on modifierait donc la prédiction de tolérance supérieure selon l'intensité du broutement. Cet exemple met en valeur l'importance d'intégrer la pression de broutement lors d'études de la tolérance sur des espèces ligneuses, car cela peut changer les prédictions du modèle.

4.2 Implications de la tolérance sur la disponibilité de la ressource pour le caribou

Un résultat majeur apporté par ce mémoire est que les capacités de compensation du bouleau glanduleux ne sont pas directement reliées à la ressource alimentaire disponible en milieu toundrique. Ces capacités de compensation pourraient même générer une forme de défense structurelle, c'est-à-dire que la structure de plusieurs petites ramilles longues créée par le relâchement de la dominance apicale diminuerait la ressource disponible. Le mode de croissance des arbustes entraîne une différence entre la phytomasse totale et celle potentiellement disponible comme ressource alimentaire. Ce résultat a une implication dans la gestion et la conservation des populations de caribou. À cause de la grande surface occupée durant la période estivale par le caribou, on pourrait faire appel à des indices d'estimation de la productivité primaire pour évaluer la ressource disponible, comme l'index NDVI (Normalized Difference Vegetation Index, Santin-Janin et al. 2009), utilisé pour suivre l'effet des changements climatiques dans le Nord (Pouliot et al. 2009). Nos résultats démontrent que l'estimation de la phytomasse brute, pourrait surestimer la ressource disponible. Ainsi, l'indice NDVI pourrait surestimer la qualité de l'aire d'estivage en surestimant les ressources disponibles pour l'herbivore. Une solution possible serait de créer un indice de disponibilité de la ressource, combinant à la fois le NDVI et la présence passée des caribous dans le secteur. On réduirait donc l'indice de disponibilité basé sur l'estimation de la productivité par le NDVI en fonction de l'emplacement de l'aire d'estivage du caribou des dernières années.

Il apparaît également essentiel de remettre en question l'importance du bouleau glanduleux dans le régime alimentaire du caribou. Le bouleau a été rapporté comme dominant dans

l'alimentation du troupeau Rivière-aux-Feuilles dans les années 1990 (Crête et al. 1990a). Toutefois, nous avons pu observer au site d'étude un fort broutement, passé et actuel, sur les saules (*Salix* spp, principalement *S. glauca* et *planifolia*). Il est possible que les réponses du bouleau au broutement aient entraîné un changement dans l'alimentation du caribou. Cette nuance dans les préférences alimentaires du caribou pourrait modifier notre évaluation de la qualité des habitats estivaux. Des travaux en cours s'intéressent au régime alimentaire estival actuel du caribou du troupeau Rivière-aux-Feuilles.

En conclusion, notre étude apporte un test intéressant d'un nouveau modèle sur les relations plante-herbivore et sur l'effet de la disponibilité des ressources pour les plantes (LRM), basée sur une approche expérimentale formelle. Cette approche suit les recommandations de Wise et Abrahamson (2005) pour tester ce modèle, soit d'avoir un design factoriel complet avec une pression de broutement constante en milieu riche et pauvre en ressource limitante, ici l'azote. Nous validons une prédiction de ce modèle en lui intégrant une pression de broutement variable et nous proposons des pistes de perfectionnement. Dans un autre axe, la réponse de compensation observée chez le bouleau glanduleux à pression de broutement modéré ne se traduit pas nécessairement en disponibilité accrue de la ressource pour le caribou. Nos résultats proposent que la compensation résulte d'un mécanisme de relâchement de la dominance apicale qui produit des ramilles longues plus courtes et ainsi non disponibles au broutement. C'est un mécanisme qui pourrait être qualifié de défense structurelle, comme l'est la structure de branches divergentes, mais qui a été peu étudié jusqu'à présent. Bien qu'une structure n'a pas à avoir évolué suite à une pression sélective par les herbivores pour être qualifiée de défense structurelle (Strauss et Agrawal 1999), il serait pertinent d'identifier les autres fonctions de ce mécanisme dans un contexte évolutif (Hanley et al. 2007). Cette structure implique qu'il faut être circonspect dans l'évaluation de la disponibilité de la ressource alimentaire ligneuse. Certaines espèces étant plus tolérantes que d'autres, il faut également en tenir compte dans l'étude du régime alimentaire lorsque l'habitat est modifié par une forte pression de broutement.

5. Bibliographie

- Aarssen, L. W. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants - Implications for the interpretation of overcompensation. - *Oikos* 74: 149-156.
- Aerts, R., Callaghan, T. V., Dorrepaal, E., van Logtestijn, R. S. P. et Cornelissen, J. H. C. 2009. Seasonal climate manipulations result in species-specific changes in leaf nutrient levels and isotopic composition in a sub-arctic bog. - *Functional Ecology* 23: 680-688.
- Ainsworth, E. A. et Gillespie, K. M. 2007. Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin–Ciocalteu reagent. - *Nature protocols* 2: 875-877.
- Bagchi, S. et Ritchie, M. E. 2011. Herbivory and plant tolerance: experimental tests of alternative hypotheses involving non-substitutable resources. - *Oikos* 120: 119-127.
- Ballina-Gomez, H. S., Iriarte-Vivar, S., Orellana, R. et Santiago, L. S. 2010. Compensatory growth responses to defoliation and light availability in two native Mexican woody plant species. - *Journal of Tropical Ecology* 26: 163-171.
- Banta, J. A., Stevens, M. H. H. et Pigliucci, M. 2010. A comprehensive test of the ‘limiting resources’ framework applied to plant tolerance to apical meristem damage. - *Oikos* 119: 359-369.
- Baraza, E., Zamora, R. et Hodar, J. A. 2010. Species-specific responses of tree saplings to herbivory in contrasting light environments: An experimental approach. - *Ecoscience* 17: 156-165.
- Barboza, P. S. et Parker, K. L. 2008. Allocating protein to reproduction in arctic reindeer and caribou. - *Physiological and Biochemical Zoology* 81: 835-855.
- Barrett, M. A. et Stiling, P. 2007. Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. - *Ecological Research* 22: 268-273.
- Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. - *American Naturalist* 127: 870-892.
- Belsky, A. J., Walter, P. C., Jensen, C. L. et Fox, G. A. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? - *Evolutionary Ecology* 7: 109-121.
- Bergman, M. 2002. Can saliva from moose, *Alces alces*, affect growth responses in the willow, *Salix caprea* ? - *Oikos* 96: 164-168.
- Bergström, R. et Danell, K. 1987. Effects of simulated winter browsing by moose on morphology and biomass of two birch species. - *Journal of Ecology* 75: 533-544.
- Bergström, R. et Edenius, L. 2003. From twigs to landscapes – methods for studying ecological effects of forest ungulates. - *Journal for Nature Conservation* 10: 203-211.
- Bond, W. J., Lee, W. G. et Craine, J. M. 2004. Plant structural defences against browsing birds: a legacy of New Zealand's extinct moas. - *Oikos* 104: 500-508.
- Bråthen, K. A. et Hagberg, O. 2004. More efficient estimation of plant biomass. - *Journal of Vegetation Science* 15: 653-660.

- 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. et Laundre, J. A. 2001. Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment. - *Ecology* 82: 18-32.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. et Klein, D. R. 1983. Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. - *Oikos* 40: 357-368.
- Chapin, F. S., Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J. et Laundre, J. A. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. - *Ecology* 76: 694-711.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. et Chapin, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. - *Science* 230: 895-899.
- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J. P., Dussault, C. et Waller, D. M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. - *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 113-147.
- Couturier, S., Côté, S. D., Huot, J. et Otto, R. D. 2009. Body-condition dynamics in a northern ungulate gaining fat in winter. - *Canadian Journal of Zoology* 87: 367-378.
- Crête, M. et Doucet, G. J. 1998. Persistent suppression in dwarf birch after release from heavy summer browsing by caribou. - *Arctic and Alpine Research* 30: 126-132.
- Crête, M. et Huot, J. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. - *Canadian Journal of Zoology* 71: 2291-2296.
- Crête, M., Huot, J. et Gauthier, L. 1990a. Food selection during early lactation by caribou calving on the tundra in Quebec. - *Arctic* 43: 60-65.
- Crête, M., Morneau, C. et Nault, R. 1990b. Biomasse et espèces de lichens terrestres disponibles pour le caribou dans le nord du Québec. - *Revue Canadienne de Botanique* 68: 2047-2053.
- Cromsigt, J. et Kuijper, D. P. J. 2011. Revisiting the browsing lawn concept: evolutionary Interactions or pruning herbivores? - *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 13: 207-215.
- Danell, K. et Bergström, R. 1989. Winter browsing by moose on two birch species: impact on food resources. - *Oikos* 55: 11-18.
- Danell, K., Bergström, R. et Edenius, L. 1994a. Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. - *Journal of Mammalogy* 75: 833-844.
- Danell, K., Haukioja, E. et Huss-Danell, K. 1997. Morphological and chemical responses of mountain birch leaves and shoots to winter browsing along a gradient of plant productivity. - *Ecoscience* 4: 296-303.
- Danell, K., Huss-Danell, K. et Bergström, R. 1985. Interactions between browsing moose and two species of birch in Sweden - *Ecology* 66: 1867-1878.
- De Jager, N. R. et Pastor, J. 2010. Effects of simulated moose *Alces alces* browsing on the morphology of rowan *Sorbus aucuparia*. - *Wildlife Biology* 16: 301-307.

- Den Herder, M., Bergström, R., Niemela, P., Danell, K. et Lindgren, M. 2009. Effects of natural winter browsing and simulated summer browsing by moose on growth and shoot biomass of birch and its associated invertebrate fauna. - *Annales Zoologici Fennici* 46: 63-74.
- Den Herder, M., Virtanen, R. et Roininen, H. 2004. Effects of reindeer browsing on tundra willow and its associated insect herbivores. - *Journal of Applied Ecology* 41: 870-879.
- Diamond, D. 1992. Quikchem method 13-107-06-2-D. - In: Total kjeldahl nitrogen in soil/plant. Zellweger Analytics/Lachat Instruments Division Milwaukee.
- Dormann, C. S. 2003. Consequences of manipulations in carbon and nitrogen supply for concentration of anti-herbivore defence compounds in *Salix polaris*. - *Ecoscience* 10: 312-318.
- Edenius, L., Danell, K. et Bergström, R. 1993. Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on scots pine. - *Oikos* 66: 286-292.
- Federer, W. T. et King, F. 2007. Variations on split plot and split block experiment design. Wiley-Interscience, New Jersey. 270 pp.
- Filion, C. 1996. Étude de la qualité nutritive des feuilles du bouleau glanduleux (*Betula glandulosa Michx.*) de l'habitat d'été du troupeau de caribous (*Rangifer tarandus caribou*) de la rivière George, Nouveau-Québec. - Mémoire de M.Sc., Département de Biologie, Faculté des Sciences et de Génie, Université Laval, Canada. 90 pp.
- Fortin, M. F., Taggart, M. E., Kérouac, S. et Normand, S. 1988. Introduction à la recherche. - Décarie, éditeur inc., Ville Mont-Royal. 417 pp.
- Gauthier, L., Nault, R. et Crête, M. 1989. Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la Rivière George, Québec nordique. - *Le Naturaliste Canadien* 116: 101-112.
- Gerhart, K. L., White, R. G., Cameron, R. D. et Russell, D. E. 1996. Body composition and nutrient reserves of arctic caribou. - *Canadian Journal of Zoology* 74: 136-146.
- Gill, R. M. A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests 3. Impact on trees and forests. - *Forestry* 65: 363-388.
- Gornall, J. L., Woodin, S. J., Jonsdottir, I. S. et Van der Wal, R. 2009. Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. - *Oecologia* 161: 747-758.
- Gough, L., Ramsey, E. A. et Johnson, D. R. 2007. Plant-herbivore interactions in Alaskan arctic tundra change with soil nutrient availability. - *Oikos* 116: 407-418.
- Grange, S. et Duncan, P. 2006. Bottom-up and top-down processes in African ungulate communities: resources and predation acting on the relative abundance of zebra and grazing bovinds. - *Ecography* 29: 899-907.
- Groot, W. J. d., Thomas, P. A. et Wein, R. W. 1997. *Betula Nana* L. and *Betula Glandulosa* Michx. - *Journal of Ecology* 85: 241-264.

- Guillet, C. et Bergström, R. 2006. Compensatory growth of fast-growing willow (*Salix*) coppice in response to simulated large herbivore browsing. - *Oikos* 113: 33-42.
- Gunn, A., Russell, D., White, R. G. et Kofinas, G. 2009. Facing a future of change: Wild migratory caribou and reindeer. - *Arctic* 62: III-VI.
- Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M. et Rafferty, C. M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. - *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 8: 157-178.
- Haukioja, E. et Koricheva, J. 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. - *Evolutionary Ecology* 14: 551-562.
- Haukioja, E., Ruohomäki, K., Senn, J., Suomela, J. et Walls, M. 1990. Consequences of herbivory in the mountain birch (*Betula pubescens ssp tortuosa*): importance of the functional organization of the tree. - *Oecologia* 82: 238-247.
- Hawkes, C. V. et Sullivan, J. J. 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. - *Ecology* 82: 2045-2058.
- Hearn, B. J., Luttich, S. N., Crête, M. et Berger, M. B. 1990. Survival of radio-collared caribou (*Rangifer tarandus caribou*) from the George River herd, Nouveau-Québec - Labrador. - *Canadian Journal of Zoology* 68: 276-283.
- Hermanutz, L. A., Innes, D. J. et Weis, I. M. 1989. Clonal structure of arctic dwarf birch (*Betula glandulosa*) at its northern limit. - *American Journal of Botany* 76: 755-761.
- Hester, A. J., Bergman M., Iason, G. R. et Moen, J. 2006. Impacts of large herbivore on plant community structure and dynamics. - In: Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. et Pastor, J. (eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 97-141.
- Hester, A. J., Millard, P., Baillie, G. J. et Wendler, R. 2004. How does timing of browsing affect above- and below-ground growth of *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* and *Sorbus aucuparia*? - *Oikos* 105: 536-550.
- Hilbert, D. W., Swift, D. M., Detling, J. K. et Dyer, M. I. 1981. Relative growth-rates and the grazing optimization hypothesis. - *Oecologia* 51: 14-18.
- Hjältén, J., Danell, K. et Ericson, L. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. - *Ecology* 74: 1136-1142.
- Hobbie, S. E., Gough, L. et Shaver, G. R. 2005. Species compositional differences on different-aged glacial landscapes drive contrasting responses of tundra to nutrient addition. - *Journal of Ecology* 93: 770-782.
- Hobbs, N. T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. - *Journal of Wildlife Management* 60: 695-713.
- Honkanen, T. et Haukioja, E. 1998. Intra-plant regulation of growth and plant-herbivore interactions. - *Ecoscience* 5: 470-479.
- Huot, J. 1989. Body composition of the George River caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in fall and late winter. - *Canadian Journal of Zoology* 67: 103-107.

- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. - *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Huttunen, L., Niemela, P., Julkunen-Tiitto, R., Heiska, S., Tegelberg, R., Rousi, M. et Kellomaki, S. 2008. Does defoliation induce chemical and morphological defences in the leaves of silver birch seedlings under changing climate? - *Chemoecology* 18: 85-98.
- Ishihara, M. et Kikuzawa, K. 2004. Species-specific variation in shoot production patterns of five birch species with respect to vegetative and reproductive shoots. - *Canadian Journal of Botany* 82: 1393-1401.
- Jonasson, S. 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. - *Oikos* 52: 101-106.
- Julkunen-Tiitto, R. et Sorsa, S. 2001. Testing the effects of drying methods on willow flavonoids, tannins, and salicylates. - *Journal of Chemical Ecology* 27: 779-789.
- Kaitaniemi, P., Neuvonen, S. et Nyysönen, T. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. - *Ecology* 80: 524-532.
- Lehtilä, K., Haukioja, E., Kaitaniemi, P. et Laine, K. A. 2000. Allocation of resources within mountain birch canopy after simulated winter browsing. - *Oikos* 90: 160-170.
- Lin, S. M. et Galloway, L. F. 2010. Environmental context determines within- and potential between-generation consequences of herbivory. - *Oecologia* 163: 911-920.
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W. et Wolfinger, R. D. 2006. SAS® system for mixed models. - SAS Institute Inc. 633 pp.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch 1. The fates of buds. - *Journal of Applied Ecology* 19: 203-218.
- Manseau, M. 1996. Relation réciproque entre les caribous et la végétation des aires d'estivages: le cas du troupeau de caribous de la rivière George. - Thèse de Ph.D., Département de Biologie, Faculté des Sciences et de Génie, Université Laval, Canada. 167 pp.
- Manseau, M., Huot, J. et 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., Ball, J. P. et Hofgaard, A. 2002. Foraging and movement paths of female reindeer: insights from fractal analysis, correlated random walks, and Levy flights. - *Canadian Journal of Zoology* 80: 854-865.
- Maschinski, J. et Whitham, T. G. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. - *American Naturalist* 134: 1-19.
- McGlone, M. S. et Webb, C. J. 1981. Selective forces influencing the evolution of divaricating plants. - *New Zealand Journal of Ecology* 4: 20-28.
- McNaughton, S. J. 1986. On plants and herbivores. - *American Naturalist* 128: 765-770.
- Melnichuk, M. C. et Krebs, C. J. 2005. Residual effects of NPK fertilization on shrub growth in a Yukon boreal forest. - *Canadian Journal of Botany* 83: 399-404.

- Messier, F., Huot, J., Lehenaff, D. et Luttich, S. 1988. Demography of the George river caribou herd : evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. - *Arctic* 41: 279-287.
- Moser, B. et Schutz, M. 2006. Tolerance of understory plants subject to herbivory by roe deer. - *Oikos* 114: 311-321.
- MRN. 2002. Carte géologique du Québec. Édition 2002. - Ministère des Ressources Naturelles et Faune, <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/mines/publications/publications-cartes.jsp#geologie> (23 mars 2011).
- Nadelhoffer, K. J., Giblin, A. E., Shaver, G. R. et Linkins, A. E. 1992. Microbial processes and plant nutrient availability in arctic soils. - In: Stuart Chapin III, F., Jefferies, R. L., Reynolds, J. F., Shaver, G. R., Svoboda, J. et Chu, E. W. (eds.), *Arctic ecosystems in a changing climate*. Academic Press Inc., New York. p. 469.
- Naito, A. T. et Cairns, D. M. 2011. Patterns and processes of global shrub expansion. - *Progress in Physical Geography* 35: 423-442.
- Oksanen, L. et Oksanen, T. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. - *American Naturalist* 155: 703-723.
- Olofsson, J. 2006. Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation. - *Journal of ecology* 94: 431-440.
- Pajunen, A. M. 2009. Environmental and biotic determinants of growth and height of arctic willow shrubs along a latitudinal gradient. - *Arctic Antarctic and Alpine Research* 41: 478-485.
- Palacio, S., Hester, A. J., Maestro, M. et Millard, P. 2008. Browsed *Betula pubescens* trees are not carbon-limited. - *Functional Ecology* 22: 808-815.
- Parker, K. L., Barboza, P. S. et Stephenson, T. R. 2005. Protein conservation in female caribou (*Rangifer tarandus*): effects of decreasing diet quality during winter. - *Journal of Mammalogy* 86: 610-622.
- Parkinson, J. A. et 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.
- Persson, I. L., Bergström, R. et Danell, K. 2007. Browse biomass production and regrowth capacity after biomass loss in deciduous and coniferous trees: responses to moose browsing along a productivity gradient. - *Oikos* 116: 1639-1650.
- Persson, I. L., Danell, K. et Bergström, R. 2005. Different moose densities and accompanied changes in tree morphology and browse production. - *Ecological Applications* 15: 1296-1305.
- Peterson, R. O. 1999. Wolf-moose interaction on Isle Royale: the end of natural regulation? - *Ecological Applications* 9: 10-16.
- Post, E. et Pedersen, C. 2008. Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 12353-12358.

- Pouliot, D., Latifovic, R. et Olthof, I. 2009. Trends in vegetation NDVI from 1km AVHRR data over Canada for the period 1985-2006. - *International Journal of Remote Sensing* 30: 149-168.
- Robbins, C. T., Hanley, T. A., Hagerman, A. E., Hjeljord, O., Baker, D. L., Schwartz, C. C. et Mautz, W. W. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. - *Ecology* 68: 98-107.
- Roitto, M., Rautio, P., Markkola, A., Julkunen-Tiitto, R., Varama, M., Saravesi, K. et Tuomi, J. 2009. Induced accumulation of phenolics and sawfly performance in Scots pine in response to previous defoliation. - *Tree Physiology* 29: 207-216.
- Ropars, P. et Boudreau, S. 2012. Shrub expansion at the forest-tundra ecotone : spatial heterogeneity linked to local topography. – *Environmental Research Letters*, *in press*.
- Rosenthal, J. P. et Kotanen, P. M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. - *Trends in Ecology & Evolution* 9: 145-148.
- Salminen, J.-P. et Karonen, M. 2011. Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. - *Functional Ecology* 25: 325-338.
- Santin-Janin, H., Garel, M., Chapuis, J. L. et Pontier, D. 2009. Assessing the performance of NDVI as a proxy for plant biomass using non-linear models: a case study on the Kerguelen archipelago. - *Polar Biology* 32: 861-871.
- SAS Institute. 2008a. The GLIMMIX procedure. SAS Institute, Cary, N.C.
- SAS Institute. 2008b. The LSMEANS statement. SAS Institute, Cary, N.C.
- SAS Institute. 2008c. The SAS system for Windows V9.2. SAS Institute, Cary, N.C.
- Semmartin, M. et Oesterheld, M. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. - *Oecologia* 126: 225-230.
- Senn, J. et Haukioja, E. 1994. Reactions of the mountain birch to bud removal: effects of severity and timing, and implications for herbivore. - *Functional Ecology* 8: 494-501.
- Singleton, V. L., Orthofer, R. et Lamuela-Raventos, R. M. 1999. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent. - In: Packer, L. (ed.) *Oxidants and antioxidants part A*, pp. 152-178.
- Strauss, S. Y. et Agrawal, A. A. 1999. The Ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. - *Trends in Ecology & Evolution* 14: 179-85.
- Sturm, M., Racine, C. et Tape, K. 2001. Increasing shrub abundance in the Arctic. - *Nature* 411: 546-547.
- Tape, K., Sturm, M. et Racine, C. 2006. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. - *Global Change Biology* 12: 686-702.
- Tremblay, B. 2010. Augmentation récente du couvert ligneux érigé dans les environs de Kangiqsualujjuaq (Nunavik, Québec) - Mémoire de M.Sc., Département de Chimie-Biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, Canada. 63 pp.

- Turunen, M., Soppela, P., Kinnunen, H., Sutinen, M. L. et Martz, F. 2009. Does climate change influence the availability and quality of reindeer forage plants? - *Polar Biology* 32: 813-832.
- van der Wal, R. 2006. Do herbivores cause habitat degradation or vegetation state transition? Evidence from the tundra. - *Oikos* 114: 177-186.
- van der Wal, R., Madan, N., van Lieshout, S., Dormann, C., Langvatn, R. et Albon, S. D. 2000. Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. - *Oecologia* 123: 108-115.
- Veraart, A. J., Nolet, B. A., Rosell, F. et de Vries, P. P. 2006. Simulated winter browsing may lead to induced susceptibility of willows to beavers in spring. - *Canadian Journal of Zoology* 84: 1733-1742.
- Vivas, H. J., Saether, B. E. et Andersen, R. 1991. Optimal twig-size selection of a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: implications for plant herbivore interactions. - *Journal of Animal Ecology* 60: 395-408.
- Vors, L. S. et 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. et Yurtsev, B. A. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. - *Journal of Vegetation Science* 16: 267-282.
- Wise, M. J. et Abrahamson, W. G. 2005. Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. - *Oikos* 109: 417-428.
- Wise, M. J. et Abrahamson, W. G. 2007. Effects of resource availability on tolerance of herbivory: A review and assessment of three opposing models. - *American Naturalist* 169: 443-454.
- Wise, M. J. et Abrahamson, W. G. 2008. Applying the limiting resource model to plant tolerance of apical meristem damage. - *American Naturalist* 172: 635-647.
- Young, T. P., Stanton, M. L. et Christian, C. E. 2003. Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. - *Oikos* 101: 171-179.

6. Annexe : Résultats des analyses de phénols totaux

Nous avons dosé le pourcentage de phénols totaux dans les feuilles séchées et broyées (voir section 3.2.4) de *Betula glandulosa* pour 2010, avec le réactif Folin-Ciocalteu selon les protocoles de Ainsworth et Gillespie (2007), de Singleton et al. (1999) et de l'Institut des Nutraceutiques et Aliments Fonctionnels (Université Laval, Québec, Canada). Notre standard était l'acide gallique et les feuilles ont été solubilisées dans du méthanol à 95 %. Le séchage des feuilles par l'air est une méthode valide pour préparer ces échantillons, surtout lorsque l'on effectue une comparaison entre des traitements (Julkunen-Tiitto et Sorsa 2001).

Nous avons évalué l'effet des traitements de broutement et de fertilisation sur le pourcentage de phénols totaux des feuilles en utilisant un modèle linéaire mixte (procédure MIXED, Littell et al. 2006) avec le bloc (réplicat) et toutes les interactions incluant ce facteur comme effets aléatoires. Nous avons vérifié visuellement la normalité des résidus et l'homogénéité des variances. Finalement, nous avons conduit une analyse de différence des moindres carrés. Les données sont présentées sous la forme $\bar{x} \pm 95 \%CI$. Toutes les analyses ont été effectuées avec SAS 9.2 (SAS 2008c) avec un seuil $\alpha = 0.05$.

La fertilisation et le broutement ont influencé la quantité de phénols totaux dans les feuilles de bouleau (Tableau 6.1 et figure 6.1). Les bouleaux non broutés et fortement broutés fertilisés ont un pourcentage de phénols moindre que les bouleaux non broutés et fortement broutés non fertilisés (non broutés: $t_{15} = -2.3$, $p = 0.04$; fortement broutés: $t_{15} = -2.7$, $p = 0.02$). Cependant, les arbustes modérément broutés ont une quantité similaire de phénols totaux, peu importe la disponibilité en azote ($t_{15} = 1.0$, $p = 0.3$).

Tableau 6.1 Analyse de variance sur le contenu (%) en phénols totaux des feuilles de *Betula glandulosa* en réponse au broutement simulé et à la fertilisation, en 2010, à Baie Déception (Nunavik, Canada). L'analyse a été effectuée selon un modèle linéaire mixte avec le bloc (réplicat) et toutes les interactions incluant ce facteur comme effets aléatoires. Les chiffres en gras sont significatifs ($\alpha= 0.05$).

Source de variation	<i>Df nu,</i> <i>df. den.</i>	% en phénols totaux des feuilles	
		F	P
Fertilisation	1,4	2.2	0.2
Broutement	2,16	0.1	1.0
Fertilisation x Broutement	2,16	10.2	0.002

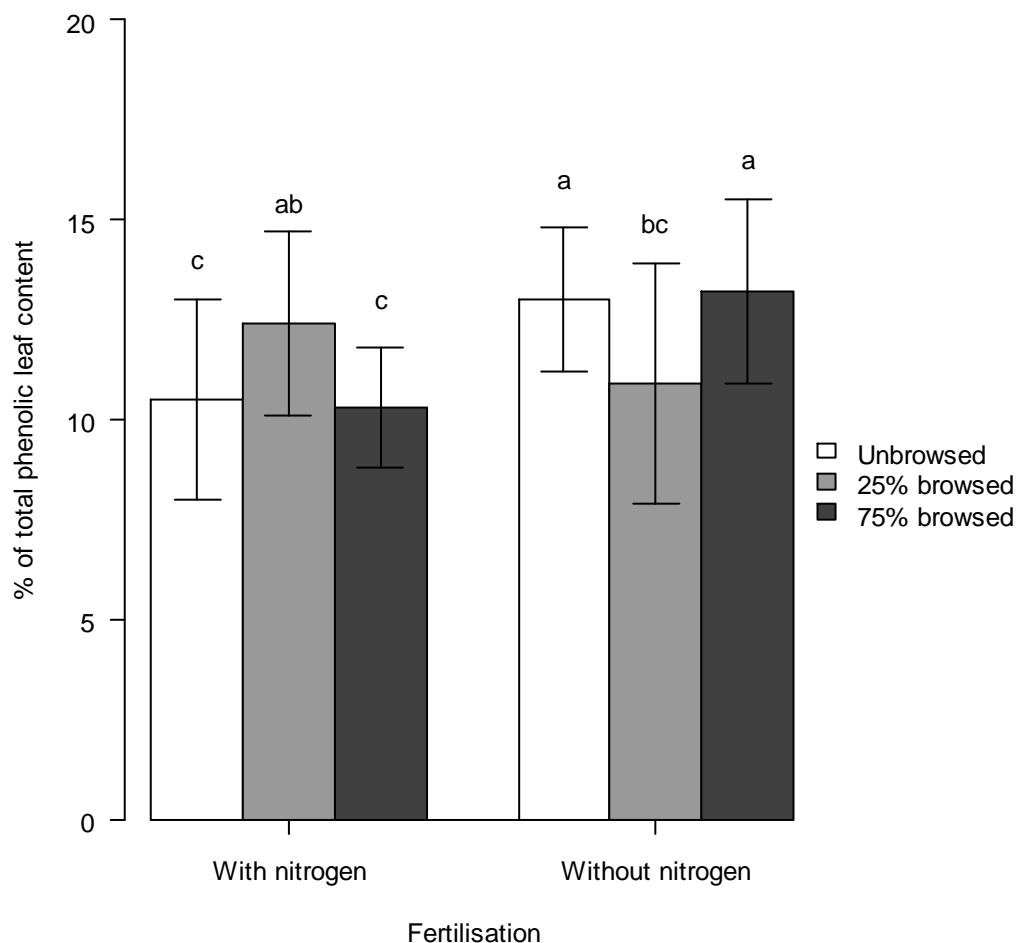


Figure 6.1 Contenus (%) en phénols totaux des feuilles de *Betula glandulosa* ($\bar{x} \pm 95\%$ CI) en fonction de l'intensité de broutement et de la fertilisation à la Baie Déception (Nunavik, Canada). L'analyse a été effectuée selon un modèle linéaire mixte avec le bloc (réplicat) et toutes les interactions incluant ce facteur comme effets aléatoires. Les lettres indiquent les résultats de test a posteriori (Différence des moindres carrés, $\alpha = 0.05$).