



Université du Québec
à Rimouski

**DÉTERMINANTS DES VARIATIONS DU TAUX DE BROUTEMENT
EXERCÉ PAR L'ORIGINAL À HAUTES DENSITÉS SUR LA
RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE EN FORÊT AMÉNAGÉE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Jean-François Desgagnés**

Février 2022

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Robert Schneider, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Jean-Pierre Tremblay, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 29-07-2021

Dépôt final le 02-02-2022

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur Martin-Hugues St-Laurent de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce beau projet. Au fil de ma maîtrise, tu m'as permis de progresser tant sur le plan professionnel que personnel grâce à ta grande disponibilité, ta générosité, ton honnêteté, ton esprit critique et ta rigueur scientifique. Ce fut un réel plaisir de travailler avec toi durant mon parcours de deuxième cycle et je suis d'autant plus fier que nous soyons devenus de bons amis à travers cette aventure que fut ma maîtrise. Nous avons développé une belle complicité et une amitié qui assurément perdurera dans le temps. Merci infiniment pour tous tes enseignements et conseils.

Je voudrais aussi remercier mon codirecteur Robert Schneider pour toute l'aide et le support durant ces trois dernières années. Tes conseils techniques et tes enseignements sur la foresterie m'ont permis d'approfondir grandement mes connaissances dans ce domaine que je connaissais beaucoup moins que la faune. Cela m'a permis de développer une meilleure vue d'ensemble de la gestion des écosystèmes forestiers et de devenir un biologiste plus complet.

Deux facteurs déterminants de ma réussite académique sont l'entraide et le fort esprit d'équipe du Laboratoire de gestion de la faune terrestre de l'UQAR. Il me serait inconcevable de ne pas remercier Fabien, Jeanne, Ève, Rebecca, Léa, Catherine et Jacinthe ainsi que tous les membres actuels pour ces trois belles années. Autant le travail d'équipe, le support, les fous rires, nos 16h à 00h au Baro que mes déversements de café dans les escaliers ont rendu ces années mémorables.

Je ne peux passer sous silence l'importante contribution de Yann Bouchez, William Hamel et Alexandre Dionne-Larin pour les volets terrain et laboratoire de mon projet. Votre support et votre dévouement ont largement contribué au succès de cet étape charnière dans la réalisation de ce projet. Merci! J'aimerais aussi remercier Alain Caron pour tous ses enseignements et conseils sur les analyses statistiques et géomatiques que j'ai eues à réaliser lors de mon parcours. Ton aide et ton approche pédagogique ont été des facteurs importants de la réussite de ce projet. Je souhaite aussi remercier Steeven Ouellet, Jonathan Coudé et

Marie-Ève Anglehart pour leur contribution majeure aux analyses en laboratoire. Étant un chimiste néophyte, il m'aurait été impossible de réaliser des analyses de qualité scientifique suffisante sans votre support. Un merci spécial à Frédéric Lesmerises et Luc Sirois pour votre implication en début de projet. Finalement, merci à Kimberly Malcolm pour la révision linguistique de mon article en anglais.

Je me dois d'offrir le plus grand des remerciements à ma femme Sanda pour son support, sa confiance en moi, sa bonne humeur et son éternelle gentillesse. Autant difficile que cela ait pu être durant certaines périodes, tu as toujours cru en moi et n'a jamais perdu espoir en mes capacités à mener à terme ce gros projet. Je ne pourrais être plus choyé d'avoir une partenaire comme toi, merci pour tout ma chérie. Je tiens aussi à remercier l'ensemble de ma famille pour tout le support moral qu'ils m'ont généreusement offert tout au long de ce parcours. D'être entouré d'une si belle famille est inestimable pour moi et définitivement un facteur clé de mes réussites dans la vie.

Merci beaucoup aux différents partenaires qui nous ont épaulés durant ces trois dernières années : le Club chasse et pêche Appalaches, la Pourvoirie de la Seigneurie du Lac Métis, la Pourvoirie de la Seigneurie Nicolas-Riou, la Pourvoirie LeChasseur, la Réserve faunique de Rimouski, la Réserve faunique Duchénier, la ZEC Bas-Saint-Laurent, la ZEC Casault et la ZEC Owen. Ce projet a été supporté par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parc du Québec, par une subvention à la découverte du Conseil de recherche en science naturelle et en génie du Canada (CRSNG) allouée à Martin-Hugues St-Laurent, par la Chaire de recherche sur la forêt habitée de l'Université du Québec à Rimouski et par la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski. Finalement, merci beaucoup aux membres du jury, les professeurs Joël Bêty et Jean-Pierre Tremblay, pour avoir pris le temps de réviser ce mémoire et d'offrir votre avis objectif et vos recommandations afin d'améliorer la rigueur et qualité scientifique de cet ouvrage en fin de projet.

RÉSUMÉ

L'aménagement forestier induit d'importants changements de composition, de structure et de distribution des habitats fauniques. Certaines espèces comme l'orignal (*Alces americanus*) bénéficient généralement de l'aménagement forestier en sélectionnant les milieux en régénération pour l'abondance de nourriture qu'on y retrouve. Au Bas-Saint-Laurent, l'aménagement forestier intensif, combiné à une exploitation conservatrice du cheptel et à l'absence du loup gris (*Canis lupus*), a permis à l'orignal d'atteindre des densités parmi les plus élevées en Amérique du Nord. Il importe donc d'améliorer nos connaissances des interactions entre l'orignal et l'aménagement forestier afin de développer une approche de gestion intégrée des ressources. Nous avons évalué les effets de différents traitements sylvicoles fréquemment utilisés sur l'utilisation (broutement) et les dommages (surbroutement) de la régénération forestière par l'orignal. Nous avons aussi évalué l'influence de différentes variables d'échelles locales et du paysage sur l'utilisation de la régénération forestière par l'orignal afin d'améliorer notre compréhension de l'écologie de l'orignal évoluant à haute densité et en absence de loup. Notre première hypothèse stipulait que l'utilisation des ressources varie entre les traitements sylvicoles et le temps depuis l'intervention en fonction des caractéristiques d'habitats différentes. Notre deuxième hypothèse veut que l'écologie alimentaire de l'orignal en absence de loup soit principalement modulée par la qualité nourricière de l'habitat tant à l'échelle locale que du paysage, plutôt que par des facteurs liés à la stratégie d'évitement de la prédation. Nos résultats montrent que l'utilisation des ressources et les dommages ne diffèrent pas entre les différents traitements étudiés ni le temps depuis l'intervention. Cependant, nos résultats montrent que la diversité du brouit disponible ainsi que la disponibilité relative d'azote jouent un rôle déterminant dans l'explication des variations de l'utilisation des ressources et des dommages sévères à la régénération. Nos analyses montrent également que les dommages sévères sont plus fréquents lorsque les coupes en régénération naturelle sont fortement représentées dans l'environnement immédiat. Toutefois, nos analyses n'ont pas permis de relier les variations d'utilisation de la régénération forestière à la densité d'originaux. Nos résultats contribueront à orienter les mesures de gestion forestières et cynégétiques dans une optique d'harmonisation de l'utilisation du territoire et de gestion intégrée des ressources.

Mots clés: orignal, broutement, aménagement forestier, écologie forestière, régénération forestière, coupe forestière, qualité d'habitat, gestion intégrée des ressources

ABSTRACT

Timber harvesting can induce major changes in the composition, structure and distribution of wildlife habitat. Certain species such as North American moose (*Alces americanus*) often benefit from and thrive in intensively managed forests where young regenerating forests are well represented and selected, mainly due to their higher availability and quality of forage resources. In the Québec Bas-Saint-Laurent region, intensive logging operations combined with strict hunting regulations and the absence of gray wolves (*Canis lupus*) has led to an unprecedented increase in moose numbers. This particular context calls for better understanding of moose interactions with timber harvesting disturbances to develop and ensure a sustainable integrated forest management strategy. We evaluated the effect of common silvicultural treatment types and time since disturbance on proxies of resource use, habitat quality and damage (i.e., severe browsing mutilation) caused by moose. We also evaluated the importance of several habitat quality and structural variables at both the local and landscape scales on resource use and damage caused by moose. We first hypothesized that resource use and damage caused by moose differ between types of silvicultural treatment and time since disturbance by influencing levels of quality, availability and diversity of foraging resources. On the other hand, we hypothesized that moose foraging ecology in the absence of wolves will be mainly driven by a complex assemblage of food related proxies of habitat quality at both the local and landscape scales rather than by factors related to an anti-predator strategy. Our results showed that silvicultural treatment types and age class do not affect resource use and damage level. However, we showed that forage diversity and relative nitrogen availability are key drivers of resource use and damage as well. At the landscape scale, our result showed that the area occupied by naturally regenerating stands positively influences the probability of severe browsing damage in cut blocks. Against our predictions, moose density was not highlighted as a driver of variation in resource use and damage caused by moose. Our results will help adapt timber harvesting practices and wildlife management strategy to conciliate land use in an integrated forest management perspective.

Keywords: moose, browsing, timber harvesting, forest ecology, forest regeneration, clear-cuts, habitat quality, integrated forest management

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
LISTE DES FIGURES	xv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Chapitre 1 Aménagement forestier en absence de loup : mieux comprendre l'écologie alimentaire de l'orignal à haute densité en forêt Nordique mixte tempérée	13
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	13
1.2 MANAGED FORESTS IN THE ABSENCE OF WOLVES: A BETTER UNDERSTANDING OF MOOSE WINTER FORAGING ECOLOGY AT HIGH DENSITIES IN NORTHERN MIXED TEMPERATE FORESTS.....	15
CONCLUSION GÉNÉRALE	63
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	74

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Candidate models used to evaluate the influence of landscape- and local-scale variables on the occurrence of browsed commercial and non-commercial stems, moose feces and severely mutilated commercial stems (presence vs. absence, using a logistic regression), and on the count (i.e. variation of intensity when present, using a truncated negative binomial regression) in our sampling plots ($n = 437$) located in Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada. To account for spatial autocorrelation among our sites, all models included a different set (depending on the response variable) of statistically significant principal coordinates of neighbouring matrice (PCNM) eigenvectors. PCNMs are thus excluded from the number of parameters (k).....48

Table 2. Most parsimonious models evaluating the effect of both landscape- and local-scale variables and regional moose density on the occurrence (presence/absence, using a multiple logistic regression) of browsed commercial and non-commercial stems, moose feces and severely mutilated commercial stems and on the count (i.e. variation of intensity when present, using a truncated negative binomial regression) in our sampling plots ($n = 437$) located in Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada. Models were ranked using the Akaike's Information Criterion (AIC) and the distance to the most parsimonious model (Δ AIC, here shown in bold) is shown.....49

Table 3. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95%CI) of the variables included in the most parsimonious models (listed in **Table 2**) evaluating the effect of both landscape- and local-scale variables and regional moose density on the occurrence (presence/absence) of browsed commercial and non-commercial stems, moose feces and severely mutilated commercial stems and on the count (i.e. variation of intensity when present) in our sampling plots ($n = 437$) located in Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada.....50

Table A.1 Reactions and calculation details of the Kjeldahl determination method for organic nitrogen.....56

Table A.2 Ecological value of 10 different stand types in the boreal forest for moose, based on food and cover availability.....57

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Mean proportion of browsed stems (\pm standard error) and mean proportion of severely mutilated stems (\pm standard error) for the most browsed commercial tree species (balsam fir, paper birch, red maple, sugar maple and trembling aspen) by moose in Bas-Saint-Laurent, Québec.....52
- Figure 2.** Fitted (points) and predicted (line) values of the probability of having at least one browsed commercial stem (a,b,c,d) or at least one browsed non-commercial stem (e,f,g,h) in for all significative relationships using multiple logistic regression. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value.....53
- Figure 3.** Fitted (points) and predicted (line) values of the probability of having at least one moose feces (a,b) in for all significative relationships using multiple logistic regression. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value...54
- Figure 4.** Fitted (points) and predicted (line) values of the probability of having at least one severely mutilated commercial stem in for all significative relationships using multiple logistic regression. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value.....55
- Figure A.1** Mean values (\pm s.d.) of different proxies of habitat suitability in relation to treatment types (i.e. cutting while protecting regeneration and soil; commercial thinning; plantation; single-tree selection harvesting) and time since disturbance.....58
- Figure A.2** Predicted (line) and observed (points) number of browsed non-commercial stems for all significant quadratic relationships. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value.....59
- Figure A.3** Predicted (line) and observed (points) number of severely mutilated commercial stems for a significant quadratic relationship. Predicted values were obtained within the observed interval of the variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value.....60
- Figure A.4** Mean organic nitrogen (%) (\pm s.d.) in tree species commonly browsed by moose in our study area. In order: balsam fir, long-beaked hazelnut, mountain maple, paper birch, pin cherry, red maple, red-osier, sugar maple, striped maple, trembling aspen, willow *sp.* and yellow birch.....61

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Perturbation anthropique

Les perturbations anthropiques sont à l'origine d'importantes modifications de la dynamique des écosystèmes à l'échelle mondiale (Cyr *et al.*, 2009; Franklin *et al.*, 2016). Au début du 21^{ième} siècle, on estimait que 75% de la surface terrestre libre de glace avait subi des altérations quelconques de la main de l'homme (Watson *et al.*, 2016). De concert avec l'augmentation de la population mondiale, l'intensification de l'utilisation du territoire se traduit généralement en une dégradation *générale* des écosystèmes perturbés et des services écologiques rendus (Foley *et al.*, 2005). La perte locale de biodiversité est un exemple de dégradation écosystémique qui affecte la stabilité et la productivité des écosystèmes globaux (Hautier *et al.*, 2015). Parmi ces écosystèmes, les forêts sont d'importants contributeurs à la biodiversité mondiale (Vellend *et al.*, 2013). Elles font face à un éventail de perturbations anthropiques telles que la déforestation à des fins de conversion en milieu agricole (Robinet *et al.*, 2018) et l'aménagement forestier à des fins commerciales (p. ex. production ligneuse) (Boucher *et al.*, 2017). En Amérique du Nord, l'aménagement forestier est la plus importante perturbation affectant les forêts (McRae *et al.*, 2001; Masek *et al.*, 2011; Lindenmayer *et al.*, 2012). En 2018 seulement, le Canada et les États-Unis ont récoltés plus de 2,07 millions d'hectares de forêts (Service Canadien des Forêts, 2018; Forest2Market, 2020). Cette utilisation intensive des ressources forestières modifie la dynamique, la structure, la distribution et la composition des communautés de plantes terrestres qui jouent un rôle crucial dans la stabilité des cycles biogéochimiques du carbone, de l'oxygène, de l'azote et de l'eau (Bragazza *et al.*, 2012; Franklin *et al.*, 2016).

L'aménagement forestier

L'aménagement forestier a longtemps été axé sur la production ligneuse avec comme objectif principal de maximiser le volume de bois récoltable annuellement (Schulte *et al.*, 2007; Long, 2009). En conséquence, le paysage forestier nord-américain a connu d'importantes modifications au fil des ans (Foster *et al.*, 1998; Boucher *et al.*, 2009; Cyr *et al.*, 2009). La structure d'âge s'est rajeunie et la composition des forêts s'est simplifiée, menant ultimement à une homogénéisation du paysage (Etheridge *et al.*, 2006; Schulte *et al.*, 2007; Cyr *et al.*, 2009). Dans les dernières décennies, de nouveaux paradigmes émergents prônant l'aménagement durable des forêts ont souligné l'importance des multiples services écologiques rendus par les écosystèmes forestiers (Sutherland et Huttunen, 2018; Gustafsson *et al.*, 2020). Plusieurs nouvelles approches intégrant divers objectifs de conservation de la biodiversité ont été développées en Europe et en Amérique du Nord tels que l'aménagement forestier multiressource (*lib. Multi-use forestry*; voir Baskent, 2018), l'aménagement écosystémique (Gauthier *et al.*, 2008) et la gestion intégrée des ressources forestières (Maier et Winkel, 2017).

Dans les forêts boréales de l'Est canadien, l'aménagement écosystémique est maintenant priorisé par l'industrie forestière (Tremblay *et al.*, 2015) avec l'objectif de réduire les écarts entre les forêts aménagées et celles sous l'influence d'un régime de perturbations naturelles (p. ex. feux, chablis et épidémies d'insectes) (Jetté *et al.*, 2008; Boucher *et al.*, 2009; Grenon *et al.*, 2010). Outil sylvicole important, la sylviculture de plantations d'épinettes s'est intensifiée (Barette *et al.*, 2014). Elle vise à maximiser le rendement ligneux tout en étant moins vulnérable aux épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) que les peuplements naturels dominés par le sapin baumier (*Abies balsamea*) (Gauthier *et al.* 2015; Sainte-Marie *et al.*, 2015; Rossi *et al.*, 2018; Patton *et al.*, 2019). Toutefois, cette approche est souvent critiquée en raison de la simplification de la structure des forêts qu'elle engendre, menant à une diminution de la qualité d'habitat pour plusieurs espèces fauniques (p. ex. campagnol à dos roux de Gapper *Myodes gapperi*: Carey et Johnson, 1995; martre d'Amérique *Martes americana*, paruline obscure *Leiothlypis peregrina*, paruline tigrée *Setophaga tigrina*: Thompson *et al.*, 2003; orignal *Alces*

americanus: Leblond *et al.*, 2015). La mise en place de ces nouvelles approches de gestion des ressources forestières implique divers compromis qui peuvent parfois s'avérer conflictuels entre les divers utilisateurs de la forêt (Sandström *et al.*, 2013; Aggestam *et al.*, 2020). Un des principaux défis rencontrés entre les différents gestionnaires des ressources naturelles (p. ex. forestier et faunique) est la conciliation entre l'extraction des ressources et la rétention d'habitats fauniques de qualité (Aggestam *et al.*, 2020). Par exemple, dans l'est du Canada, la gestion forêt-faune représente un enjeu régional de taille puisque l'industrie forestière et celle de la chasse sportive sont d'importants moteurs de développement économique régionaux (Gagnon *et al.*, 2018).

Perte, fragmentation et altération de l'habitat

Les perturbations engendrées par l'aménagement forestier jouent un rôle prépondérant dans la démographie de plusieurs espèces fauniques (Millington *et al.*, 2010; Leclerc *et al.*, 2012; Franklin *et al.*, 2016). Trois processus indissociables en écologie, mais toutefois différents, sont à l'origine de ces changements démographiques: la perte, la fragmentation et l'altération des habitats (Fahrig, 1997; Fahrig, 2001; Fahrig, 2003; Courbin *et al.*, 2014). La perte d'habitats réfère à la réduction de la taille d'un habitat original suite à une perturbation qui en convertit l'essence même (Hadley et Betts, 2016). La résultante d'une perte d'habitat se traduit presque toujours en une fragmentation des habitats résiduels caractérisée par une modification de la distribution ainsi qu'une diminution de la taille et l'isolation des parcelles d'habitat (Schmiegelow et Monkkonen, 2002; Fahrig, 2003). La somme de ces deux processus peut se traduire comme étant un habitat altéré. Par contre, l'altération d'habitat peut aussi référer à la modification temporaire de la composition et de la structure des caractéristiques d'un habitat donné (p. ex. diminution de la densité de tiges; Guénette et Villard, 2005), contrairement à la perte qui elle opère davantage à long terme (ou de manière permanente). Ces processus figurent parmi les plus importantes menaces pour la biodiversité mondiale (Krauss *et al.*, 2010; Haddad *et al.*, 2015). Malgré le fait qu'un habitat donné puisse héberger une communauté diversifiée d'espèces fauniques et floristiques, ces dernières réagiront différemment aux altérations de l'habitat en fonction des besoins

biologiques (p. ex. alimentaire, abris) et des processus interspécifiques (p. ex. compétition, prédation) (Fischer et Lindenmayer, 2006; St-Laurent *et al.*, 2009). Tel que proposé par Fischer et Lindenmayer (2007), l'étude des effets de la perte, de la fragmentation et de l'altération d'habitat devrait être traitée individuellement, par espèce, puisque la perception de l'environnement diffère d'une espèce à l'autre (Hall *et al.*, 1997). Les espèces davantage associées aux stades de fin de succession ou aux peuplements forestiers à structure complexe (tant horizontale que verticale) sont souvent défavorisées par la diminution de représentation de ce type de peuplements forestiers résultant d'un aménagement forestier intensif (St-Laurent *et al.*, 2008; Villard *et al.*, 2009; Jones *et al.*, 2017). Parmi celles-ci, la martre d'Amérique requiert des peuplements à structures complexes avec de gros débris ligneux (p. ex. forêts de résineux matures) (Payer *et al.*, 2003; Cheveau *et al.*, 2013) qui favorisent la présence de proies comme le campagnol à dos roux de Gapper (Etcheverry *et al.*, 2005). La diminution de la proportion d'arbres âgés de grand diamètre associée à la diminution de la surface couverte par une canopée haute et dense dans l'environnement est aussi reconnue comme un facteur important influençant le taux d'extinction de certaines espèces de rapaces telles que la chouette tachetée (*Strix occidentalis*) (Jones *et al.*, 2017).

À l'inverse, plusieurs espèces de grands mammifères prospèrent dans un environnement forestier fragmenté ou altéré par l'aménagement forestier intensif. Par exemple, l'ours noir (*Ursus americanus*) tire profit de l'augmentation de l'abondance de petits fruits dans les parterres de coupes suite à une coupe totale (Mosnier *et al.*, 2008; Lesmerises *et al.*, 2015). Les loups gris (*Canis lupus*) sélectionnent davantage ces mêmes parterres de coupes lorsqu'ils sont fortement représentés dans leurs territoires (c.-à-d. une réponse fonctionnelle en sélection d'habitat) puisque ces coupes constituent d'excellents habitats pour plusieurs espèces de proies (p. ex. cervidés; Muhly *et al.*, 2019). Outre les parterres de coupes, l'aménagement forestier est étroitement lié au développement d'un vaste réseau de chemins forestiers (Daigle, 2010). Depuis quelques années, ces structures linéaires sont reconnues pour favoriser le déplacement des prédateurs, dont l'ours noir et le loup gris, facilitant ainsi l'accès aux proies comme l'orignal (*Alces americanus*) ou le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) (Dickie *et al.*, 2020; Muhly *et al.*, 2019). Espèce emblématique

de la forêt boréale, l'orignal est un excellent modèle permettant l'étude des réponses d'espèces favorisées par différentes perturbations issues de l'aménagement forestier (Lieffers *et al.*, 2003; Potvin *et al.*, 2005; Bjorneraas *et al.*, 2011; Mumma *et al.*, 2021).

Orignal et aménagement forestier

Les jeunes peuplements en régénération naturelle qui originent d'une intervention sylvicole (p. ex. coupe avec protection de la régénération et des sols) sont largement sélectionnés par l'orignal pour l'abondance et la qualité de la nourriture qu'on y retrouve (Lieffers *et al.*, 2003; Potvin *et al.*, 2005; Wam *et al.*, 2010; Bjorneraas *et al.*, 2011; Mumma *et al.*, 2021). En forêt boréale, les parterres de coupes sont rapidement recolonisés par plusieurs essences pionnières, des feuillus intolérants comme le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) (Lieffers *et al.*, 2003, Routledge et Roese, 2004) fort appréciées par l'orignal. Néanmoins, les caractéristiques locales post-traitement ne sont pas homogènes entre les types de traitements ainsi qu'entre les réplicats d'un même traitement (St-Laurent *et al.*, 2007; Leblond *et al.*, 2015). La capacité de support d'un milieu pour l'orignal est fortement influencée par la disponibilité des ressources générées par l'augmentation de la proportion de ces jeunes forêts en régénération dans l'environnement (Wam *et al.*, 2010; Milner *et al.*, 2013). Par conséquent, l'aménagement forestier est largement associé à une augmentation du nombre d'originaux dans plusieurs régions du monde (Scandinavie : Lavsund *et al.*, 2003; Wam *et al.*, 2010; Amérique du Nord : Anderson *et al.*, 2017; Schrempp *et al.*, 2019).

Les perturbations issues de l'aménagement forestier (p. ex. coupes et réseau routier) induisent des réponses comportementales et numériques variables chez l'orignal, un phénomène explicable par le caractère généraliste et opportuniste de l'espèce ainsi que la grande variabilité de conditions d'habitats rencontrées dans son aire de répartition holarctique (Andreozzi *et al.*, 2016; Nikula *et al.*, 2019; Nikula *et al.*, 2020). Les régimes d'aménagement forestiers étant très diversifiés et ajustés aux particularités locales et régionales (p. ex. domaine bioclimatique, rendement forestier, essences dominantes, objectif de gestion), il est attendu qu'ils puissent engendrer des variations inter-régionales dans les

réponses de l'orignal. Par exemple, en Scandinavie l'orignal sélectionne largement les plantations de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) pour s'alimenter (Heikkilä et Härkönen, 1996; Wallgren *et al.*, 2014; Bergqvist *et al.*, 2018; Nikula *et al.*, 2020) tandis que les plantations d'épinettes sont généralement peu fréquentées en Amérique du Nord (Leclerc *et al.*, 2012 ; Leblond *et al.*, 2015). Il est donc nécessaire d'avoir des connaissances approfondies quant aux facteurs guidant l'utilisation des ressources chez l'orignal ainsi qu'au niveau d'altération découlant des pratiques sylvicoles régionales pour évaluer efficacement les conséquences pour l'orignal et, ultimement, son exploitation.

Utilisation des ressources par l'orignal

La disponibilité de la nourriture est l'un des facteurs clés guidant la sélection d'habitat chez l'orignal (Bjorneraas *et al.*, 2011, 2012; Street *et al.*, 2015; Mumma *et al.*, 2021). Malgré une variabilité saisonnière, un orignal consomme en moyenne 2,6% à 3,5% de son poids en matière sèche quotidiennement, soit environ 5% de son poids en nourriture durant l'été comparativement à 0,5 % à 1,3% en hiver (Schwartz *et al.*, 1984; Renecker et Hudson, 1985). Outre la quantité de nourriture, l'orignal sélectionne de plus des peuplements où les ressources sont également diversifiées (Courtois *et al.*, 2002; Mansson *et al.*, 2007; Milligan et Koricheva, 2013). La plasticité du régime alimentaire (c.-à-d. capacité à se nourrir de plusieurs aliments différents) est fondamentale chez les grands herbivores puisque les aliments ingérés sont souvent plus pauvres en nutriments que ceux consommés par les carnivores; ils ont donc besoin d'une plus grande variété d'items (c.-à-d. de plantes) pour combler leurs besoins nutritionnels (Wiggins *et al.*, 2006 ; Parker *et al.*, 2009).

La qualité du brout pourrait être définie par deux concepts : la palatabilité (c.-à-d. goût et texture) et la digestibilité (c.-à-d ratio entre le gain et les pertes; Kooijman, 2000; Barboza *et al.*, 2009). La digestibilité des différentes espèces de plantes consommées par l'orignal est déterminée par leur composition chimique (McArthur *et al.*, 1993; Spalinger *et al.*, 2010; Wam *et al.*, 2018). Certains composés non phénoliques tels que les tannins diminuent la digestibilité et l'absorption des protéines des items alimentaires ingérés (McArt *et al.*, 2009). À l'inverse, la concentration en azote organique dans la végétation est

positivement corrélée à la concentration en protéines et à la digestibilité, et ultimement au rendement énergétique (McArt *et al.*, 2009; Spalinger *et al.*, 2010). À titre d'exemple, une étude de type « cafétéria » menée par McArthur *et al.*, (1993) a montré que le cerf mulet (*Odocoileus hemionus hemionus*) et le cerf à queue noire (*O. h. sitkensis*) sélectionnaient toujours la nourriture offrant la plus haute teneur en azote et la plus faible concentration en tannins. Thompson *et al.*, (1989) ont quant à eux obtenu des résultats similaires chez l'orignal en forêt; les orignaux suivis sélectionnaient davantage les peuplements ayant été éclaircis puisque la valeur nutritive des tiges y était plus élevée que dans les peuplements non-traités. Toutefois, cette hypothèse n'a été que très rarement testée empiriquement en forêt boréale, d'où l'attention particulière que la présente étude y portera.

À l'échelle du paysage, la disponibilité d'habitats de qualité (en termes d'abris et de nourriture) est reconnue pour influencer la distribution hivernale des orignaux (Leblond *et al.*, 2010). En hiver, lorsque la proportion de ces habitats est élevée, l'amplitude des mouvements (et par conséquent de la taille des domaines vitaux), bien que déjà contraints par la neige, est davantage réduite que dans des habitats plus pauvres (Dussault *et al.*, 2005a). Les parterres de coupes en régénération naturelle sont d'ailleurs identifiés comme étant la classe d'habitat la plus riche en nourriture dans le modèle de qualité d'habitat de Dussault *et al.*, (2006), étant par conséquent plus susceptibles d'influencer la distribution des orignaux (Leblond *et al.*, 2010). Limiter ses déplacements pour se nourrir et s'abriter implique souvent un compromis visant à minimiser les risques de prédation et les coûts énergétiques (p. ex. déplacement lorsque la neige est profonde) tout en maximisant les gains énergétiques (Renecker et Hudson, 1986; Dussault *et al.*, 2005b). L'augmentation de la disponibilité des parterres de coupes est étroitement liée à l'augmentation du degré d'entremêlement entre les peuplements d'alimentation et de couvert.

L'orignal à hautes densités : le cas du Bas-Saint-Laurent

La présence d'un prédateur tel que le loup gris, principal prédateur naturel de l'orignal, agit comme principal facteur limitant influençant la dynamique des populations d'orignaux en forêt boréale (Messier et Crêtes, 1985; Boutin, 1992). À l'inverse, l'absence

de ce prédateur, combinée à un aménagement forestier intensif, a contribué à l'augmentation de la densité d'orignaux au sud du fleuve Saint-Laurent, jusqu'à atteindre plus de 30 orignaux/10 km² au Bas-Saint-Laurent (Villemure et Jolicoeur, 2004; Lefort et Massé, 2015). Associé à des pratiques de gestion conservatrices du cheptel d'orignaux, le vaste programme de coupe de récupération mis en place suite à l'épidémie de tordeuses des bourgeons de l'épinette qui a sévi dans les années 1980 (Boulangier et Arsenault, 2004) a stimulé depuis la croissance constante de la population d'orignaux (Lefort et Massé, 2015). Bien que les hautes densités ainsi observées aient fait le bonheur de plusieurs gestionnaires de territoires fauniques structurés depuis 20 ans, la pression exercée sur la végétation par ce nombre important d'herbivores inquiète les industriels forestiers (Gagné *et al.*, 2020).

À haute densité, le broutement par les orignaux est reconnu pour induire des changements de composition et de structure des peuplements forestiers en régénération (Edenius *et al.*, 2002; Bergeron *et al.*, 2011; Andreozzi *et al.*, 2014; De Vriendt *et al.*, 2020a). En forêt boréale, la survie des jeunes pousses diminue avec l'augmentation de la pression de broutement résultant en une diminution du couvert de plusieurs essences d'intérêt (p. ex. sapin baumier et bouleaux) au profit d'espèces comme le framboisier (*Rubus idaeus*) (Lorentzen Kolstad *et al.*, 2018; De Vriendt *et al.*, 2020a). En consommant davantage leurs essences préférentielles (les plus palatables ou digestibles), l'orignal favorise la régénération d'essences de moindre qualité nutritionnelle comme les épinettes (Månsson *et al.*, 2007; Hidding *et al.*, 2013). La vulnérabilité des essences d'arbres au broutement varie entre elles (Bernes *et al.*, 2018), ce qui favorise certaines essences et en défavorise d'autres. Bien que potentiellement dommageable dans certains parterres de coupes, la pression intensive de broutement exercée par les orignaux s'avère efficace pour limiter la compétition des essences feuillues, particulièrement dans les plantations d'épinettes (Heikkilä *et al.*, 2003; De Vriendt *et al.*, 2020b).

La pression de broutement exercée par plusieurs orignaux à l'échelle du parterre de coupe se traduit par une augmentation de la proportion de tiges broutées, parfois jusqu'à la totalité des tiges disponibles, mais aussi de la proportion de ramilles broutées sur chaque tige, augmentant par conséquent le niveau de mutilation des tiges (Bergeron *et al.*, 2011;

Andreozzi *et al.*, 2014; Nikula *et al.*, 2020). La mutilation des tiges est beaucoup plus importante durant la saison froide puisque les ramilles entières sont consommées (coupées, arrachées) lorsque leur feuillage est absent, tout comme en absence de plantes herbacées ou aquatiques (Wallgren *et al.*, 2013; Nikula *et al.*, 2019). La croissance en hauteur est alors limitée, voire complètement arrêtée, au profit d'une croissance latérale qui produit des tiges de moindre intérêt pour le secteur forestier (Speed *et al.*, 2013; Wallgren *et al.*, 2014). Dans ces conditions, la qualité de la régénération (p. ex. tige droite, qualité de la fibre) diminue tout comme le volume marchand (Melin *et al.*, 2016), alors que le délai de retour à des tiges considérées matures augmente (p. ex. 2-9 ans pour le bouleau à papier) (Edenius *et al.*, 2002). À long terme, le surbroutement des orignaux augmente le taux de mortalité des tiges en régénération, pouvant ultimement mener à un échec de régénération et possiblement engendrer des pertes socioéconomiques dans les peuplements à vocation typiquement forestière (Andreozzi *et al.*, 2014; Berger, 2018). Cependant, la majorité des études récentes s'intéressant à la vulnérabilité des parterres de coupes aux broutements des orignaux à hautes densités ont été effectuées en Scandinavie (mais voir DeVriendt *et al.*, 2020a). Il est donc important d'étudier localement les facteurs influençant l'écologie alimentaire des orignaux ainsi que l'influence des pratiques forestières régionales sur leur comportement et leur habitat.

Dans certaines régions où les densités d'orignaux sont très élevées, le surbroutement inquiète particulièrement les gestionnaires forestiers. C'est entre autres le cas du Bas-Saint-Laurent où l'aménagement forestier est un segment économique d'importance (~75 M\$ en 2017; voir Gagnon *et al.*, 2018) duquel dépendent plusieurs communautés rurales. Toutefois, dans cette région, l'abondance élevée d'orignaux génère un engouement important pour la chasse sportive qui s'étend à travers la province. L'offre de chasse y étant facilitée par plusieurs pourvoiries, réserves fauniques et zones d'exploitation contrôlée, la chasse sportive de l'orignal est devenue un véritable moteur de développement économique régional (~26 M\$ en 2017; voir Gagnon *et al.*, 2018). Dans un système où, comme le Bas-Saint-Laurent, la prédation est faible (en absence du loup), les modalités de chasse sportive sont un important outil de gestion d'un cheptel d'orignaux (Timmermann et Rodgers, 2017).

Toutefois, l'évolution des pratiques sylvicoles actuelles (p. ex. intensification de la sylviculture de plantations d'épinettes) inquiète quant à elle les gestionnaires fauniques qui craignent un déclin du cheptel d'originaux résultant d'une diminution de la disponibilité des ressources et de la qualité d'habitat dans l'ensemble. Une telle situation a d'ailleurs déjà été observée en Norvège suite à la mise en œuvre de pratiques de dégagement par herbicides des essences feuillues dans les plantations d'épinette (Milner *et al.*, 2013). La conciliation des deux missions de gestion vers un aménagement durable des forêts se veut le principe fondamental de cette étude.

Objectifs et survol des principaux résultats

La présente étude s'intéresse aux interactions herbivore – forêt, avec l'original comme modèle biologique, afin d'orienter les pratiques forestières et cynégétiques conjointement dans une optique de gestion intégrée des ressources forestières et fauniques. Concrètement, notre premier objectif était d'évaluer l'effet de divers traitements sylvicoles communs et du temps depuis l'intervention sur l'utilisation de l'habitat et les dommages à la régénération forestière par l'original. Notre deuxième objectif visait, quant à lui, à évaluer l'importance de différentes variables indicatrices de la qualité d'habitat à l'échelle locale et du paysage sur l'utilisation de l'habitat et les dommages à la régénération forestière par l'original.

Nous avons émis comme première hypothèse que l'abondance, la qualité et la diversité des ressources ainsi que leur répartition seraient modulées par l'intensité du prélèvement de tiges associé aux différents types de traitements sylvicoles, ainsi qu'au temps écoulé depuis l'intervention; et par conséquent, la structure et la composition des peuplements en résultant influenceraient l'utilisation des ressources et les dommages à la régénération forestière exercés par l'original à l'échelle du parterre de coupe. Ainsi, nous avons prédit que la proportion de tiges broutées et le nombre de fèces seraient plus importants dans les jeunes (5-12 ans) parterres de coupes en régénération naturelle que dans les plantations et éclaircies commerciales d'un même temps depuis l'intervention puisqu'ils offrent une qualité d'habitat supérieure. Notre deuxième hypothèse stipule qu'en absence de

loup, l'utilisation des ressources et les dommages à la régénération forestière causés par l'orignal seraient principalement modulés par des facteurs reliés à la qualité nourricière de l'habitat tant à l'échelle locale que du paysage) plutôt qu'à des facteurs reliés à la stratégie anti-prédatrice (c.-à-d. recherche de couvert) de l'orignal. Nous avons donc prédit que l'orignal favoriserait les parterres de coupes où la diversité et la qualité (p. ex. concentration en azote) de la régénération seraient élevées. Nous avons aussi prédit que l'utilisation des ressources et les dommages à la régénération seraient plus importants lorsque la superficie occupée par des coupes en régénération naturelle dans le paysage serait élevée. À l'inverse, nous avons prédit que la superficie occupée par des plantations aurait un effet négatif sur l'utilisation des ressources et sur le niveau de dommages. Finalement, nous avons prédit que l'utilisation des ressources et les dommages seraient positivement corrélés à la densité régionale d'originaux.

Nos travaux ont permis de montrer que l'utilisation des parterres de coupes chez l'orignal n'est pas fonction du type de traitement sylvicole (parmi ceux étudiés) ni du temps écoulé depuis l'intervention, mais plutôt des caractéristiques post-traitement (objectif 1). Nos résultats ont permis d'identifier l'importance de certaines variables indicatrices de la qualité d'habitat dans l'explication des variations de l'utilisation des parterres de coupes par l'orignal (objectif 2). En effet, la diversité des ressources et la disponibilité relative d'azote organique semblent avoir une grande influence sur la sélection d'une parcelle d'alimentation par l'orignal ainsi que sur l'occurrence de dommages sévères à la régénération d'intérêt commercial. L'agglomération de parterres de coupes récentes en régénération naturelle semble aussi avoir un effet positif sur l'occurrence de dommages sévères à la régénération d'intérêt commercial. Contrairement à nos prédictions, nos résultats n'ont pas permis de mettre en évidence d'effet de la densité relative d'originaux sur l'utilisation de l'habitat et les dommages causés par l'orignal à la végétation. Ce projet de recherche a permis d'acquérir de nouvelles connaissances appliquées (p. ex. gestion régionale) et fondamentales (p. ex. utilisation des ressources) sur la dynamique de l'utilisation des ressources par l'orignal dans un contexte d'aménagement forestier intensif.

CHAPITRE 1

AMÉNAGEMENT FORESTIER EN ABSENCE DE LOUP : MIEUX COMPRENDRE L'ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE DE L'ORIGNAL À HAUTE DENSITÉ EN FORÊT NORDIQUE MIXTE TEMPÉRÉE

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

L'intensification de l'aménagement forestier ainsi qu'une réforme des pratiques forestières contemporaines au cours des trois dernières décennies ont altéré la dynamique de population de plusieurs espèces fauniques. Les populations d'orignaux (*Alces americanus*) tendent à augmenter en abondance dans les zones d'aménagement forestier intensif résultant en une pression de broutement accru sur les ressources forestières. Cependant, les fortes densités d'orignaux génèrent un engouement et des retombées économiques majeures pour l'industrie de la chasse sportive. Au sud du Saint-Laurent, et plus spécifiquement dans l'est du Québec (Canada), les densités d'orignaux ont grandement augmenté depuis quelques décennies grâce à une combinaison d'aménagement forestier intensif et d'une gestion cynégétique conservatrice, tout en bénéficiant de l'absence du principal prédateur naturel de l'orignal, le loup gris (*Canis lupus*). Les gestionnaires des ressources terrestres doivent maintenant concilier deux missions, soit d'assurer une régénération de qualité suffisante dans les parterres de coupes et maintenir des habitats de qualité pour l'orignal afin de supporter l'industrie cynégétique. Cela requiert d'abord d'évaluer le niveau d'utilisation et de dommages à la régénération commerciale en plus de comprendre les variables d'habitat responsables de ces niveaux. Conséquemment, nous avons évalué l'effet de quatre traitements sylvicoles communément utilisés et du temps écoulé depuis l'intervention sur des proxys d'utilisation des ressources et de qualité d'habitat pour l'orignal dans la forêt mixte nordique du Bas-Saint-Laurent. Nous avons aussi évalué l'effet de différentes caractéristiques du peuplement et de l'habitat environnant sur l'utilisation des ressources et les dommages causés par l'orignal dans un dispositif d'échantillonnage de 440 placettes. Aucune différence d'utilisation et de dommages entre les traitements et le temps écoulé depuis l'intervention n'a été notée, mais nos résultats témoignent d'une importante variabilité des caractéristiques locales entre les réplicats d'un même traitement. Les variations d'occurrence de brout sur les tiges d'essences commerciales et non-commerciales, en plus de celles de tiges commerciales sévèrement mutilées, étaient fortement liées à la diversité des ressources, la disponibilité relative en azote et la proportion de tiges d'essences compagnes broutées. À l'échelle du paysage, l'occurrence de dommages sévères à la régénération commerciale augmentait avec la superficie occupée par des coupes en régénération naturelle

dans l'environnement immédiat de nos placettes. L'occurrence et le nombre de fèces d'orignaux étaient davantage expliqués par la densité relative d'orignaux et la proportion de tiges broutées. Nos résultats mettent en évidence le rôle clé de caractéristiques du peuplement telles que la diversité, la qualité et la disponibilité des ressources, pour expliquer la qualité d'habitat chez l'orignal. L'agglomération de coupes en régénération naturelle devrait être limitée afin de réduire la vulnérabilité des parterres de coupes aux dommages sévères. Nous recommandons également aux gestionnaires forestiers d'orienter leurs pratiques de reboisement vers des plantations à haute densité, sans éclaircie précommerciale, ou vers des plantations de faible densité. Cette approche favoriserait la diversité, qualité et disponibilité des ressources et le maintien d'habitat de qualité pour l'orignal tout en maximisant la récolte de volumes de bois de qualité en raison de dommages potentiellement moindres aux tiges d'intérêt.

Mots-clés : Écologie forestière, orignal, broutement, sylviculture, qualité d'habitat, gestion intégrée des ressources

Cet article, s'intitule « *Managed forests in the absence of wolves: A better understanding of moose winter foraging ecology at high densities in northern mixed temperate forests* » a été rédigé en collaboration avec mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent ainsi que Robert Schneider, mon co-directeur de recherche. Il sera soumis au comité de la revue « *Forest Ecology and Management* », une revue scientifique avec révision par les pairs. En tant que premier auteur, ma contribution à ce manuscrit couvrait la préparation du protocole d'échantillonnage, la réalisation des inventaires sur le terrain, le traitement et l'analyse des données ainsi que la rédaction de l'article scientifique. Mes co-auteurs ont participé à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, incluant l'orientation du projet, l'établissement des objectifs, hypothèses et prédictions ainsi que plusieurs révisions des versions préliminaires de ce manuscrit. Ils sont aussi responsables de la mise sur pied du projet et de l'obtention de financement nécessaire à sa réalisation.

1.2 MANAGED FORESTS IN THE ABSENCE OF WOLVES: A BETTER UNDERSTANDING OF MOOSE WINTER FORAGING ECOLOGY AT HIGH DENSITIES IN NORTHERN MIXED TEMPERATE FORESTS

ABSTRACT

The increasing intensity of timber harvesting as well as changes in forestry practices over the last three decades has induced major changes in the population dynamics of many wildlife species. Moose (*Alces americanus*) populations tend to increase their abundance in intensively managed areas, leading to extensive pressure on resource use. However, high moose densities are commonly linked to a growing popularity and socioeconomic benefits of sport hunting. On the south shore of the St. Lawrence River, and especially in eastern Québec (Canada), moose densities have been on a constant rise for some decades, reaching unprecedented levels due to intensive logging operations, management efforts and the absence of moose's main predator, the gray wolf (*Canis lupus*). Resource managers now need to find the balance between ensuring adequate regeneration of cut blocks and maintaining quality habitat to support the hunting industry, a task that requires identifying the level of use and damages on commercial tree species and understanding the variables related to such damages. We consequently evaluated the effect of 4 common silvicultural treatments and time since disturbance on proxies of resources use and suitability for moose in the northern mixed forest of Bas-Saint-Laurent. Besides silvicultural treatments, we also evaluated the effect of various characteristics – at the stand and the landscape levels – on the habitat use and damages caused by moose using a network of 440 sampling plots. We found no difference in uses and damages between all types of silvicultural treatment, suggesting that local conditions vary between replicates of a given treatment. Variations of occurrence of browsed commercial and non-commercial stems as well as severe damages to commercial stems were strongly related to forage diversity, relative nitrogen availability and proportion of alternate species that are browsed. At a larger scale, the area occupied by naturally regenerating stands around our sample plots increased the occurrence of severe damages to commercial species. The variations in occurrence and in the number of moose feces were best explained by relative moose density and the proportion of browsed stems. Our results showed the importance of stands characteristics such as stand diversity, quality and forage availability to ensure quality habitat for moose. Aggregations of naturally regenerating stands should also be limited to reduce the probability of severe damages by moose. We recommend managers to adapt plantation methods towards the use of high-density plantations without pre-commercial thinning or low-density plantations. This approach promotes stands diversity, quality and forage availability and favors quality habitat for moose while ensuring maximum timber yield from planted spruce which are not targeted by moose browsing.

Keywords: Forest ecology, moose, browsing, silviculture, habitat quality, integrated forest management

INTRODUCTION

During the last century, North American landscapes have sustained major changes induced by intensive timber harvesting, which mainly aimed at maximizing annual timber yield (Schulte *et al.*, 2007; Long, 2009). The composition and structure of intensively managed forests have shifted away from forests shaped by a natural disturbance regime (i.e. fire, insect outbreaks, windthrows) (McRae *et al.*, 2001; Cyr *et al.*, 2009). When compared to undisturbed forests, managed forests have an over-representation of young regenerating forests (0–40 years old) and have seen their structure and composition homogenized (Etheridge *et al.*, 2006; Schulte *et al.*, 2007; Cyr *et al.*, 2009). Ecosystem-based management systems have been adopted in eastern Canada to reduce the gap between natural and managed forests (Jetté *et al.*, 2008; Tremblay *et al.*, 2015) by emulating natural disturbances through new silvicultural treatments and integrated forest management (Gauthier *et al.*, 2008; Grenon *et al.*, 2010). On the other hand, managers have increased intensively the use of spruce plantations (Barette *et al.*, 2014), a strategy that seems contradictory with the underpinnings of ecosystem-based management, especially considering that this intensive silviculture tool leads to forest structure simplification (Brockerhoff *et al.*, 2008). Some authors highlighted the negative effect of intensive post-harvest silviculture (i.e. site preparation, plantation, thinning) on biodiversity conservation (Stephens and Wagner, 2007; Horák *et al.*, 2019) and habitat suitability for many animal species (e.g. red back vole *Myodes rutilus*: Carey and Johnson, 1995; marten *Martes americana*, Tennessee warbler *Leiothlypis peregrina*, Cape May warbler *Setophaga tigrina*: Thompson *et al.*, 2003; moose *Alces americanus*: Leblond *et al.*, 2015) as well as social acceptability from the public (Barette *et al.*, 2014; Aggestam *et al.*, 2020).

Wildlife responses to logging differ between species: those associated with old-successional stages are negatively affected while those that are more commonly found in early-seral forest stands benefit (St-Laurent *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2019). Among the

latter, moose is known to select young regenerating forests (0–30 years old) mainly for higher availability and better quality of forage resources (Courtois *et al.*, 2002; Potvin *et al.*, 2005; Speed *et al.*, 2013; Mumma *et al.*, 2020). A dense regeneration composed of deciduous shade-intolerant tree saplings rich in nutrients is often observed after a clear-cut in eastern boreal and mixed forests (Lieffers *et al.*, 2003, Routledge and Roese, 2004). Browse quality is defined by both palatability (taste and texture) and digestibility (ratio between food intake and losses) (Barboza *et al.*, 2009). Dry matter digestibility and energy intake for many cervid species is determined by the chemical composition of the leaves and shoots (McArthur *et al.*, 1993; Spalinger *et al.*, 2010; Wam *et al.*, 2018). Organic nitrogen (N) concentrations appear to be positively related to the digestibility and concentration of protein in forage for moose, and negatively correlated to concentrations of tannins and other plant secondary metabolites (Spalinger *et al.*, 2010). As nutrient-rich plants are scarce during winter (because of the absence of leaves and other herbaceous plants), it becomes a challenge for moose to maintain a positive energy balance (Saether and Andersen, 1990, Shipley, 2010).

Snow accumulation is known to be a limiting factor due to the scarcity of highly digestible browse, combined with increased energy costs and movement constraints (Dussault *et al.*, 2005a). Consequently, moose tend to select winter habitat providing a dense lateral and vertical vegetation cover in order to avoid deep snow and reduce vulnerability to predation (Kunkel and Pletscher, 2000; Dussault, 2002). At a broader spatial scale, stand diversity, defined as species richness and abundance, is a key factor driving the selection of a foraging site by moose (Danell *et al.*, 1991; Milligan and Koricheva, 2013), whereas browse quality (defined by its palatability, i.e. the taste and texture of food item, and its digestibility, i.e. the ratio between food intake and excretory losses) was shown to influence selection of diet items at a finer scale (Thompson *et al.*, 1989; McArthur *et al.*, 1993; van Beest *et al.*, 2010). All these limiting factors are known to influence moose habitat selection and use, which are both subject to spatiotemporal variations that are highly related to intensive forest harvesting (Leblond *et al.*, 2010).

It has been well documented that moose browsing can damage regeneration in post-harvest forests, inducing major ecological changes, especially at high moose densities (e.g.

Edenius *et al.*, 2002; Bergeron *et al.*, 2011; Andreozzi *et al.*, 2014). Mutilation of regenerating seedlings and saplings is mainly observed during winter (Nikula *et al.*, 2019) since moose must feed on entire twigs in the absence of leaves, which limits the vertical growth of the stems (Wallgren *et al.*, 2013). High moose browsing pressure in naturally regenerating stands can thus lead to high economic impacts (McLaren *et al.*, 2000; Wam *et al.*, 2005; Melin *et al.*, 2016). Concern about the effect of high browsing pressure on forest regeneration has increased in eastern Québec, as moose numbers have been steadily growing over the last two decades (Lefort and Massé, 2015). Intensive salvage logging operations following the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak in the '80s (Boulanger and Arsenault, 2004) combined with strict hunting regulations (Lefort and Massé, 2015) and the absence of gray wolf (*Canis lupus*) in the area (Villemure and Jolicoeur, 2004) has led to this unprecedented increase of the moose population. For example, in the Bas-Saint-Laurent region (eastern Québec), densities as high as 33 moose/10 km² have been observed in the more recent aerial survey (Ross *et al.*, 2014). These high densities have led to a thriving industry of sport hunting (moose hunting: ~26 M\$ in 2017; Gagnon *et al.*, 2018). Wildlife and forest managers must now find common grounds to conciliate moose habitat for the hunting industry and reduced browsing in order to ensure sufficient regeneration in post-harvest forests to support forest management (forest industry: ~75 M\$ in 2017; Gagnon *et al.*, 2018). Managers in North America and Europe also face similar challenges (see for example Bergeron *et al.*, 2011; Sandström *et al.*, 2013; Andreozzi *et al.*, 2014). Understanding moose habitat selection drivers in regenerating stands and the effect of new silvicultural practices on moose preferences is thus essential to guide both wildlife and forest management under high moose densities.

The aim of this study was to better understand interactions between moose and their resources in an intensively managed area with high moose density and the absence of wolves. Consequently, our first objective was to quantify the influence of several common silvicultural treatments and time since disturbance on resources use and damage to commercial trees caused by moose. We hypothesized that resource quality, availability and diversity as well as their distribution are modulated by the intensity of harvesting associated

to the different types of silvicultural treatment, and by the time since disturbance; these factors thus influence use of resources and damages to regenerating vegetation. Therefore, we expected the proportion of browsed stems and moose feces to be greater in young naturally regenerated stands (i.e. after clearcuts while protecting pre-established regeneration and soils) offering high habitat quality than in plantations or commercially thinned stands of the same age. The second objective of our study was to evaluate the effect of various local- and landscape-scale variables on resource use and severe browsing, regardless of the silvicultural treatment and time since disturbance. We hypothesized that in absence of wolves, moose foraging ecology will be mainly driven by foraging opportunities– at the local and landscape scales – rather than attributes associated to its anti-predator strategies (e.g. cover). We expected moose to favor stands where forage diversity and nitrogen availability are high. We also predicted that resource use by moose would be positively related to the area occupied by naturally regenerated stands whilst the area occupied by plantations would have a negative effect, although landscape structure should be less important than local variables. Finally, we predicted that regional density of moose would have an important positive influence on the resource use as well as damage caused by moose.

MATERIAL AND METHODS

Study area

Our study area (4800 km²) was located in the south-central part of the Bas-Saint-Laurent region in eastern Québec, Canada. Elevation in our study area ranged from 60 m to 840 m with an average value of 348 m. Mean annual temperatures varied between -11.7°C and 18.2°C, while mean annual precipitations in rain and snow reached 915 mm and 271 cm, respectively (MELCC, 2019). We conducted this study mostly on public lands and sampling was essentially carried out in areas exploited by outfitting companies, in wildlife reserves and in controlled harvesting zones (lib. *Zones d'Exploitation Contrôlée, ZEC*). The study area encompasses two bioclimatic domains, mainly the balsam fir (*Abies balsamea*) – yellow birch (*Betula alleghaniensis*) domain and, to a lesser degree, the balsam fir – white birch

(*Betula papyrifera*) domain (Gagné *et al.*, 2020). A wide variety of commercial tree species such as balsam fir, white birch, yellow birch, white cedar (*Thuja occidentalis*), white spruce (*Picea glauca*), trembling aspen (*Populus tremuloides*), sugar maple (*Acer saccharum*) and red maple (*Acer rubrum*) prevail in naturally regenerated stands. Their understory was composed of several non-commercial tree species such as beaked hazel (*Corylus cornuta*), mountain maple (*Acer spicatum*), striped maple (*Acer pensylvanicum*) and pin cherry (*Prunus pensylvanica*). In contrast, some stands are not regenerated naturally and are thus composed of black (*Picea mariana*) and white spruce plantations, which actually represent ~ 15% of the public forest in Bas-Saint-Laurent (Gagnon *et al.*, 2018).

According to the latest aerial survey conducted in 2014, moose density in Bas-Saint-Laurent was estimated at 11.4 ± 1.7 moose/10 km² with peak densities of 33 moose/10 km² in some favorable areas (Ross *et al.*, 2014). Moose mortality in the region is mostly associated with sport hunting (i.e. ~4000 moose harvested annually; MFFP, 2020) and marginally through black bear (*Ursus americanus*) and coyote (*Canis latrans*) incidental predation as these carnivores opportunistically target moose calves during spring time (Garneau *et al.*, 2008; Patterson *et al.*, 2013). Moose are free from the gray wolf (*Canis lupus*) predation pressure, as this predator has been extirpated from the south shore of the St. Lawrence River in the early 1900s as a result of excessive hunting (Villemure and Jolicoeur, 2004).

Silvicultural treatment types

The sampled stands belonged to one of the following categories: either operational high-density plantations (~2000 stems/ha; *Picea spp.*) or naturally regenerating stands following disturbance. The stands had undergone one of the following:

- 1) Operational high-density spruce plantations (~2000 stems/ha) having undergone the normal silvicultural scenario: site preparation (i.e. disk trenching and windrowing logging debris), plantation, brushing (1–2 years after plantation), precommercial

thinning (5–7 years after plantation). Plantations sampled in our study resulted from a clearcut (i.e. CPRS).

2) Harvesting of all merchantable trees (diameter at breast height; DBH >10 cm) where the pre-established regeneration and soil have been protected (hereafter CPRS). CPRS is widely used as the final harvest in mature conifer stands across eastern Canada (Lieffers *et al.*, 2003). Directional felling and large spacing between skid trails are used to maximise the survival of the pre-established understory regeneration and reduce soil disturbances such as compaction (Laflèche *et al.*, 2000, Lieffers *et al.*, 2003).

3) Single-tree selection harvesting (hereafter SSH) is a harvesting method used in uneven-aged stands. Individual trees are removed uniformly on each side of the skid trails, with a harvest rate of approximately 30% of the stand basal area of merchantable trees. The same process is repeated in subsequent interventions equally spaced in time (Bédard and Guillemette, 2014).

4) Commercial thinning (hereafter CT) is an intermediate harvest that consists in felling a 30% of the basal area of all merchantable trees in even-aged premature stands to enhance stand productivity amongst residual trees (Poulin, 2013). Depending on the thinning intensity, it decreases competition for resources (i.e., nutrients and light) between residual trees (Vincent *et al.*, 2009), which generates a significant improvement in tree radial growth rate and ultimately, increases stand net value, productivity and rotation age (Cameron, 2002).

Field surveys

Field surveys were planned by first identifying all stands that belong to the following categories on the 1:20 000 numerical ecoforest maps developed by the Québec Ministry of Forests, Wildlife and Parks (and updated in 2015): stands resulting from one of the silvicultural treatments identified above (operational plantations, CPRS, SSH and CT), having had the treatment in one of the identified time periods (5 years since treatment [ranging from 3 to 8 years post-treatment], 12 years [10 to 15] and 20 years [18 to 23]) and

being of one of the identified ecological types (MS1: balsam fir – yellow birch domain; MS2: balsam fir – white birch domain) to ensure similar post-treatment regeneration. However, the low representativity of MS2 compared to MS1 stands in the region did not allow us to have an even share of both ecological types, and therefore no sites in MS2 were considered in our analyses. There were 12 combinations possible (4 treatments X 3 time-classes), and 10 stands per combination were then randomly chosen. Within each stand, 5 plots were randomly positioned. Field surveys were carried out in 2018 (mid-May to late August) and 2019 (early May to early June). Some combinations did not have 10 stands, thus a total of 88 sites and 440 sampling plots were sampled out of our initial objective of 100 sites and 500 sampling plots.

We used 100-m² circular plots (5.64-m radius) to characterize vegetation. In these plots, we measured the diameter at breast height (DBH, at 1.3 m above ground) of all trees, the height of 10 random codominant trees (measured using Vertex IV, Haglof, Sweden), and the number of moose feces counted (recent winter feces < 1 year). As proposed by Potvin (1995), we used a 16-m² circular subplot (2.26-m radius, same center) to count every recently browsed (<1 year; winter browsing: twigs removed) and unbrowsed stem (e.g. stems with shoots between 15 cm and 3 m from the ground) in each sample plot. Browsed stems were sorted into 4 browsing intensity classes: lightly browsed (<50% twigs browsed), heavily browsed (>50% and <75% twigs browsed), killed (>75% twigs browsed) and browsed during the previous winters (>1 year). Lateral cover was estimated by an observer located at the center of the plot using a 2-m vegetation profile board held at 15 m in each of the four cardinal directions (Nudds, 1977). Vertical cover was estimated using a 50 x 50 cm frame held ~2 m above the ground in the center of the plot and at 15 m from the plot center at each of the four cardinal directions as well (St-Laurent *et al.*, 2007). Later, we calculated Brillouin diversity indexes (Magurran, 2013) using the number of stems per tree species and the number of tree species obtained throughout our browsing inventory.

Furthermore, we randomly harvested 10 twigs of the most abundant commercial and non-commercial tree species in the plot. Organic nitrogen content (in %) was obtained with the Kjeldahl determination method (Gauthier, 2018). To account for a possible bias due to

seasonal variation of nitrogen concentration, we randomly visit the sampling plots to avoid harvesting twigs of all replicates of a given combination of treatment and time since disturbance during the same week. We also removed leaves from deciduous species to emulate winter forage since we estimated winter browsing rates and only measured the nitrogen concentration in the twigs. First, dehydrated twigs were ground into a fine powder and then digested at a high temperature (using FOSS Basic Unit Tecator Digestor Auto 20) with sulfuric acid, hydrogen peroxide and a catalyst agent. This reaction converts the nitrogen into ammonium (NH_4^+ ; ammonium sulfate). Second, the product of the first reaction goes through a steam distillation (using FOSS Basic Unit Kjeltac 8200 Auto Distillation) with sodium hydroxide (40%) to convert ammonium to ammonia (NH_3^+) and captured in aqueous boric acid (absorbing solution). Finally, we performed an acid-based titration using hydrochloric acid ([0,02 M]). The details of the calculation to obtain the percentage of nitrogen and of the reactions are available in Table A.1. To account for the variability in the number of stems in our plots, the percentage of organic nitrogen was multiplied by the number of stems as a relative index of N availability which was used in our analysis.

Moose regional density

We estimated relative levels of moose regional density using a camera-trap design based on the Random Encounter Model (hereafter REM; see Rowcliffe *et al.*, 2008; Pettigrew *et al.*, 2021). For logistical purposes, we divided our study area into four sectors in which 70 stations (280 stations total) were randomly distributed using R 3.6.2 (R Core Team, 2020). We installed our cameras (Moultrie A-30i) in each sector during summer 2018 for 21 to 28 consecutive days (for a total effort of 5189 camera-days) before moving them to another sector. Photos were sorted manually using the software Timelapse 2 (Greenberg, 2016). Ultimately, we subdivided each sector and estimated a relative regional moose density (individuals/10 km²) for each outfitting company, wildlife reserve and controlled harvesting zone with the exception of the ZEC Casault (see calculation details in Rowcliffe *et al.*, 2008). Each sample plot was later attributed a density value according to their location. Our study area covers large gradient of moose density ranging from 13.2 to 69.3 moose/10 km². As we

were aware that our estimations were based on summer observations, we compared our estimations with the latest estimations from winter aerial surveys made by the Québec Ministry of Forest, Wildlife and Parks to validate if the hierarchy of the relative density was similar between the two methods ($r_p = 0.79$). We used this index of relative density in our statistical analyses as a covariate to take into account potential spatial variations in moose densities.

Landscape context

We used a geographic information system (ESRI 2019, ArcGIS Desktop 10.6) to generate a 1-km radius buffer (area of 3.14 km²) around each sample plot to contextualize the landscape attributes susceptible to influence moose behavior (following Leblond *et al.*, 2015). We used the numerical ecoforest maps to extract different landscape variables within the 1-km radius area. Following the habitat classification established by Dussault *et al.*, (2006) for a moose habitat suitability model, we used age classes and dominant cover types of the different forest stands to reclassify the map polygons into 11 landcover types (Appendix 2). We then calculated the density of edges (km/km²) between stands providing abundant food resources (characterized as Mi10, Mt50, and Dt50 by Dussault *et al.*, 2006) and good cover (Mi50, CF30, and CS30) (see detailed cover types and abbreviations in Table B.1). We also calculated the density of forest roads (km/km²) and the percentage of area occupied by naturally regenerating stands and by plantations as used by Leclerc *et al.*, (2012) and Leblond *et al.*, (2015). Only recent clear-cuts (< 25 years old) were included in the percentage of area occupied by naturally regenerating stands since they are preferred by moose in a harvested landscape (as shown by Potvin *et al.*, 2005; Speed *et al.*, 2013; Mumma *et al.*, 2020). In order to partially control for the spatial autocorrelation among our sample plots, we calculated principal coordinates of neighbor matrices (PCNM) (Borcard and Legendre, 2002). A total of 243 PCNM eigenvectors were generated to model the spatial structure of our experimental design; 38 were statistically related to our dependent variables and thus included in the statistical analyses (*sensu* St-Laurent *et al.*, 2007, 2008).

Statistical analyses

We used two different statistical approaches to answer our research objectives. First, we evaluated the effect of silvicultural treatments and age classes on the habitat use and damage caused by moose as well as various habitat quality variables using a partially hierarchical factorial ANOVA. We used 4 dependent variables as proxies of habitat use and damage: 1) percentage of browsed commercial stems, 2) percentage of browsed non-commercial stems, 3) number of moose feces, and 4) percentage of severely mutilated commercial stems. We also used 4 dependent variables as proxies of habitat quality: 1) number of stems, 2) lateral cover, 3) vertical cover and 4) Brillouin diversity-evenness index. We tested models with and without an interaction between silvicultural treatment and age class and ranked them using the Akaike's information criterion (AIC; Burnham and Anderson, 2002). We applied an arcsin transformation to all percentage variables and a log-transformation to all other variables (except the Brillouin diversity-evenness index). Silvicultural treatments and age classes were used as fixed effects and the site ID as a random effect. We performed an *a posteriori* multiple comparison test using Tukey's approach.

Second, we evaluated the effect of both local- and landscape-scale variables as well as regional moose density estimates on the occurrence (presence vs. absence) and the count (i.e. variation of intensity when present, >0) of the same 4 different dependent variables cited earlier as proxies of habitat use and damage. Exploratory analyses suggested that our response variables were zero-inflated (i.e. distribution allowing frequent zero-valued observations; see Zuur *et al.*, 2009). We therefore tested four types of generalized linear mixed models (GLMM), namely the zero-inflated Poisson distribution, the zero-inflated negative binomial distribution, the zero-altered Poisson distribution and zero-altered negative binomial distribution. Preliminary analyses showed that the zero-altered negative binomial model fit our data more efficiently. The zero-altered negative binomial model (also known as hurdle model) is a two-step model evaluating the effect on occurrence and count (i.e. variation of intensity when present) (Zuur *et al.*, 2009). We used this two-step approach (multiple logistic regression followed by a truncated negative binomial regression) in order to allow the use of different covariates to explain occurrence and count. We used the same

set of candidate models (listed in Table 1) for both regressions. Candidate models were ranked using the AIC (Burnham and Anderson, 2002) to identify the most parsimonious model for each response variable and determine the empirical support of each model. Prior to analyses, we used the variance inflation factor (VIF) as a diagnosis of multicollinearity amongst independent variables. We evaluated model performance using the receiver operating criterion (ROC) to calculate the area under the curve (AUC) for the multiple logistic regression models (Pearce and Ferrier, 2000) and the r-squared (R^2) for the truncated negative-binomial regression (Zuur *et al.*, 2009). We used the DHarma package (R Core Team, 2020) to verify the assumptions (residual diagnostics) of each model; some of our independent variables appeared to have a non-linear effect in our truncated negative binomial regression models. A quadratic term for these variables was thus tested. Based on the large number of significant PCNM eigenvectors (i.e., 38), we first ran our models with all the PCNM eigenvectors and kept only those that were statistically significant according to each response variable in the final analyses (St-Laurent *et al.*, 2008). All independent variables (Table 1) were used as fixed effects, and we used the site as a random effect in all models. We used R 3.6.2 (R Core Team, 2020) to conduct all statistical analyses.

RESULTS

Differences between silvicultural treatments and age classes

Models without interactions were selected for all of our habitat use dependent variables and for habitat suitability variables except lateral and vertical cover. The proportion of browsed commercial stems (treatment: $F_{3,82} = 1.83$, $df = 82$, $P = 0.147$; time since disturbance: $F_{2,82} = 1.29$, $df = 82$, $P = 0.279$), number of moose feces (treatment: $F_{3,82} = 1.59$, $df = 82$, $P = 0.197$; time since disturbance: $F_{2,82} = 2.20$, $df = 82$, $P = 0.117$), and the proportion of severely mutilated stems (treatment: $F_{3,82} = 1.06$, $df = 82$, $P = 0.371$; time since disturbance: $F_{2,82} = 1.79$, $df = 82$, $P = 0.172$) did not differ between silvicultural treatments and time since disturbance, while the proportion of browsed non-commercial stems did (treatment: $F_{3,82} = 4.93$, $df = 82$, $P = 0.003$; time since disturbance: $F_{2,82} = 2.73$, $df = 82$, $P =$

0.077). Moose browsed a greater proportion of non-commercial stems in SSH than in plantations [0.52 ± 0.03 % (mean \pm standard error) vs. 0.28 ± 0.03 %; $t = 3.57$, $P = 0.003$).

Fewer stems were found in CPRS (45.36 ± 3.44), CT (46.01 ± 5.88) and plantations (30.98 ± 2.70) than in SSH (68.89 ± 4.42 ; $F_{3,82} = 8.07$, $df = 82$, $P < 0.001$), as well as in older regenerating stands (36.83 ± 3.01 in 20 years since disturbance vs. 54.13 ± 4.34 in 5 years since disturbance; $t = 2.662$, $df = 82$, $P = 0.025$) than in younger stands (Figure A.1). Lateral cover was denser in CPRS (64.09 ± 2.12 %) and SSH (62.78 ± 2.67 %) compared to CT (44.32 ± 1.99 %; $P < 0.05$) and was densest in stands treated 12 years ago (68.04 ± 1.87 % vs. 50.35 ± 2.03 % in 5 years vs. 52.63 ± 2.03 % in 20 years; $P < 0.01$) (Figure A.1). The interaction found between silvicultural treatments and time since disturbance ($F_{6,76} = 4.67$, $df = 76$, $P < 0.001$) suggests that the effect of the treatment on lateral cover varies depending on the age class. Vertical cover was densest in treatment families with the greatest retention of residual trees (67.96 ± 2.09 % in SSH; 71.23 ± 1.15 % in CT) compared to clear-cuts that were naturally or artificially regenerated (28.23 ± 2.24 % in CPRS; 22.91 ± 2.60 in plantations; $P < 0.001$) and differs between time since disturbance (30.07 ± 2.71 % in 5 years; 39.50 ± 2.47 % in 12 years; 63.07 ± 1.78 % in 20 years; $P < 0.001$) (Figure A.1). Otherwise, our analyses showed no differences in the Brillouin diversity-evenness index between silvicultural treatments while a marginally significant difference was noted between time elapsed since treatment ($F_{2,79} = 3.02$, $df = 79$, $P = 0.053$). Regeneration in younger stands (5 years after treatment) was more diversified (0.88 ± 0.03 vs. 0.69 ± 0.03 ; $t = 2.46$, $df = 82$, $P = 0.042$) than in older stands (20 years since treatment) but comparable in 12-year-old stands (Figure A.1).

Browsing on commercial tree species

The most common commercial tree species in our study area were paper birch, red maple, sugar maple, trembling aspen and balsam fir. In order from highest to lowest, the mean proportion of browsed stems by tree species was paper birch, red maple, balsam fir, sugar maple and trembling aspen (Figure 1). On the other hand, mean proportion of severely

mutilated stems was significantly lower ($P < 0.01$) for all five tree species following the same intensity order (Figure 1).

Influence of local- and landscape-scale variables

Divers of variation in occurrence

The most parsimonious model explaining the occurrence (presence vs. absence) of browsed commercial stems and of moose feces was the model including local variables and moose density (LOC + DEN; see Table 2). This model showed that the occurrence of a browsed commercial stem in a sample plot was positively influenced by an increase in the percentage (%) of browsed non-commercial stems ($\beta = 1.026$), the relative availability of nitrogen (N) in commercial stems ($\beta = 0.697$) and the Brillouin diversity-evenness index ($\beta = 0.792$), and by a decrease in relative availability of N in non-commercial stems ($\beta = -0.353$; Table 3) with a marginally significant negative effect of the relative availability of N in all stems (Table 3; Figure 2).

The occurrence of browsed non-commercial stems in our sample plots was best explained by a model including only local variables (LOC8; Table 2). The probability of occurrence increased with the percentage of browsed commercial stems ($\beta = 0.667$), along with the relative availability of N in non-commercial stems ($\beta = 1.101$) and an increase in the value of the Brillouin diversity-evenness index ($\beta = 1.267$) for the tree species, while it decreased with the relative availability of N in commercial stems ($\beta = -0.342$; Table 3; Figure 2).

Otherwise, the occurrence of moose feces was positively influenced by the percentage of browsed stems (commercial and non-commercial pooled together; $\beta = 1.125$) in the sample plot and our relative index of moose density (no. of individuals/10 km²; $\beta = 0.530$) with a marginally significant negative effect of the relative availability of N in all stems (Table 3; Figure 3).

In contrast, the occurrence of severely mutilated commercial stems was best explained by a combination of both landscape- and local-scale variables (LAN + LOC model;

Table 2). For this model, the probability of occurrence of at least one severely mutilated commercial stem increased with the percentage of area occupied by naturally regenerated stands (<25 years-old) in a 1-km buffer around the sampling plot ($\beta = 0.565$), the percentage of browsed non-commercial stems in the plot ($\beta = 0.865$), the relative availability of commercial N ($\beta = 0.461$) and the Brillouin diversity-evenness index ($\beta = 0.543$) but decreased with an increasing density of edges ($\beta = -0.348$). All models were strongly adjusted to the data (see AUC values; Table 3, Figure 4).

Divers of variation in the count

The most parsimonious models explaining variations in the count (i.e. variation of intensity when present) of each of our response variables (using a truncated negative binomial regression) included only local variables and our index of regional moose density, with no support from landscape-scale variables, and relationships were mostly non-linear. The variations in number of browsed commercial stems was best explained by the combination of the percentage of browsed non-commercial stems as well as by the relative availability in N in commercial and non-commercial stems (model LOC6, see Table 2). When the percentage of browsed non-commercial stems was high ($\beta = 0.149$), moose tended to browse on a greater number of commercial stems (Table 3). Non-linear relationships with relative availability of N in both non-commercial and commercial stems did not show a strong non-linear effect on the response variable (Table 3).

The variations in the count of browsed non-commercial stems were best explained by local variables and regional moose density (model LOC + DEN, see Table 2). The number of non-commercial stems that were browsed increased with the percentage of commercial stems in the sample plot. We noted a non-linear relationship between the number of non-commercial browsed stems and the Brillouin diversity-evenness index, as the number of browsed stems slightly decreased in stands where the diversity-evenness was low (index < 1) but increased for stands with higher diversity-evenness (Table 3, Figure A.2). The number of browsed non-commercial stems increased with the relative index of moose density but started to decrease above ~50 moose/10 km² (Appendix 3, Table 3).

Variations in the number of moose feces was best explained by the percentage of browsed stems (commercial and non-commercial confounded) only (model LOC2, see Table 2). A higher number of moose feces was found in sample plots where the percentage of stems browsed by moose was high ($\beta = 0.219$; Table 3).

Finally, the number of severely mutilated stems was best explained by a combination of local variables only (model LOC8, see Table 2). The abundance of severely mutilated stems increased with an increase in relative availability of N in commercial stems, but this trend reversed above a value of ~25 % (Figure A.3). In contrast with the logistic regressions, the model fit was relatively low, as shown by R^2 values (Table 3).

DISCUSSION

We aimed at evaluating and quantifying the influence of some common silvicultural treatments and time since disturbance, as well as the effect of different local- and landscape-scale covariates, on the habitat use of moose and the damages imposed to the commercial and non-commercial tree species. By combining both local- and landscape-scale covariates, we explained an important part of the variation in the occurrence of our 4 dependent variables, but a smaller amount of variance in the count (i.e. variation of intensity when present).

Proportion and number of browsed stems

Contrary to our predictions and to findings published in the literature (Bergeron *et al.*, 2011, Leblond *et al.*, 2015; Mumma *et al.*, 2021), moose showed no difference of use for a silvicultural treatment or a time since disturbance amongst the ones we tested. This seems to be related to the important variability observed between replicates (sites) of a given treatment-age class combination, a situation observed in other studies (see St-Laurent *et al.*, 2007; Leblond *et al.*, 2015). Only one difference was highlighted between two treatments for the proportion of browsed non-commercial stems. Moose browsed a greater proportion of non-commercial stems in single-tree selection harvesting treatment than in plantations, which

could be inherent to the post-planting silvicultural treatments often used in Québec. In fact, several tending operations (i.e. brushing and thinning) are usually used in spruce plantations to remove competing tree species with the objective of reducing the competition for planted species and ultimately improving spruce radial growth (Thiffault *et al.*, 2003). In our case, plantations supported a fewer number of stems than any other silvicultural treatments we surveyed.

Otherwise, we found that the occurrence of browsed commercial and non-commercial stems was higher in stands where diversity-evenness and relative N availability were high, which supports our prediction. This observation suggests that at least in the absence of wolves, moose may be selecting food patches based on food quality and diversity rather than on forest cover type or landscape context (i.e. surrounding environment of our sample plots). Some authors who studied European moose (*Alces alces*) foraging behavior where wolf densities are null or very low have also observed a similar trend, as moose browsing intensity increased with tree species richness, especially with the presence of preferred species in sample plots (Månsson *et al.*, 2007; van Beest *et al.*, 2010; Milligan and Koricheva, 2013). Moose selectivity for forage items is based on the difference in palatability between tree species and individual plants (Edenius *et al.*, 2002) and thus the availability of a wide diversity of forage might be preferred by moose when selecting a feeding patch at a local scale. According to Wiggins *et al.*, (2006) and Kowalczyk *et al.*, (2019), diet plasticity is important for herbivores since they need a variety of plant species to meet nutrient requirements. In winter, forage and nutrient are scarce and depleted (Edenius, 1991; Shipley *et al.*, 1998), and thus forage diversity could be an even more important factor (see Parker *et al.*, 2009).

Moose diet selection in relation to plant allelochemical components (e.g. phenolic compounds, tannins) or micronutrients (e.g. organic nitrogen) has not been studied extensively. However, it has been proposed that these metabolites and micronutrients can significantly influence forage digestibility for other cervids species. McArthur *et al.*, (1993) showed that mule deer (*Odocoileus hemionus hemionus*) and black-tailed deer (*O. h. sitkensis*) always selected dietary items with high digestible dry matter and low non-tannin

phenolics in a cafeteria-type study. Loyttyneimi (1981) observed that moose browsing/damage was greater in fertilized Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands where the N concentration in leaves was higher than in unfertilized stands. In Newfoundland, Bergerud and Manuel (1968) suggested that moose had similar diet selection patterns and preferred forage with the highest crude protein content. McArt *et al.*, (2009) showed that the protein precipitation capacity of tannins of five tree species browsed by moose was lowest when nitrogen concentrations in leaves was at its highest in early summer. Likewise, they found the percentage of digestible protein was highest when the concentration of leaf nitrogen was highest for the same five tree species. However, pioneer study by Shipley *et al.*, (1993) showed no influence of digestibility or nitrogen content. Instead, plant morphology (i.e. shoots availability) was the main driver moose forage selection. The winter diets of ungulates like moose and caribou are suboptimal as food intake can decline up to 70% (Parker *et al.*, 1999) and forage generally contains low proteins and digestible energy (Parker *et al.*, 2009). Still, winter food intake minimizes the use of body reserve (i.e. body fat) to overcome winter deficits (Parker *et al.*, 2009). Although we focused our analyses only on the relative N availability at the plot scale, we noticed major variations in N concentration among tree species as well (see Figure A.4), suggesting that nitrogen could play a role in food item selection at a finer scale. Nitrogen concentration was significantly higher (from 50 to 125%) in balsam fir than in all other species probably due to the permanent presence of foliage compared to deciduous species for which leaves were removed before lab analyses to mimic availability of N in winter. It was also the third most browsed species throughout our study area. Despite the high concentration of plant secondary metabolites (i.e., tannins) in balsam fir, our results suggest that balsam fir could be a crucial food source for moose throughout winter (an observation also made for white-tailed deer on Anticosti Island; Lefort *et al.*, 2007), instead of a least preferred or avoided species, as suggested by many authors (Brassard *et al.*, 1974; Crête, 1989; Crête and Courtois, 1997). The benefits of high nutrient content can overcome the negative effect of secondary metabolites concentration and therefore influence forage selection (McArthur *et al.*, 1993; Stolter *et al.*, 2005; Parker *et al.*, 2009). Further tests need to be conducted on this specific issue, as the influence of N on moose habitat selection

patterns have rarely been tested, especially for wild animals, despite its importance for our understanding of moose foraging ecology.

The proportion of browsed companion stems had a strong positive effect on both the occurrence and the count of almost every dependant variable we tested. It suggests that, when feeding in high quality patches, moose do not only target specific forage and possibly browse on all available resources. Wang *et al.*, (2010) showed that generalist herbivores like moose are less selective, especially in patches where preferred species are associated with alternative species. Milligan and Koricheva (2013) observed a similar trend: moose browsing and damages on preferred species increased with the presence of alternative forage species. By opportunistically feeding on alternative species, moose will spend more time in plots and ultimately generate more damage on preferred and alternative species (associational effect), a trend observed for other cervid species as well (Rautio *et al.*, 2008; Bee *et al.*, 2009). Moreover, it could also be linked to moose site fidelity as it is driven by forage availability, especially in winter; van Beest *et al.*, (2010) reported that moose displayed a space use pattern characterized by a high site fidelity that was strongly correlated with the availability of high-quality forage in a given area. On the other hand, winter forage depletion is associated with an increase in the search effort for high-quality forage and thus induces a shift in winter habitat selection towards lower-quality sites (Edenius, 1991; van Beest *et al.*, 2010). These findings reflect our results as we observed that moose tend to select patches with high forage availability and use them extensively throughout winter.

We expected moose density to have an important influence on the proportion of browsed stems, but our index of relative density only had a small (although significant) positive effect on the number of browsed non-commercial stems. Moose densities varied from ~13 to 69 moose/10 km² in our study area, and an important spatial gradient can be observed. We nevertheless point out that the estimation of relative density we calculated was obtained at a large spatial scale (>150 km²), which was maybe less appropriate to the spatial scale at which we assessed browsing pressure on the vegetation, thus attenuating the strength of the relationship between density and the proportion of browsed stems. Nonetheless, a recent study conducted in Scandinavian forests successfully linked seedling damage caused

by European moose to population density at a much larger scale (Nikula *et al.*, 2020). However, in this study, the sampling plots were distributed across 41 moose management areas (vs. 11 in our study), and both moose densities and damages to seedlings were estimated at the moose management area (>5000 km²).

Number of moose feces

The number of moose feces in sample plots did not differ between silvicultural treatments and time since treatment. Otherwise, the relative index of moose density and the proportion of browsed stems positively influenced the occurrence of moose feces in our sample plots, whereas the count of moose feces was only influenced by the proportion of browsed stems. Unsurprisingly, a high relative index of moose density is associated to a higher probability of occurrence of an abundance index like moose feces in a specific site. Additionally, moose aggregate during winter in smaller home ranges and in small to large groups depending on population density and habitat quality (Franzmann and Schwartz, 2007) and thus are likely to extensively use a high-quality site (Dussault *et al.*, 2005b; Poole and Stuart-Smith, 2005). Such a result also suggests that the time spent by moose in our sample plots is mostly associated with foraging activities as number of moose feces is an indirect proxy of time spent in sampling plot. Moose spend most of their time feeding and resting/ruminating (Renecker and Hudson, 1993) in stands offering protection from predation and high food availability/quality, especially when confined to winter ranges (Renecker and Hudson, 1992), an activity pattern supported by the analysis conducted in our study area.

Proportion and number of severely mutilated stems

Silvicultural treatments and time since disturbance both had no effect on the proportion of severely mutilated stems. On the other hand, the occurrence of severely mutilated stems was higher when a large proportion of the adjacent environment (landscape context) was occupied by naturally regenerating stands. The aggregation of young naturally regenerating stands could be prone to harbor a large number of moose especially during winter considering the high forage availability they provided and thus could increase

browsing pressure in the area. Dussault *et al.*, (2005b) showed that moose winter home ranges were smaller and movement rates lower in areas characterized by a high proportion of food-rich habitat. Similar observations were made by Leblond *et al.*, (2010) regarding the importance of suitable foraging habitats as a good predictor of moose movement during winter when studying fine-scale habitat selection.

Surprisingly, the density of edges had a negative influence on the occurrence of severely mutilated stems and no effect on all the other variables. Using a habitat-quality model, Dussault *et al.*, (2006) pointed out that the interspersion between food and cover was the most important driver in moose habitat selection in the Laurentides Wildlife Reserve (Québec, Canada). We expected that a high edge density would increase the presence of moose and thus the presence and severity of browsing. Moose are known to prefer feeding close to edges that provide high food availability and cover from snow accumulation or predation (Leclerc *et al.*, 2012; Street *et al.*, 2015). However, winters in our study area (Bas-Saint-Laurent) are milder (i.e. less snow accumulation and higher mean winter temperature) than in the region studied by Dussault *et al.*, (2006). Another potential explanation lies in the absence of gray wolf in our study area compared to Dussault *et al.*, (2006), a factor that could attenuate the importance of forest cover as a shelter against predation, and consequently dampen the need of a high food-cover interspersion. Leblond *et al.*, (2015) reached the same conclusions in a companion study conducted in the Bas-Saint-Laurent region. Similar results were obtained for the proportion of browsed stems, with a positive effect of food quality and diversity on the occurrence and count of severely mutilated stems. This result suggests that moose in our study area not only selected feeding patches based on forage quality, but also appeared to use them extensively in winter, an observation also made by Dussault *et al.*, (2005), Poole and Stuart-Smith (2005) and Nevalainen *et al.*, (2016).

We expected that the relative index of moose density should be a key driver of damage severity in sampled clear-cuts, as it has been well documented that high-density moose populations can damage regenerating trees (Edenius *et al.*, 2002; Heikkilä *et al.*, 2003; Bergeron *et al.*, 2011). However, in Bergeron *et al.*, (2011), severe damage on commercial trees was still considered low (~1-16%) in their study area in New Hampshire. In comparison

to their study, severe damages affected a ~5% to ~25% of commercial stems depending on the species in our study area, even with moose densities twice as high. In Finland, Nevalainen *et al.*, (2016) evaluated the occurrence of moose damage in 97,390 regenerating stands and found that damages decreasing timber quality occurred in 10% of all stand whilst completely damaged stands represented only 1.1%. Moose browsing can induce defects to stems that decrease timber quality ranging from radial growth reduction to vertical branches and crooked stems varying in intensity depending on browsing intensity (Rea, 2011; Matala *et al.*, 2020). We observed that severe damages were not evenly distributed between our replicates, but they were often concentrated in a small number of sites (6,4% of sample plot with 5 or more severely browsed stems). It could suggest a site-specific effect linked to proximity with moose winter ranges as well as other local- or landscape-scale covariates that we did not consider in our analyses. As mentioned earlier, density estimations at a finer resolution could be an interesting approach to consider in further studies.

MANAGEMENT IMPLICATIONS

Our study explored the underlying complexity of variations in habitat use and damage induced by moose in an intensively managed northern temperate mixed forest landscape where gray wolf, the main predator of moose, is absent. Our result showed that resulting stand characteristics and landscape context prevail over an anthropocentric perspective of silvicultural treatment types or even time since disturbance in explaining such variations. The important variability of stands characteristics between replicates of a given treatment highlights the difficulty to obtain specific post-harvest stand characteristics through silvicultural treatment prescription for forest managers, an observation also made by St-Laurent *et al.*, (2008) and Leblond *et al.*, (2015). It also highlights the challenge for forest and wildlife managers to predict and anticipate moose browsing and damage in a given treatment type.

We identified forage quantity, quality and diversity as the best predictors to consider when assessing resource use patterns by moose in an intensively managed forest. These stand

characteristics should orient local- and landscape-scale management efforts by forest managers in order to maintain the habitat quality for moose, thus supporting the sport hunting industry and its approximate \$26 million (Gagnon *et al.*, 2018) of activity in our region, while attempting to minimize the economic losses for timber harvesting industries in an integrated management perspective. An interesting approach to reach both goals simultaneously could be to avoid tending spruce plantations through brushing and precommercial thinning. It was recently demonstrated by De Vrient *et al.*, (2020) that chronic moose browsing in a high moose density region tends spruce plantations more efficiently than the actual methods of brushing. This approach could significantly increase the attractiveness of plantations by maximizing forage availability, diversity and quality without compromising browse resistant spruce seedlings and, ultimately, timber yield. It would also promote a more natural post-harvest stand dynamic in plantations and favor plant diversity. Thus, it would help support moose populations, favor moose hunting success and competitor management in spruce plantations. Both parties could benefit from this cost-free and socially acceptable compromise, as the intensification of spruce plantation silviculture is a growing concern for wildlife managers and hunters in the region as well as an efficient silvicultural tool to maximize quality timber yields for forest managers. Low-density plantations (1350 stems/ha) in our study area were studied by Leblond *et al.*, (2015) and were proven to be a good strategy to conciliate timber production (e. g. larger spruce than in high-density plantations) and favor browse availability and diversity.

In order to minimize the risk of heavy browsing, a precommercial thinning of non-commercial tree species could be an approach to favor in naturally regenerating stands in order to limit attractiveness and reduce competition. Availability, diversity and quality of forage were highlighted as the main drivers of resource use by moose and therefore should be the post-treatment characteristics that forest managers need to modulate through post-harvest silviculture. Still, our results suggest that severe browsing damages affected a fairly low proportion of commercial stems for the most commonly targeted tree species. However, caution is required, as implementing this recommendation could potentially have the opposite effect of concentrating moose browsing on residual commercial stems if not accompanied by

a local decrease in moose densities following sport hunting, especially in areas where timber harvesting represents the prime socioeconomic value to promote. At the landscape scale, large proportions of food-rich habitat (e.g. naturally regenerating cut-blocks) concentrate large numbers of moose during winter and increase the probability of extensive resource use. The careful planning of naturally regenerating cut-blocks to limit aggregation could significantly decrease the probability of severe damage on commercial stems. Finally, we recommend forest and wildlife managers to shift towards an integrated forest management strategy to ensure sustainable resource management and conciliate land-use in northern temperate mixed forest.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by a Discovery Research Grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada allocated to M.-H. St-Laurent, by the Québec Ministry of Forest, Wildlife and Parks, by the Chaire de recherche sur la forêt habitée of Université du Québec à Rimouski and by the Fondation de l'Université du Québec à Rimouski. We would also like to thank Yann Bouchez, William Hamel and Alexandre Dionne for their help and support during field surveys and lab analyses. Special thanks to Steeven Ouellet, Jonathan Coudé and Marie-Ève Anglehart for their teaching and important contributions in lab analysis. We thank Alain Caron as well for all statistical advices and teachings throughout the whole project. Finally, we thank Joël Bêty, Jean-Pierre Tremblay and Kimberly Malcolm for their constructive comments on an earlier version of this manuscript.

REFERENCES

- Aggestam, F., Konczal, A., Sotirov, M., Wallin, I., Paillet, Y., Spinelli, R., Lindner, M., Derks, J., Hanewinkel, M. & Winkel, G. 2020. Can nature conservation and wood production be reconciled in managed forest? A review of driving factors for integrated forest management in Europe. *J. Environ. Manag.* **268**: 110670.
- Andreozzi, H.A., Pekins, P.J. & Langlais, M.L. 2014. Impact of moose browsing on forest regeneration in northeast Vermont. *Alces* **50** (0): 67–79.
- Barrette, M., Leblanc, M., Thiffault, N., Paquette, A., Lavoie, L., Bélanger, L., Bujold, F., Côté, L., Lamoureux, J., Schneider, R., Tremblay, J.-P., Côté, S., Boucher, Y. & Deshaies, M.-E. 2014. Issues and solutions for intensive plantation silviculture in a context of ecosystem management. *For. Chron.* **90** (6): 748–762.
- Barboza, P.S., Parker, K.L. & Hume, I.D. 2009. Integrative Wildlife Nutrition, 1^e ed., Springer, New York, 342 p.
- Bédard, S. & Guillemette, F. 2014. Coupe de jardinage avec gestion par arbres. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, Québec. 4 p.
- Bee, J.N., Tanentzap, A.J., Lee, W.G., Lavers, R.B., Mark, A.F., Mills, J.A. & Coomes, D.A. 2009. The benefits of being in a bad neighbourhood: plant community composition influences red deer foraging decisions. *Oikos* **118**: 18–24.
- Bergeron, D.H., Pekins, P.J., Jones, H.F. & Leak, W.B. 2011. Moose Browsing and Forest Regeneration : a Case Study. *Alces* **47**: 39–51.
- Bergerud, A.T. & Manuel, F. 1968. Moose damage to balsam fir-white birch forests in central Newfoundland. *J. Wild. Manag.* **32**: 729–746.
- Boulanger, Y. & Arseneault, D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Can. J. For. Res.* **34**: 1035–1043.
- Brassard, J.M., Audy, E., Crête, M & Grenier, P. 1974. Distribution and winter habitat of moose in Québec. *Nat. Can.* **101**: 67–80.
- Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* **153**: 51-68.
- Brockerhoff, E., Jactel, H. & Parrotta, J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiv. Conserv.* **17** (5): 925–951.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach. 2^e ed. Springer, New York, New York, U.S.A. 488p.

- Cameron, A.D. 2002 Importance of early thinning in the development of long-term stand stability and improved log quality: a review. *Forestry*. **75**: 25–35.
- Carey, J.B. & Johnson, M.L. 1995. Small mammals in managed, naturally young- and old-growth forests. *Ecol. Appl.* **5**: 336–352.
- Courtois, R., Dussault, C., Potvin, F. & Daigle, G. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscape. *Alces* **38**: 177–192.
- Crête, M., & Courtois, R. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (*Cervidae: Alces alces*) in unproductive boreal forests. *J. Zool.* **242** (4): 765–781.
- Crête, M. 1989. Approximation of K carrying capacity for moose in eastern Quebec. *Can. J. Zool.* **67**: 373–380.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. & Carcaillet, C. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Front. Ecol. Environ.* **7** (10): 519–524.
- Danell, K., Edenius, L. & Lundberg, P. 1991. Herbivory and Tree Stand Composition : Moose Patch Use in Winter. *Ecology* **72** (4): 1350–1357.
- De Vriendt, L., Thiffault, N., Royo, A.A., Barrette, M. & Tremblay, J.-P. 2020. Moose browsing tends spruce plantations more efficiently than a single mechanical release. *Forests* **11**: 1138.
- Dussault, C. 2002. Influence des contraintes environnementales sur la sélection de l’habitat de l’original (*Alces alces*). Thèse de doctorat. Université Laval, Québec, 158 p.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P. & Girard, I. 2005b. Space use of moose in relation to food availability. *Can. J. Zool.* **83**: 1431–1437.
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L. & Jolicoeur, H. 2005a. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* **28**: 619–628.
- Dussault, C., Courtois, R. & Ouellet, J.-P. 2006. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Canadian Journal Forest Research.* **36** (5): 1097–1107.
- Edenius, L. 1991. The effect of resource depletion on the feeding-behaviour of a browser – winter foraging by moose on Scots pine. *J. Appl. Ecol.* **28**: 318–328.
- Edenius, L., Bergman, M., Ericsson, G. & Danell, K. 2002. The role of moose as a disturbance factor in managed boreal forests. *Silva Fennica* **36** (1): 57–67.

- Etheridge, D.A., MacLean, D.A., Wagner, R.G. & Wilson, J.S. 2006. Effects of intensive forest management on stand and landscape characteristics in northern New Brunswick, Canada (1945-2027). *Landsc. Ecol.* **21** (4): 509–524.
- ESRI 2019. ArcGIS Desktop 10.6. Redlands, CA : Environmental Systems Research Institute
- Franzmann, A.W. & Schwartz, C.C., 2007. Ecology and Management of the North American moose, 2^e ed. University Press of Colorado, Boulder, 733 p.
- Gagné, L., Delisle-Gagnon, V., Lesmerises, F., Lavoie, L., Larocque, C., Roussel-Garneau, É. & Gagnon, L. 2020. Effets des densités d'orignaux (*Alces americanus*) sur l'intensité du brout de la régénération naturelle au Bas-Saint-Laurent. Collectif régional de développement du Bas-Saint-Laurent et ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. 43 p.
- Gagnon, L., Perreault, M., Ruel, M. & St-Hilaire, G. 2018. Sommaire du plan d'aménagement forestier intégré tactique 2018-2023, Ministère de la forêt, de la faune et des parcs, Rimouski. 354 p.
- Garneau, D.E., Boudreau, T., Keech, M. & Post, E. 2008. Black bear movements and habitat use during a critical period for moose calves. *Mammal. Biol.* **73**: 85–92.
- Gauthier, M. 2018. Biotechnologie industrielle CEB-307-09 - Dosage de l'azote organique par la méthode Kjeldahl, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 9 p.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale, 1^{er} éd., Presse de l'Université du Québec, Québec, 569 p.
- Greenberg, S. 2016. Timelapse2 : An image analyser for camera traps. Available at <http://saul.cpsc.ucalgary.ca/timelapse/>
- Grenon, F., Jetté, J.-P. & Leblanc, M. 2010. Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec – Module 1 - Fondements et démarche de la mise en œuvre, 1^{er} éd., Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Québec, 60 p.
- Heikkilä, R., Hokkanen, P., Kooiman, M., Aygüney, N. & Bassoulet, C. 2003. The impact of moose browsing on tree species composition in Finland. *Alces* **39**: 203–213.
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenovic, S., Kout, J., Bogusch, P., Halda, J.P. & Zsadir, P. 2019. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *For. Ecol. Manag.* **433**: 343–348.
- Jetté, J.-P., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A. & Gauthier, S. 2008. Aménagement forestier écosystémique : origines et fondements. Pages 13-40 in Aménagement écosystémique en forêt boréale. Edited by Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L.,

- Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P. & Bergeron, Y. Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. 600 p.
- Kowalczyk, R., Wójcik, J.M., Taberlet, P., Kamiński, T., Miquel, C., Valentini, A., Craine, J.M. & Coissac, E. 2019. Foraging plasticity allows a large herbivore to persist in a sheltering forest habitat: DNA metabarcoding diet analysis of the European bison. *For. Ecol. Manag.* **449**: 117474.
- Kunkel, K.E. & Pletscher, D.H. 2000. Habitats factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* **78**: 150–157.
- Laflèche, V., Ruel, J.-C., & Archambault, L. 2000. Évaluation de la coupe avec protection de la régénération et des sols comme méthode de régénération de peuplements mélangés du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'est du Québec, Canada. *For. Chron.* **76**: 653–663.
- Leblond, M., Dussault, C. & Ouellet, J.-P. 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography (Cop.)*. **33** (6): 1102–1112.
- Leblond, M., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. 2015. Low-density spruce plantations increase foraging by moose in a northeastern temperate forest. *For. Ecol. Manag.* **347**: 228–236.
- Leclerc, M., Lamoureux, J. & St-Laurent, M.-H. 2012. Influence of young black spruce plantations on moose winter distribution. *J. Wild. Manag.* **76** (8): 1686–1693.
- Lefort, S., Tremblay, J.-P., Fournier, F., Potvin, F. & Huot, F. 2007. Importance of balsam fir as winter forage for white-tailed deer at the northeastern limit of their distribution range. *Écoscience* **14**:109–116.
- Lefort, S. & Massé, S. 2015. Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 444 p.
- Lieffers, V.J., Messier, C., Burton, P.J., Ruel, J.-C., & Grover, B.E. 2003. Nature-based silviculture for sustaining a variety of boreal forest values. Chapter 13. Pages 481-530 in *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*. Edited by P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith, and W.L. Adamowicz. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. 1039 p.
- Long, J.N. 2009. Emulating natural disturbance regimes as a basis for forest management: A North American view. *For. Ecol. Manag.* **257** (9): 1868–1873.
- Loyttyniemi, K. 1981. Nitrogen fertilization and nutrient contents in Scots pine in relation to the browsing preference by moose. *Fol. For.* **487**: 1–14.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts, U.S.A. 256 p.

- Månsson, J., Andrén, H., Pehrson, Å. & Bergström, R. 2007. Moose browsing and forage availability: a scale-dependent relationship? *Can. J. Zool.* **85** (3): 372–380.
- Matala, J., Kilpeläinen, H., Heräjärvi, H., Wall, T. & Verkasalo E. 2020. Sawlog quality and tree dimensions of Scots pine 34 years after artificial moose browsing damage. *Silva Fennica* **54** (3): 10389.
- McArt, S.H., Spalinger, D.E., Collins, W.B., Schoen, E.R., Stevenson, T. & Bucho, M. 2009. Summer dietary nitrogen availability as a potential bottom-up constraint on moose in south-central Alaska. *Ecology* **90** (5): 1400–1411.
- McArthur, C., Robbins, C.T., Hagerman, A.E. & Hanley, T.A. 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Can. J. Zool.* **71**: 2236–2243.
- Mclaren, B.E., Mahoney, S.P., Porter, T.S. & Oosenbrug, S.M. 2000. Spatial and temporal patterns of use by moose of stands of balsam fir in central Newfoundland. *For. Ecol. Manag.* **133**: 179–196.
- McRae, D.J., Duchesne, L.C., Freedman, B., Lynham, T.J. & Woodland, S. 2001. Comparisons between wildfires and forest harvesting and their implications in forest management. *Environ. Rev.* **9**: 223–260.
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Suvanto, A. & Packalen, P. 2016. Detecting moose (*Alces alces*) browsing damage in young boreal forests from airborne laser scanning data. *Can. J. For. Res.* **46** (1): 10–19.
- Milligan, H. T. & Koricheva, J. 2013. Effects of tree species richness and composition on moose winter browsing damage and foraging selectivity: An experimental study. *J. Anim. Ecol.* **82** (4): 739–748.
- Ministère de l'environnement et de la lutte contre les changements climatiques (MELCC). 2019. Normales climatiques du Québec de 1981-2010. <https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/sommaire.asp?cle=7056480> (accessed on march 12 2019)
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP). 2020. Statistique de chasse et de piégeage. https://mffp.gouv.qc.ca/wp-content/uploads/ST_orignal_2019.pdf (accessed on may 14 2020)
- Mumma, M.A., Gillingham, M.P., Marshall, S., Procter, C. & Bevington, A.R. 2020. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *For. Ecol. Manag.* **289**: 289–299.
- Nevalainen, S., Matala, J., Korhonen, K.T., Ihalainen, A. & Nikula, A. 2016. Moose damage in National Forest inventories (1986-2008) in Finland. *Silva Fennica* **50** (2): 1410.

- Nikula A., Nivala V., Matala J. & Heliövaara K. 2019. Modelling the effect of habitat composition and roads on the occurrence and number of moose damage at multiple scales. *Silva Fennica* **53** (1): 1-23.
- Nikula, A., Matala, J., Hallikainen, V., Pusenius, J., Ihalainen, A., Kukko, T. & Korhonen, K.T. 2020. Modelling the effect of moose *Alces alces* population density and regional forest structure on the amount of damage in forest seedling stands. *Pest Manag. Sci.* **77**: 620–627.
- Nudds, T.D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wild. Soc. Bull.* **5**: 113–117.
- Parker, K.L., Gillingham, M.P., Hanley, T.A. & Robbins, C.T. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wild. Monogr.* **143**: 1–48.
- Parker, K.L., Barboza, P.S. & Gilligham, M.P. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Func. Ecol.* **23**: 57–69.
- Patterson, B.R., Benson, J.F., Middel, K.R., Mills, K.J., Silver, A. & Obbard, M.E. 2013. Moose calf mortality in central Ontario, Canada. *J. Wild. Manag.* **77**: 832–841.
- Pettigrew, P., Siguouin, D. & St-Laurent, M.-H. 2021. Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities. *Ecol. Evol.* **78**: 7879–7889.
- Pearce, J. & Ferrier, S. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecol. Model.* **133** (3): 225–245.
- Poole, K.G. & Stuart-Smith, K. 2005. Fine-scale habitat selection by moose in interior montane forest. *Alces* **41**: 1–8.
- Potvin, F. 1995. L'inventaire du brout: revue des méthodes et description des deux techniques. Ministère de l'environnement et de la faune, 38 p.
- Potvin, F., Breton, L. & Courtois, R. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Can. J. For. Res.* **35** (1): 151–160.
- Poulin, J. 2013. Éclaircie commerciale. Fascicule 3.5. Dans Bureau du forestier en chef. Manuel de détermination des possibilités forestières 2013-2018. Gouvernement du Québec, Roberval, Québec, p. 95–98.
- R Core Team, 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

- Rautio, P., Kesti, K., Alm Bergvall, U., Tuomi, J. & Leimar, O. 2008. Spatial scales of foraging in fallow deer: implications for associational effects in plant defences. *Acta Oecologica*. **34**: 12–20.
- Rea, V.R. 2011. Impacts of moose (*Alces alces*) browsing on paper birch (*Betula papyrifera*) morphology and potential timber quality. *Silva Fennica* **45** (2): 227–236.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1992. Habitat and forage selection of moose in the aspen-dominated boreal forest, central Alberta. *Alces* **28**: 189–201.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1993. Morphology, bioenergetics, and resource use : Patterns and processes. Pages 141-163 *in* Hoofed mammals of Alberta. Edited by Stelfox, J.B. 1^o ed., Lone Pine Press, Edmonton, Alberta, Canada. 241 p.
- Ross, S., Larocque, C. & Bélanger, M., 2014. Inventaire aérien dans la zone de chasse 2 à l'hiver 2014. Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec; Rimouski.
- Routledge, R.G. & Roese, J. 2004. Moose winter diet selection in central Ontario. *Alces* **40** (1): 95–101.
- Rowcliffe, J.M., Field, J., Turvey, S.T. & Carbone, C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *J. Appl. Ecol.* **45**: 1228–1236.
- Saether, B.-E. & Andersen, R. 1990. Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: ecological constraints on behavioural decisions. *Can. J. Zool.* **68**: 993–999.
- Sandström, C., Di Gasper, S.W. & Öhman, K. 2013. Conflict resolution through ecosystem-based management: The case of Swedish moose management. *Int. Jour. Comm.* **7** (2): 549–570.
- Schulte, L.A., Mladenoff, D.J., Crow, T.R., Merrick, L.C. & Cleland, D.T. 2007. Homogenization of northern U.S. Great Lakes forests due to land use. *Landsc. Ecol.* **22** (7): 1089–1103
- ShIPLEY, L.A., Blomquist, S. & Danell, K. 1998. Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry, and morphology. *Can. J. Zool.* **76**: 1722–1733.
- ShIPLEY, L. 2010. Fifty years of food and foraging in moose: lesson in ecology from a model herbivore. *Alces* **46**: 1–13.
- Spalinger, D.E., Collins, W.B., Hanley, T.A., Cassara, N.E. & Carnahan, A.M. 2010. The impact of tannins on protein, dry matter, and energy digestion in moose (*Alces alces*). *Can. J. Zool.* **88** (10): 977–987.

- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Hester, A.J., Solberg, E.J. & Tremblay, J.-P. 2013. Regional-scale alteration of clear-cut forest regeneration caused by moose browsing. *For. Ecol. Manag.* **289**: 289–299.
- Stephens, S.S. & Wagner, M.R. 2007. Forestplantations and biodiversity: a fresh perspective. *J. Forest.* **106** (5): 307–313.
- Stolter, C., Ball, J.P., Julkunen-Tiitto, R., Lieberei, R. & Ganzhorn, J.U. 2005. Winter browsing of moose on two different willow species: food selection in relation to plant chemistry and plant response. *Can. J. Zool.* **83** (6): 807–819.
- Street, G.M., Vander Vennen, L.M., Avgar, T., Mosser, A., Anderson, M.L., Rodgers, A.R. & Fryxell, J.M. 2015. Habitat selection following recent disturbance: model transferability with implications for management and conservation of moose (*Alces alces*). *Can. J. Zool.* **93** (11): 813–821.
- St-Laurent, M.-H., Ferron, J., Hins, C. & Gagnon, R. 2007. Effects of residual stand structure and landscape characteristics on habitat use by birds and small mammals in logged boreal forest. *Can. J. For. Res.* **37**: 1298–1309.
- St-Laurent, M.-H., Ferron, J., Haché, S. & Gagnon, R. 2008. Planning timber harvest of residual forest stands without compromising bird and small mammal communities in boreal landscapes. *For. Ecol. Manag.* **254**: 261–275.
- Thiffault, N., Roy, V., Prément, G., Cyr, G., Jobidon, R. & Ménétrier, J. 2003. La silviculture des plantations résineuses au Québec. *Nat. Can.* **127** (1): 63–80.
- Thomas, J.P., Reid, M.L., Barclay, R.R.M. & Jung, T.S. 2019. Salvage logging after an insect outbreak reduces occupancy by snowshoe hare (*Lepus americanus*) and their primary predator. *Glob. Ecol. Cons.* **17**: 1-13.
- Thompson, I.D., McQueen, R.E., Reichardt, P.B., Trenholm, D.G. & Curran, W.J. 1989. Factors influencing choice of balsam fir twigs from thinned and unthinned stands by moose. *Oecologia* **81**: 506–509.
- Thompson, I.D., Baker, J.A. & Ter-Miaelian, M. 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *For. Ecol. Manag.* **177**: 441–469.
- Tremblay, J.A., Savard, J.-P.L. & Ibarzabal, J. 2015. Structural retention requirements for a key ecosystem engineer in conifer-dominated stands of a boreal managed landscape in eastern Canada. *For. Ecol. Manag.* **357**: 220–227.
- van Beest, F.M., Mysterud, A., Loe, L.E. & Milner, J.M. 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *J. Anim. Ecol.* **79**: 910–922.

- Villemure, E. & Jolicoeur, H. 2004. First confirmed occurrence of a wolf, *Canis lupus*, south of the St-Lawrence river in over 100 years. *Can. Field-Naturalist* **118** (4): 608–610.
- Vincent, M., Krause, C. & Zhang, S.Y. 2009. Radial growth response to black spruce roots and stems to commercial thinning in the boreal forest. *Forestry* **82** (5): 557–571.
- Wallgren, M., Bergström, R., Bergqvist, G. & Olsson, M. 2013. Spatial distribution of browsing and tree damage by moose in young pine forests, with implications for the forest industry. *For. Ecol. Manag.* **305**: 229–238.
- Wam, H.K., Felton, A.M., Stolter, C. & Nybakken, L. 2018. Moose selecting for specific nutritional composition of birch places limits on food acceptability. *Evol. Ecol.* **8**: 1117–1130.
- Wam, H.K., Hofstad, O., Naevdal, E. & Sankhayan, P. 2005. A bio-economic model for optimal harvest of timber and moose. *For. Ecol. Manag.* **206**: 207–219.
- Wang, D., Fan, M., Wang, L., Bai, Y., Liu, J., Huang, Y. & Li, Y. 2010. Spatially complex neighboring relationships among grassland plant species as an effective mechanism of defense against herbivory. *Oecologia* **164**: 193–200.
- Wiggins, N.L., McArthur, C. & Davies, N.W. 2006. Diet switching in a generalist mammalian folivore: fundamental to maximising intake. *Oecologia* **147**: 650–657.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, NY, U.S.A. 574 p.

Table 1. Candidate models used to evaluate the influence of landscape- and local-scale variables on the occurrence of browsed commercial and non-commercial stems, moose feces and severely mutilated commercial stems (presence vs. absence, using a logistic regression), and on the count (i.e. variation of intensity when present, using a truncated negative binomial regression) in our sampling plots ($n = 437$) located in Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada. To account for spatial autocorrelation among our sites, all models included a different set (depending on the response variable) of statistically significant principal coordinates of neighbouring matrix (PCNM) eigenvectors. PCNMs are thus excluded from the number of parameters (k).

Model	Variables	k
<i>Landscape context</i>		
LAN1	% area occupied by naturally regenerated stands (<25 years-old) + % area occupied by plantations	2
LAN2	Density of roads (km/km ²)	1
LAN3	Density of edges (km/km ²)	1
LAN4	LAN1 + LAN3	4
LAN5	LAN2 + LAN3 + density of edges*density of roads	3
LAN6	LAN1 + LAN2	3
<i>Local variables</i>		
LOC1	lateral cover (%) + vertical cover (%)	2
LOC2 ^a	% of browsed stems	2
LOC3	Relative N availability commercial stems + relative N availability non-commercial stems	2
LOC3.1	Total N availability	1
LOC4	Brillouin diversity index	1
LOC5	distance to edge + silvicultural treatment size (ha)	2
LOC6 ^b	LOC2 + LOC3	3
LOC7	LOC2 + LOC4	2
LOC8	LOC6 + LOC4	4
<i>Density</i>		
DEN1	Relative moose density (individuals/10 km ²)	1
<i>Model combinations</i>		
LAN + LOC	LAN4 + LOC8	8
LAN + DEN	LAN4 + DEN1	5
LOC + DEN	LOC8 + DEN 1	5
LAN + LOC + DEN	LAN4 + LOC8 + DEN1	9
<i>Null model</i>		
NULL	PCNM eigenvectors only	0

^a We used separately the percentage of browsed non-commercial stems, of browsed commercial stems and of browsed stems (commercial and non-commercial confounded) to evaluate the model on commercial browsing, non-commercial browsing and moose feces respectively.

^b We used the model #LOC 3.1 (total availability of N) instead of LOC3 in the model LOC6 (combining LOC2 and LOC3) to evaluate the effects of independent variables on the occurrence and the count of moose feces.

Table 2. Most parsimonious models evaluating the effect of both landscape- and local-scale variables and regional moose density on the occurrence (presence/absence, using a multiple logistic regression) of browsed commercial and non-commercial stems, moose feces and severely mutilated commercial stems and on the count (i.e. variation of intensity when present, using a truncated negative binomial regression) in our sampling plots ($n = 437$) located in Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada. Models were ranked using the Akaike's Information Criterion (AIC) and the distance to the most parsimonious model (Δ AIC, here shown in bold) is shown

Model	Commercial		Non-commercial		Moose feces		Mutilation	
	Δ AIC		Δ AIC		Δ AIC		Δ AIC	
	Logistic	Neg. binomial	Logistic	Neg. binomial	Logistic	Neg. binomial	Logistic	Neg. binomial
LAN1	80.00	25.09	93.79	43.93	50.02	14.82	58.75	35.39
LAN2	83.68	24.52	92.65	43.74	55.85	13.47	67.03	37.44
LAN3	79.35	24.47	88.91	43.29	50.73	14.93	68.72	36.77
LAN4	75.26	26.12	92.03	48.09	48.76	19.33	60.01	33.86
LAN5	77.54	27.05	90.42	42.70	48.06	16.67	64.58	39.17
LAN6	79.17	27.09	95.78	44.82	51.81	14.42	58.32	36.57
LOC1	84.99	21.60	93.48	37.85	55.93	10.54	70.87	31.73
LOC2	45.71	11.32	71.88	17.22	11.11	0.00	34.43	36.44
LOC3	67.55	11.91	60.94	38.16	- ^a	- ^a	59.31	3.17
LOC3.1	75.60	21.01	71.88	42.97	54.83	12.54	63.36	24.02
LOC4	37.06	24.36	7.61	41.76	54.61	11.62	34.59	36.26
LOC5	80.46	21.94	90.68	32.48	57.65	13.68	64.97	36.30
LOC6	19.96	0.00	37.62	10.57	9.76	1.94	20.40	3.25
LOC7	17.66	13.26	23.39	12.49	12.96	1.82	14.71	37.18
LOC8	1.93	2.00	0.00	2.98	11.74	3.71	5.99	0.00
DEN1	79.83	24.48	92.82	41.80	44.67	10.43	67.14	37.98
LAN + LOC	4.96	5.08	3.12	7.45	10.57	10.57	0.00	7.72
LAN + DEN	76.57	27.97	93.64	48.70	44.34	18.92	63.79	36.06
LOC + DEN	0.00	3.90	1.94	0.00	0.00	1.91	7.72	1.98
LAN + LOC + DEN	6.35	6.92	4.35	6.23	2.91	8.56	1.90	11.27
NULL	81.51	22.59	143.63	42.76	53.86	11.04	67.06	36.00

^a We used only the model #LOC3.1 (total availability in N) to evaluate the influence of nitrogen availability on the occurrence and the count of moose feces.

Table 3. Coefficients (β) and 95% confidence intervals (95%CI) of the variables included in the most parsimonious models (listed in **Table 2**) evaluating the effect of both landscape- and local-scale variables and regional moose density on the occurrence (presence/absence) of browsed commercial and non-commercial stems, moose feces and severely mutilated commercial stems and on the count (i.e. variation of intensity when present) in our sampling plots ($n = 437$) located in Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada

Variables	Commercial		Non-commercial		Moose feces		Mutilation	
	β	95% CI [Lower: Upper]	β	95% CI [Lower: Upper]	β	95% CI [Lower: Upper]	β	95% CI [Lower: Upper]
Logistic regression								
<i>Intercept</i>	1.424	[1.044: 1.892]	1.479	[0.990: 2.079]	0.541	[0.280: 0.822]	-0.977	[-1.315: -0.684]
<i>Landscape context</i>								
% of area occupied by NRS	-	-	-	-	-	-	0.565	[0.234: 0.937]
% of area occupied by plantations	-	-	-	-	-	-	-0.044	[-0.367: 0.283]
Density of edges	-	-	-	-	-	-	-0.348	[-0.700: -0.017]
<i>Local variables</i>								
% browsed stems	1.026	[0.667: 1.407]	0.667	[0.262: 1.085]	1.125	[0.831: 1.433]	0.865	[0.570: 1.164]
Total N availability	-	-	-	-	-0.272	[-0.577: 0.020]	-	-
Commercial N availability	0.697	[0.315: 1.140]	-0.342	[-0.694: -0.009]	-	-	0.461	[0.198: 0.727]
Non-commercial N availability	-0.353	[-0.652: -0.061]	1.101	[0.588: 1.689]	-	-	-0.134	[-0.424: 0.135]
Brillouin diversity index	0.792	[0.436: 1.200]	1.267	[0.835: 1.768]	-0.045	[-0.296: 0.207]	0.543	[0.245: 0.879]
<i>Density</i>								
Moose density	0.252	[-0.033: 0.657]	-	-	0.530	[0.255: 0.835]	-	-
Model fit (AUC)	0.916	[0.890: 0.942]	0.793	[0.745: 0.842]	0.805	[0.763: 0.846]	0.855	[0.817: 0.894]
Truncated negative binomial regression								
<i>Intercept</i>	-1.045	[-1.261: -0.918]	-0.541	[-0.633: -0.477]	1.070	[0.907: 1.205]	1.457	[1.202: 1.649]

Local variables

% browsed stems	0.149	[0.082: 0.226]	0.250	[0.151: 0.311]	0.219	[0.113: 0.340]	0.060	[-0.084: 0.251]
Commercial N availability	-0.095	[-0.155: -0.006]	-0.018	[-0.098: 0.068]	-	-	0.506	[0.328: 0.628]
Commercial N availability^2	-0.062	[-0.131: 0.003]	-	-	-	-	-0.270	[-0.434: -0.128]
Non-commercial N availability	-0.033	[-0.151: 0.035]	-0.149	[-0.231: -0.086]	-	-	0.189	[0.023: 0.403]
Non-commercial N availability^2	0.110	[-0.032: 0.193]	0.072	[-0.015: 0.141]	-	-	0.052	[-0.141: 0.225]
Brillouin diversity index	-	-	-0.153	[-0.229: -0.067]	-	-	0.021	[-0.132: 0.176]
Brillouin diversity index^2	-	-	0.112	[0.034: 0.186]	-	-	-	-
<i>Density</i>								
Moose density	-	-	0.123	[0.027: 0.212]	-	-	-	-
Moose density^2	-	-	-0.158	[-0.233: -0.071]	-	-	-	-

Model fit (R ²)	0.127		0.360		0.119		0.358	
-----------------------------	-------	--	-------	--	-------	--	-------	--

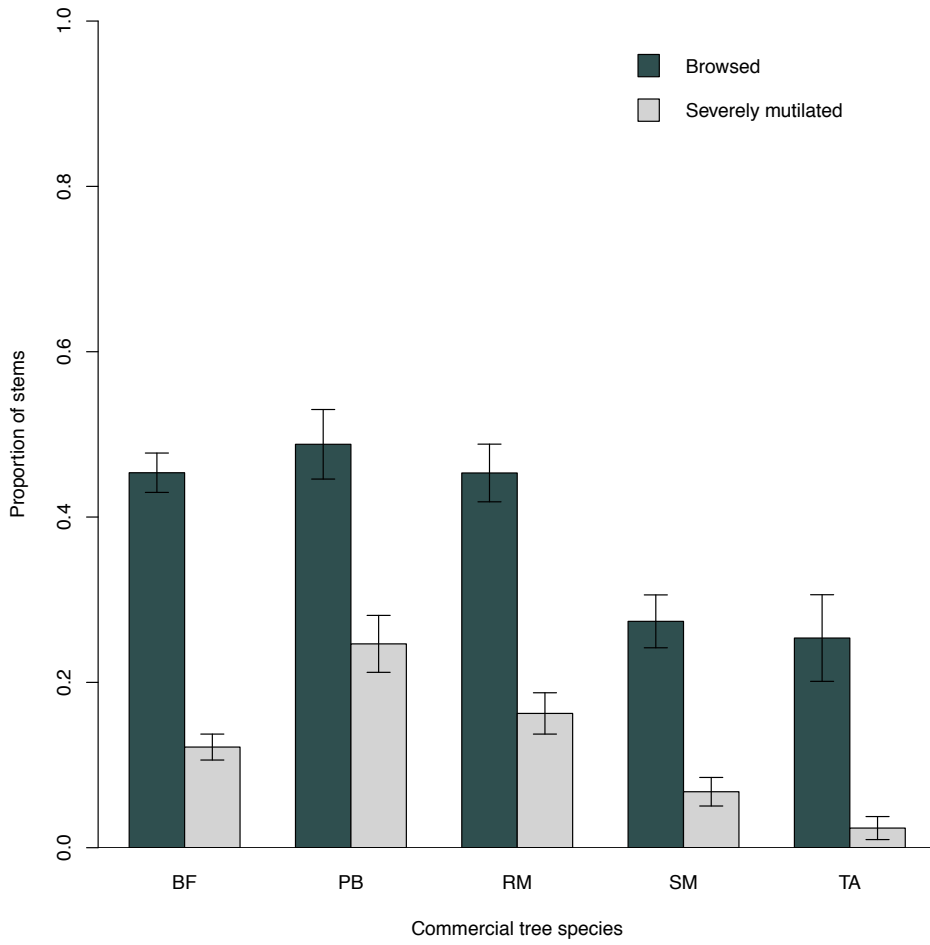


Figure 1. Mean proportion of browsed stems (\pm standard error) and mean proportion of severely mutilated stems (\pm standard error) for the most browsed commercial tree species (balsam fir, paper birch, red maple, sugar maple and trembling aspen) by moose in Bas-Saint-Laurent, Québec

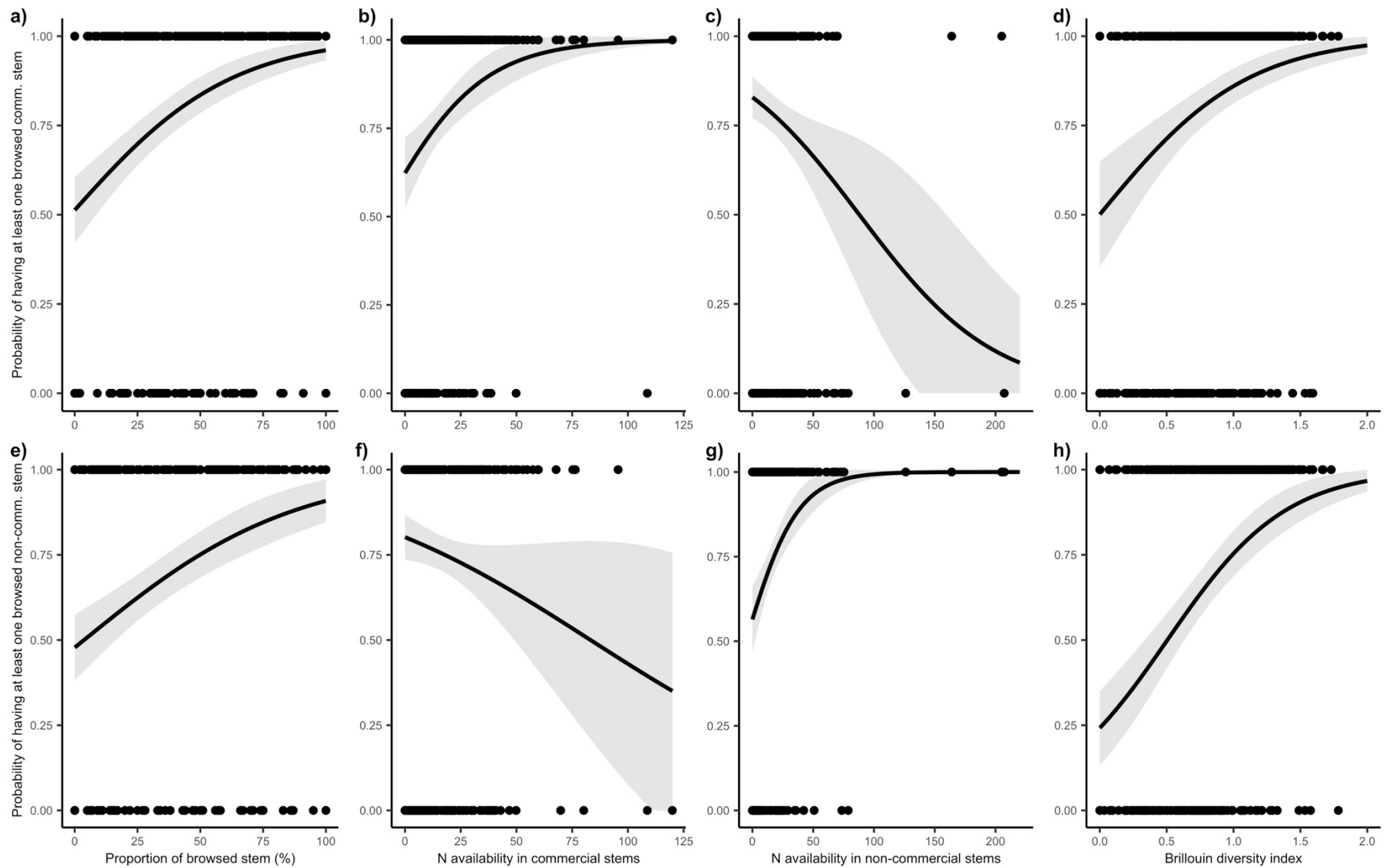


Figure 2. Fitted (points) and predicted (line) values of the probability of having at least one browsed commercial stem (a,b,c,d) or at least one browsed non-commercial stem (e,f,g,h) in for all significant relationships using multiple logistic regression. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value

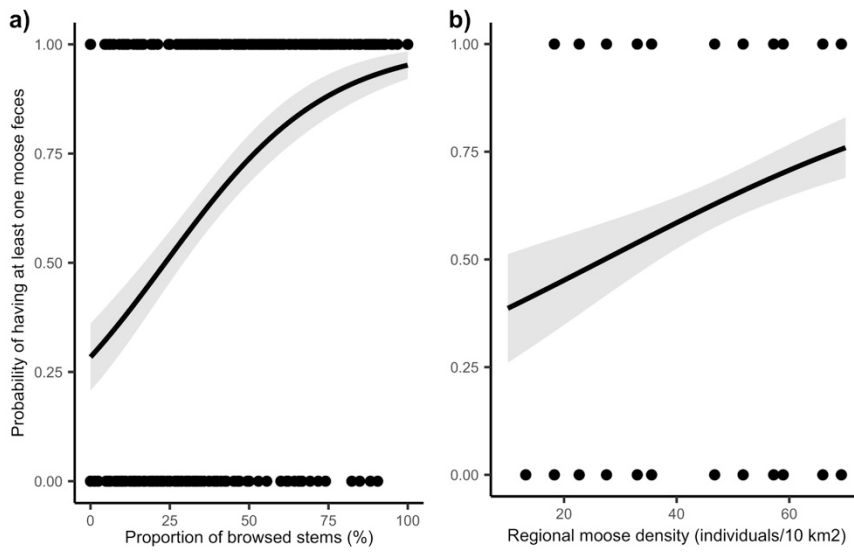


Figure 3. Fitted (points) and predicted (line) values of the probability of having at least one moose feces (a,b) in for all significant relationships using multiple logistic regression. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value

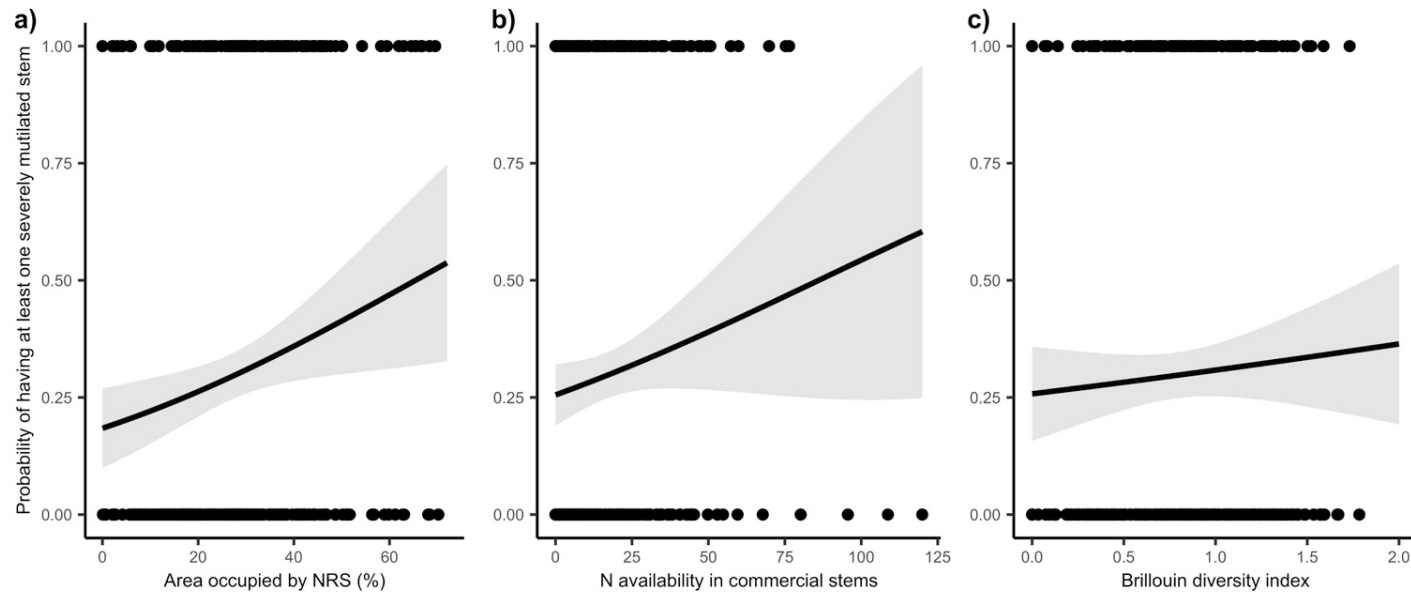
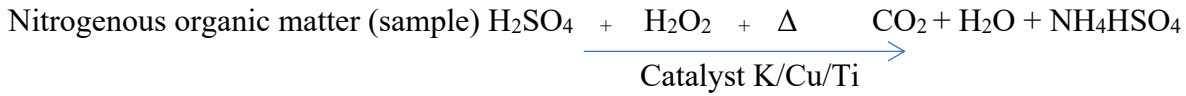


Figure 4. Fitted (points) and predicted (line) values of the probability of having at least one severely mutilated commercial stem in for all significant relationships using multiple logistic regression. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value

Table A.1 Reactions and calculation details of the Kjeldahl determination method for organic nitrogen**Reactions:****Reaction 1 (Digestion)****Reaction 2 (Distillation)****Reaction 3 (Titration)****Calculation:**

$$\% \text{ N} = \frac{(V_{\text{spl.}} - V_{\text{blank}}) \times c_{\text{HCl}} \times 14,007}{m \times 10}$$

% N is the percentage of organic nitrogen in the sample

$V_{\text{spl.}}$ is the volume of chlorhydric acid used for the titration of the sample (mL);

V_{blank} is the volume of chlorhydric acid used for the titration of a blank sample of reactive (mL);

c_{HCl} is the concentration of the chlorhydric acid solution (mol/L);

14,007 is the mass of one mole of nitrogen (g/mol);

m is the mass of the sample (g);

10 is the factor used to convert mg/g in % (10 mg/g in 1%).

Source: Gauthier, 2018, Université du Québec à Rimouski

Table A.2 Ecological value of 10 different stand types in the boreal forest for moose, based on food and cover availability

Stand type ^a	Age-class (years) ^a	Browse availability (stems/ha) ^b	Basal area of coniferous trees (m ² /ha)	Food value ^c	Between-stands edge value ^d
Deciduous with shade-intolerant trees ^e (Di50)	≥ 30	4 528 ± 1 279	4.9±1.9	0.50	-
Mixed with shade-intolerant deciduous trees (Mi30)	30	5 250 ± 1 221	10.3±1.3	0.50	-
Mixed with shade-intolerant deciduous trees ^f (Mi50)	≥ 50	3 803 ± 649	13.2±1.4	0.40	Cover
Deciduous with shade-tolerant trees ^g (Dt50)	≥ 50	13 923 ± 2 257	3.7±1.0	1.00	Food
Mixed with shade-tolerant deciduous trees (Mt50)	≥ 50	10 432 ± 1 239	7.4±0.9	0.50	Food
Deciduous or mixed in regeneration, recently disturbed stands (insect outbreak, windthrow, etc.; Mi10)	10	10 097 ± 824	2.4±0.6	1.00	Food
Coniferous in regeneration (C10)	10	3 161 ± 1 172	2.6±0.7	0.30	-
Coniferous with balsam fir or white spruce (CF30)	≥ 30	1 589 ± 295	16.5±0.9	0.15	Cover
Coniferous without balsam fir (e.g., black spruce, tamarack etc.; CS 30)	≥ 30	433 ± 200	19.4±1.8	0.05	Cover
Unproductive areas (bogs, fens, alder stands) (IMP)	-	na	na	0.10	-

Note: Browse availability and basal area of coniferous trees were measured in field surveys (Dussault *et al.*, 2001b).

^aAccording to forest maps published by the ministère des Ressources naturelles du Québec (2000). B

^bIncludes only deciduous tree and shrub species known to be consumed by moose (*Betula* spp., *Populus* spp., *Prunus* spp., *Acer* spp., *Viburnum* spp., beaked hazelnut (*Corylus cornuta* Marsh.), *Sorbus* spp., *Salix* spp.).

^cStands with ≥10 000 stems of deciduous browse per hectare supported the highest food availability and were given a food value of 1.0; the food value for other stands was deemed to be proportional to browse availability.

^dFood: ≥10 000 stems of browse/ha; cover: basal area of coniferous trees ≥13 m²/ha.

^eMostly white birch, *Populus* spp., and *Prunus* spp.

^fStand type Mi50 contained medium availability of both food and cover and so was considered to provide a cover/food edge at a very fine scale (within stand). Food availability in that stand type, however, was much lower than in prime food stands (Mi10, Dt50, and Mt50), which explains why it was considered to provide only cover when between-stands cover/food edge was assessed.

^gMostly yellow birch and *Acer* spp.

Source: Dussault *et al.*, 2006, *Can. J. For. Res.*

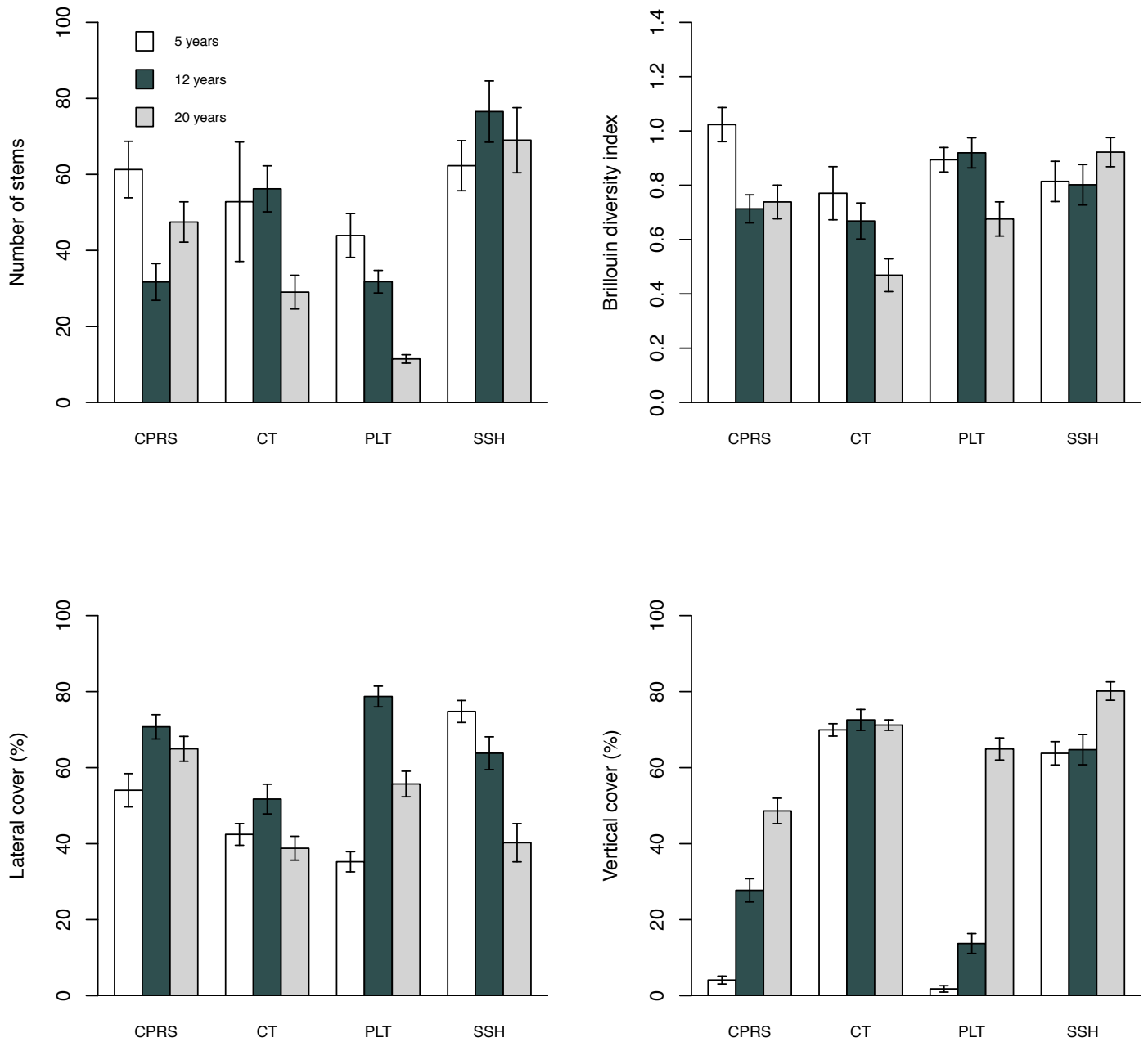


Figure A.1 Mean values (\pm s.d.) of different proxies of habitat suitability in relation to treatment types (i.e. cutting while protecting regeneration and soil; commercial thinning; plantation; single-tree selection harvesting) and time since disturbance

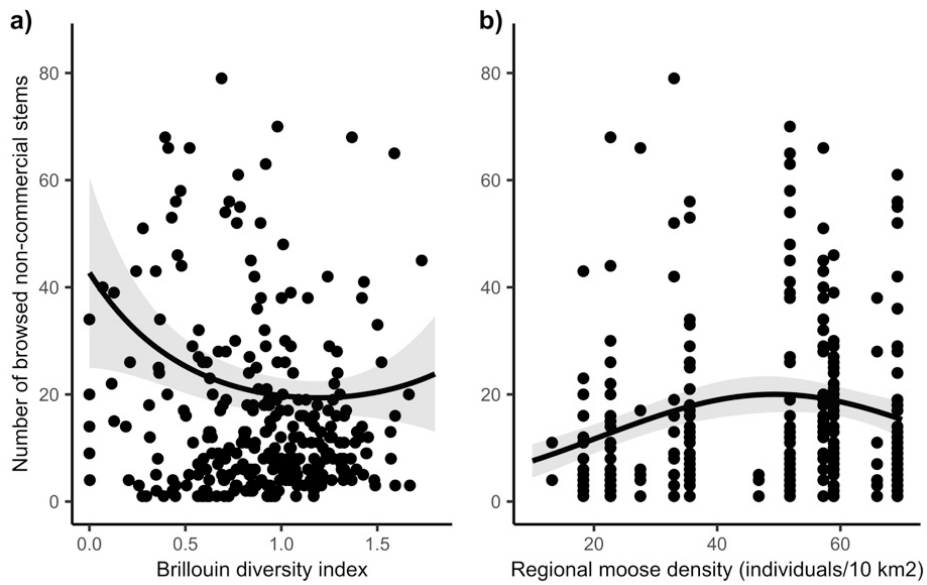


Figure A.2 Predicted (line) and observed (points) number of browsed non-commercial stems for all significant quadratic relationships. Predicted values were obtained within the observed interval of each variable of interest on the x-axis whereas other independent variables were given their respective mean value

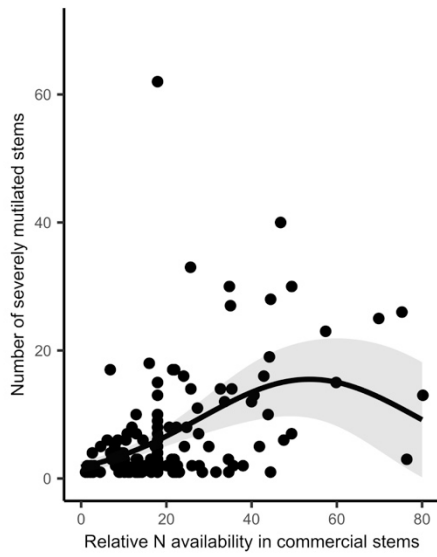


Figure A.3 Predicted (line) and observed (points) number of severely mutilated commercial stems for a significant quadratic relationship. Predicted values were obtained within the observed interval of the variable of interest on the x -axis whereas other independent variables were given their respective mean value

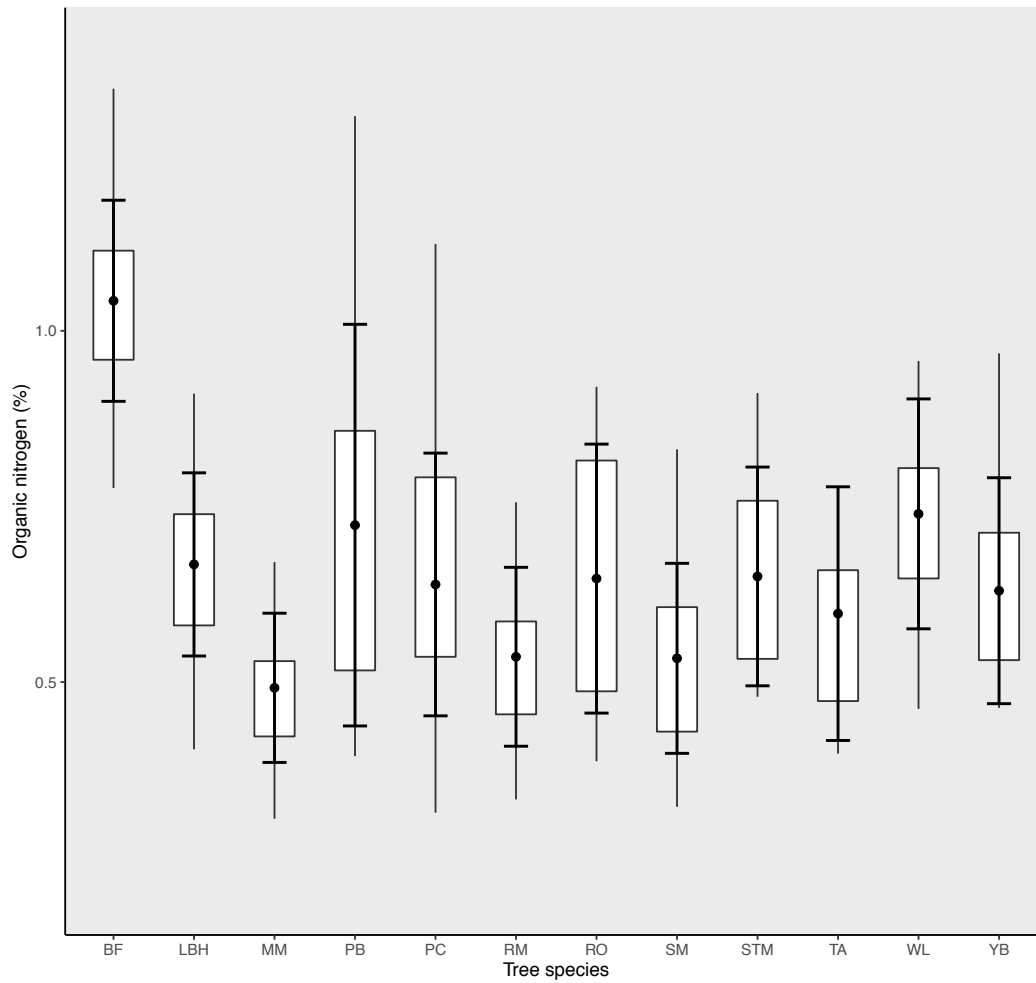


Figure A.4 Mean organic nitrogen (%) (\pm s.d.) in tree species commonly browsed by moose in our study area. In order: balsam fir, long-beaked hazelnut, mountain maple, paper birch, pin cherry, red maple, red-osier, sugar maple, striped maple, trembling aspen, willow *sp.* and yellow birch

CONCLUSION GÉNÉRALE

Retour sur le contexte de l'étude

En forêt boréale et mixte tempérée, l'aménagement forestier est la plus importante des perturbations anthropiques affectant les forêts, induisant d'importantes modifications de structure et de composition (McRae *et al.*, 2001; Boucher *et al.*, 2009; Cyr *et al.*, 2009; Lindenmayer *et al.*, 2012). La perte, la fragmentation et l'altération d'habitats fauniques sont des processus intimement liés à l'exploitation des forêts (Fahrig, 2001, 2003; Courbin *et al.*, 2014). Pour plusieurs espèces fauniques, les modifications d'habitats générées par l'aménagement forestier (p. ex. modifications de la disponibilité de certains habitats) induisent des changements démographiques, d'abondance et de distribution spatiale des individus (Millington *et al.*, 2010; Leclerc *et al.*, 2012; Franklin *et al.*, 2016) qui s'avèrent variables selon l'espèce (St-Laurent *et al.*, 2007, 2008) puisque la perception de l'environnement diffère entre elles (Hall *et al.*, 1997). Il est aussi possible d'observer des variations des réponses aux perturbations qui résultent de l'aménagement forestier au sein des populations d'une même espèce à travers son aire de répartition (Nikula *et al.*, 2019, 2020). C'est le cas pour l'orignal (*Alces americanus*), un cervidé généraliste qui bénéficie des parterres de coupes en régénération en raison de l'abondance de jeunes pousses qu'on y retrouve (Potvin *et al.*, 2005; Wam *et al.*, 2010; Bjørneraas *et al.*, 2011; Mumma *et al.*, 2021).

Un orignal nécessite quotidiennement une grande quantité de ressources diversifiées pouvant atteindre jusqu'à 5% de son poids en masse sèche pour combler ses différents besoins nutritifs (Schwartz *et al.*, 1984; Renecker et Hudson, 1985). Bien que la disponibilité de la nourriture soit importante, la diversité des aliments consommés par les cervidés est d'autant plus importante en raison de la faible teneur en nutriments et de la faible digestibilité de la végétation en général (Hjeljord *et al.*, 1982; Wiggins *et al.*, 2006; Shipley, 2010). Ces facteurs, dont l'influence est souvent modulée par l'aménagement forestier (entre autres), jouent un rôle prépondérant dans la dynamique des populations d'originaux (Wam *et al.*,

2010; Milner *et al.*, 2013). L'augmentation marquée de la disponibilité, la diversité et la richesse nutritive des ressources alimentaires retrouvées dans les parterres de coupe après quelques années favorise la croissance des populations (Wam *et al.*, 2010; Bjorneraas *et al.*, 2011; Mumma *et al.*, 2021). Dans plusieurs régions du globe où l'aménagement forestier est intensif, on peut observer une croissance variable des populations d'orignaux (Wam *et al.*, 2010; Schremp *et al.*, 2019). Or, toutes les interventions forestières n'ont pas le même effet sur la croissance des populations d'orignaux, les pratiques pouvant s'avérer très variées, adaptées au contexte régional (p. ex. objectif de gestion, essence dominante) et en constante évolution dans l'aire de répartition holarctique de l'orignal (Andreozzi *et al.*, 2016; Nikula *et al.*, 2019; Nikula *et al.*, 2020). Les conditions d'habitats résultantes peuvent varier entre les divers types de traitements sylvicoles et ultimement influencer différemment le comportement et la démographie de l'orignal. De plus, la dynamique d'une population d'orignaux est en grande partie lié à la présence de prédateurs (p. ex. loup gris, *Canis lupus*; Messier et Crête, 1985; l'ours noir, *Ursus americanus*, Boutin, 1992) dont l'abondance et la diversité peuvent varier spatialement.

Étudier l'orignal à haute densité : le cas de l'est du Québec

Les régions retrouvées au sud du fleuve Saint-Laurent hébergent les plus importantes densités d'orignaux au Québec (Lefort et Massé, 2015). C'est entre autres le cas du Bas-Saint-Laurent, où l'aménagement forestier intensif (Gagnon *et al.*, 2018) et des stratégies de gestion conservatrices (Lefort et Massé, 2015) combinés à des perturbations naturelles importantes (Boulanger & Arseneault 2004) ainsi qu'à l'absence du principal prédateur de l'orignal, le loup gris (*Canis lupus*), ont permis un accroissement marqué du nombre d'orignaux sur le territoire (Villemure et Jolicoeur, 2004; Lefort et Massé, 2015). Malgré que cette abondance ait favorisé l'industrie florissante de la chasse sportive dans la région, l'importante pression de broutement exercée par les orignaux sur la régénération forestière préoccupe les gestionnaires de l'industrie forestière (Gagné *et al.*, 2020). Le surbroutement de la végétation par l'orignal influence la trajectoire successionnelle d'un peuplement en régénération (De Vriendt *et al.*, 2020a) en plus d'affecter la qualité des tiges commerciales

en régénération (Bergeron *et al.*, 2011; Andreozzi *et al.*, 2014; Wallgren *et al.*, 2014; Melin *et al.*, 2016). Ultimement, des pertes socio-économiques peuvent s'ensuivre tel qu'observé dans plusieurs régions du globe où de fortes densités d'originaux sont observées (p. ex. la Suède, la Finlande, certains états américains voisins du Québec comme le New Hampshire et le Maine; Bergeron *et al.*, 2011; Andreozzi *et al.*, 2014; Angelstam *et al.*, 2018; Berger, 2018; Franklin *et al.*, 2020). C'est dans une optique d'orienter les pratiques d'aménagement forestier et cynégétique que la présente étude s'est intéressée aux variations du taux de broutement dans les parterres de coupe issus de différents traitements sylvicoles, permettant d'identifier les facteurs clés influençant la vulnérabilité de la régénération face à l'original.

Rappel des objectifs et des principaux résultats

L'objectif principal de cette étude était donc de mieux comprendre les interactions entre l'original et la régénération forestière, afin d'orienter les pratiques forestières et cynégétiques conjointement dans un optique de gestion intégrée des ressources. Notre étude a pris place dans un contexte unique au Canada, une forte densité d'originaux et l'absence du loup gris, le principal prédateur naturel de l'original. Cet objectif se divisait en deux sous-objectifs complémentaires. Dans un premier temps, nous souhaitions évaluer l'effet de divers traitements sylvicoles communément retrouvés au Bas-Saint-Laurent, ainsi que du temps depuis l'intervention, sur l'utilisation des ressources et les dommages à la régénération forestière causés par l'original. Dans un deuxième temps, nous souhaitions évaluer l'importance de différentes variables indicatrices de la qualité d'habitat à l'échelle locale et du paysage sur l'utilisation des ressources par l'original et sur les dommages infligés à la régénération forestière.

En lien avec ces deux sous-objectifs, nos inventaires ont permis de mesurer la proportion de tiges broutées par essence commerciale ainsi que la proportion de ces tiges ayant subi des dommages sévères. Malgré que pour la régénération d'intérêt commercial, la proportion de tiges ayant au moins une marque de brout variait entre 40% et 50%, la proportion de tiges qui était sévèrement mutilées (>50% des ramilles broutées) était beaucoup plus faible (entre 5% et 25%) pour ces mêmes essences. La situation actuelle est comparable

à celle d'autres régions avec des densités d'orignaux comparables, c.-à-d. que les dommages sévères à la régénération n'affectent généralement qu'un pourcentage faible à modéré des tiges retrouvées dans les parterres de coupes (Bergeron *et al.*, 2011; Nevalainen *et al.*, 2016).

Les dommages sévères répertoriés n'étaient pas distribués de manière uniforme entre les répliquats, mais davantage concentrés dans certains sites, un phénomène observé dans d'autres études sur le sujet (Bergeron *et al.*, 2011; Nevalainen *et al.*, 2016). Il est plausible que les peuplements sévèrement mutilés soient associés à des aires d'hivernage dans lesquelles un nombre important d'individus exerce une forte pression de broutement durant l'hiver. La qualité de l'habitat d'hiver est fortement associée à la disponibilité des ressources dans une région comme le Bas-Saint-Laurent où le risque de prédation est très faible en absence de loup gris (van Beest *et al.*, 2010; Månsson *et al.*, 2012). Nos résultats ont d'ailleurs permis d'identifier l'agrégation de parterres de coupes en régénération naturelle comme un facteur influençant l'occurrence de tiges commerciales sévèrement mutilés. Ce résultat supporte l'hypothèse proposée par Dussault *et al.* (2005a) et Leblond *et al.*, (2010) qui rapportent que l'augmentation de la disponibilité d'habitats riches en nourriture (p. ex. parterre de coupes) induit une réduction des mouvements et de la taille du domaine vital des orignaux en hiver.

À ce titre, nos analyses ont permis d'identifier que certaines métriques telles que la diversité en essence et la disponibilité en azote influençaient grandement le broutement de l'orignal. Favoriser la disponibilité de ressources diversifiées et de grande qualité nutritionnelle est une stratégie proposée par plusieurs auteurs afin de réduire la pression de broutement sur les espèces cibles (Milligan et Koricheva, 2013; Milner *et al.*, 2013; Herfindal *et al.*, 2015). La disponibilité et la qualité des ressources sont deux facteurs modulés par les pratiques d'aménagement forestier qui ont davantage d'influence sur la dynamique des populations d'orignaux (Milner *et al.*, 2013; Schremp *et al.*, 2019).

À l'inverse de nos prédictions, nos résultats n'ont pas permis d'identifier la densité relative d'orignaux comme un facteur influençant le broutement et les dommages à la régénération. En toute logique, un grand nombre d'individus exerceront une pression de

broutement plus forte qu'une population de moindre taille (Edenius *et al.*, 2002; Heikkilä *et al.*, 2003, Pfeffer *et al.*, 2021). Bien que la densité soit considérée élevée sur l'ensemble du territoire bas-laurentien, notre dispositif d'échantillonnage couvre un vaste gradient de densité relative d'orignaux (13 à 69 orignaux/10 km²). Nos résultats suggèrent que malgré une densité élevée, les parterres de coupes ne subissent pas la même utilisation par l'orignal en fonction de leurs caractéristiques structurelles et compositionnelles qui jouent un rôle davantage important dans l'explication des variations de l'utilisation des ressources par l'orignal.

Contributions appliquées et théoriques

D'un point de vue appliqué, nos résultats ont permis de dresser un portrait actualisé de l'utilisation de la régénération par l'orignal dans les parterres de coupes du Bas-Saint-Laurent, représentatifs, de manière plus générale, des interactions orignal – régénération au sud du fleuve Saint-Laurent, dans l'est du Québec. Ceci dit, ces résultats mettent en lumière l'importance à accorder à la composition de l'habitat à l'échelle du paysage lors de la planification forestière (p. ex. distribution des coupes, plantations, etc.) dans l'optique de limiter la vulnérabilité des parterres de coupes au broutement sévère. Nos résultats soulignent l'importance de planifier *a priori* des objectifs clairs de régénération et de qualité d'habitat souhaité, tel que proposé par Mumma *et al.*, (2021), un principe de base en gestion intégrée des ressources (Maier et Winkel, 2017). Selon nos analyses, les caractéristiques post-traitement à favoriser pour l'orignal sont la disponibilité, la qualité et la diversité en essences des tiges en régénération. Afin d'assurer la gestion durable des ressources de la forêt, il est toutefois important de prendre en considération la dynamique forestière, qui est largement modulée par la présence d'une forte densité d'orignaux (De Vriendt *et al.*, 2020a), ainsi que la dynamique régionale des populations d'orignaux à long terme.

Notre étude a permis de mettre en évidence les patrons d'utilisation des ressources par l'orignal dans le contexte particulier des fortes densités d'orignaux retrouvées en absence de loup gris (Villemure et Jolicoeur, 2004; Lefort et Massé, 2015). Nos résultats soulignent l'importance d'étudier l'influence de la distribution et de la composition des ressources sur

le comportement de broutement des orignaux utilisant une approche multiéchelle (Dussault *et al.*, 2005a, 2006; Herfindal *et al.*, 2009). Il est intéressant d'observer que tant à l'échelle locale que du paysage, certaines métriques influençaient le broutement de l'orignal, une observation également faite par Leblond *et al.*, (2015). Nos résultats ont toutefois montré que la diversité des ressources expliquait une bonne part de la variation dans l'utilisation des ressources par l'orignal, ce qui était peu appuyé empiriquement auparavant (mais voir Mumma *et al.*, 2021, dans une étude réalisée sur l'orignal en Colombie-Britannique). En effet, une grande majorité d'études ont principalement utilisé la disponibilité des ressources (p. ex. le nombre ou la densité de tiges) pour expliquer les variations dans les comportements de quête alimentaire ou de broutement de l'orignal (Dussault *et al.*, 2005a; Wam *et al.*, 2010; Bjorneraas *et al.*, 2011; Bjorneraas *et al.*, 2012; Leblond *et al.*, 2015). Cependant, nos résultats ont mis en évidence l'importance de la diversité du régime alimentaire chez l'orignal afin de combler leurs besoins nutritifs, une observation également faite par Kowalczyk *et al.*, (2019) lors d'une étude sur le bison européen (*Bison bonasus*).

L'un des aspects novateurs de notre étude est l'importance accordée à la disponibilité relative en azote dans la régénération comme facteur influençant l'écologie alimentaire chez l'orignal. Nos résultats ont permis d'identifier la disponibilité relative en azote dans les tiges comme étant un facteur déterminant des variations du broutement dans les parterres en régénération. Il est très intéressant d'observer que la disponibilité en azote dans les tiges commerciales augmentait la probabilité que ces tiges soient broutées, mais que la disponibilité en azote dans les tiges non commerciales, dans une même parcelle, diminuait cette probabilité. Autrement dit, la qualité des tiges, commerciales ou non, semble jouer un rôle prépondérant dans l'orientation du broutement exercé par l'orignal vers une ressource ou une autre. Cependant, peu d'étude ont pris en considération cette variable dans l'étude des pressions exercées par l'orignal sur la végétation, et encore moins en milieu naturel, malgré son importance démontrée en captivité pour plusieurs espèces de cerfs (McArthur *et al.*, 1993). Par conséquent, nos résultats ouvrent de nouvelles avenues de recherche en ce qui a trait à l'influence des métabolites secondaires et de la composition chimique des plantes sur l'écologie alimentaire de l'orignal.

Par ailleurs, notre étude a permis de mettre en lumière qu'il est plus difficile de prédire l'intensité que l'occurrence du brout dans un secteur précis. Effectivement, la qualité prédictive (c.-à-d. AUC et R^2) de nos modèles relatifs à l'occurrence de brout et de dommages sévères était très forte comparativement à la qualité des modèles expliquant la variabilité dans l'intensité du brout. Il est très intéressant de voir que l'original sélectionne des parcelles d'alimentation basées sur la quantité, la qualité et la diversité des ressources, mais que ces variables ne semblent pas influencer de manière importante l'intensité du brout. Nos résultats ont permis de montrer que l'intensité du brout des tiges commerciales ou non (c.-à-d. nombre de tiges) est principalement expliquée par la proportion de brout sur les essences compagnes (c.-à-d. un effet associationnel : *lib. associational effect*; Herfindal *et al.*, 2015). Cette hypothèse est supportée par d'autres études qui ont montré que la présence de ressources alternatives augmentait le temps passé dans une parcelle et, conséquemment, le broutement des essences préférentielles, en plus de diminuer la sélectivité chez l'original (Rautio *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2010; Milligan et Koricheva, 2013).

D'un point de vue théorique, notre étude a permis d'approfondir les connaissances sur les relations plantes-herbivores en milieux naturels, une facette de l'écologie dont la compréhension est à parfaire. Notre étude a permis de mettre en évidence que les relations plantes-herbivores sont non seulement influencées par les caractéristiques du milieu physique local (p. ex. abondance et composition des ressources), mais aussi par les caractéristiques à l'échelle de l'habitat (p. ex. distribution des ressources). Nous avons mis en évidence que la diversité de plantes peut être davantage importante que la quantité pour la sélection alimentaire chez un herbivore généraliste. Bien qu'il soit connu que la diversité de la végétation modifie les assemblages d'herbivores (Welti *et al.*, 2017), peu d'études ont porté sur l'effet de la diversité des plantes sur une relation primaire telle que la sélection alimentaire. Nos résultats ont aussi permis de renforcer l'hypothèse voulant que certains micronutriments tel que l'azote jouent un rôle important dans la sélection alimentaire chez les herbivores, une hypothèse rarement testée sur des espèces sauvages évoluant en milieu naturel. Il est donc possible de croire que d'autres métabolites secondaires (p. ex. tannins, calcium et phosphore) des plantes puissent influencer les relations plantes-herbivores de la

sorte. Ces résultats ouvrent de nouvelles avenues de recherche quant au rôle de la diversité chimique des plantes non seulement à l'échelle de l'individu, mais aussi à l'échelle de la communauté.

Limite de l'étude

Dans le cadre de notre étude, 88 parterres de coupes couvrant 12 combinaisons de traitements sylvicoles et de temps écoulé après intervention ont été échantillonnés. Bien que cet échantillon puisse être représentatif de la variabilité retrouvée dans notre aire d'étude, nos résultats ont mis en évidence l'importante variabilité entre les réplicats d'un même traitement tant en termes d'occurrence et d'intensité de broutement que de caractéristiques structurelles, compositionnelles et paysagères de l'habitat. Cette situation a été observée par d'autres auteurs lors d'études compagnes (St-Laurent *et al.*, 2007; Leblond *et al.*, 2015). L'ajout d'une variable indépendante telle que l'indice de qualité de station (IQS), qui illustre la productivité des peuplements forestiers équiens (Laflèche *et al.*, 2013), pourrait potentiellement contribuer à expliquer encore davantage cette variabilité inter-réplicats. De plus, échantillonner davantage de réplicats par combinaison de traitement permettrait de mieux cerner la variabilité et d'augmenter la puissance des analyses. Notre aire d'étude s'étendant sur une vaste superficie (~5000 km²) et couvrant un important gradient de densité d'originaux n'a toutefois pu contrebalancer le fait que la distribution des réplicats de certaines combinaisons, bien qu'aléatoire, pouvait être parfois concentrée dans un même secteur. Nous avons toutefois tenté de contrer ce problème potentiel en intégrant des coordonnées principales de matrices de voisinage (de l'anglais *principal coordinates of neighbour matrices*; Borcard et Legendre, 2002) dans nos modèles de régression.

Nos résultats ont mis en évidence que le temps écoulé depuis l'intervention (5, 12 et 20 ans) n'avait aucun effet sur l'ensemble des variables dépendantes testées. Dans une étude subséquente, il serait toutefois intéressant et potentiellement informatif d'évaluer l'effet du temps depuis l'intervention en tant que variable continue plutôt qu'en facteur, et ce afin de mieux discerner et identifier l'existence de seuils potentiels.

Bien que la méthode d'estimation des densités d'espèces fauniques à l'aide de caméra automatisée (Rowcliffe *et al.*, 2008; Pettigrew *et al.*, 2021) soit robuste et fiable, elle demeure toutefois en évolution constante. Nous avons utilisé des estimations de densités obtenues à partir d'un inventaire réalisé en été afin de valider l'influence potentielle de celle-ci sur la proportion de brout d'hiver exercé par l'orignal dans les mois précédents. Sachant que la distribution hivernale des orignaux est différente de la distribution estivale (Franzmann et Schwartz, 2007; Månsson *et al.*, 2012), ceci peut représenter une source de biais faible, mais réelle, bien qu'il eût été très difficile de réaliser un inventaire par caméra automatisée en hiver. Néanmoins, nos estimations de densités régionales d'orignaux réalisées en été étaient fortement corrélées avec les données d'inventaires aériens (en hiver) les plus récentes du MFFP. Il importe toutefois de demeurer prudent quant aux conclusions tirées en lien avec les densités *absolues* d'orignaux, qui dans notre cas s'avèrent davantage des densités relatives. L'utilisation d'estimations de densités à une si vaste échelle peut potentiellement niveler l'effet de cette variable en ne considérant pas les variations de densités à fine échelle (Edenius *et al.*, 2015). Cependant, d'autres auteurs ont obtenu des résultats comparables en ce qui a trait à l'influence de la densité d'orignaux sur les dommages à la régénération forestière en utilisant des estimations à échelle encore plus vaste que dans notre étude (Nikula *et al.*, 2020).

Conclusions et perspectives

L'aménagement forestier intensif des forêts bas-laurentiennes et la croissance constante du cheptel d'orignaux dans la région nécessitent une stratégie de gestion intégrée des ressources et d'utilisation du territoire permettant de limiter les conflits entre les activités d'exploitation de ces deux ressources (Lefort et Massé, 2015; Gagnon *et al.*, 2018). Notre étude a permis de mettre en lumière l'importance de plusieurs caractéristiques d'habitat post-traitement et ce, à diverses échelles, afin de mieux comprendre les variations d'utilisation des tiges d'essences commerciales et non commerciales par l'orignal dans divers parterres en régénération. Pour la planification forestière, nos résultats soulignent l'importance de cibler davantage l'obtention de certaines caractéristiques post-traitement plutôt que s'en tenir à l'application de prescriptions de traitements visant l'optimisation du volume récolté, et ce,

au profit d'une stratégie de gestion des dommages causés par l'orignal qui s'avèrerait mieux adaptée, plus conciliante face aux objectifs cynégétiques, et favoriserait le maintien d'habitats de qualité pour l'orignal. Il n'en demeure pas moins nécessaire d'évaluer l'effet d'un changement d'objectif sylvicole sur le scénario sylvicole en tant que tel afin de concilier la gestion et l'utilisation de ces deux ressources.

Ceci dit, peu d'études se sont intéressées d'une part à la diminution de la qualité du bois qui résulte d'une forte pression de broutement, et d'autre part à estimer la valeur des pertes socio-économiques que l'orignal peut réellement engendrer. Il serait intéressant de déterminer un seuil de broutement (ou de mutilation) au-delà duquel la qualité des tiges d'un peuplement en régénération atteint un niveau qui engendre des pertes significatives. Une méthode de classification intégrant non seulement l'intensité du broutement mais aussi les déformations et les blessures causées par le broutement, telle que développée par Nevalainen *et al.*, (2016) pour évaluer les dommages causés par la sous-espèce européenne d'orignal (*Alces alces*) en Finlande, pourrait être une avenue de recherche intéressante. Cependant, il importerait de comparer ces données avec une évaluation de la qualité des tiges lorsqu'elles auront atteint un diamètre commercial. Ainsi, il nous serait possible de chiffrer la valeur réelle des dommages causés par le broutement de l'orignal dans les peuplements à maturité le cas échéant.

Finalement, notre étude a contribué à l'amélioration de notre compréhension de l'influence de la composition chimique des plantes sur l'utilisation des ressources par l'orignal, une avenue de recherche peu étudiée à notre connaissance. Il serait pertinent d'évaluer l'effet d'une variété de nutriments essentiels à l'orignal tels que le phosphore, le calcium, le sodium et le potassium (Robbins, 1993; Franzmann et Schwartz, 2007) sur l'utilisation faite par ce cervidé des ressources qui lui sont disponibles. Pour faire suite à nos résultats, il serait aussi intéressant d'évaluer l'influence de l'azote à une échelle plus fine que la placette. À titre d'exemple, McArthur *et al.*, (1993) ont observé, chez deux espèces de cerfs maintenus en captivité, que les individus sélectionnaient les items alimentaires en fonction de leur qualité (p. ex. concentration azote, énergie et protéine digestible). Il est donc

plausible de croire que l'azote pourrait guider la sélection alimentaire chez des herbivores sauvages.

En conclusion, notre étude a non seulement permis d'approfondir les connaissances sur l'utilisation des ressources par l'orignal à haute densité en l'absence de loup gris, mais également de mettre en lumière le rôle clé des variables à fine échelle sur les variations de l'utilisation des ressources et des dommages causés par l'orignal. Elle offre une nouvelle vision ainsi que de nouveaux horizons de recherche en ce qui a trait à l'écologie et à la réponse aux perturbations de l'orignal.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aggestam, F., Konczal, A., Sotirov, M., Wallin, I., Paillet, Y., Spinelli, R., Lindner, M., Derks, J., Hanewinkel, M. & Winkel, G. 2020. Can nature conservation and wood production be reconciled in managed forest? A review of driving factors for integrated forest management in Europe. *J. Env. Manag.* **268**: 110670.
- Anderson, M., McLellan, B.N. & Serrouya, R. 2017. Moose response to high-elevation forestry: Implications for apparent competition with endangered caribou. *J. Wild. Manag.* **82** (2): 299–309.
- Andreozzi, H. A., Pekins, P. J. & Langlais, M. L. 2014. Impact of moose browsing on forest regeneration in northeast Vermont. *Alces* **50** (0): 67–79.
- Andreozzi, H.A., Pekins, P.J. & Kantar, L.E. 2016. Using aerial survey observations to identify winter habitat use of moose in northern Maine. *Alces* **52**: 41–53.
- Angelstam, P., Pedersen, S., Manton, M. 2018. Macroecological Research in Boreal Forest Reveals the Effects of Moose on Economically and Ecologically Important Tree Species. *Lesnoy zhurnal* **4**: 9–18.
- Barboza, P.S., Parker, K.L. & Hume, I.D. 2009. Integrative Wildlife Nutrition, 1^{er} éd., Springer. New York, 342 p.
- Barrette, M., Leblanc, M., Thiffault, N., Paquette, A., Lavoie, L., Bélanger, L., Bujold, F., Côté, L., Lamoureux, J., Schneider, R., Tremblay, J.-P., Côté, S., Boucher, Y. & Deshaies, M.-E. 2014. Issues and solutions for intensive plantation silviculture in a context of ecosystem management. *For. Chron.* **90** (6): 748–762.
- Baskent, E. Z. 2018. A review of the development of the multiple use forest management planning concept. *Inter. For. Rev.* **20** (3): 296–313.
- Berger, V. 2018. Successional dynamics in boreal forests: What is the impact of moose browsing and which pathways are preferred by landowners? Mémoire de maîtrise, Norwegian University of Science and Technology, Trondheim, 68p.
- Bergeron, D.H., Pekins, P.J., Jones, H.F. & Leak, W.B. 2011. Moose Browsing and Forest Regeneration : a Case Study. *Alces* **47**: 39–51.
- Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B.G., Junninen, K., Muller, J., Sandstrom, J., Lohmus, A. & Macdonald, E. 2018. Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Env. Evid.* **7**: 1–32.

- Bergqvist, G., Wallgren, M., Jernelid, H. & Bergström, R. 2018. Forage availability and moose winter browsing in forest landscapes. *For. Ecol. Manag.* **419-420**: 170–178.
- Bjørneraas, K., Herfindal, I., Solberg, E. J., Saether, B.-E., van Moorter, B. & Rolandsen, C. M. 2012. Habitat quality influences population distribution, individual, space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia* **68**: 231–243.
- Bjørneraas, K., Solberg, E.J., Herfindal, I., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Tremblay, J.-P., Skarpe, C., Sæther, B.-E., Eriksen, R. & Astrup, R. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wild. Biol.* **17**: 44–54.
- Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* **153**: 51–68.
- Boulanger, Y. & Arseneault, D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Can. J. For. Res.* **34**: 1035–1043.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L. & Blais, L. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in eastern Canada. *Land. Ecol.* **24**: 171–184.
- Boucher, Y., Perreault-Hébert, M., Fournier, R., Drapeau, P. & Auger, I. 2017. Cumulative pattern of logging and fire (1940-2009): consequences on the structure of the eastern Canadian boreal forest. *Land. Ecol.* **32**: 361–375.
- Boutin, S. 1992. Predation and moose population dynamics: a critique. *J. Wild. Manag.* **56** (1): 116–127.
- Bragazza, L., Parisod, J., Buttler, A. & Bardgett, R.D. 2012. Biogeochemical plant-soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nat. Clim. Chan.* **3**: 273–277.
- Carey, J.B., Johnson, M.L. 1995. Small mammals in managed, naturally young- and old-growth forests. *Ecol. Appl.* **5**: 336–352.
- Cheveau, M., Imbeau, L., Drapeau, P. & Bélanger, L. 2013. Martens space use and habitat selection in managed coniferous boreal forests of Eastern Canada. *J. Wild. Manag.* **77** (4): 749–760.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C. & Courtois, R. 2014. Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf-caribou-moose system. *Ecol. Monog.* **84** (2): 265–285.
- Courtois, R., Dussault, C., Potvin, F. & Daigle, G. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscape. *Alces* **38**: 177–192.

- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. & Carcaillet, C. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Front. Ecol. Environ.* **7** (10): 519–524
- Daigle, P. 2010. A summary of the environmental impacts of roads, management responses, and research gaps : A literature review. *BC J. Ecosys. Manag.* **10** (3):65–89.
- De Vriendt, L., Lavoie, S., Barrette, M. & Tremblay, J.-P. 2020a. From delayed succession to alternative successional trajectory : How different moose browsing pressures contribute to forest dynamics following clear-cutting. *J. Veg. Sci.* **00**: 1–11.
- De Vriendt, L., Thiffault, N., Royo, A.A., Barrette, M. & Tremblay, J.-P. 2020b. Moose browsing tends spruce plantations more efficiently than a single mechanical release. *Forests* **11**: 1138.
- Dickie, M., McNay, S.R., Sutherland, G.D., Cody, M. & Avgar, T. 2020. Corridor or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictability among large mammal predator and prey species. *J. Anim. Ecol.* **89**: 623–634.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P. & Girard, I. 2005a. Space use of moose in relation to food availability. *Can. J. Zool.* **83** (11): 1431–1437.
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L. & Jolicoeur, H. 2005b. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* **28**: 619–628.
- Dussault, C., Courtois, R. & Ouellet, J.-P. 2006. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Can. J. For. Res.* **36** (5): 1097–1107.
- Edenius, L., Bergman, M., Ericsson, G. & Danell, K. 2002. The role of moose as a disturbance factor in managed boreal forests. *Silva Fennica.* **36** (1): 57–67.
- Edenius, L., Månsson, J., Hjortstråle, T., Roberge, J.-M., & Ericsson, G. 2015. Browsing and damage inflicted by moose in young Scots pine stands subjected to high-stump precommercial thinning. *Scand. J. For. Res.* **30** (5): 382–387.
- Etcheverry, P., Ouellet, J.-P. & Crête, M. 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Can. J. For. Res.* **35**: 3813–2822.
- Etheridge, D. A., MacLean, D. A., Wagner, R. G. & Wilson, J. S. 2006. Effects of intensive forest management on stand and landscape characteristics in northern New Brunswick, Canada (1945-2027). *Land. Ecol.* **21** (4): 509–524.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J. Wild. Manag.* **61**: 603–610.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough?. *Biol. Conserv.* **100**: 65–74.

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**(1): 487–515.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. 2006. Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* **112**: 473 – 480.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeo.* **16**: 265–280.
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**: 570–574.
- Forest2Market, 2020. How much timber does the US harvest, and how it is used. <https://www.forest2market.com/blog/how-much-timber-does-the-us-harvest-and-how-is-it-used> (consulté le 26 juillet 2021)
- Foster, D. R., Motzkin, G. & Slater, B. 1998. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: Regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems* **1** (1): 96–119.
- Franklin, J., Serra-Diaz, J.M., Syphard, A.D., & Regan, H.M. 2016. Global change and terrestrial plant community dynamics. *Proceed. Natio. Acad. Sci.* **113** (14): 3725–3734.
- Franklin, O., Krasovskiy, A., Kraxner, F., Platov, A., Schepaschenko, D., Leduc, S. & Mattson, B. 2020. Moose or spruce: a systems analysis model for managing conflicts between moose and forestry in Sweden. *bioRxiv* 10.1101/2020.08.11.241372.
- Franzmann, A.W. & Schwartz, C.C. 2007. Ecology and Management of the North American moose, 2^e ed. University Press of Colorado, Boulder, 733 p.
- Gagné, L., Delisle-Gagnon, V., Lesmerises, F., Lavoie, L., Larocque, C., Roussel-Garneau, É. & Gagnon, L. 2020. Effets des densités d’orignaux (*Alces americanus*) sur l’intensité du brout de la régénération naturelle au Bas-Saint-Laurent. Collectif régional de développement du Bas-Saint-Laurent et ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. 43 p.
- Gagnon, L., Perreault, M., Ruel, M. & St-Hilaire, G. 2018. Sommaire du plan d’aménagement forestier intégré tactique 2018-2023, Ministère de la forêt, de la faune et des parcs, Rimouski.
- Gauthier, M. M., Barrette, M., & Tremblay, S. 2015. Commercial thinning to meet wood production objectives and develop structural heterogeneity: A case study in the spruce-fir forest, Quebec, Canada. *Forests* **6** (2): 510–532.

- Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale, 1^{er} éd., Presse de l'Université du Québec, Québec, 569 p.
- Grenon, F., Jetté, J.P. & Leblanc, M. 2010. Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec – Module 1 - Fondements et démarche de la mise en œuvre, 1^{er} éd., Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Québec, 60 p.
- Guénette, J.-S. & Villard, M.-A. 2005. Tresholds in forest bird response to habitat alteration as quantitative targets for conservation. *Conserv. Biol.* **19** (4): 1168–1180.
- Gustafsson, L., Bauhus, J., Asbeck, T., Augustynczyk, A.L.D., Basile, M., Frey, J., Gutzat, F., Hanewinkel, M., Helbach, J., Jonker, M., Knuff, A., Messier, C., Penner, J., Pyttel, P., Reif, A., Storch, F., Winiger, N., Winkel, G., Yousefpour, R. & Storch, I. 2020. Retention as an integrated biodiversity conservation approach for continuous- cover forestry in Europe. *Ambio* **49** (1): 85–97.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X., & Townhend, J.R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* **1**: e1500052.
- Hadley, A.S., & Betts, M.G. 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Curr. Land. Ecol. Repo.* **1** (2): 55–66.
- Hall, L.S., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wild. Socie. Bull.* **25**: 173–182.
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E.W., Borer, E.T. & Reich, P.B. 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science* **348** (6832): 336–339.
- Heikkilä, R. & Härkönen, S. 1996. Moose browsing in young Scots pine stands in relation to forest management. *For. Ecol. Manag.* **88**: 179–186.
- Heikkilä, R., Hokkanen, P., Kooiman, M., Ayguney N. & Bassoulet, C. 2003. The impact of moose browsing on tree species composition in Finland. *Alces* **39**: 203–214.
- Herfindal, I., Tremblay, J.-P., Hansen, B.B., Solberg, E.J., Heim, M. & Saether, B.-E. 2009. Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography* **32**: 849–859.
- Herfindal, I., Tremblay, J.-P., Hester, A.J., Land, U.S. & Wam, H.K. 2015. Associational relationships at multiple spatial scales affect forest damage by moose. *For. Ecol. Manag.* **348**: 97–107.

- Hidding, B., Tremblay, J.-P. & Côté, S.D. 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* **94** (12): 2852–2860.
- Hjeljord, O., Sundstol, F. & Haagenrud, H. 1982. The nutritional value of browse to moose. *J. Wild. Manag.* **46** (2): 333–343.
- Jetté, J.-P., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A. & Gauthier, S. 2008. Aménagement forestier écosystémique : origines et fondements. In S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Knee-shaw, H. Morin, P. Drapeau and Y. Bergeron (dir.). Aménagement écosystémique en forêt boréale. pp. 13–40. Presses de l'Université du Québec, Québec, QC.
- Jones, G.M., Keane, J.J., Gutiérrez, R.J. & Zachariah Peery, M. 2017. Declining old-forest species as a legacy of large trees lost. *Divers. Distrib.* **24**: 341–351.
- Kooijman, S. A. L. M. 2000. Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems, 2^e éd., Cambridge University Press, Amsterdam, 424 p.
- Kowalczyk, R., Wójcik, J.M., Taberlet, P., Kamiński, T., Miquel, C., Valentini, A., Craine, J.M. & Coissac, E. 2019. Foraging plasticity allows a large herbivore to persist in a sheltering forest habitat: DNA metabarcoding diet analysis of the European bison. *For. Ecol. Manag.* **44**: 117474.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sand, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecol. Lett.* **13**: 597–605.
- Lafèche, V., Bernier, S., Saucier, J.-P. & Gagné, C. 2013. Indices de qualité de station des principales essences commerciales en fonction des types écologiques du Québec méridional. Québec, Ministère des Ressources Naturelles, Direction des inventaires forestiers, 115 p.
- Lorentzen Kolstad, A., Austrheim, G., Solberg, E.J., De Vriendt, L. & Speed J.D.M. 2018. Pervasive moose browsing in boreal forests alters successional trajectories by severely suppressing keystone species. *Ecosphere* **9** (10): e02458.
- Lavsund, S., Nygrén, T. & Solberg, E.J. 2003. Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. *Alces* **39**: 109–130.
- Leblond, M., Dussault, C. & Ouellet, J.-P. 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography (Cop.)*. **33** (6): 1102–1112.

- Leblond, M., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. 2015. Low-density spruce plantations increase foraging by moose in a northeastern temperate forest. *For. Ecol. Manag.* **347**: 228–236.
- Leclerc, M., Lamoureux, J. & St-Laurent, M. H. 2012. Influence of young black spruce plantations on moose winter distribution. *J. Wild. Manag.* **76** (8): 1686–1693.
- Lefort, S. & Massé, S. 2015. Plan de gestion de l'original au Québec 2012-2019. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 444 p.
- Lesmerises, R., Rebouillat, L., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. 2015. Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain variability in black bear strategies. *PLoS ONE* **10** (7): e0129857.
- Lieffers, V.J., Messier, C., Burton, P.J., Ruel, J.-C., & Grover, B.E. 2003. Nature-based silviculture for sustaining a variety of boreal forest values. Chapter 13. In *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*. Edited by P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith, and W.L. Adamowicz. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. pp. 481–530.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Lohmus, A., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kiehl, B., Kouki, J., Maertinez Pastur, G., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, J., Wayne, A. & Gustafsson, L. 2012. A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conserv. Lett.* **5**: 421–431.
- Long, J. N. 2009. Emulating natural disturbance regimes as a basis for forest management: A North American view. *For. Ecol. Manag.* **257** (9): 1868–1873.
- Maier, C. & Winkel, G. 2017. Implementing nature conservation through integrated forest management: a street-level bureaucracy perspective on the German public forest sector. *For. Pol. Econ.* **82**: 14–29.
- Månsson, J., Andrén, H., Pehrson, Å. & Bergström, R. 2007. Moose browsing and forage availability: a scale-dependent relationship? *Can. J. Zool.* **85** (3): 372–380.
- Månsson, J., Bunnefeld, N., Andrén, H. & Ericsson, G. 2012. Spatial and temporal predictions of moose winter distribution. *Oecologia* **170**: 411–419.
- Masek, J.G., Cohen, W.B., Leckie, D., Wulder, M.A., Vargas, R., de Jong, B., Healey, S., Law, B., Birdsey, R., Houghton, R.A., Mildrexler, D., Goward, S. & Smith, W.B. 2011. Recent rates of forest harvest and conversion in North America. *J. Geophys. Res.* **116**: G00K03.
- McArt, S.H., Spalinger, D.E., Collins, W.B., Schoen, E.R., Stevenson, T. & Bucho, M. 2009. Summer dietary nitrogen availability as a potential bottom-up constraint on moose in south-central Alaska. *Ecology* **90** (5): 1400–1411.

- McArthur, C., Robbins, C.T., Hagerman, A.E. & Hanley, T.A. 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Can. J. Zool.* **71**: 2236–2243.
- McRae, D.J., Duchesne, L.C., Freedman, B., Lynham, T.J. & Woodland, S. 2001. Comparisons between wildfires and forest harvesting and their implications in forest management. *Enviro. Rev.* **9**: 223–260.
- Melin, M., Matala, J., Mehtätalo, L., Suvanto, A. & Packalen, P. 2016. Detecting moose (*Alces alces*) browsing damage in young boreal forests from airborne laser scanning data. *Can. J. For. Res.* **46** (1): 10–19.
- Messier, F. & Crête, M. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* **65**: 503–512.
- Milligan, H.T. & Koricheva, J. 2013. Effects of tree species richness and composition on moose winter browsing damage and foraging selectivity: An experimental study. *J. Anim. Ecol.* **82** (4): 739–748.
- Milner, J.M., van Beest, F.M. & Storaas, T. 2013. Boom and bust of a moose population – a call for integrated forest management. *Euro. J. For. Res.* **132**: 959–967.
- Millington, J.D.A., Walters, M.B., Matonis, M.S. & Liu, J. 2010. Effect of local and regional landscape characteristics on wildlife distribution across managed forest. *For. Ecol. Manag.* **259** (6): 1102–1110.
- Mosnier, A., Ouellet, J.-P. & Courtois, R. 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Ecoscience* **15** (4): 485–497.
- Muhly, T.B., Johnson, C.A., Hebblewhite, M., Neilson, E.W., Fortin, D., Fryxell, J.M., Latham, A.D., Latham, M.C., McLoughlin, P.D., Merrill, E., Paquet, P.C., Patterson, B.R., Schmiegelow, F., Scurrah, F. & Musiani, M. 2019. Functional response of wolves to human development across boreal North America. *Ecol. Evol.* **9**: 10801–10815.
- Mumma, M.A., Gillingham, M.P., Marshall, S., Procter, C., Bevington, A.R. & Scheideman, M. 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *For. Ecol. Manag.* **481**: 1–11.
- Nevalainen, S., Matala, J., Korhonen, K.T., Ihalainen, A. & Nikula, A. 2016. Moose damage in National Forest inventories (1986–2008) in Finland. *Silva Fennica* **50** (2): 1410.
- Nikula A., Nivala V., Matala J. & Heliövaara K. 2019. Modelling the effect of habitat composition and roads on the occurrence and number of moose damage at multiple scales. *Silva Fennica* **53**(1): 1181.

- Nikula, A., Matala, J., Hallikainen, V., Pusenius, J., Ihalainen, A., Kukko, T. & Korhonen, K.T. 2020. Modelling the effect of moose *Alces alces* population density and regional forest structure on the amount of damage in forest seedling stands. *Pest. Manag. Sci.* **77**: 620–627.
- Parker, K.L., Barboza, P.S. & Gilligham, M.P. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Func. Ecol.* **23**: 57–69.
- Patton, S.R., Russel, M.B., Windmuller-Campione, M.A. & Edgar, C.B. 2019. Modeled diameter growth response to intermediate treatments of planted white spruce (*Picea glauca*) affected by eastern spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) in Minnesota, U.S.A. *Can. J. For. Res.* **49** (12): 2019–2040
- Payer, D.C. & Harrison, D.J. 2003. Influence of forest structure on habitat use by American marten in an industrial forest. *For. Ecol. Manag.* **179**: 145–156.
- Pettigrew, P., Siguouin, D. & St-Laurent, M.-H. 2021. Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities. *Ecol. Evol.* **78**: 7879–7889.
- Pfeffer, S.E., Singh, N.J., Cromsigt, J.P.G.M., Kalén, C. & Widemo, F. 2021. Predictors of browsing damage on commercial forest – A study linking nationwide management data. *For. Ecol. Manag.* **479**: 118597.
- Potvin, F., Breton, L. & Courtois, R. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Can. J. For. Res.* **35** (1): 151–160.
- Rautio, P., Kesti, K., Alm Bergvall, U., Tuomi, J. & Leimar, O. 2008. Spatial scales of foraging in fallow deer: implications for associational effects in plant defences. *Acta Oecologica.* **34**: 12–20.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1985. Estimation of dry matter intake of free-ranging moose. *J. Wild. Manag.* **49**: 785–792.
- Renecker, L. A. & Hudson, R. J. 1986. Seasonal Foraging Rates of Free-Ranging Moose. *J. Wild. Manag.* **50** (1): 143–147.
- Robbins, C.T. 1993. Wildlife feeding and nutrition., 2^e ed. Academic Press, San Diego, 352 p.
- Robinet, J., Minella, J.P.G., de Barros, C.A.P., Schlesner, A., Lücke, A., Ameijeiras-Marino, Y., Opfergelt, S., Vanderborcht, J. & Govers, G. 2018. Impacts of forest conversion and agriculture practices on water pathways in Southern Brazil. *Hydro. Proce.* **32** (15): 2304–2317.

- Rossi, S., Plourde, P.-Y. & Krause, C. 2018. Does a spruce budworm outbreak affect the growth response of black spruce to a subsequent thinning? *Front. Plant. Sci.* **9** (1061): 1–8.
- Routledge, R.G. & Roese, J. 2004. Moose winter diet selection in central Ontario. *Alces* **40** (1): 95–101.
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T. & Carbone, C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *J. Appl. Ecol.* **45**: 1228–1236.
- Sandström, C., Di Gasper, S.W. & Öhman, K. 2013. Conflict resolution through ecosystem-based management: The case of Swedish moose management. *Int. J. Comm.* **7** (2): 549–570.
- Sainte-Marie, G. B., Kneeshaw, D. D., MacLean, D. A. & Hennigar, C. R. 2015. Estimating forest vulnerability to the next spruce budworm outbreak: will past silvicultural efforts pay dividends? *Can. J. For. Res.* **4** (3): 314–324.
- Schmiegelow, F.K.A., & Monkkonen, M. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecol. App.* **12** (12): 375–389.
- Schrempp, T.V., Rachlow, J.L., Johnson, T.R., Shipley, L.A., Long, R.A., Aycrigg, J.L. & Hurley, M.A. 2019. Linking forest management to moose population trends: The role of the nutritional landscape. *PLoS ONE* **14** (7): e0219128.
- Schulte, L.A., Mladenoff, D.J., Crow, T.R., Merrick, L.C. & Cleland, D.T. 2007. Homogenization of northern U.S. Great Lakes forests due to land use. *Lands. Ecol.* **22** (7): 1089–1103.
- Schwartz, C.C., Regelin, W.L. & Franzmann, A.W. 1984. Seasonal dynamics of food intake in moose. *Alces* **20**: 223–244.
- Service canadien des forêts, 2018. Données statistiques sur l'aménagement forestier au Canada. <https://cfs.nrcan.gc.ca/profilstats/aperçu/CA> (consulté le 26 juillet 2021)
- Shipley, L. 2010. Fifty years of food and foraging in moose: lesson in ecology from a model herbivore. *Alces* **46**: 1–13.
- Spalinger, D.E., Collins, W.B., Hanley, T.A., Cassara, N.E. & Carnahan, A.M. 2010. The impact of tannins on protein, dry matter, and energy digestion in moose (*Alces alces*). *Can. J. Zool.* **88** (10): 977–987.
- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Hester, A.J., Solberg, E.J. & Tremblay, J.-P. 2013. Regional-scale alteration of clear-cut forest regeneration caused by moose browsing. *For. Ecol. Manag.* **289**: 289–299.

- St-Laurent, M.-H., Dussault, C., Ferron, J., & Gagnon, R. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biol. Cons.* **142** (10): 2240–2249.
- St-Laurent, M.-H., Ferron, J., Haché, S. & Gagnon, R. 2008. Planning timber harvest of residual forest stands without compromising bird and small mammal communities in boreal landscapes. *For. Ecol. Manag.* **254**: 261–275.
- St-Laurent, M.-H., J. Ferron, C. Hins & Gagnon, R. 2007. Effects of residual stand structure and landscape characteristics on habitat use by birds and small mammals in logged boreal forest. *Can. J. For. Res.* **37**: 1298–1309.
- Street, G.M., Vander Vennen, L.M., Avgar, T., Mosser, A., Anderson, M.L., Rodgers, A.R. & Fryxell, J.M. 2015. Habitat selection following recent disturbance: model transferability with implications for management and conservation of moose (*Alces alces*). *Can. J. Zool.* **93** (11): 813–821.
- Sutherland, L.-A. & Huttunen, S. 2018. Linking practices of multifunctional forestry to policy objectives: case studies in Finland and the UK. *For. Pol. Econ.* **86**: 35–44.
- Timmermann, H.R. & Rodgers, A.R. 2017. The status and management of moose in North America – Circa 2015. *Alces* **22**: 1–22.
- Thompson, I.D., Baker, J.A. & Ter-Miaelian, M. 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *For. Ecol. Manag.* **177**: 441–469.
- Thompson, I.D., McQueen, R.E., Reichardt, P.B., Trenholm, D.G. & Curran, W.J. 1989. Factors influencing choice of balsam fir twigs from thinned and unthinned stands by moose. *Oecologia* **81**: 506–509.
- Tremblay, J.A., Savard, J.P.L. & Ibarzabal, J. 2015. Structural retention requirements for a key ecosystem engineer in conifer-dominated stands of a boreal managed landscape in eastern Canada. *For. Ecol. Manag.* **357**: 220–227.
- van Beest, F. M., Mysterud, A., Loe, L. E. & Milner, J. M. 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *J. Anim. Ecol.* **79**: 910–922.
- Vellend, M., Brown, C.D., Kharouba, H.M., McCune, J.L. & Myers-Smith, I.H. 2013. Historical ecology: using unconventional data sources to test for effects of global environmental change. *Am. J. Bot.* **100**: 1294–130.
- Villard, M.A. & Jonsson, B.G. 2009. Tolerance of focal species to forest management intensity as a guide in the development of conservation targets. *For. Ecol. Manag.* **258**: 2006–2009.

- Villemure, E. & Jolicoeur, H. 2004. First confirmed occurrence of a wolf, *Canis lupus*, south of the St-Lawrence river in over 100 years. *Can. Field-Naturalist* **118** (4): 608–610.
- Wallgren M., Bergquist J., Bergström R., & Eriksson S. 2014. Effects of timing, duration, and intensity of simulated browsing on Scots pine growth and stem quality. *Scand. J. For. Res.* **29** (8): 734–746.
- Wallgren, M., Bergström, R., Bergqvist, G. & Olsson, M. 2013. Spatial distribution of browsing and tree damage by moose in young pine forests, with implications for the forest industry. *For. Ecol. Manag.* **305**: 229–238.
- Wam, H.K., Felton, A.M., Stolter, C. & Nybakken, L. 2018. Moose selecting for specific nutritional composition of birch places limits on food acceptability. *Evol. Ecol.* **8**: 1117–1130.
- Wam, H.K., Hjeljord, O. & Solberg, E.J. 2010. Differential forage use makes carrying capacity equivocal on ranges of Scandinavian moose (*Alces alces*). *Can. J. Zool.* **88**: 1179–1191.
- Wang, D., Fan, M., Wang, L., Bai, Y., Liu, J., Huang, Y. & Li, Y. 2010. Spatially complex neighboring relationships among grassland plant species as an effective mechanism of defense against herbivory. *Oecologia* **164**: 193–200.
- Watson, J.E.M., Shanahan, D.F., Di Marco, M., Allan, J., Laurance, W.F., Sanderson, E.W., Mackey, B. & Venter, O. 2016. Catastrophic declines in wilderness areas undermine global environmental targets. *Curr. Biol.* **26**: 2929–2934.
- Welti, E., Helzer, C. & Joern, A. 2017. Impact of plant diversity on arthropod communities and plant-herbivore network architecture. *Ecosphere* **8** (10): e01983.
- Wiggins, N.L., McArthur, C. & Davies, N.W. 2006. Diet switching in a generalist mammalian folivore: fundamental to maximising intake. *Oecologia* **147**: 650–657.

