



HAL
open science

De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii

Simon Chollet

► **To cite this version:**

Simon Chollet. De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii. Biodiversité et Ecologie. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2012. Français. NNT : 477 . tel-01058725

HAL Id: tel-01058725

<https://theses.hal.science/tel-01058725>

Submitted on 9 Sep 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

Thèse

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Discipline Biologie des populations et écologie
Ecole doctorale Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,
Hydrosciences, et Environnement (SIBAGUE)

De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf

Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du
cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii

Simon Chollet

5 decembre 2012

Jean-Louis Martin (Directeur de recherche – CNRS) : directeur de thèse
Christophe Baltzinger (chercheur – IRSTEA) : co-encadrant de thèse
Marie-Laure Navas (Professeure – SupAgro) : Présidente du jury
Daniel Simberloff (Professeur – University of Tennessee) : Rapporteur
Jean-Pierre Tremblay (Professeur agrégé – Université Laval) : Rapporteur
Sonia Said (chercheuse – ONCFS) : examinatrice
Emmanuel Corcket (enseignant chercheur – Université Bordeaux 1) : examinateur
Robin Gill (chercheur – UK Forestry Research commission) : examinateur

« J'ai lu de nombreuses définitions de ce qu'est un écologiste, et j'en ai moi-même écrit quelques-unes, mais je soupçonne que la meilleure d'entre elles ne s'écrit pas au stylo, mais à la cognée. La question est : à quoi pense un homme au moment où il coupe un arbre, ou au moment où il décide de ce qu'il doit couper ? Un écologiste est quelqu'un qui a conscience, humblement, qu'à chaque coup de cognée il inscrit sa signature sur la face de sa terre. Les signatures diffèrent entre elles, qu'elles soient tracées avec une plume ou avec une cognée, et c'est dans l'ordre des choses. »

Aldo Leopold, *Almanach d'un conté des sables*.

« Je ne lis jamais un livre dont je dois écrire la critique ; on se laisse tellement influencer. »

Oscar Wilde

Remerciements

Je suis redevable à un grand nombre de personnes qui m'ont soutenu et supporté (dans les deux sens du mot) pendant les trois ans qui ont été nécessaires à l'élaboration de cette thèse. Je ne vais pas faire une liste dans laquelle je risquerais d'oublier certaines personnes ou d'avoir à donner une priorité mais je remercie sincèrement toutes celles et ceux qui, de près ou de loin, m'ont permis de mener à bien ce projet : amis, famille, collègues, étudiants und meine Österreicherin...

Merci !

Avant-propos

Dans la thèse que vous allez lire, j'ai essayé de mettre en avant deux aspects qui me semblent importants en biologie de la conservation : la pratique et la théorie. Alors que ce dernier aspect est généralement bien développé dans les articles scientifiques, il me semble, au vu de mes lectures, forcément limitées, que les aspects pratiques sont généralement séparés de la théorie et n'apparaissant qu'en fin de discussion, voire sont complètement absents. Dans le manuscrit de cette thèse j'ai essayé de rétablir un peu l'équilibre en insistant plus sur les aspects pratiques de gestion et en présentant comment ces derniers peuvent également fournir des éléments utiles à la théorie. Dans les articles (et autres conférences) mon approche est nettement plus académique. J'ai fait ce choix pour le manuscrit car il me semble que les deux approches peuvent être enrichissantes l'une pour l'autre et parce que je n'avais pas eu l'occasion d'essayer d'examiner mon sujet avec une entrée plus orientée « pratique ». Pour tenter d'atteindre mon objectif, j'ai replacé mon sujet dans un cadre historique, j'ai essayé de lire la littérature existante de manière critique et j'ai insisté sur les facteurs locaux de mon site d'étude - Haïda Gwaii. En effet, je pense qu'une présentation relativement approfondie de la situation locale est nécessaire pour envisager des mesures pratiques sur un site, les grands principes théoriques ne pouvant que guider sur les directions possibles de réflexion. Cette démarche avait également pour but d'essayer de questionner l'approche généralement utilisée et de voir ses limites.

Je considère finalement ma tentative comme un « demi-échec » car je ne suis pas sûr d'être parvenu à mettre en évidence les intérêts réciproques des deux approches. Cependant il me semble que ma démarche m'a permis de commencer une réflexion sur les relations science/gestion (en grande partie non rapportée dans cette thèse) que je pense poursuivre à l'avenir.

Sommaire

Introduction – Aldo Leopold et la mise en place du débat sur la surabondance des cervidés.....	2
I- Penser comme un archipel : Haïda Gwaii et les conséquences de l'introduction d'un grand herbivore	9
I-1- Haïda Gwaii, un laboratoire naturel.....	10
I-1-1-Situation géographique et géologie	10
I-1-2-Histoire naturelle : une faune et une flore appauvries, marquées par l'insularité et l'endémisme	11
I-1-3- Un climat hyper-tempéré, conséquence de la situation océanique	14
I-1-4- Premiers habitants de l'archipel et histoire des Haïdas	15
I-1-5-Contact avec les Européens, déclin de la nation Haïda et situation actuelle	16
I-1-6- Espèces animales et végétales introduites	17
I-1-7- L'arrivée de l'élément perturbateur : l'introduction du cerf à queue noire	18
I-2-Impact sur la végétation	19
I-2-1-Histoire de l'évaluation des effets du cerf sur les communautés végétales d'Haïda Gwaii.	19
I-2-2-Mise en évidence de l'effet de cerf : le dispositif d'exclos de l'île de Graham	22
I-2-3- Mise en évidence de l'effet de cerf : la baie de Laskeek	27
I-2-3-A) La baie de Laskeek.....	27
I-2-3-B) Impact du cerf sur la flore vasculaire de la baie de Laskeek	31
I-2-3-C) Impact du cerf sur la Bryoflore de la baie de Laskeek.....	31
I-2-4-Conservation des communautés végétales sur-abrutie : le rôle des refuges	33
I-3-Impact sur les oiseaux.....	37
I-4- Synthèse de l'impact du cerf sur Haïda Gwaii	39
II- Au-delà d'Haïda Gwaii: ampleur et perception du problème de la surabondance des cervidés.....	44
II-1- Un phénomène géographiquement généralisé.....	45
II-I-1) Le cas particulier des introductions	45
II-I-2) La surabondance : un phénomène principalement observé dans l'hémisphère nord.....	47

II-2- Cascades trophiques et conséquences sur la biodiversité	49
II-2-1-Végétation	50
II-2-1-A) Un peu de théorie, ça peut pas faire de mal.....	50
II-2-1-B) Arbres et arbustes : entre sélectivité des herbivores et hauteur d'échappement	52
II-2-1-C) Plantes à fleurs : le groupe le plus sensible et son rôle d'indicateur	53
II-2-1-D) Graminoïdes et tolérance à l'abrutissement	53
II-2-1-E) Ptéridophytes et évitement par les herbivores.....	54
II-2-1-F) Les Bryophytes, unique bénéficiaire à long terme ?	54
II-2-1-G) Biodiversité, plantes invasives et cervidés : le bon, la brute et le truand ?	55
II-2-2- Animaux	55
II-2-2-A) Insectes : la réponse dépend des guildes.....	55
II-2-2-B) Reptiles : peu d'éléments pour conclure	56
II-2-2-C) Mammifères : entre augmentation de la prédation et compétition par exploitation	56
II-2-2-D) Oiseaux : du site au continent, chronique d'un déclin annoncé.....	57
II-2-3- Sol et cycle des nutriments.....	59
II-4-Mais qui contrôle les cascades ? Ou la recherche des causes de la surabondance	60
III- Vers une gestion de l'effet de cerf	62
III-1-Une expérience pour comprendre les conséquences de la réduction des densités de cervidés	63
III-1-1-Le dispositif expérimental.....	63
III-1-1-A-Îles où la population de cerfs a été drastiquement limitée	64
III-1-1-B-Îles contrôles et îles références.....	66
III-1-1-C-Chasse et réduction des populations de cerf.....	67
III-1-2-Effets de la réduction des cerfs sur la végétation et l'avifaune.....	68
III-1-2-A-Effets de l'opération réduction des cerfs sur la végétation	68
III-1-2-B-Test des limitations proposées dans la littérature.....	72
III-1-2-C-Effets des changements de la végétation sur l'avifaune.....	80
III-1-2-D- Evaluation de l'avancement de la restauration	82

III-2- Leçons tirées pour la gestion et la conservation	83
III-2-1- Haïda Gwaii	84
III-2-2- Gestion de l'effet de cerf en dehors d'Haïda Gwaii.....	88
En guise de conclusion : avons-nous avancé depuis Leopold ?	93
Le verre à moitié plein : des avancées théoriques importantes confirmées par des exemples locaux	93
Le verre à moitié vide : amplification du phénomène et incapacité à proposer des solutions	94
Bibliographie.....	95
Annexe 1 : L'avantage de ne pas être attirant : la sélectivité du broutage par des cerfs surabondants favorise les bryophytes	114
Annexe 2 : Importance des refuges protégeant du broutage des cerfs pour les communautés de plante forestière.....	128
Annexe 3 : Cerfs sans prédateurs et intégrité écologique des forêts : la situation va-t-elle de mal en pis ?.....	147
Annexe 4 : Déclin des oiseaux forestiers nord-américain : faut-il accusé Bambi ?.....	165
Annexe 5 : Restaurer les réseaux trophiques modifiés par le sur-abroutissement : leçons pour les forêts tempérées.....	172
Annexe 6 : Espèces de plantes répertoriées dans la baie de Laskeek et sur SGang Gwaay	212
Annexe 7 : Liste des îles sans cerf de l'archipel d'Haïda Gwaii	216

[...] Ma propre conviction sur ce chapitre remonte au jour où j'ai vu mourir une louve. Nous étions en train de casser la croûte sur une corniche au pied de laquelle une rivière turbulente jouait des coudes. Nous vîmes ce qui nous sembla une biche occupée à franchir le torrent à gué, plongée jusqu'au poitrail dans l'écume blanche. Lorsqu'elle remonta sur la berge de notre côté et s'ébroua, nous comprîmes notre erreur: c'était une louve. Une demi-douzaine de bêtes, à l'évidence de grands louveteaux, surgirent d'entre les saules pleureurs pour se jeter dans une belle mêlée de bienvenue, pleine de queues frétilantes et de coups de patte amicaux. Et cette pyramide de loups s'agitait au beau milieu d'une grande dalle découverte au pied de notre paroi rocheuse.

En ce temps-là, nous n'avions jamais entendu parler de la possibilité de ne pas tuer un loup si l'occasion s'en présentait. Deux secondes plus tard, nous voilà en train de cribler la meute de plomb, surexcités, mais avec une précision toute relative: viser lorsqu'on surplombe sa cible, c'est toujours déroutant. Quand nous eûmes vidé nos chargeurs, la vieille louve était à terre, et un louveteau se traînait vers le sanctuaire des éboulis.

Nous atteignîmes la louve à temps pour voir une flamme verte s'éteindre dans ses yeux. Je compris alors, et pour toujours, qu'il y avait dans ces yeux-là quelque chose de neuf, que j'ignorais - quelque chose que la montagne et elle étaient seules à connaître. J'étais jeune à l'époque, et toujours le doigt sur la gâchette; pour moi, à partir du moment où moins de loups signifiait plus de cerfs, pas de loups signifiait à l'évidence paradis des chasseurs. Après avoir vu mourir la flamme verte, je sentis que la louve pas plus que la montagne ne partageaient ce point de vue.

*
* *

Depuis, lors, j'ai assisté à l'extermination des loups, Etat par Etat. J'ai vu le visage que prenaient bien des montagnes privées de leurs loups, j'ai vu les adrets se rider d'un lacis de pistes de cerfs toutes neuves. J'ai vu les buissons et les jeunes plants broutés jusqu'à l'anémie, puis jusqu'à la mort. J'ai vu chaque arbre comestible défolié à hauteur d'un pommeau de selle. Une telle montagne a étrange allure, comme si quelqu'un avait offert à Dieu un sécateur neuf en Lui interdisant toute autre forme d'exercice. Pour finir, on peut voir les ossements du troupeau de cerfs tant espéré, décimé par son propre trop-plein, blanchir au sol à côté du sage mort, ou tomber en poussière sous la haute coupole des genévriers.

A présent, je soupçonne que, de la même manière qu'un troupeau de cerfs vit dans la crainte mortelle de ses loups, la montagne vit dans la crainte mortelle de ses cerfs. Et peut-être à meilleur escient car, tandis qu'un vieux cerf tué par les loups peut être remplacé en deux ou trois ans, une montagne mise à mal par l'excès de cerfs a parfois besoin de deux ou trois décennies pour se reconstituer.

Il en va de même pour les vaches. Le vacher qui débarrasse son pacage des loups ne se rend pas compte qu'il prend sur lui le travail du loup qui consiste à équilibrer le troupeau en fonction de cette montagne particulière. Il n'a pas appris à penser comme une montagne. D'où les déserts de poussière et les fleuves qui entraînent l'avenir dans la mer.

Aldo Leopold, 1949, Extrait de Penser comme une montagne p.169-172
(Traduction Anna Gibson)

Introduction – Aldo Leopold et la mise en place du débat sur la surabondance des cervidés

Le texte en exergue, très connu, et très controversé, fut écrit en 1944 par Aldo Leopold mais ne fut publié que de manière posthume en 1949. On peut le considérer comme l'aboutissement des idées de Leopold sur la problématique de la gestion des herbivores, mais également comme le point de départ du chapitre final de l'Almanach d'un comté des sables – Land Ethic¹ (2000, pour la traduction française citée).

Aldo Leopold est un forestier de formation qui, fraîchement diplômé de l'université de Yale, est affecté à un vaste secteur forestier à cheval entre l'Arizona et le Nouveau Mexique. Il a en charge plusieurs centaines de milliers d'hectares de forêt, sur lesquels il doit gérer aussi bien la production forestière que la faune sauvage. Pendant la première partie de sa carrière, il va défendre des actions de gestion dans la lignée de Gifford Pinchot (directeur de l'office américain des forêts – USDA), avec une vision utilitariste de la nature, plaidant pour une utilisation (exploitation) maximale des ressources, dans la limite de leurs capacités de régénération. Concernant les populations de grands gibiers, il va donc, dans un premier temps, promouvoir leur augmentation dans les forêts américaines, argumentant en faveur de lois de régulation de la chasse et promouvant des aménagements forestiers propices (e.g. ouverture de la canopée favorisant la régénération du sous-bois). De plus, en 1920 il écrit un texte dans lequel il appelle les chasseurs à éradiquer les grands prédateurs – loups et pumas, car ces derniers nuisent aux populations d'herbivores (Flader 1974, Meine 1988).

Les politiques d'éradication des prédateurs couplées à des modifications de la gestion de la chasse (tir des mâles uniquement) et de l'exploitation des forêts, portèrent rapidement leurs fruits : les populations de cervidés qui étaient très faibles à la fin du 19^{ème} siècle augmentent en flèche dans les deux premières décennies du 20^{ème} siècle (Woolfe & Roseberry 1998, Barthod 1999).

Cette forte augmentation ne va pas sans conséquences et, dans les années 20-30, on assiste à une opposition de plus en plus forte entre forestiers et spécialistes du grand gibier. En effet, alors que les forestiers s'inquiètent des conséquences de l'augmentation des populations de cervidés sur la

¹ J'ai choisi de garder ici le nom anglais de *land ethic* aux dépens de la traduction française utilisée parfois de « Ethique de la terre ». Ce choix est lié à la plus large valeur sémantique du mot « land », qui recouvre le sens de terre mais également les sols, les communautés biotiques, les propriétés abiotiques et les relations humaines avec un espace. Je rejette également une autre traduction possible, « territoire », qui de par son utilisation administrative et en géographie sociale me semble trop connoté en français.

régénération forestière, les gestionnaires de la faune sauvage affirment qu'il n'y a pas d'effets importants et plaident pour une politique de « plus de cerfs en forêt » (Woolfe & Roseberry 1998). Leopold soutient plutôt les seconds, expliquant que ce sont des aménagements forestiers (e.g. augmentation des plantations d'espèces favorables aux cervidés) qui permettront de régler les conflits. A la même période, une polémique éclate autour du Kaibab Plateau (voir encadré n°1), avec des débats houleux. Leopold reste relativement neutre sur le sujet, occupé par sa chaire de gestion du gibier à l'université du Wisconsin (Barthod 1999). Au cours de la troisième décennie du 20^{ème} siècle, les éléments indiquant que les populations de cervidés, devenues très abondantes, peuvent perturber de manière importante la régénération des espèces végétales qu'ils apprécient le plus s'accumulent dans plusieurs zones de l'Est américain, et de nombreux scientifiques (principalement des forestiers) s'en inquiètent et proposent de diminuer les populations (Frontz 1930 cité par Crowell et al. 1931, Crowell et al. 1931). Leopold, comme la majorité de ses contemporains reste sceptique sur le bienfondé de ces cris d'alarmes.

C'est finalement en 1935, lors d'un voyage d'études en Allemagne, que sa vision sur les cervidés va changer totalement. En effet, il constate avec surprise l'appauvrissement biologique des forêts européennes, qu'il attribue finalement au sur-abrutissement, mais également à la sylviculture monospécifique des conifères (Leopold 1936 cité par Flader 1974).

Dans les années qui vont suivre, Leopold va intégrer ses réflexions dans un contexte plus global de communautés biotiques plutôt que spécifiques, et, faisant marche arrière sur ses premières positions vis-à-vis des grands prédateurs, il va défendre une vision pyramidale du contrôle de ces communautés. On attribue également ce changement de vision sur les prédateurs à un autre épisode de la vie de Leopold : sa visite au Rio Gavilan dans la Chihuahua Sierra au Mexique en 1936. En effet, il découvre là-bas des populations de cervidés régulées par des prédateurs dans des écosystèmes peu modifiés par l'homme, lui confirmant que les prédateurs ne sont pas systématiquement néfastes au gibier, et peuvent « participer à maintenir l'intégrité écologique des écosystèmes » (Leopold 1937 cité par Leopold 1943, Barthod 1999, Falders 1974).

A partir du milieu des années 30 et jusqu'à sa mort (en 1948), Aldo Leopold va défendre une vision intégratrice de l'écologie, promouvoir la protection des grands prédateurs et alarmer sur les conséquences de l'augmentation des populations de cervidés. Deux principaux articles scientifiques vont résumer ses recherches et positions sur le sujet (Leopold 1943, Leopold et al. 1947). Dans ces deux articles, il met en évidence que de nombreuses « irruptions » de cervidés ont été enregistrées depuis les années 20 en Amérique du Nord, provoquant des conséquences néfastes pour la biodiversité et la régénération forestière. Pour lui, ces événements peuvent s'expliquer par une action conjointe de plusieurs facteurs : éradication des prédateurs, nourrissages hivernaux, chasse

uniquement des mâles, coupes forestières favorisant le développement du sous-étage (Leopold 1943). Dans l'article de 1947, avec ses collaborateurs, ils cherchent à inventorier les cas connus d'« irruptions » de cervidés aux États-Unis. Ils recensent une centaine de cas, répartis sur l'ensemble du territoire, et proposent des éléments pour en limiter les conséquences.

Le changement de point de vue de Leopold sur les grands prédateurs et la gestion du gibier peut être rapproché d'un autre changement important dans sa vision de la conservation de la nature. En effet, au cours de sa carrière, il va progressivement s'éloigner de la vision utilitariste de la nature de Pinchott pour en arriver finalement à formuler sa fameuse *land ethic* dans l'*Almanach* (1949). Comme le dit Callicott (2010), « Etablir et justifier les obligations morales que nous avons à l'égard de la nature : voici à quoi est précisément consacré le prophétique *Almanach d'un comté des sables*. »(p. 49). La *land ethic* est une éthique du permis et non pas du prescrit, qui vise à offrir des orientations pour agir selon des normes relatives à un contexte (Larrère et Larrère 1997). Ce n'est pas une éthique universaliste (ou universalisable), c'est une éthique du local qui étend le champ des éthiques « traditionnelles » aux communautés biotiques.

Cette éthique du local et du bon usage écocentré doit néanmoins faire intervenir un critère général pour parvenir à définir son fonctionnement. Ce critère est régulièrement utilisé pour résumer la *land ethic*, de manière un peu simpliste : « Une chose est juste lorsqu'elle tend à préserver l'intégrité, la stabilité et la beauté de la communauté biotique. Elle est injuste lorsqu'elle tend à l'inverse » (Leopold 2000, p. 283). L'éthique de Leopold, malgré une opposition quasi systématique de la part des philosophes académiques, a été reprise et développée, en particulier par Baird Callicott (Larrère et Larrère 1997, Callicott 2010, Maris 2010). A l'heure actuelle, la *land ethic*, loin d'avoir été oubliée, est l'une des idées importantes dans le champ plus vaste de l'éthique environnementale.

Le débat sur les conséquences des fortes populations de grands herbivores sur la régénération forestière, auquel Leopold a pris part pendant la fin de sa carrière, s'est poursuivi et affirmé après sa mort. Des synthèses d'observations et d'avis d'experts sur les relations entre l'augmentation des populations de cervidés et la régénération forestière mettent en avant des impacts pouvant être localement importants (Hosley 1956, McTaggart-Cowan 1956). Cependant un grand nombre de scientifiques et la majeure partie de l'opinion publique pensent qu'il s'agit d'exagération de la part des forestiers, et remettent en cause l'ampleur du phénomène.

Pour tenter d'éclaircir le débat, de nombreux rapports sont commandités par les services de gestion forestière et de la faune sauvage dans plusieurs états (e.g. Wisconsin, Pennsylvanie, Rhode Island). On assiste dans les années 40-50 à la mise en place d'études poussées sur le sujet, avec en particulier des expériences d'exclos, visant à mettre en évidence de manière quantitative l'importance et l'intensité des effets des cervidés sur certaines essences forestières (e.g. Hough 1949, Webb et al.

1956, Graham 1958). Pour leur part, Beals et ses collaborateurs (1960) utilisent des îles présentant des densités de cerfs différentes pour déterminer les influences négatives des cerfs sur les arbres. Cependant, les résultats de ces premières études sont relativement contrastés, certaines indiquent des effets importants quand d'autres réfutent un rôle majeur. Il en résulte une perpétuation du débat, qui devient virulent quand certains proposent de prendre des décisions de régulation des populations (Woolfe & Roseberry 1998).

A cette période on voit également apparaître un cortège théorique autour des mécanismes de régulation des écosystèmes qui prend son origine dans le débat sur le fonctionnement et le contrôle des réseaux trophiques. La question originale est de savoir si les réseaux trophiques, et donc l'abondance et la diversité dans les communautés biotiques, sont sous le contrôle de mécanismes ascendants (hypothèse bottom-up) ou descendants (hypothèse top-down). Les partisans de l'approche descendante, qui se base sur les travaux précurseurs de Paine (1966) sur les étoiles de mers, affirment que ce sont les prédateurs qui régulent les relations trophiques des écosystèmes. Certains auteurs vont même jusqu'à affirmer que si le monde est vert c'est parce qu'il y a des prédateurs pour réduire le nombre d'herbivores (Green World Hypothesis Hairston et al. 1960). A l'opposé, les partisans de la théorie ascendante revendiquent un contrôle des écosystèmes par la production primaire, elle-même sous contrôle de facteurs abiotiques. Dans un tel modèle, ce sont les prédateurs qui sont contrôlés par l'abondance des proies et non pas l'inverse (Polis 1999). Tout comme pour le cas de l'impact des cervidés en forêt, le débat fait rage mais aucun des camps ne parvient à apporter d'éléments suffisants pour clore les discussions.

Dans les années 60 à 80, de plus en plus d'études s'intéressent à la problématique de la relation herbivore / régénération en forêt, mais rapidement des articles sur d'autres groupes que les arbres vont être publiés. En effet, la jeune science de la biologie de la conservation reprend à son compte une partie des études sur les conséquences de l'augmentation des cervidés dans les écosystèmes forestiers, ce qui va permettre un développement des recherches et d'élargir le champ des investigations à de nouveaux taxons, et non plus seulement à ceux possédant une valeur économique.

Dans l'émergence de cette discipline qu'est la biologie de la conservation, on va retrouver Aldo Leopold, mais ce sont surtout les aspects éthiques de son œuvre qui sont soulignés. En effet, quand Michael Soulé (1985) définit et caractérise la biologie de la conservation, il en définit les postulats, qu'il classe en deux groupes: les postulats fonctionnels et les postulats normatifs. Parmi ces derniers, qu'il considère comme acceptés par la majorité des biologistes de la conservation, il indique : 1) « Diversity of organisms is good » ; 2) « Evolution is good » ; 3) « Biotic diversity has intrinsic value ». Cette notion de valeur intrinsèque de la diversité biologique provient des réflexions des éthiques environnementales, et parmi elles, de la *land ethic* de Leopold. Elle s'inscrit dans une biologie de la

conservation qui se définit comme une approche intégratrice d'autres disciplines (e.g. biogéographie, biologie des populations, physiologie, biologie évolutive) utilisées dans l'objectif commun de conservation de la nature².

Au début des années 90, malgré un nombre important d'études de cas locaux, malgré le développement d'un cadre théorique sur le rôle des prédateurs dans le contrôle des réseaux trophiques et malgré la formalisation d'une science autour de la notion nouvelle de biodiversité qui peu englober le tout, les débats sur l'importance des effets engendrés par l'augmentation des populations de cervidés demeurent aussi bien dans le monde académique que parmi les gestionnaires.

Ma thèse s'inscrit dans ce débat et utilise le cadre de la biologie de la conservation pour s'intéresser aux liens qui existent entre les grands herbivores et la biodiversité forestière, mais avec l'ambition clairement affichée d'en tirer les leçons nécessaires pour résoudre les enjeux de gestion associés à cette problématique.

Dans la première partie, je vais m'intéresser au cas particulier de l'introduction du cerf à queue noire sur l'archipel d'Haïda Gwaii (Colombie-Britannique, Canada). Cet herbivore y a été introduit à la fin du 19^{ème} siècle et s'est ensuite fortement répandu, induisant d'importantes modifications des communautés biotiques. Par cet exemple je vais essayer de comprendre relativement finement les conséquences en cascades de l'introduction d'un herbivore sur différents groupes d'organismes (bryophytes, plante vasculaires, oiseaux). L'objectif de cette partie est de mettre en lumière les conséquences ainsi que les particularités locales qu'il est nécessaire de connaître pour envisager une gestion cohérente du problème.

Dans la seconde partie je chercherai à remettre le cas particulier d'Haïda Gwaii dans un contexte plus global afin de montrer les intérêts et limites de cet exemple pour la compréhension de la surabondance des cervidés. Pour ceci j'essayerai d'évaluer l'ampleur du phénomène, aussi bien au niveau géographique qu'en termes de diversité des taxons concernés, ainsi que les mécanismes directs et indirects sous-jacents. Pour répondre à ces objectifs, je ferai appel à la littérature publiée mais également à une analyse à l'échelle continentale des conséquences de l'augmentation des populations de cervidés sur les oiseaux forestiers.

Enfin, dans la troisième partie j'explorerai les moyens de limiter les conséquences mises en évidence dans les deux premières parties. Dans ce but je reviendrai sur Haïda Gwaii pour analyser les résultats d'une expérience de réduction des populations de cerf à grande échelle. J'y évoquerai également les

² Soulé : « Une nouvelle discipline de synthèse qui s'intéresse aux dynamiques et problèmes des espèces, communautés et écosystèmes perturbés » (p.727, traduit pas mes soins).

enrichissements mutuels à attendre d'une interaction entre approches pratiques liées à la gestion et débats plus théoriques sur les mécanismes de contrôle de la diversité biologique. Finalement, notre objectif est de montrer comment les connaissances théoriques mais plus encore pratiques accumulées peuvent servir pour proposer des options de gestions aussi bien au niveau local que global.

Encadré n°1 : Kaibab, le plateau de la discorde

Le Kaibab est un plateau montagneux situé dans le nord de l'Arizona, au bord du grand canyon. Après plusieurs décennies de pâturage intensif par du bétail, le président Roosevelt a déclaré la zone « réserve naturelle » en 1906, dans le but d'augmenter les populations de cerfs (estimées alors à 4000 individus). La chasse aux cervidés a donc été interdite, la plupart des éleveurs ont retiré leurs troupeaux et une éradication systématique des prédateurs a été mise en place (menant à l'abattage de 816 pumas, 20 loups, 7388 coyotes et plus de 500 lynx roux ; Young 2002).

Dans les années 20, les mesures prises en faveur des cerfs s'étaient montrées efficaces puisque la population était estimée entre 50 000 et 100 000 individus. C'est alors qu'une polémique a éclaté entre les forestiers, qui affirmaient qu'il y avait dégradation de l'écosystème, et les gestionnaires de la faune sauvage, fiers de leur réussite, qui clamaient l'innocence des cerfs. La polémique a enflé, diverses études ont été commanditées et le débat a été repris par le grand public, particulièrement après la publication du roman de Zane Grey traitant du sujet (Young 2002). La population de cerfs s'est ensuite effondrée, suite à des morts de faim massives pendant deux périodes hivernales.

Plus de 20 ans après les faits, Aldo Leopold a repris les événements du « Kaibab plateau » à titre d'exemple des conséquences de l'éradication des prédateurs et des modifications dramatiques à long terme que peuvent provoquer des populations d'herbivores surabondantes (Leopold 1943, Leopold et al. 1947). L'exemple a été repris par de nombreux auteurs et figurait dans la plupart des manuels d'écologie animale (Binkley et al. 2006). Dans son ouvrage internationalement connu, *Silent Spring* (1962), Rachel Carson reprend elle aussi cet exemple pour illustrer les conséquences néfastes des perturbations humaines sur la nature, en particulier les « modifications d'équilibres ».

Mais la situation va changer complètement à partir de 1970 avec la publication d'un article de Caughley dans *Ecology*. Ce dernier réinterprète les données du Kaibab et affirme qu'elles sont en grande partie de mauvaise qualité, que Leopold n'en a présenté qu'une partie, que les prédateurs n'ont joué qu'un rôle très limité dans l'histoire et finalement que cette « [...] étude ne peut probablement pas nous apprendre beaucoup à propos des éruptions des populations d'ongulés » (Caughley 1970, p56, traduit par mes soins). A la suite de cet article la plupart des manuels vont retirer l'exemple, qui servait aussi bien pour illustrer le rôle des prédateurs que celui des conséquences écologiques des fortes populations d'herbivores (Young 2002).

Récemment, Binkley et ses collaborateurs (2006) ont ré-analysé la problématique du Kaibab en étudiant les patrons de régénération du peuplier faux-tremble sur plus de 100 ans. Ils ont mis en évidence des périodes d'absence de régénération dont l'une pendant les années où les cervidés étaient qualifiés de surabondants. En examinant plusieurs grandes hypothèses pouvant expliquer ce patron, ils concluent à un rôle important de la surabondance des cerfs ainsi que de l'éradication des prédateurs dans l'augmentation de ces derniers. Ils admettent que des zones d'ombres restent à éclaircir dans cette histoire, et que d'autres variables non discutées par les premiers auteurs comme le feu, ont joué un rôle important, mais que globalement l'hypothèse de Leopold est la plus plausible à l'heure actuelle. Binkley et al. (2006) concluent leur article en incitant les scientifiques à utiliser de nouveau cet exemple.

I- Penser comme un archipel : Haïda Gwaii et les conséquences de l'introduction d'un grand herbivore



- a) Kunga (cerf >60 ans)
- b) Lost (cerf absent)
- c) Refuge sur East Limestone (cerf >60 ans)
- d) Kunaga : nature en cage

L'étude de cas qui va être présentée ci-dessous a pour but d'illustrer comment un cas particulier – l'introduction du cerf à queue noire sur l'archipel d'Haïda Gwaii - peut être étudiée afin de comprendre les mécanismes écologiques locaux liés au débat présenté en introduction sur les relations herbivores/biodiversité en forêt. L'objectif est de mettre en évidence que localement on peut arriver à une compréhension fine du système, qui permet d'éclairer et de compléter les visions pratiques et théoriques à plus grande échelle (partie II) et, finalement de proposer des actions de gestion et conservation locale et globale (partie III).

I-1- Haïda Gwaii, un laboratoire naturel

I-1-1-Situation géographique et géologie

Anciennement appelé les îles de la Reine Charlotte, l'archipel a été officiellement rebaptisé Haïda Gwaii en juin 2010 par le gouvernement provincial de Colombie-Britannique (Legislative Assembly of British Columbia, "Bill 18 — 2010: Haïda Gwaii Reconciliation Act"). L'archipel s'étend entre le 52 et le 54^{ème} ° de latitude nord et est situé à plus de 80 km au large des côtes de la Colombie-Britannique et à 50km de l'archipel Alexandre (Alaska, États-Unis).

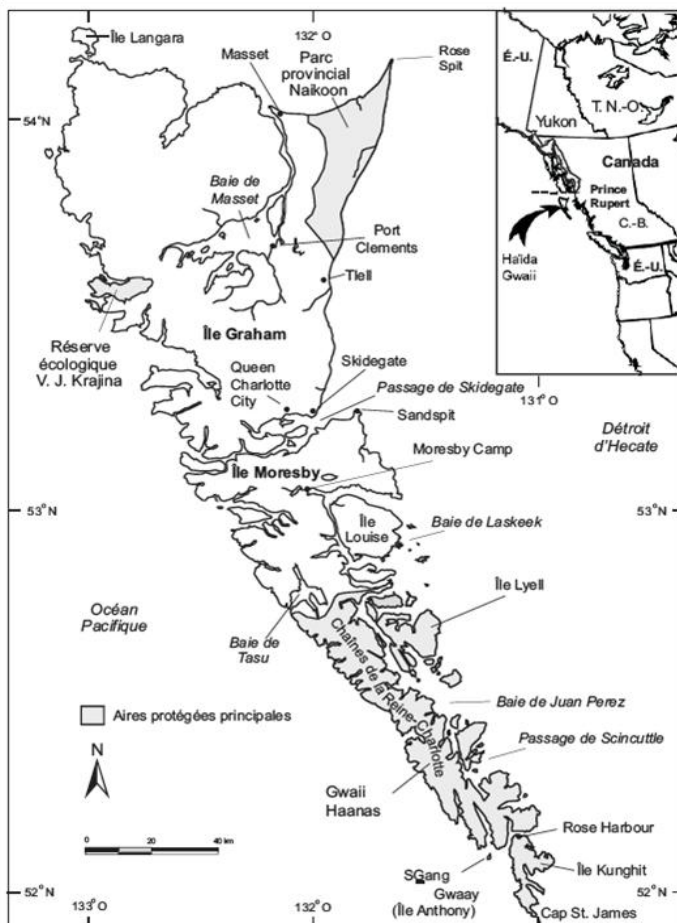


Figure 1. Carte générale d'Haïda Gwaii.

On dénombre plus de 350 îles et îlots au total (Fig. 1), mais deux îles principales, Graham au nord et Moresby au sud, représentent 95% des 10 000 km² de la superficie totale.

Depuis sa formation, il y a 230 millions d'années, la structure géologique d'Haïda Gwaii a évolué sous l'influence des mouvements tectoniques des plaques pacifique et nord-américaine (Sutherland Brown & Yorath 1989). Il en résulte un enchevêtrement complexe de roches d'origine volcanique, plutonique et sédimentaire. Durant le Quaternaire, les glaciations et l'érosion ont sculpté cette matrice géologique, provoquant la formation d'un paysage composé de montagnes découpées (culminant avec le mont Moresby à 1 64m) et de vallées relativement marquées. Au cours de la dernière glaciation (dite de Fraser), qui a commencé il y a 25 000 à 30 000 ans, les glaciers de Colombie-Britannique et d'Haïda Gwaii se sont rejoints, recouvrant totalement le détroit d'Hécate (Sutherland Brown 1968, Clague 1989). Depuis le dernier maximum glaciaire (16 000 ans), les glaciers ont commencé à se rétracter, pour finir par disparaître il y a 8 à 10 000 ans environ. Ces événements ont conduit à une fluctuation du niveau de la mer, de plus 15m à moins 100m par rapport au niveau actuel (Clague 1989).

I-1-2-Histoire naturelle : une faune et une flore appauvries, marquées par l'insularité et l'endémisme

I-1-2-A) Flore

Diverses études paléobotaniques (macroreste et palynologique) ont montré un patron complexe de recolonisation des îles suite à la dernière glaciation. Aux alentours de 17 000 BP (avant le présent) les communautés végétales étaient dominées par des Cypéracées, laissant imaginer un paysage de toundra herbacée (Lacourse et al. 2005). Rapidement, on note la colonisation par des saules (*Salix sp.*), le pin tordu (*Pinus contorta*) ainsi que la camarine noire (*Empetrum nigrum*), puis finalement par les Aulnes (*Alnus sp.*). Les conifères typiques des écosystèmes actuels, l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*) et la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*), n'apparaissent de manière importante que dans les strates datant de 10 000 BP (Mathewes 1989, Lacourse et al. 2005). Enfin, il faut attendre 4 500 ans avant notre ère pour trouver la troisième espèce actuelle d'arbres dominants : le thuya géant (*Thuja plicata*) (Hebda & Mathewes 1984, Mathewes 1989, Lacourse et al. 2005).

On dénombre de nos jours 741 espèces de végétaux vasculaires sur l'archipel (Cheney et al. 2007, Tableau 1), c'est-à-dire à peine 1/3 du nombre présent dans des habitats similaires sur le continent (Douglas et al. 1998). Cette flore réduite est caractéristique des milieux insulaires (Whittaker & Fernandez-Palacios 2007). On note également la présence de 11 espèces endémiques à la zone Haïda Gwaii-Ile de Vancouver, dont 4 n'ont été pour le moment décrites que sur l'archipel (e.g. *Senecio newcombei*) (Calder & Taylor 1968, Ogilvie 1989, Taylor 1989).

Tableau 1. Synthèse de la flore vasculaire d'Haïda Gwaii

	Angiosperme	Gymnosperme	Ptéridophyte	Total
Nombre de familles	76	3	12	91
Nombre d'espèces	683	8	50	741
Espèces introduites	201	0	0	201

La végétation actuelle de l'archipel peut être regroupée en quatre grands types, en lien avec un gradient d'altitude: la végétation côtière, la forêt pluviale tempérée, la végétation montagnarde et la végétation alpine (Banner et al. 1989, Golumbia 2007, Pojar 2008). Seuls les deux premiers types de végétation seront abordés dans la présente étude.

La végétation côtière est principalement influencée par la forte exposition au vent et au sel. Il en résulte une strate arborée majoritairement dominée par l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*) avec par endroits la présence de pin tordu (*Pinus contorta*). On note dans ces sites la présence d'un sous-bois important dominé par des arbustes comme le Salal (*Gaultheria shallon*) ainsi qu'une importante strate herbacée (*Calamagrostis nutkaensis*, *Festuca rubra*). Localement des zones dépourvues d'arbustes permettent la mise en place de communautés herbacées plus complexes comportant de nombreuses plantes à fleurs (e.g. *Achillea millefolium*, *Saxifraga ferruginea*, *Campanula rotundifolia*) (Golumbia 2007, Pojar 2008).

Lorsque l'on s'éloigne de la côte, l'épinette de Sitka est rejointe par la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*) et par le thuya géant (*Thuja plicata*) dans la canopée, et dans une moindre proportion par l'aulne rouge (*Alnus rubra*). Le sous-bois, relativement pauvre en espèces, est généralement caractérisé par des arbustes tels que le Salal (*Gaultheria shallon*), la ronce remarquable (*Rubus spectabilis*), des *Vaccinium* (*V. parvifolium*, *V. alaskaense*, *V. ovalifolium*) et de plantes herbacées telles que des fougères (*Blechnum spicant*, *Polystichum munitum*) et des plantes à fleurs (*Listera caurina*, *L. cordata*, *Moneses uniflora*) (Golumbia 2007, Pojar 2008). Dans ces forêts, la régénération se fait principalement par chablis, avec un remplacement arbre par arbre ou par petits groupes (Pojar & MacKinnon 1994, Lertzman et al. 1997). Cependant des événements de tempête provoquant d'importantes chutes d'arbres semblent également se produire sur une échelle de temps plus longue (voir section III-1).

Une autre composante importante du sous-bois des forêts pluviales tempérées est l'important couvert de Bryophytes, qui peut par endroit devenir l'élément dominant des communautés végétales. La bryoflore d'Haïda Gwaii, avec ses 575 espèces (Golumbia & Bartier 2004), rivalise en nombre d'espèces avec les plantes vasculaires (741 taxons, Cheney et al. 2007). On trouve sur Haïda Gwaii 395 espèces de Bryophyte au sens strict (s.s) et 180 espèces d'hépatiques. Quatre espèces de mousses et une espèce d'hépatique sont endémiques de l'archipel (Golumbia & Bartier, 2004).

Schofield (2004) dénombre 958 espèces de Bryophyte s.l. tous habitats confondus en Colombie-Britannique, et donc avec ses 575 taxons, Haïda Gwaii en comporte 60% !

I-1-2-B) Faune

Si 280 espèces d'oiseaux ont été observées à Haïda Gwaii (Golumbia et al. 2008), seulement 72 sont nicheuses, dont 34 espèces d'oiseaux liés au milieu humide et/ou à la mer, et 38 espèces forestières (McTaggart Cowan 1989). Par comparaison avec les mêmes types d'habitats sur le continent, on en déduit que 58% seulement des espèces sont présentes sur les îles (McTaggart Cowan 1989). S'il n'y a pas d'endémisme au niveau spécifique, au moins 4 sous-espèces seraient endémiques de l'archipel

Encadré n°2 : Endémisme et refuges glaciaire sur Haïda Gwaii

Le grand nombre d'espèces et de sous-espèces de différents phylums (bryophyte, plante vasculaire, insecte, oiseau, mammifère) recensé sur Haïda Gwaii a amené les premiers observateurs de la faune et de la flore à proposer l'existence d'un refuge glaciaire sur l'archipel (Osgood 1901, Foster 1965, Calder & Taylor 1968).

Cependant, les analyses géologiques ont révélé que la très grande majorité des terres de l'archipel était recouverte d'importants glaciers au cours des dernières glaciations (Clague 1989), interdisant la potentielle survie de populations animales et végétales. Il s'en est suivi un débat passionné, qui n'est toujours pas complètement clos, pour déterminer si oui ou non l'archipel avait abrité un refuge au moins pendant la dernière glaciation (dite de Fraser). L'ouvrage *The Outer Shores* (1989), dont l'un des objectifs était de faire la synthèse des connaissances naturalistes d'Haïda Gwaii, accumule les indications « pro-refuges » dans les différents phylums. Byun et al. (1997) utilisent des données moléculaires mitochondriales d'ours noir pour défendre cette théorie. Mais certains auteurs critiquent l'approche et refusent l'existence d'un pareil refuge (Demboski et al. 1999 et la réponse Byun et al. 1999). D'après la synthèse la plus récente, il apparaît finalement que certaines espèces auraient effectivement persisté dans des refuges glaciaires mais que d'autres auraient recolonisé ultérieurement (Reimcheim & Byun 2005).

Ce sont finalement les avancées des recherches en océanographie qui sont venues en partie solutionner le débat en indiquant qu'une partie du détroit d'Hécate était libre de glace et recouvert de forêt pendant le dernier maximum glaciaire (Josenhans et al. 1995, Mandryk et al. 2001, Fedje & Mathewes 2005).

Il est maintenant globalement admis qu'une partie de la faune et de la flore d'Haïda Gwaii soit isolée depuis plus de 100000ans, et que les espèces aient trouvé refuges pendant les périodes glaciaires dans les îlots forestiers situés dans l'actuel détroit d'Hécate.

(McTaggart Cowan 1989).

Uniquement 10 espèces de mammifères sont présentes sur l'archipel alors que 31 espèces habitent des habitats similaires sur le continent (McTaggart Cowan 1989). Cette faune est dépourvue de grands herbivores et de grands prédateurs. Une exception notable est le Caribou endémique *Rangifer tarandus dawsoni* désormais disparu. Très peu d'éléments sont connus sur cette sous-espèce, mais d'après les analyses paléo-génétiques et morphologique réalisées il s'agissait d'une sous-espèce morphologiquement distincte mais génétiquement similaire aux autres sous-espèces vivant au Canada actuellement (Byun et al. 2002). Le dernier Caribou mentionné sur Haïda Gwaii a été tué en 1908 dans le nord de l'archipel (Golumbia et al. 2008). D'après le peu d'informations paléontologiques disponibles, il semblerait que cette espèce n'aie jamais été très abondante sur l'archipel, ce que confirme le fait qu'elle n'apparaisse que très peu dans la culture Haïda (Foster 1965, Byun et al. 2002, Golumbia et al. 2008).

I-1-3- Un climat hyper-tempéré, conséquence de la situation océanique

Pour faire simple, le climat d'Haïda Gwaii est globalement humide et doux. Localement, les conditions climatiques peuvent varier de manière importante selon la topographie et l'exposition. Ainsi, les précipitations peuvent atteindre 5000 mm par an sur la côte Ouest (G.O.V. Williams dans Calder & Taylor 1968) alors que la moyenne sur les 10 dernières années est de 1053 mm sur la côte Est (Fig. 2, voir ci-dessous). La description du climat qui suit provient de l'analyse des données climatiques journalières relevées sur la côte Est à Sandspit (Fig. 1), sur la période 2002-2012.

Pendant la période la plus pluvieuse de l'année (Octobre à Janvier), on enregistre environ 55% des précipitations. La température annuelle moyenne est de 8,6°C ; le mois le plus froid étant mars (4°C) et le plus chaud août (15,3°C) (Fig. 2). Au niveau de la mer, les précipitations neigeuses sont faibles et la couverture de neige persiste rarement plus de quelques jours. En montagne, ces précipitations sont beaucoup plus importantes, particulièrement au-dessus de 600m (Pojar 2008). Le vent est un élément important du climat des îles : avec une moyenne annuelle de 32 km/h et des rafales dépassant couramment les 130 km/h, il influence fortement l'écologie des communautés côtières (Golumbia 2007).

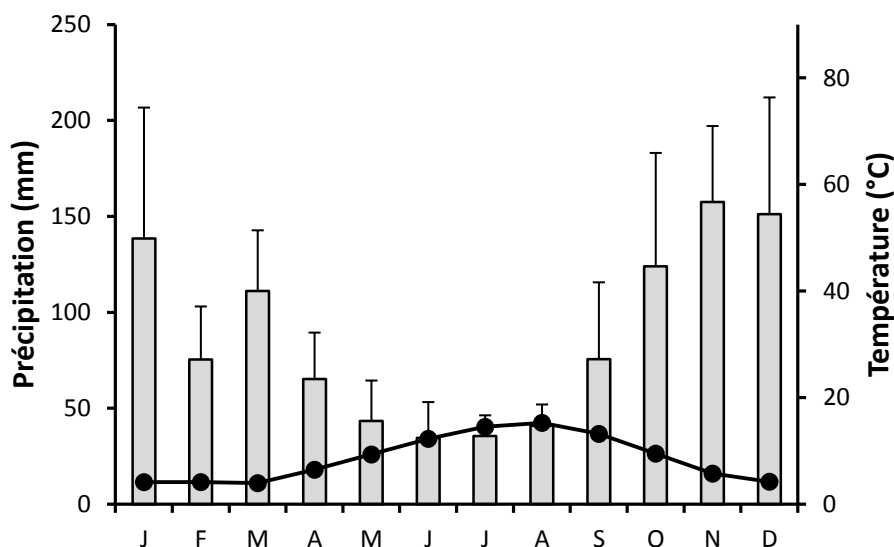


Figure 2. Diagramme ombrothermique réalisé avec les données 2002-2012 enregistrées à la station de Sandspit sur la côte Est d’Haïda Gwaii (Environnement Canada 2012).

I-1-4- Premiers habitants de l’archipel et histoire des Haïdas

L’arrivée des premiers hommes en Amérique du Nord daterait d’il y a environ 30 000 ans (les estimations sont extrêmement variables selon les auteurs (voir par exemple Meltzer 2009). Pendant une longue période, les populations humaines auraient été cantonnées à l’extrême nord-ouest, dans l’actuel Yukon et l’Alaska. Vers -15 000/-12 000 ans, la situation change fortement avec une phase d’expansion extrêmement rapide qui coïncide avec la fin du dernier maximum glaciaire (Fladmark 1989, Meltzer 2009). Ainsi, aux alentours de 11 000 avant le présent (BP), on trouve de nombreux sites colonisés par les humains en Amérique du Nord (Fladmark 1989, Meltzer 2009). Il a été proposé que cette expansion ait eu lieu en suivant les refuges glaciaires de la côte nord pacifique (Fladmark 1989, Josenhans et al. 1997). Sur Haïda Gwaii, les premiers vestiges humains datent d’il y a -10 200 ans ce qui est en accord avec cette théorie (Josenhans et al. 1997).

A partir de -5 500/-4 500 ans, il est avéré que les premiers habitants d’Haïda Gwaii possèdent une technologie importante, ont des échanges avec le continent, chassent de manière très efficace (mammifère marin et caribou) et travaillent le bois.

Les études ethnobotaniques ont également permis de mettre en évidence que les Haïdas pratiquaient la favorisation végétale avant le contact avec les Européens (Turner 2004). En effet, le feu était utilisé de manière régulière pour favoriser la régénération des arbustes dont les baies étaient récoltées (e.g. *Gaultheria shallon*, *Vaccinium parvifolium*). De plus, une grande quantité d’arbres pouvait localement être abattue (proche des sites des villages) à des fins de construction : maison, totem, canoë géant (Pojar & MacKinnon 1994, Turner 2004). Enfin, il a été montré que les Haïdas n’étaient pas étrangers à la notion d’agriculture puisqu’ils cultivaient au moins une espèce de

manière régulière avant le contact avec les Européens : le tabac haïda (Turner 2004). Malheureusement, avec l'apport du tabac commun (*Nicotiana tabacum*) par les colons cette culture a été abandonnée et on a relativement peu d'informations sur son origine géographique et botanique (Turner & Taylor 1972).

La population Haïda était de 6 500 habitants en 1840 et on dénombre au moins 20 sites de village importants. Le chiffre de 10 000 habitants semble une estimation raisonnable de la population Haïda (Fladmark 1989), même si certains auteurs proposent 15 voire 20 000 (Enrico 2003). Cette population importante, ainsi que ses nombreuses utilisations du territoire, laissent penser que, comme pour le reste de l'Amérique du Nord, et contrairement à ce qui a été longtemps affirmé (Denevan 1992, Mann 2005), Haïda Gwaii n'était pas une terre « vierge (wild) » lors de l'arrivée des Européens. Cet élément est à garder en mémoire pour pouvoir discuter des pratiques de gestion environnementale et des alternatives de conservation qui pourraient être proposées localement (voir section III).

I-1-5-Contact avec les Européens, déclin de la nation Haïda et situation actuelle

C'est le 6 juillet 1774 que Juan Pérez et son équipage à bord du *Santiago* vont « redécouvrir » Haïda Gwaii. Rapidement, ils vont voir arriver vers eux un grand nombre de Haïdas à bord de leurs canoës géants (Dalzell 1968). Après cette première rencontre, de nombreux bateaux vont se succéder et, progressivement, l'ensemble de l'archipel va être cartographié. Jusqu'en 1850, c'est principalement le commerce des fourrures (loutre de mer mais aussi phoque et autres pinnipèdes) qui va provoquer la visite des européens et des américains. Il y a eu quelques tentatives de recherche de minerai et même une petite ruée vers l'or (sans commune mesure avec celles du Yukon) au cours du 19^{ème} siècle mais elles n'ont jamais vraiment donné lieu à une colonisation des terres. Ce n'est qu'au début du 20^{ème} siècle que les premiers colons vont venir s'installer à demeure sur les îles. Il va s'ensuivre de nombreuses modifications dans l'environnement et le mode de vie insulaire : coupes forestières pour dégager des terres agricoles (cependant sur de petites surfaces), industrie baleinière et pêcheries de saumon, et surtout industrie d'exploitation forestière à partir des années 1920 (Dalzell 1968, Banner et al. 1989, Gough 1989). Finalement c'est principalement la partie Est de Graham qui va être fortement perturbée, tout comme certaines petites zones de l'île de Moresby (Fig. 1, voir la carte dans Golumbia 2007).

L'arrivée des européens, puis des américains et des russes, va provoquer un effondrement des populations Haïda. Comme dans de nombreux cas (Stannard 1992) ce sont les maladies (variole, syphilis, grippe, etc.) qui vont infliger les plus sévères pertes chez les amérindiens. Alors que la population était de 6 500 Haïdas en 1840 (Dawson 1880), elle est réduite à 588 en 1915 (Fladmark 1989).

En 2008, la population d'Haïda Gwaii était d'un peu moins de 5000 habitants, dont 1500 Haïdas³. La population est en grande majorité située sur l'île du nord (Graham), et répartie en 5 villages : Old Masset, Masset, Port Clements, Skidegate et Queen Charlotte. Un seul village est situé sur l'île de Moresby, Sandspit. Environ 50% de la surface de l'archipel est incluse dans l'une des aires protégées⁴. La principale, Gwaii Haanas, couvre tout le sud de l'archipel et englobe plus de 200 îles et îlots (Fig. 1). Ce parc national, cogéré par le gouvernement canadien et la nation Haïda, a été créé en 1993 dans le but de protéger l'intégrité écologique des écosystèmes terrestres et aquatiques, ainsi que pour protéger les sites des villages Haïdas précoloniaux (Archipelago Management Board, 2003).

I-1-6- Espèces animales et végétales introduites

Comme dans de nombreux systèmes insulaires, un grand nombre d'espèces animales et végétales ont été introduites sur Haïda Gwaii. La flore est constituée d'environ 27% d'espèces introduites (Table 1). Malgré cette proportion énorme, il semble que la majorité des espèces soient pour le moment relativement localisées et que peu ont une tendance à devenir invasives. Cependant, il a été montré que des espèces peuvent devenir envahissantes après plusieurs dizaines d'années de présence (Crooks 2005, Essl et al. 2011), ce qui incite à la plus grande prudence.

C'est parmi les vertébrés terrestres que l'on trouve la plus grande proportion d'espèces introduites et envahissantes. En effet, avant l'arrivée des Européens, seulement 11 espèces (en excluant les oiseaux) étaient présentes mais on en dénombre maintenant 20 de plus. Les rats (*Rattus rattus* et *R. norvegicus*) ont été introduits accidentellement au début du 20^{ème} siècle et ont depuis colonisé une grande partie des îles de l'archipel. Comme cela a été montré dans de nombreuses îles dans le monde (Jones et al. 2008) les rats menacent fortement les populations d'oiseaux, en particulier les oiseaux de mer qui nichent dans des terriers. Sur Haïda Gwaii, il a été mis en évidence que les rats sont à l'origine d'un fort déclin de plusieurs colonies d'oiseaux marins (Harfenist 1994, Kaiser et al. 1997, Drever 1997), dont en particulier la plus grande de Colombie-Britannique, située sur l'île de Langara (Gaston 1994). En plus des rats, les ratons laveurs (*Procyon lotor vancouverensis*) font également peser une forte menace sur les colonies d'oiseaux de mer de l'archipel (Hartman et al. 1997). L'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus anuginosus*) a lui été introduit intentionnellement dans les années 1950 pour aider à la collecte des cônes de l'épinette de Sitka. Il a colonisé depuis lors une grande superficie de l'archipel et menace les passereaux nicheurs (Martin & Jorron 2003). Les autres vertébrés introduits présentent des aires de répartitions plus faibles et leur incidence sur les écosystèmes d'Haïda Gwaii est moindre ou inconnue (Golumbia 2000, Golumbia et al. 2008).

³ <http://www.bcstats.gov.bc.ca/StatisticsBySubject/Demography.aspx>

⁴ http://www.haidagwaiimanagementcouncil.ca/Heritage_Sites_Conseivancies.html

I-1-7- L'arrivée de l'élément perturbateur : l'introduction du cerf à queue noire

L'espèce introduite qui est la plus largement implantée et qui présente le plus grand impact sur les écosystèmes de l'archipel est sans conteste le cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*). Dès 1792, c'est-à-dire 18 ans après que le premier européen fut arrivé, Joseph Ingraham constatant qu'il n'y avait pas de grand herbivore natif (et pas de prédateur) sur l'archipel, propose d'introduire des herbivores. Il va ainsi laisser cinq cochons et un couple de chèvres en espérant qu'ils vont prospérer⁵ (Ingraham 1792 in Dalzell 1968). Par chance, la tentative échoua.

C'est en 1878 que le révérend William Collison va introduire 9 cerfs provenant de Colombie-Britannique dans le but de fournir de la viande aux quelques colons ainsi qu'aux Haïdas (Olson 1901). Les cerfs ont été introduits dans le nord de l'archipel, à Masset (Fig. 3). Des signes de la présence des cerfs vont être observés jusqu'à 90km de leur zone de lâcher dès l'année suivante. En 1899, ils avaient réussi à coloniser l'île de Moresby puisqu'un individu y est tué. Dans les 25 années qui vont suivre, 57 nouveaux individus vont être relâchés, principalement dans le nord de l'archipel (Tableau 2). Du fait de l'absence de prédateurs et du climat relativement clément, les populations de cerfs vont très fortement augmenter dans les années 20-30 (Golumbia et al. 2008). A partir de 1950 les cerfs avaient « virtuellement » colonisé la totalité des deux principales îles (Graham et Moresby).

Tableau 2 : Synthèse de la colonisation d'Haïda Gwaii par le cerf à queue noire.

Date	Lieux	Type d'observation	Référence
1878	Masset	Introduction de 9 individus	Osgood 1901
1879	Skidegate	Signes de présence	Osgood 1901
1899	nord de Moresby	Un individu tué	Golumbia et al. 2008
1911	Graham	Introduction de 28 individus	Golumbia et al. 2008
1911	nord de Moresby	Introduction de 13 individus	Pojar et al. 1980
1912	Graham	Introduction de 6 individus	Golumbia et al. 2008
1913	Graham	Introduction de 7 individus	Golumbia et al. 2008
1925	Sandspit	Introduction de 3 individus	Pojar et al. 1980
1928	Queen Charlotte city	Signes de présence	Golumbia et al. 2008
1937	Baie d'Hutton	Signes de présence (observation)	Hall 1937
1945	Ile de Reef	Reconstruction dendrochronologique	Vila et al. 2004b
1946	Ile de Kunghit	Signe de présence (observation)	Golumbia et al. 2008
1955	Ile de Burnaby	Reconstruction dendrochronologique	Vila et al. 2004a
1955	Ile de Ramsay	Reconstruction dendrochronologique	Vila et al. 2004a
1957	Ile de SGang Gwaii	Signes de présence (observation)	Golumbia et al. 2008
1957	Naden Harbour	Signes de présence (observation)	Golumbia et al. 2008
1965	Ile de Louise	Reconstruction dendrochronologique	Vila et al. 2004a
1965	Ile de Haswell	Reconstruction dendrochronologique	Vila et al. 2004a
1985	Ile de South-Skedans	Reconstruction dendrochronologique	Vila et al. 2004b

⁵ “[...] would thrive and increase in the temperate climate.” Journal de Joseph Ingraham (1792) cité par Dalzell (1968) p. 34.

Aujourd'hui on considère que seulement 10 des 350 îles et îlots de l'archipel n'ont pas été colonisés, représentant moins de 0,01% de la surface totale (Annexe 7).

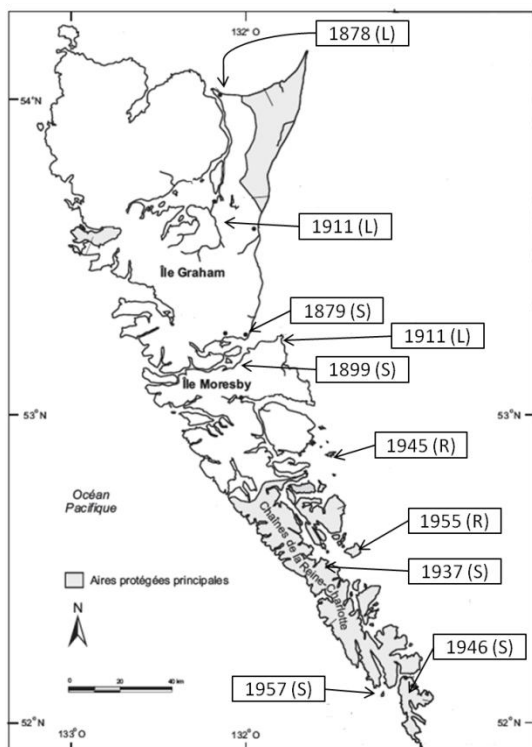


Figure 3 : Carte résumant les étapes de la colonisation d'Haïda Gwaii par le cerf à queue noire. Les dates suivies : d'un L correspondent à des lâchers, d'un S correspondent à des signes de présence, d'un R correspondent à des dates reconstruites grâce à des études dendrochronologiques. Les références ainsi que le nombre d'individus et les localisations précises sont indiquées dans le tableau 2.

Depuis leur colonisation de l'ensemble de l'archipel, les cerfs sont considérés comme une part intégrante du paysage d'Haïda Gwaii. Il s'agit d'une ressource alimentaire importante pour de nombreux habitants, aussi bien d'un point de vue culturel qu'économique. Le quota de chasse est de 15 animaux par personne et par an, ce qui en fait, et de loin, le plus important de Colombie-Britannique (<http://www.env.gov.bc.ca/fw/wildlife/hunting/regulations>).

I-2-Impact sur la végétation

I-2-1-Histoire de l'évaluation des effets du cerf sur les communautés végétales d'Haïda Gwaii

On ne dispose malheureusement d'aucune information détaillée sur la composition végétale avant l'introduction du cerf. En effet, les premiers scientifiques ayant parcouru l'archipel, même si certains ont collecté des échantillons, n'ont pas noté d'informations relatives à l'abondance des différentes espèces, hormis quelques indications sur les arbres dominants (e.g. Dawson 1880).

C'est dans les récits de prospection des forestiers que l'on trouve les premières descriptions du sous-bois. La description qu'ils donnent est celle d'un sous-bois luxuriant⁶ (Gregg 1923), contenant de nombreuses espèces d'arbustes qui forment un ensemble impénétrable⁷ (Hopkinson 1931). Alors que d'après les témoignages recueillis par Golumbia et al. (2008) les cerfs étaient déjà très abondants dans les années 30, aucune mention n'apparaît dans les récits des forestiers de cette époque, même quand ils évoquent les facteurs potentiels limitant la régénération des ligneux⁸ (Hall 1937).

Dans les années 50, on trouve les premiers éléments indiquant un impact possible du cerf sur la forêt, mais ces assertions restent timides⁹ (McTaggart-Cowan 1951, Robinson 1957). En 1968, Calder & Taylor publient la première étude détaillée de la végétation d'Haïda Gwaii. Dans cet ouvrage décrivant l'ensemble des espèces végétales présentes, leurs localisations ainsi que l'écologie de l'archipel, ils n'évoquent que très peu l'impact des cerfs introduits. En effet, ces auteurs n'évoquent les cerfs qu'à cinq reprises dans leur livre et ne semblent pas les considérer comme un facteur important influençant les plantes dans leur ensemble sur Haïda Gwaii. Le fait que peu de choses aient été écrites sur l'impact des cerfs 70 ans après leur introduction provient probablement de deux éléments : l'augmentation rapide des effets visibles dans les années 60-70 et le phénomène de dérive du point de référence (Encadré n°3).

⁶ Gregg (1923): "The underbrush is usually very dense, the principal species being salal, huckleberry, and devils club" P.7

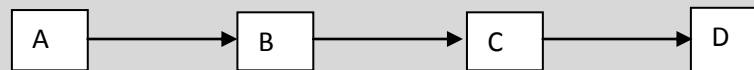
⁷ Hopkinson (1931) : "The forests are a jungle and to traverse them it is necessary in many places to cut one's way through an undergrowth composed of such plants as red huckleberry, tall bilberry, thimbleberry, salmonberry, salal, and devil's club growing eight or ten feet in height, not to mention young Sitka spruce and hemlock, springing up densely all round" P.29

⁸ Hall (1937) : "The only major deterrents to natural regeneration appear to be dense slash, salal and berry bushes" P.16

⁹ McTaggart-Cowan (1951) : rapporte des informations recueillies auprès des habitants Tyell "skunk cabbage was abundant at one time but has been eliminated" et Robinson (1957) explique "The slashes which have been burnt look like Vancouver Island burns with one exception, this is the large amount of grass growing. There is a noticeable absence of deciduous and shrub species, whether this is influenced by deer is unknown. Vaccinium spp. and red cedar in the burnt slashes are browsed heavily and arouse the suspicions that deer are influencing the plant association"

Encadré n°3 : Impact du cerf à Haïda Gwaii et le syndrome de la dérive du point de référence

Le syndrome de la dérive du point de référence (*“shifting baseline syndrom”*) a été proposé par Pauly à propos de l’attitude des pêcheries (Pauly 1995). Il explique dans ce court papier que, dans son domaine, le manque d’état de référence documenté (donnée historique) fait que les générations successives de pêcheurs ne s’aperçoivent pas de l’épuisement des stocks et de la diminution de la taille des prises. Ils jugent la quantité et la qualité de leurs prises dans un référentiel au mieux de quelques décennies et n’ont pas une image des ressources disponibles ne serait-ce qu’un siècle auparavant.



Si on imagine que A est un écosystème « natif » non modifié et que des perturbations humaines successives le conduisent dans les états B, puis C et enfin D, si une génération s’écoule entre chaque changement, les observateurs des périodes C puis D n’observeront qu’un changement équivalent en intensité à celui de A vers B. Mais si un observateur du temps D a un état de référence A, il s’apercevra de l’intensité réelle des modifications subies.

Dans la majorité des situations auxquelles nous sommes confrontés en écologie, nous avons un problème de changement de l’état de référence. Dans le cas d’Haïda Gwaii, de nombreux acteurs locaux ne réalisent l’ampleur des modifications engendrées par l’introduction des cerfs que lorsqu’ils deviennent familiers avec la végétation des îles sans cerf. Peu nombreuses et isolées leur existence a été ignorée jusqu’à nos recherches. C’est lorsque l’on compare les photographies qui illustrent la première page de cette section, que l’on constate directement l’ampleur des modifications subies.

Le botaniste Jim Pojar illustre bien ce phénomène lorsqu’il explique sa découverte des forêts d’Haïda Gwaii (Pojar 1999). Lui et ses collègues, lors de leurs premières visites sur l’archipel, n’arrivaient pas évaluer l’importance de l’impact des effets des cerfs. C’est en cherchant dans les textes historiques (que j’ai cités ci-dessus) qu’ils ont réalisé pourquoi le sous-bois de la forêt était si peu développé ; il ne s’agissait pas d’un effet de l’insularité !

Les premières études sur l’impact du cerf datent du début des années 80 et ont été réalisées par des botanistes appartenant au ministère des forêts de Colombie-Britannique. Ces premières études sont principalement des rapports évoquant les forts taux d’abrutissement constatés sur les arbres, les arbustes et les herbacées du sous-bois (Hanson 1980, West 1995) ainsi que des comparaisons « semi-quantitatives » avec le continent (Pojar et al. 1980, Pojar & Banner 1984, Pojar 1999). Coates et al. (1985) dans leur rapport pour le ministère des forêts, montrent que la régénération du thuya géant (*Thuja plicata*) était déjà fortement limitée par les cerfs en 1980 sur l’île de Lyell et dans la Baie de Sewell. Dans leur étude, ils ne trouvent pas d’effets des cerfs sur la régénération de l’épinette de

Sitka (*Picea stichensis*) et de la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*). Une tentative d'évaluation des effets du cerf sur le sous-bois, au moyen de mise en place d'exclos, a été réalisée dans la Baie de Sewell (Bennett 1996). Malheureusement, la faible durée de l'expérience, les problèmes dans le protocole, ainsi que le constat de l'intrusion des cerfs dans les zones protégées laissèrent dubitatif quant à l'interprétation des résultats.

Au milieu des années 90, un faisceau d'éléments indiquait donc que les cerfs étaient responsables de changements majeurs à divers niveaux des écosystèmes d'Haïda Gwaii, mais aucune étude n'avait encore analysé précisément ces changements. C'est dans ce contexte qu'a été créé le Research Group on Introduced Species (RGIS - <http://rgis.cefe.cnrs.fr/>) en 1996, avec pour objectif d'étudier les impacts des espèces introduites sur les écosystèmes d'Haïda Gwaii. Cette thèse s'inscrit dans la continuité des travaux entrepris par ce consortium franco-canadien.

L'une des premières études du RGIS concerne la régénération du thuya géant (*Thuja plicata*) dans les zones de coupe à blanc selon un gradient d'accessibilité des zones aux chasseurs de l'archipel. Martin & Baltzinger (2002) montrent que la régénération est extrêmement diminuée par l'abrutissement des cerfs, mais que, dans les zones plus accessibles aux chasseurs elle était meilleure. Leur conclusion est que ce n'est pas la quantité d'animaux prélevés (la pression de chasse restant extrêmement faible sur l'archipel), mais probablement la modification du comportement d'alimentation du cerf du fait du risque de « prédation » (écologie de la peur), qui permettrait l'augmentation du taux de régénération (Martin & Baltzinger 2002).

I-2-2-Mise en évidence de l'effet de cerf : le dispositif d'exclos de l'île de Graham

La technique la plus classique pour étudier l'effet des herbivores sur les plantes du sous-bois consiste à utiliser des exclos et à comparer l'évolution de la végétation au cours du temps dans ces derniers, par rapport à des zones témoins (Encadré n°4). En 1997, un tel dispositif constitué d'un réseau de 10 paires d'exclos a été mis en place sur l'île de Graham (Fig. 4). Il n'existe pas de mesure directe de la densité de cerfs sur les deux îles principales de l'archipel (Graham et Moresby) mais une étude de la densité de fèces indique des valeurs de l'ordre de 13 cerfs au km² (Engelstoft 2001; Engelstoft et al. 2008). Dans des exclos de 25m² ainsi que dans les zones contrôles avoisinantes (de même superficie), le recouvrement de toutes les espèces végétales a été enregistré dans différentes strates : 0-5cm, 5-15cm, 15-25cm, 25-50cm, 50-100cm, 100-150cm, 150-200 et 200-400cm (pour plus de détail sur le protocole expérimental voir Stroh et al. 2008). L'objectif de cette étude était double : il s'agissait en effet d'évaluer l'impact du cerf sur: 1) la régénération des trois principales espèces d'arbres de la forêt avec une emphase particulière sur le thuya géant (Stroh et al. 2008) ; 2) la structure et la composition du sous-bois.

Grace à ce dispositif, Stroh et al. (2008) ont montré qu'après une période d'exclusion des cerfs de 8 ans, il existe une différence significative de recouvrement du Thuya géant (*Thuja plicata*) entre les zones protégées et non protégées, mais pas de différences très marquées dans le cas de l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*) et de la pruche de l'ouest (*Tsuga heterophylla*). Concernant ces deux espèces, des études précédentes sur Haïda Gwaii avaient mis en évidence que les cerfs provoquaient des retards de croissance mais n'empêchaient pas leur régénération *in fine* (Vila et al. 2001, 2002, 2003a & b). Stroh et al. ont également mis en évidence une augmentation de la taille, du nombre de feuilles ainsi que de la survie des plantules de Thuya protégés du broutage. Ces résultats confirment donc la responsabilité des cerfs dans le défaut de recrutement de cette espèce (Martin & Baltzinger 2002), qui est par ailleurs à la base du mode de vie traditionnel Haïda (voir encadré 5).

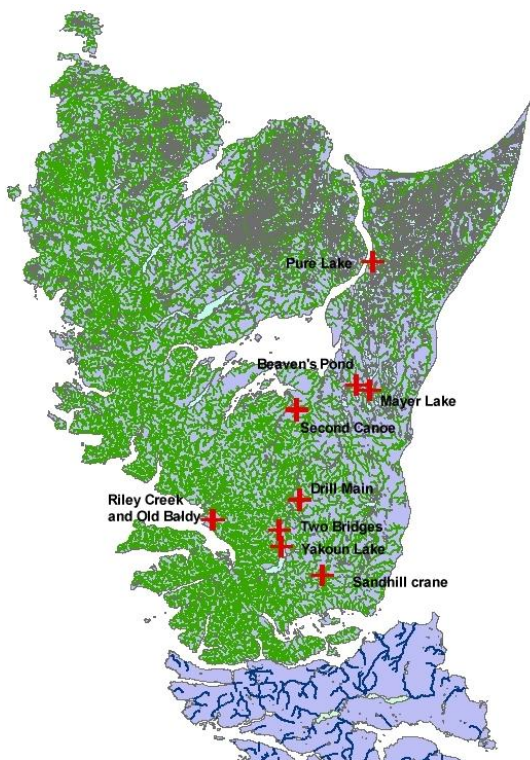


Figure 4. Localisation des 10 sites d'études sur l'île de Graham. Chaque site comporte deux exclos ainsi que deux zones contrôle. (Riley Creek et Old Baldy sont trop proches pour être représentés séparément).

A l'aide du même dispositif expérimental et d'un temps un peu plus long (12 ans), j'ai participé à l'étude de la réponse de la communauté végétale du sous-bois à l'exclusion des cerfs (publication en préparation). Ici, l'objectif était de mettre en évidence le type et l'ampleur des impacts provoqués par plus de 100ans d'herbivorie (date de l'introduction du cerf sur l'archipel).

Le type de protocole utilisé (% de recouvrement), ainsi que le grand nombre de personnes qui ont effectué les relevés botaniques au cours du temps, ont conduit à la présence d'un fort effet observateur dans notre jeu de données. Afin d'éviter de fausses interprétations, nous avons donc

limité les analyses à des comparaisons intra-année entre zones protégées et zones témoins (les observateurs changeant d'une année sur l'autre mais pas intra-année).

Nos résultats montrent que l'exclusion des cerfs ne permet pas de mettre en évidence de différence de densité d'espèces¹⁰ à l'intérieur des exclos en comparaison avec l'extérieur (Tableau 3). Plusieurs hypothèses complémentaires peuvent être avancées pour expliquer ce résultat. Premièrement, la recolonisation du sous-bois par les différentes espèces est limitée par la relative courte durée de l'expérience (12 ans). De plus, au moment de la mise en place des exclos, la végétation du sous-bois avait déjà probablement subi de très fortes modifications avec en particulier la disparition des espèces préférées des cerfs. Enfin, la flore d'Haïda Gwaii étant extrêmement pauvre (en comparaison de ce que l'on rencontre sur le continent en Colombie-Britannique) cela réduit le potentiel effet des herbivores sur cette composante de la diversité du sous-bois.

Tableau 3. Comparaison des densités d'espèces présentes et capable de fleurir ou de fructifier, de la diversité spécifique et de l'équitabilité entre les zones contrôles et les exclos. Fleurs/fruits = densité d'espèces avec présence de fleurs et/ou des fruits. - = non noté Les différences statistiques sont évaluées à l'aide d'un test de Student apparié.

	1997			2001			2009		
	Ext	Int	t	Ext	Int	t	Ext	Int	t
Densité d'espèce	4.95	5.5	-1.63	7.7	8.2	-1.22	12.4	12.25	0.16
Fleurs/fruits	-	-	-	-	-	-	2.25	4.45	-4.14***
Diversité (Shannon)	1.08	1.07	0.12	1.02	1.27	-4.19***	1	1.53	-6.08***
Equitabilité	0.69	0.71	1.6	0.51	0.62	-3.94**	0.4	0.63	-7.23***

Par contre, si on s'intéresse à la densité d'espèces capables de se reproduire (présence de fleurs et/ou de fruits), on constate qu'elle est nettement supérieure dans les exclos (Tableau 3). Ce résultat est particulièrement important car il indique que les seules plantes capables de se maintenir en présence d'une forte densité de cerfs voient leur taux de reproduction fortement diminué, et donc la dynamique de leurs populations perturbée. On peut s'interroger sur les conséquences à long terme pour ces espèces qui, même si elles sont moins touchées directement par l'effet des cervidés que les autres, risquent de finir par ne plus se maintenir dans le système. Une autre question importante que pose ce résultat concerne les potentialités de recolonisation de ce type d'espèces si une diminution de la pression d'herbivorie intervient (« naturellement » ou due à une opération de gestion).

¹⁰ La densité d'espèces est définie dans tout le manuscrit comme le nombre d'espèce par unité d'échantillonnage. Cette mesure est préférée pour les études de conservation car elle se base sur des surfaces constantes, contrairement à la richesse spécifique qui se base sur un nombre d'individus constant (voir Gotelli & Colwell 2001 pour de plus ample information sur le sujet).

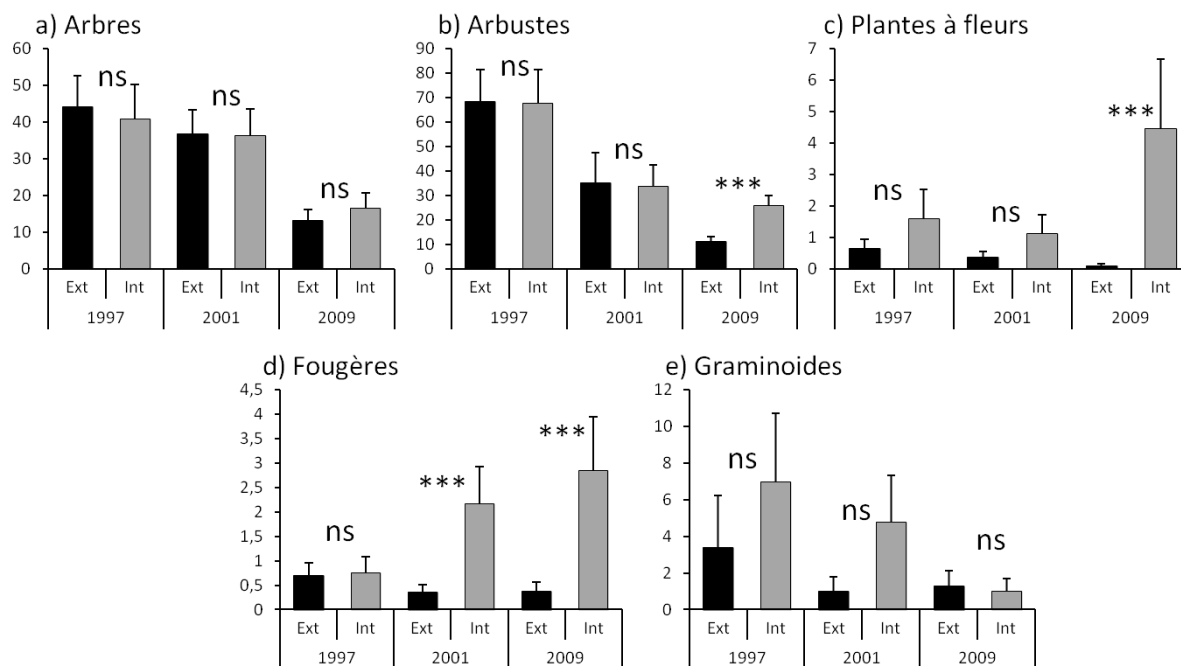


Figure 5. Pourcentage de recouvrement des différents groupes d'espèces à l'extérieur (noir) et à l'intérieur (gris) des exclos. Les différences statistiques sont évaluées à l'aide d'un test de Student apparié.

Nos résultats montrent également que la diversité spécifique ainsi que l'équitabilité du sous-bois sont fortement augmentées par l'exclusion des herbivores (Tableau 3). L'exclusion des cerfs provoque une augmentation du recouvrement de nombreuses espèces du sous-bois (voir ci-dessous) ce qui explique l'augmentation de la diversité spécifique.

Ce sont principalement les arbustes, les plantes à fleurs et les fougères qui profitent de l'absence d'herbivorie (Figure 5). Ces différents groupes, en particulier arbustes et plantes à fleur, ont à de nombreuses reprises été identifiés comme sensibles à l'augmentation de la pression d'herbivorie par des mammifères sauvages (Section II-2-1). Dans le cas présent, l'analyse de la réponse individuelle des espèces semble en accord avec la théorie de la préférence des herbivores, qui stipule que les espèces préférées déclinent en premier. En effet, on constate une augmentation du recouvrement plus importante chez les espèces préférées du cerf lorsqu'on retire les herbivores (Tableau 4).

Tableau 4. Pourcentage de recouvrement des espèces dominantes (>1%) du sous-bois à l'extérieur et à l'intérieur des exclos. Les espèces ont été classées par ordre de préférence décroissant pour les cerfs en fonction de la littérature (Pojar et al. 1980, Daufresne & Martin 1997) et de nos observations personnelles. Les différences sont indiquées par des étoiles représentant la significativité selon un test de Wilcoxon apparié.

	1997			2001			2009		
	Ext	Int	w	Ext	Int	w	Ext	Int	w
<i>Lysichiton americanus</i>	0.55	1.25	6ns	0.2	0.05	12ns	0	3.7	3*
<i>Thuja plicata</i>	4.8	3.85	46ns	3.11	6.10	31*	2.14	3.26	42*
<i>Blechnum spicant</i>	0.5	0.45	18ns	0.1	0.45	36ns	0.05	0.8	15*
<i>Vaccinium spp.</i>	37.05	40.6	74ns	9.8	11.6	65.5ns	3.8	11.7	0***
<i>Coptis asplenifolia</i>	0.1	0.2	0ns	0.25	1.15	0*	0.10	1.58	2*
<i>Rubus pedatus</i>	0.1	0.15	1ns	0.15	0.20	7ns	0.005	0.32	2.5*
<i>Cornus canadensis</i>	0.95	1.85	3.5ns	0.30	2.1	0**	0.25	4	1**
<i>Menziesia ferruginea</i>	12.85	10.65	58.5ns	5.47	2.22	50ns	1.37	3.3	19**
<i>Gaultheria shallon</i>	17.1	13.9	48ns	19.15	17.35	65ns	5.66	6.5	70ns
<i>Carex sitchensis</i>	2.8	2.05	1ns	0.8	3.25	0ns	0.8	0	1ns
<i>Picea sitchensis</i>	4.2	1.7	12ns	1.4	0.55	28.5ns	0.26	2.5	39ns
<i>Tsuga heterophylla</i>	34.3	34.5	86.5ns	28.2	23.1	127.5ns	7.8	10.8	95ns
Recouvrement total	117.4	118.1	94ns	73.6	78.4	83ns	26.1	50.7	21***

D'après les résultats de cette expérience d'exclusion des cerfs, il semble que ces derniers soient responsables de modifications majeures des communautés végétales forestières d'Haïda Gwaii.

Les dispositifs d'exclos sont souvent utilisés pour mettre en évidence les effets des herbivores et c'est le cas pour les cervidés. Cependant ce type d'approche pose certains problèmes qu'il faut prendre en considération pour l'interprétation des résultats. Dans le cas d'une introduction, comme sur Haïda Gwaii, l'exclusion complète des herbivores représente l'état « natif » des écosystèmes mais ce n'est pas le cas dans les études traitant de la surabondance. De plus, après de longues périodes de sur-abrutissement, comme nous l'avons vu dans le cas de Graham, la majorité des espèces du sous-bois ont disparu localement. Pour de nombreuses espèces ayant des capacités de recolonisation très limitées, de très longues périodes seront nécessaires avant d'observer des augmentations de la richesse spécifique.

Encadré n°4 : Techniques d'études de l'effet de cerf

Différentes méthodologies ont été mises en place afin d'étudier les conséquences de la surabondance (ou de l'introduction) des cervidés sur la végétation. On peut répartir ces méthodes en deux grandes catégories : expérimentale et non expérimentale (Bergstrom & Edenius 2003).

***méthode non expérimentale**

Ces méthodes sont basées sur l'étude de différentes densités de cerfs dans le temps ou dans l'espace. Dans les deux cas, elles nécessitent une estimation des densités de populations de cerfs mais également l'estimation du temps depuis l'introduction/surabondance qui est une variable aussi importante que la densité de cerfs.

-diachronique : cette méthode consiste à suivre des points de végétation pendant une période de fluctuation des densités de cerfs (généralement une augmentation). Exemple : Wiegmann & Waller 2006

-synchronique : cette méthode consiste à comparer des zones dont la différence majeure est la densité de cervidés. Exemple : Beals et al. 1960

***Méthode expérimentale**

-Simulation : Pour étudier la réponse des végétaux à l'herbivorie une méthode consiste à simuler les dommages causés et à suivre l'évolution de différents paramètres démographiques dans le temps. Exemple : Hjalten et al. 1993

-exclos : c'est la technique la plus souvent utilisée pour étudier l'impact des cervidés en forêt. Le principal problème de cette méthode c'est qu'elle ne traduit pas une situation naturelle (l'exclusion complète d'herbivorie, à l'exception des cas d'introduction). Collard et al. 2010

-enclos : cette méthode vise à combler le problème de la précédente en suivant la réponse de la végétation à une densité connue d'herbivores enfermés Exemple : Horsley et al. 2003

I-2-3- Mise en évidence de l'effet de cerf : la baie de Laskeek

En plus de moyens classiques d'investigation des effets de l'herbivorie sur les communautés végétales (e.g. exclos), Haïda Gwaii présente un grand nombre de petites îles qui constituent autant de « réplicats » de l'impact de l'introduction du cerf dans un milieu dépourvu d'herbivores.

I-2-3-A) La baie de Laskeek

La baie de Laskeek, sur la côte Est de l'île de Moresby (Fig. 1), est la zone principale d'investigation du RGIS depuis sa création. Cette baie abrite une quinzaine d'îles de superficie et d'isolement variables (Fig. 6, Tableau 5). Les îles sont recouvertes de forêt dominée par l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis*)

et la pruche de l'ouest (*Tsuga heterophylla*). Selon les îles, une plus ou moins grande quantité de Thuya géant (*Thuja plicata*) et dans une moindre proportion d'Aulne rouge (*Alnus rubra*) complètent la composition de la canopée. On peut distinguer deux à trois communautés végétales dominantes sur les îles.

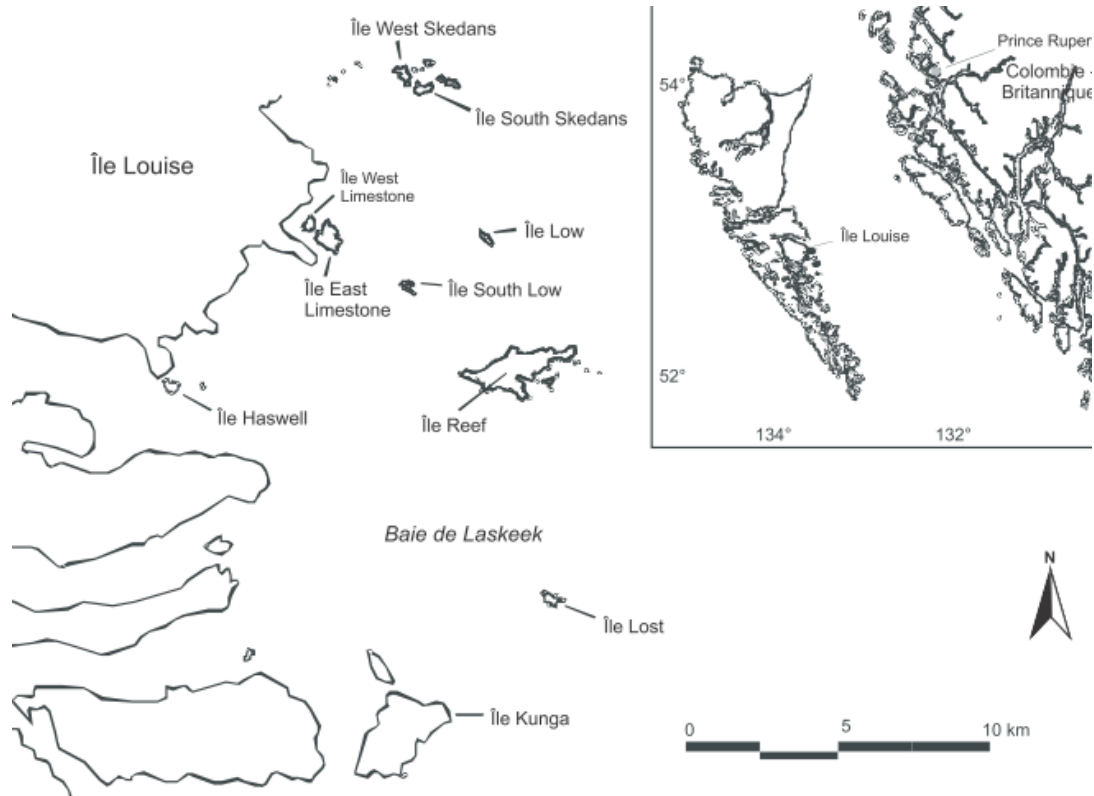


Figure 6. Carte de la baie de Laskeek sur la côte Est de l'île de Moresby

La description qui va suivre provient de mes observations personnelles, en particulier celles réalisées sur les îles sans cerfs, complétées par les zones inaccessibles aux cerfs sur des îles où les cerfs sont présents.

La première communauté, en partant de la limite haute des marées, est principalement constituée d'espèces herbacées dont les dominantes sont : *Angelica lucida*, *Aquilegia formosa*, *Campanula rotundifolia*, *Castilleja unalaschcensis*, *Epilobium angustifolium*, *Heracleum lanatum*, *Lupinus nootkatensis*, *Maianthemum dilatatum*, *Plantago maritima ssp. Juncooides*, *Potentilla villosa*, *Ranunculus occidentalis*, *Saxifraga ferruginea*, *Sisyrinchium littorale*, *Vicia gigantea* mais également de quelques arbustes (e.g. *Rosa nutkana*) et graminoides (e.g. *Elymus mollis*). Cette communauté, que nous appellerons par la suite lisière littorale, s'étend de la zone directement adjacente aux balancements des marées jusqu'à une vingtaine de mètres vers l'intérieur des îles.

L'intérieur des îles est caractérisé par un type de communauté qui, en plus des espèces d'arbres déjà évoquées, abritent des arbustes - *Gaultheria shallon*, *Menziesia ferruginea*, *Rubus spectabilis*, *Vaccinium spp.* (*V. parvifolium*, *V. ovalifolium*), des plantes à fleur *Calypso bulbosa*, *Goodyera*

oblongifolia, *Listera* spp. (*L. caurina*, *L. cordata*) *Maianthemum dilatatum*, *Moneses uniflora*, *Prenanthes alata*, des ptéridophytes (e.g. *Anthyrium filix-femina*, *Blechnum spicant*, *Polystichum munitum*) et des graminoides (e.g. *Carex sitchensis*, *Luzula parviflora*).

Entre ces deux communautés, on trouve une zone de transition où la canopée est constituée uniquement d'Épinette de Sitka en peuplement peu dense sous lesquels se développe un sous-bois avec des arbustes comme *Lonicera involucrata*, *Ribes* spp. (*R. lacustre*, *R. laxiflorum*), *Salix scouleriana* et *Malus fusca*.

Les nombreux scientifiques qui se sont succédés au sein du programme RGIS dans la baie de Laskeek ont permis d'acquérir une connaissance approfondie de l'écologie de chacune des îles étudiées, avec en particulier des inventaires relativement complets de la flore (vasculaire) et de l'avifaune (voir la synthèse dans l'annexe 6). Avec 169 espèces enregistrées, la baie de Laskeek comporte 23 % de la flore d'Haïda Gwaii. Les espèces qui font particulièrement défaut sont celles présentant des affinités avec les zones tourbeuses et marécageuses ainsi que la flore de montagne.

Tableau 5. Caractéristiques des îles de la baie de Laskeek évoquées dans cette thèse.

Île	Durée de présence du cerf (années)	Superficie (ha)	Isolement d'une île de grande taille (m)
Haswell	> 60	13, 3	150
East Limestone	> 60	41	600
West Limestone	> 60	16	350
Kunga	> 60	400	500
Reef	> 60	249	6000
Low	Aucune	9,6	5400
Lost	Aucune	5,3	7300

Les îles étudiées n'ont pas fait l'objet de coupes forestières industrielles ou d'aménagements postcoloniaux importants, par contre, la baie de Laskeek était bordée au nord et au sud par deux villages Haïdas importants : Skedans et Tanu. Il n'existe pas d'éléments précis sur les modifications de la végétation par les Haïdas sur les îles de la baie de Laskeek, mais on trouve par contre des indices d'utilisation de la forêt (au moins sur certaines îles). Les arbres modifiés culturellement, qu'il s'agisse d'écorçage ou de tentative de coupe, que l'on rencontre sur Reef, Kunga, Titul, Haswell sont sans conteste les preuves les plus tangibles de l'exploitation forestière par les Haïdas. La répartition de certaines espèces végétales, en particulier le Pommier de Pacifique (*Malus fusca*) et le *Prunus emarginata*, à proximité des anciens villages est intrigante. Cependant, il n'existe aucune information complémentaire permettant d'étayer une possible favorisation de ces espèces. Dans le cas du *Prunus emarginata*, la répartition est d'autant plus troublante qu'il s'agit d'une espèce introduite sur l'archipel avec une distribution principalement centrée autour des zones actuellement habitées (Sud

de l'île de Graham, obs. pers.). Le fait de rencontrer un grand nombre d'arbres sénescents à proximité du village de Tanu et sur l'île de Kunga pose des questions sur son introduction : s'agit-il d'une introduction réalisée par les Haïdas ou par les premiers colons ayant habité l'archipel ?

L'analyse de la structure en âge de certains arbustes (Vila et al. 2004a) ainsi que les traces de frottis sur les arbres (Vila et al. 2004b) ont permis de dater l'arrivée des cerfs sur les différentes îles. Ces travaux ont permis de montrer que la baie de Laskeek offrait un dispositif d'îles dont certaines n'ont jamais été colonisées par les cerfs et d'autres ayant été colonisées à des dates différentes variant entre 30 et 60 ans aujourd'hui. Ce système est assurément un échantillon simplifié (moins complexe) de l'ensemble de l'archipel, mais il présente l'énorme avantage de posséder un état de référence du fait de la présence d'îles sans cerfs.

Encadré n°5 : Valeur culturelle des plantes pour les Haïdas

L'utilisation des plantes par les Haïdas est relativement bien connue grâce aux études ethnobotaniques menées par Nancy Turner. Dans cette partie, je m'appuie sur ses travaux et en particulier son ouvrage de synthèse *Plants of Haida Gwaii* (2004).

Bien que « traditionnellement » les Haïdas aient eu un mode de vie essentiellement tourné vers la mer et les habitats littoraux pour leur alimentation et leur culture, ils avaient une connaissance et une utilisation importante des plantes poussant sur l'archipel. Les diverses plantes du sous-bois étaient utilisées pour l'alimentation, mais également la pharmacopée, les constructions, l'art et la spiritualité. Ainsi, plus de 70 espèces de plantes étaient utilisées de manière régulière pour l'alimentation et quasiment autant pour la médecine.

L'espèce sans conteste la plus emblématique et présentant le plus grand nombre d'usages est le thuya géant (*Thuja plicata*). Cet arbre qui peut atteindre 70m de haut, est considéré comme le pilier de la culture amérindienne du nord-ouest Pacifique (Pojar & MacKinnon 1994). Il était (et est) utilisé pour construire les maisons, les totems et monuments mortuaires, les canoës géants ainsi que divers objets décoratifs ou utilitaires. Son écorce servait à la confection des habits, chapeaux et autres ornements. Ainsi, on trouve sur Haida Gwaii un grand nombre d'arbres modifiés culturellement, présentant des traces d'écorçage ou des tentatives de coupes.

Le manque de régénération du thuya géant et la disparition des plantes du sous-bois représentent donc, en plus d'une perte de biodiversité, une perte culturelle importante.

I-2-3-B) Impact du cerf sur la flore vasculaire de la baie de Laskeek

Deux études précédentes ont comparé les communautés végétales de l'intérieur de la forêt et de la côte de 7 îles de la baie de Laskeek (Stockton et al. 2005, Martin et al. 2010). Trois de ces îles n'ont jamais été occupées par les cerfs, deux ont été colonisées moins de 20 ans avant les relevés, et les deux dernières l'étaient depuis plus de 50 ans.

Les résultats obtenus par une comparaison synchronique de la végétation sont sans appel : les cerfs réduisent la densité, le recouvrement ainsi que la diversité spécifique (Stockton et al. 2005), et ce, dans les deux types de communautés (intérieure et côtière). Tous les types biologiques sont affectés, mais ce sont principalement les arbustes et les plantes à fleurs qui accusent le plus sévère déclin (Stockton et al. 2005, Martin et al. 2010).

I-2-3-C) Impact du cerf sur la Bryoflore de la baie de Laskeek

Sur Haïda Gwaii comme dans de nombreux sites ailleurs dans le monde (section III-1) les cerfs sont responsables de modifications majeures des écosystèmes et en particulier du déclin d'un grand nombre d'espèces végétales. Certains végétaux ne sont pourtant pas consommés par les herbivores en raison de leur faible digestibilité ou de leurs protections (épine, composé secondaire...). C'est le cas des Bryophytes (sensu lato) qui sont généralement considérées comme largement évitées par les herbivores (Prins 1982). D'après les modèles classiques de réponse à l'herbivorie, des espèces non consommées comme les Bryophytes devraient bénéficier du relâchement de compétition provoqué par la réduction des autres composantes du sous-bois. Curieusement, même si cette hypothèse a été brièvement évoquée par certains auteurs (par exemple Fuller 2001), il n'existe pas à ma connaissance d'étude dans la littérature abordant la réponse des Bryophytes à l'herbivorie par des cerfs en dehors du milieu très particulier que sont les tourbières. Haïda Gwaii, avec son large nombre d'espèces de Bryophytes ainsi que la forte pression d'herbivorie exercée par les cerfs semble un endroit propice à l'investigation de cette thématique.

J'ai donc entrepris d'échantillonner la Bryoflore terrestre (pas les épiphytes) de l'intérieur de la forêt de quatre des sept îles utilisées précédemment pour les études sur les communautés de vasculaires. Nous avons retenu les îles sans cerfs ainsi que celles colonisées depuis la plus longue période, à savoir maintenant plus de 60 ans. Sur chacune de ces îles, nous avons effectué 22 relevés de 1m² afin d'évaluer la richesse et la composition de la Bryoflore (voir Annexe 1 pour les détails du protocole). Pour chaque zone échantillonnée, nous avons également effectué des relevés des plantes vasculaires ainsi que du taux d'abrutissement. Afin de compléter cette dernière information sur les espèces consommées par les cerfs, nous avons intégré des données d'observations directes de comportements alimentaires (Annexe 1).

Les taux d'abrouissement ainsi que les données d'observations directes confirment que les cerfs ne consomment pas de Bryophytes (Tableau 6 & Annexe 1). Ceci confirme les résultats d'analyses de régime alimentaire qui montrent que les Bryophytes ne sont pas consommées par les mammifères en dehors de ceux vivant à haute latitude (Prins 1982). Pour ces espèces, (par exemple le mouflon - *Ovis aries*, la bernache nonnette - *Branta leucopsis*) la forte concentration des Bryophytes en acide arachidonique permettrait de lutter contre le froid.

Cette absence de consommation, ainsi que l'élimination des plantes vasculaires du sous-bois a conduit à un très fort développement des Bryophytes. En effet, nos résultats indiquent clairement une densité, une abondance ainsi qu'une diversité nettement plus importantes de Bryophytes (Bryophyte stricto sensu et hépatiques) sur les îles colonisées par les cerfs que sur les îles sans cerf (Fig. 7).

Tableau 6. Taux d'abrouissement mesuré sur les îles de Haswell et West Limestone.

Espèces	n	Type biologique	Taux d'abrouissement
<i>Picea sitchensis</i>	183	Arbre	60%
<i>Tsuga heterophylla</i>	254	Arbre	40%
<i>Vaccinium parvifolium</i>	440	Arbuste	74%
<i>Gaultheria shallon</i>	119	Arbuste	84%
<i>Festuca rubra</i>	440	Graminée	50%
<i>Luzula parviflora</i>	227	Graminée	46%
Bryophyte s.s. sp.	440	Bryophyte	0.2%
Hépatique sp.	288	Bryophyte	0%

C'est probablement le relâchement de la pression de compétition avec la flore vasculaire qui est à l'origine de cette augmentation spectaculaire des mousses. En effet, les Bryophytes sont classées dans le diagramme CSR de Grime comme des espèces tolérantes aux stress mais très peu compétitives (Grime et al. 1990, Glime 2007). La diminution des différentes espèces de vasculaires du sous-bois s'est accompagnée d'une augmentation de la lumière (et aussi peut-être des nutriments) disponible.

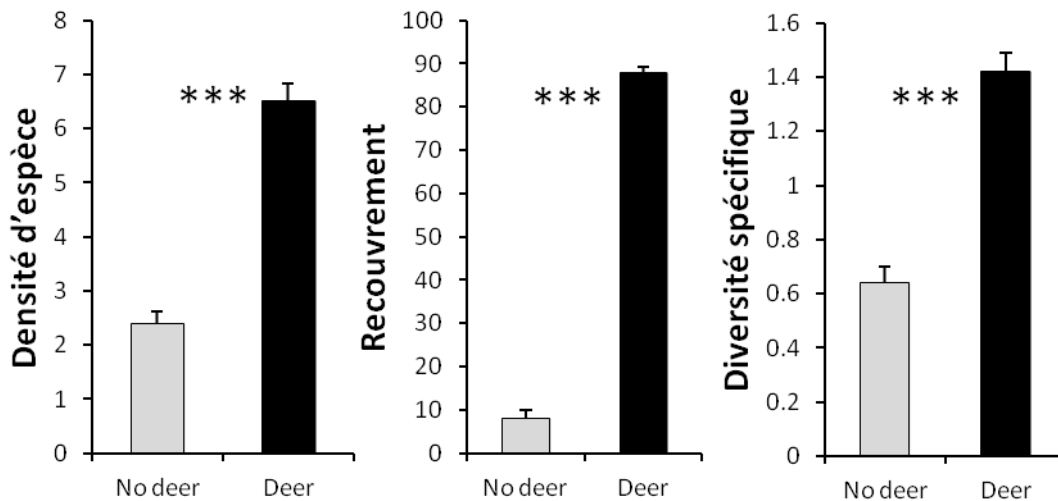


Figure 7. Densité spécifique, pourcentage de recouvrement et diversité spécifique des bryophytes entre îles sans cerf et îles avec cerfs. La significativité des différences est testée à l'aide d'un test-t de Student.

Les études sur la réponse des plantes vasculaires à l'introduction du cerf sur Haïda Gwaii ont mis en évidence que parmi les différents groupes, ce sont les graminoides qui semblent être le moins affectées (Stockton et al. 2005, Martin et al. 2010). Ces espèces sont consommées mais leur capacité de résistance leur permet de répondre plus lentement à l'effet de cerf. Cependant, contrairement à ce qui a été mis en évidence dans des études menées sur le continent (Horsley et al. 2003, Bouchet et al. 2004, Rooney 2009) nous n'observons pas d'augmentation de l'abondance (ou du recouvrement) absolue de ce groupe. Ceci nous amène à penser que l'augmentation de la dominance des graminoides constatée en Amérique du Nord et en Europe en réponse à l'augmentation de l'herbivorie n'est probablement qu'un état transitoire (au moins dans les zones qui présentent des densités extrêmement importantes d'herbivores). En effet, d'après nos résultats en situation de forte pression d'abrutissement, la tolérance de ces espèces n'est plus suffisante lorsque le déclin du sous-bois conduit les herbivores à se rabattre sur les espèces les moins préférées.

I-2-4-Conservation des communautés végétales sur-abrutie : le rôle des refuges

Comme on l'a vu précédemment, l'introduction des cerfs a causé des modifications majeures dans le sous-bois et les zones côtières d'Haïda Gwaii, menaçant une flore présentant un intérêt biologique (du fait de son isolement depuis le dernier maximum glaciaire) et culturelle (nombreuse espèces utilisées traditionnellement par les Haïdas).

Les études précédentes portant sur l'impact des cerfs sur la diversité des communautés végétales d'Haïda Gwaii ont proposé que des refuges à l'herbivorie (zones inaccessibles) puissent être à

l'origine du maintien d'une partie de la végétation (Stockton et al. 2005, Gaston et al. 2006, Martin et al. 2010). En particulier dans le cas des îles de la baie de Laskeek, un résultat important des études précédentes est que les cerfs diminuent la densité spécifique à l'échelle des stations d'échantillonnage (diversité α) mais ne semblent pas affecter la richesse globale des îles. Ceci pourrait être expliqué par la présence de refuges physiques qui protégeraient un nombre réduit de plantes, évitant ainsi leur disparition locale (au moins temporairement).

Afin de tester cette hypothèse, j'ai échantillonné l'ensemble des zones inaccessibles aux cerfs de plus de 2m² sur trois îles de la Baie de Laskeek. Ces zones refuges sont principalement des zones de falaises, dont une importante proportion est localisée près de la côte. Afin de vérifier que la présence des différentes espèces dans ces habitats particuliers était due aux cerfs et non à des affinités intrinsèques des espèces, nous avons également échantillonné des habitats similaires sur deux îles sans cerfs (voir Annexe 2 pour les détails du protocole).

Nos résultats montrent que les habitats rocheux abritent une densité d'espèces et un recouvrement nettement supérieurs aux zones témoins adjacentes prises sur le sol. De plus, nos résultats indiquent que ces différences sont attribuables aux cerfs puisqu'en leur absence les refuges et les zones sur le sol sont similaires (Fig. 8, Annexe 2).

Sur les îles avec cerfs, dans les deux types d'habitats (intérieur de la forêt et sur la côte), la majorité des espèces ont un recouvrement plus important dans les refuges. C'est le cas pour des espèces à forte valeur patrimoniale comme le thuya géant, le pommier du Pacifique (*Malus fusca*) ou l'*Aquilegia formosa*. Une seule espèce est plus abondante à l'extérieur des refuges en présence de cerf : le Cirse commun (*Cirsium vulgare*) qui est introduit. Des effets positifs similaires d'herbivores sur des espèces introduites ont été documentés en Amérique du Nord (Eschtruth & Battles 2009, Knight et al. 2009). Ils apparaîtraient principalement du fait de la non consommation des espèces introduites qui leur donne un avantage compétitif important sur les espèces natives.

Malgré la faible superficie totale de zone refuge par île, la proportion d'espèces qu'ils protègent est importante (Table 8). En effet avec moins de 0,5% de la surface ils contiennent environ 50% des espèces connues sur les îles. Les espèces manquantes sont principalement des espèces extrêmement rares dont beaucoup ne sont connues que dans une ou deux stations (voir par exemple Smith 2002).

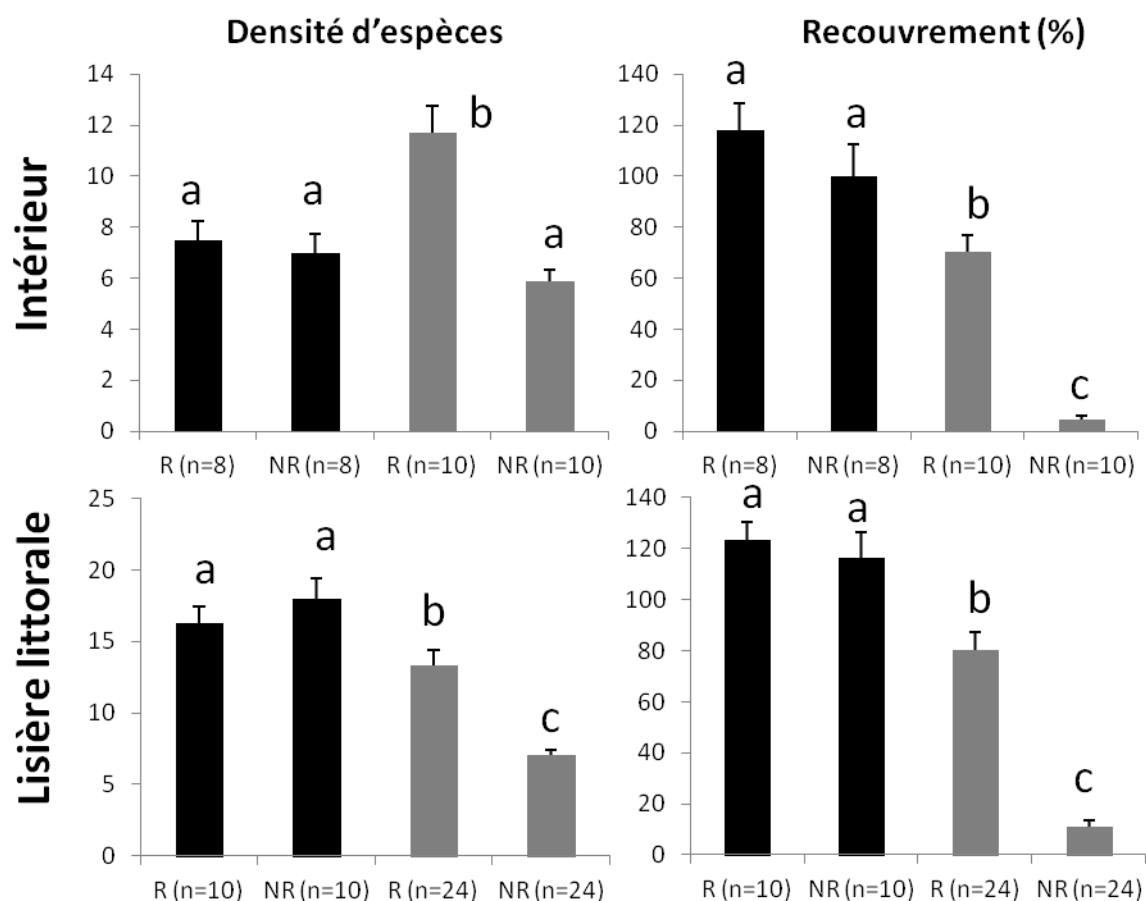


Figure 8. Densité d'espèces et pourcentage de recouvrement dans les refuges (R) ou sur le sol (NR) des îles sans (barre noire) et avec cerfs (barre grise) dans les habitats forestiers et sur la côte. Les lettres correspondent aux différences statistiques obtenues grâce à un test de comparaison multiple post-hoc de Tukey HSD.

Tableau 8. Îles et caractéristiques des refuges. R: Refuges. Nb esp total: Nombre total d'espèces connues sur l'île. Nb esp R : nombre d'espèces trouvées dans les refuges. % esp R = pourcentage du nombre d'espèces total trouvé dans les refuges.

Îles	Cerf	Superficie (ha)	Superficie R (m ²)	% superficie île	Nb esp total	Nb esp R	% esp R
Low	Non	9,6	212	0,22%	63	37	59%
Lost	Non	7,3	220	0,3%	66	30	45%
Haswell	Oui	13,3	322	0,24%	67	34	51%
W Limestone	Oui	16	270	0,17%	59	40	68%
E Limestone	Oui	41	220	0,05%	107	49	46%

La comparaison entre les communautés végétales présentes sur les refuges et celles sur le sol des îles sans cerfs indique que même s'il existe des différences (absence de certaines espèces, recouvrement différent), elles sont globalement similaires (Annexe 2). Ceci répond en partie aux interrogations

quant à la qualité des refuges comme zones de référence (baseline) formulées par les auteurs travaillant sur ce type d'habitat en Amérique du Nord (Rooney 1997, Carson et al. 2005, Comisky et al. 2005).

En plus de servir d'état de référence pour évaluer les effets de l'augmentation de la densité des cervidés, il a été proposé que les refuges puissent servir de source de propagules dans le cas d'opération de limitation de densité de cervidés à des fins de restauration (Carson et al. 2005, Comisky et al. 2005). Cependant, il n'existe pas à notre connaissance d'évaluation de capacité de dispersion de propagules de plantes poussant sur de tels refuges.

Pour tester cette capacité de dispersion, j'ai comparé la quantité de plantules de quatre espèces (deux arbustes et deux fougères) à différentes distances d'individus source poussant sur des refuges constitués par les racines d'arbres tombés dans des chablis. Nous avons utilisé ce type particulier de refuge pour des raisons de praticité expérimentale (voir Annexe 3 pour les détails du protocole).

Les résultats de cette expérience indiquent que pour 3 des espèces étudiées, les refuges servent effectivement de source de propagules (Fig. 9, Annexe 2). Par contre dans le cas de *Vaccinium parvifolium* la capacité des plantules à résister à l'abrouissement multiple (Vila et al. 2004b) leur permet de réaliser une répartition homogène dans le paysage indépendamment des sources que sont les refuges.

Nous pouvons faire l'hypothèse que les refuges rocheux évoqués précédemment soient également des sources de propagules, au moins pour la majorité des espèces. Il semble donc que les refuges (de différents types) soient à l'origine du maintien d'une banque d'individus et de propagules sur les îles très fortement modifiées par l'introduction des cerfs. Ces zones ont une valeur de conservation importante puisqu'elles évitent la disparition locale et peuvent potentiellement servir de source de propagules pour la recolonisation en cas de limitation de la densité de cerf (voir section III).

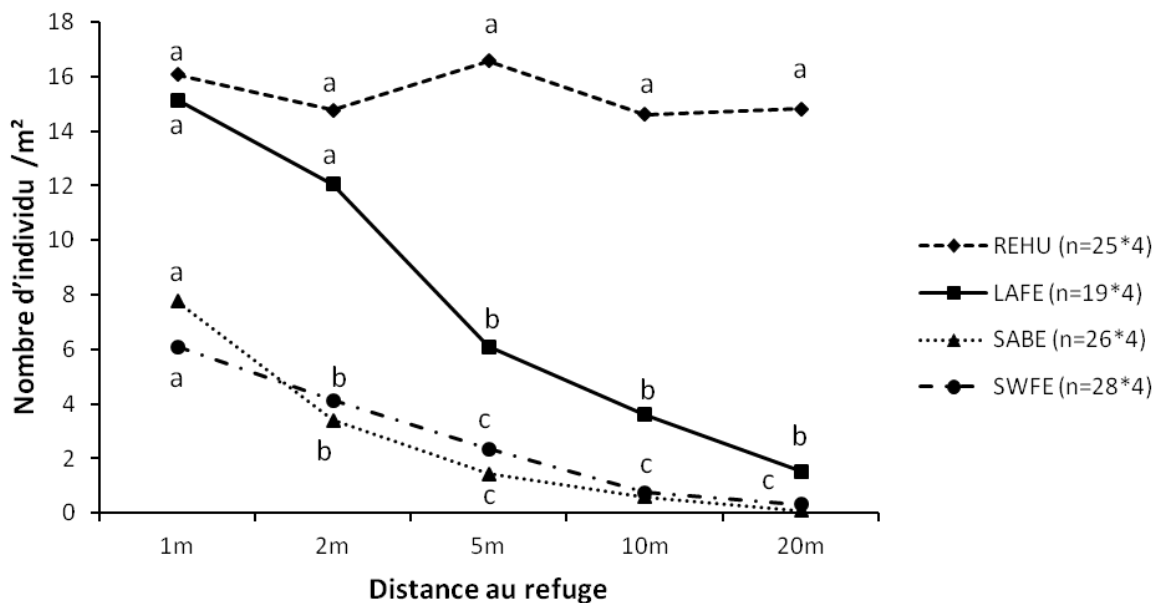


Figure 9. Nombre moyen de plantules trouvées à différentes distances de refuges. REHU : *Vaccinium parvifolium*, LAFE : *Athyrium filix-femina*, SABA : *Rubus spectabilis*, SWFE : *Polystichum munitum*. Les lettres indiquent les différences statistiques obtenues par un test de comparaison multiple post-hoc de Tukey HSD.

I-3-Impact sur les oiseaux

Deux études utilisant les îles de la baie de Laskeek déjà évoquées avaient permis de mettre en évidence les conséquences des réactions en chaînes sur les insectes et les oiseaux chanteurs provoquées par l'introduction du cerf. Ainsi, Allombert et ses collaborateurs (2005a) ont montré que la disparition de la végétation du sous-bois constatée sur les îles où les cerfs sont présents s'accompagnait d'une réduction drastique de l'abondance et de la densité spécifique des arthropodes, en particuliers des insectes vivant dans la strate arbustive. De la même manière, une comparaison synchronique entre des îles présentant différents statuts de colonisation par les cerfs révèle des différences importantes dans l'avifaune. Les oiseaux se nourrissant ou nichant dans les strates basses de végétation sont beaucoup moins présents sur les îles avec cerfs, ce qui n'est pas le cas pour les oiseaux utilisant principalement la canopée (Allombert et al. 2005b).

Afin d'améliorer la compréhension du mécanisme sous-jacent à ce constat et d'affiner les propositions de conservation de l'avifaune en réponse à la surabondance des herbivores, aussi bien localement qu'à grande échelle, nous avons cherché à évaluer la réponse à long terme des communautés d'oiseaux.

Pour ceci, nous avons utilisé un jeu de données diachroniques couvrant une période de 20 ans intégrant 45 îles de l'archipel d'Haïda Gwaii (Annexe 3). Des points d'écoute de 20 min ont été

réalisés sur ces îles de différentes tailles (de 1 à 400ha) en 1989 et en 2009 (voir Annexe 3 pour les détails du protocole). Pour toutes les analyses, les oiseaux ont été regroupés en fonction de leur dépendance à la végétation du sous-bois pour nicher et/ou s'alimenter.

En 1989, une analyse sur toutes les îles révèle que les oiseaux fortement dépendants du sous-bois se trouvaient préférentiellement sur les îles où la végétation était la moins réduite (Tableau 9). Ces îles étant les plus isolées, on trouvait pour ces espèces une relation inverse à celle proposée par la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson 1967), avec une plus grande diversité alpha sur les îles les plus isolées. Ceci confirme les résultats mis en évidence par Allombert et al. (2005b) dans la baie de Laskeek.

L'un de nos objectifs était d'évaluer les conséquences à long terme de l'introduction des cerfs et ainsi de déterminer si, après une phase de réduction importante de l'avifaune (mise en évidence précédemment), la situation constituait un nouvel état d'équilibre ou au contraire si les communautés aviaires continuaient à décliner. Pour ceci nous avons classé les différentes îles en deux groupes en fonction de l'impact des cerfs au début de l'expérience (1989) : les îles dont le couvert végétal était encore important à cette date et celles déjà fortement modifiées. Nous avons ensuite comparé la tendance des deux groupes d'oiseaux au cours des 20 dernières années sur ces deux types d'îles. Les résultats indiquent clairement que sur les îles dont le sous-bois était déjà fortement modifié en 1989 le déclin de la végétation et de l'avifaune s'est poursuivi (Tableau 10). Ce résultat est particulièrement alarmant car il suggère que les diminutions de l'abondance des oiseaux constatées dans différentes parties du monde (Etat Unis : deCalesta 1994, Canada : Cardinal et al. 2012, Royaume-Uni : Gill & Fuller 2007, Japon : Hino 2006, Section II-2-2) en réponse à l'augmentation des herbivores ne sont pas des réponses stabilisées et que le déclin de cette avifaune risque de se poursuivre. Un autre résultat important est que sur les îles peu affectées par les cerfs en 1989, la végétation du sous-bois et les oiseaux qui lui sont associés ont décliné au cours des 20ans de suivi (Tableau 10).

Les îles utilisées pour cette étude font partie du parc national de Gwaii Haanas. Comme nous l'avons vu, même si certaines étaient encore relativement épargnées par les effets des cerfs il y a encore 20ans, la tendance générale est au déclin marqué de l'avifaune. Cette menace sur l'intégrité écologique du Parc devrait faire l'objet de mesures conservatoires rapidement si on ne veut pas perdre une part importante de l'héritage naturel constitué par ces vestiges de forêts « primaires » tempérées.

Tableau 9. Modèle Linéaire Mixte entre les différents paramètres des communautés d’oiseaux (diversité alpha et abondance) et les caractéristiques des stations d’échantillonnage (recouvrement végétal) ainsi que les îles (superficie, isolement). Un effet « île » est intégré comme effet aléatoire mais non testé. (*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	Variable	t-value	P-value
Oiseaux fortement dépendent			
Diversité alpha	Végétation	3.686	0.001***
	Isolation	3.677	0.001***
	Superficie	-0.248	0.804
Abondance	Végétation	3.557	0.001***
	Isolation	3.573	0.001***
	Superficie	-0.867	0.39
Oiseaux peu dépendent			
Diversité alpha	Végétation	-5.357	0.0000***
	Isolation	-0.479	0.634
	Superficie	1.749	0.086 (*)
Abondance	Végétation	-5.394	0.0000***
	Isolation	-0.006	0.994
	Superficie	1.442	0.156

Tableau 10. Moyenne du recouvrement végétal, de la diversité alpha et de l’abondance des oiseaux sur les deux catégories d’îles en 1989 et 2009 (avec erreur standard). La significativité de la différence entre les deux dates est testée à l’aide d’un modèle linéaire mixte avec un effet « île » aléatoire (non testé). Les flèches indiquent la direction du changement au cours du temps (augmentation, diminution, pas de changement). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

	Îles faiblement modifiées					Îles fortement modifiées				
	T1	T2	Sens	t	p	T1	T2	Sens	t	p
Recouvrement de végétation	70.2 (4.61)	41.7 (6.87)	↘	5.11	0.001**	16.36 (3.88)	4.48 (2.59)	↘	3.87	0.006*
Oiseaux fortement dépendent										
Diversité α	2.87 (0.2)	2.59 (0.24)	-	1.29	0.201	2.31 (0.17)	1.98 (0.14)	-	1.31	0.197
Abondance	3.61 (0.27)	3.02 (0.34)	↘	2.05	0.041*	2.98 (0.24)	2.35 (0.16)	↘	1.88	0.05 *
Oiseaux peu dépendent										
Diversité α	2.15 (0.19)	3.05 (0.25)	↗	-3.04	0.004*	3.37 (0.15)	2.88 (0.17)	↘	2.22	0.029*
Abondance	2.79 (0.27)	4.59 (0.44)	↗	-3.39	0.001**	4.23 (0.21)	4.43 (0.31)	-	0.15	0.881

I-4- Synthèse de l’impact du cerf sur Haïda Gwaii

Les différentes études déjà réalisées ainsi que celles provenant des travaux de cette thèse nous ont permis de comprendre les modifications en cascade provoquées par l’introduction du cerf à queue noire sur l’archipel d’Haïda Gwaii. Nous pouvons maintenant tenter une synthèse chronologique et géographique du phénomène.

Suite à leur introduction dans un environnement favorable dépourvu de prédateurs, les cerfs introduits se sont répandus rapidement sur les deux îles principales – Graham et Moresby. Après seulement quelques décennies, ils avaient atteint des densités très élevées, probablement supérieures à la capacité de charge du milieu. Ceci, additionné à des conditions climatiques extrêmes pendant deux hivers a conduit à une chute des populations dans les années 50 (témoignage à Golumbia et al. 2008). La population a ensuite ré-augmenté mais en restant probablement à des valeurs inférieures (<15 cerfs / km^2), continuant cependant de modifier les communautés végétales des grandes îles. Si les effets néfastes de l'introduction n'ont pas été constatés tout de suite, c'est probablement que la majorité des habitants et des scientifiques visitant les îles n'avaient pas de point de référence et attribuaient les différences qu'ils constataient avec le continent à un effet d'isolement géographique de l'archipel. Pourtant, les cervidés ont modifié complètement les communautés végétales des grandes îles, empêchant la régénération de thuya géant (Stroh et al. 2008) et réduisant le recouvrement et la diversité du sous-bois (Chollet et al. section I-2-2). Si sur ces îles, les impacts ont été extrêmement importants, une certaine hétérogénéité persiste (obs. pers.) provenant probablement de la chasse dans certaines zones restreintes (Martin & Baltzinger 2002), mais également de conditions climatiques plus difficiles (e.g. zones de montagne).

Dans le cas des petites îles ($<1000\text{ha}$) les conséquences de l'introduction sont encore plus importantes. En effet, sur ces îles, les populations de cerfs atteignent des densités très élevées ($>30/\text{km}^2$) et suppriment complètement la végétation du sous-bois et des communautés de lisière littorale (Stockton et al. 2005, Martin et al. 2010, Tableau 11 pour une synthèse). Les dernières zones épargnées sur les îles colonisées par les cerfs sont des refuges rocheux inaccessibles qui maintiennent une part importante de la végétation mais dont la viabilité à long terme pose question (Chollet et al. Annexe 2 et 3). Le déclin important des communautés végétales du sous-bois ouvre un milieu propice pour les seuls végétaux non consommés par les cerfs, les bryophytes, qui profitent énormément de cette nouvelle niche (Chollet et al. Annexe 1). Les modifications du sous-bois provoquent des effets en cascade sur les insectes (Allombert et al. 2005a) et les oiseaux (Martin & Jorron 2003, Allombert et al. 2005b), qui se prolongent longtemps après l'introduction, conduisant finalement à des réductions de plus de 90% de l'abondance des populations d'oiseaux (Chollet et al. Annexe 3).

L'exemple d'Haïda Gwaii nous permet de confirmer l'une des deux parties de la métaphore d'Aldo Leopold, *Penser comme une montagne*, et du cas concret qui l'avait inspiré, l'irruption des populations cervidés sur le Kaibab plateau. En effet nous avons mis en évidence que quand une population d'herbivores est laissée sans contrôle dans un système, elle modifie drastiquement les communautés biotiques en présence. L'origine de ce phénomène, qui selon Leopold est l'éradication

des prédateurs, n'a par contre pas pu être étudié puisqu'il s'agit d'une introduction volontaire dans notre cas, mais nous nous attacherons à répondre à cette question dans la seconde partie de la thèse.

Notre exemple confirme également l'importance des contrôles descendants dans le fonctionnement des écosystèmes, importance qu'avaient prédit les modèles théoriques évoqués en introduction. De plus, Haïda Gwaii fournit des éléments convaincants au débat sur les conséquences négatives que l'augmentation des populations de cervidés peut avoir. Il faut néanmoins prendre en considération que notre exemple est un cas « extrême » de surabondance, puisqu'il s'agit d'une introduction et qu'elle est en place depuis plus d'un siècle. Nous allons donc maintenant essayer de remettre cette situation particulière dans un contexte plus large pour évaluer ses limites ainsi que ce qu'elle peut nous apprendre à plus large échelle. Nous verrons également comment les autres situations documentées nous offre des informations complémentaires, l'objectif final étant de tirer les leçons aussi bien d'un point de vue de gestion que d'un point de vue théorique.

Tableau 11. Synthèse des résultats des différentes études menées concernant l'impact des cerfs sur la végétation de l'archipel d'Haïda Gwaii. Na : pas testé ; (-), (=), (+) effets respectivement négatif, neutre ou positif. Total : Si au moins une étude a trouvé un impact positif (+) ou négatif (-), on attribue cette sensibilité à l'espèce (même si les autres évaluations étaient neutres (=)).

Espèces	Type de plante	habitat	1	2	3	4	5	Total
<i>Alnus crispa sinuata</i>	Arbre	Les deux	(-)	na	na	na	na	(-)
<i>Malus fusca</i>	Arbre	Les deux	=	(-)	na	na	na	(-)
<i>Picea sitchensis</i>	Arbre	Les deux	=	=	na	=	(-) ^b	=
<i>Thuja plicata</i> ^a	Arbre	Les deux	na	(-)	na	(-)	na	(-)
<i>Tsuga heterophylla</i>	Arbre	Les deux	=	=	na	=	(-) ^b	=
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	Arbuste	Côte	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Cornus unalaschkensis</i>	Arbuste	Intérieur	na	na	na	(-)	na	(-)
<i>Gaultheria shallon</i>	Arbuste	Les deux	(-)	(-)	na	=	(-)	(-)
<i>Lonicera involucrata</i>	Arbuste	Les deux	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Menziesia ferruginea</i>	Arbuste	Les deux	na	na	na	(-)	na	(-)
<i>Ribes lacustre</i>	Arbuste	Les deux	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Rosa nutkana</i>	Arbuste	Côte	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Rubus parviflorum</i>	Arbuste	Côte	(-)	na	na	na	na	(-)
<i>Rubus spectabilis</i>	Arbuste	Les deux	(-)	(-)	na	=	=	(-)
<i>Sambucus racemosa</i>	Arbuste	Les deux	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Symphoricarpos albus</i>	Arbuste	Côte	=	(-)	na	na	na	(-)
<i>Vaccinium parvifolium</i>	Arbuste	Les deux	=	(-)	na	(-)	(-)	(-)
<i>Achillea millefolium</i>	Fleur	Côte	=	(-)	na	na	na	(-)
<i>Angelica lucida</i>	Fleur	Côte	(-)	na	na	na	na	(-)
<i>Aquilegia formosa</i>	Fleur	Côte	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Aster subspicatus</i>	Fleur	Côte	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Campanula rotundifolia</i>	Fleur	Côte	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Castilleja unalaschkensis</i>	Fleur	Côte	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Cirsium vulgare</i>	Fleur	Côte	na	(+)	na	na	na	(+)
<i>Conioselinum pacificum</i>	Fleur	Côte	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Epilobium angustifolium</i>	Fleur	Côte	(-)	= ^c	na	na	na	(-)
<i>Fragaria chiloensis</i>	Fleur	Côte	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Fritillaria camschatcensis</i>	Fleur	Côte	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Heracleum lanatum</i>	Fleur	Côte	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Lysichiton americanum</i>	Fleur	Intérieur	na	na	na	(-)	na	(-)
<i>Maianthemum dilatatum</i>	Fleur	Les deux	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Plantago maritima</i>	Fleur	Côte	na	=	na	na	na	=
<i>Potentilla villosa</i>	Fleur	Côte	na	=	na	na	na	=
<i>Prenanthes alata</i>	Fleur	Côte	=	= ^c	na	na	na	(-)
<i>Ranunculus occidentalis</i>	Fleur	Côte	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Rubus pedatus</i>	Fleur	Intérieur	na	na	na	(-)	na	(-)
<i>Saxifraga ferruginea</i>	Fleur	Côte	na	=	na	na	na	=
<i>Sedum divergens</i>	Fleur	Côte	=	na	na	na	na	=
<i>Tellima grandiflora</i>	Fleur	intérieur	na	(-)	na	na	na	(-)
<i>Vicea gigantea</i>	Fleur	Côte	(-)	na	na	na	na	(-)
<i>Calamagrostis nutkaensis</i>	Graminoïde	Les deux	=	(-)	na	na	na	(-)
<i>Carex sitchensis</i>	Graminoïde	Intérieur	na	na	na	=	na	=
<i>Elymus mollis</i>	Graminoïde	Côte	(-)	= ^c	na	na	na	(-)
<i>Festuca rubra</i>	Graminoïde	Les deux	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Hordeum brachyantherum</i>	Graminoïde	Côte	=	na	na	na	na	=
<i>Juncus arcticus</i>	Graminoïde	Côte	na	(-)	na	na	na	(-)

<i>Luzula parviflora</i>	Graminoïde	Intérieur	na	=	na	na	na	=
<i>Puccinellia nulkaensis</i>	Graminoïde	Côte	=	na	na	na	na	=
<i>Blechnum spicant</i>	Fougère	Intérieur	na	na	na	(-)	na	(-)
<i>Coptis asplenifolia</i>	Fougère	Intérieur	na	na	na	(-)	na	(-)
<i>Polysticum munitum</i>	Fougère	Les deux	(-)	(-)	na	na	na	(-)
<i>Pteridium aquilinum</i>	Fougère	Intérieur	=	na	na	na	na	=
<i>Buckiella undulata</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Calypogeia azurea</i>	Hépatique	Intérieur	na	na	=	na	na	=
<i>Dicranum majus</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Dicranum scoparium</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Diplophyllum albicans</i>	Hépatique	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Eurhynchium oreganum</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Eurhynchium praelongum</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(-)	na	na	(-)
<i>Hylocomium splendens</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Lepidozia reptans</i>	Hépatique	Intérieur	na	na	=	na	na	=
<i>Pellia neesiana</i>	Hépatique	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Plagiochila porelloides</i>	Hépatique	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Plagiomnium insigne</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Pohlia nutans</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Rhizomnium glabrescens</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Bryophyte s.s	Intérieur	na	na	=	na	na	=
Recouvrement								
Bryophytes		Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
Plantes vasculaires		Les deux	(-)	(-)	(-)	(-)	na	(-)
Densité en espèces								
Bryophytes		Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
Plantes vasculaires		Les deux	(-)	(-)	na	=	na	(-)
Diversité en espèces								
Bryophytes		Intérieur	na	na	(+)	na	na	(+)
Plantes vasculaires		Les deux	(-)	(-)	na	(-)	na	(-)
Equitabilité plt. vasculaires		Les deux	na	na	na	(-)	na	(-)

^a : dans le cas du Thuya géant deux autres études ont trouvé des effets négatifs des cerfs sur Haïda Gwaii (Martin & Baltzinger 2002, Stroh et al. 2008).

^b : retard de croissance et pas diminution de recouvrement.

^c : pas de différence significative entre le refuge et le témoin au sol, mais significativement plus sur les îles sans cerf

(1) Comparaison îles sans cerfs versus îles avec cerfs (Stockton et al 2005 ; Martin et al. 2010)

(2) Comparaison Refuges / sol (Chollet et al. Annexe 2)

(3) Comparaison îles sans cerfs versus îles avec cerfs (Chollet et al. Annexe 1)

(4) Exclos (Chollet et al. Section I-2-2)

(5) Vila et al : 2001, 2002, 2003, 2004 a & b

II- Au-delà d'Haïda Gwaii: ampleur et perception du problème de la surabondance des cervidés

Cette partie est une version préliminaire et synthétique, issue d'une revue systématique de littérature (systematic review : <http://www.environmentalevidence.org>) en cours de réalisation, en collaboration avec Anders Mårell et Christophe Baltzinger. Ne seront présentés ici que les premiers éléments.

Les impacts des cervidés ont traditionnellement été étudiés dans trois contextes : l'herbivorie en milieu forestier, les introductions et la surabondance. Dans le premier cas, l'objectif est de comprendre comment des herbivores indigènes, à des densités « naturelles », influencent la composition et l'abondance des communautés forestières, principalement les communautés végétales. Dans les deux autres cas, les introductions et les cas de surabondance, les études cherchent à mettre en évidence des impacts provoqués par les herbivores par rapport à une absence d'herbivorie dans le premier cas et de plus faible densité dans le second. Le présupposé sous-jacent à de telles études est une modification des écosystèmes (ou des processus écologiques) par rapport à une référence « naturelle », généralement historique. Ceci a de fortes implications sur la mise en place des dispositifs expérimentaux ainsi que sur l'interprétation des résultats.

Dans un premier temps, nous allons chercher à évaluer l'ampleur géographique de la surabondance des cervidés, puis nous chercherons à mettre en évidence les mécanismes et les modifications dans les cascades trophiques déclenchées par ce phénomène. Les introductions de grands herbivores pouvant être considérées comme des cas extrêmes de surabondance, les résultats de ces deux types d'études seront par conséquent présentés conjointement.

II-1- Un phénomène géographiquement généralisé

II-1-1) Le cas particulier des introductions

De nombreux cas d'introductions, volontaires ou involontaires, de cervidés existent dans la littérature. Le tableau 12 est une synthèse des principaux cas documentés d'introduction de cervidés ayant des conséquences sur la biodiversité à travers le monde (ne sont pas mentionnées les zones où des cervidés ont été introduits mais avec des conséquences inconnues). Il est intéressant de noter que tous ces cas ont eu lieu sur des îles à l'exception de l'exemple Chilien (Fig. 10). Dans la majorité des cas (Anticosti, Haïda Gwaii, Nouvelle Zélande, Géorgie du Sud, Kerguelen, Nouvelle Calédonie, Santa Catalina) ces introductions à l'origine de perturbations des écosystèmes ont eu lieu sur des îles ne présentant pas de grands herbivores natifs et pas de prédateurs.

Tableau 12. Synthèse des cas où l'introduction de cervidés provoque des dégâts sur les écosystèmes

Localisation	Espèces	Date d'introduction	Références
Anticosti (Canada)	<i>Odocoileus virginianus</i>	1896	Beguin et al. 2011 Cardinal et al. 2012 Casabon & Potier 2008 Chouinard & Filion 2001, 2005 Morissette et al. 2009 Pellerin et al. 2006 Potvin et al. 2003 Tremblay et al. 2005
Australie	<i>Rusa timorensi</i> <i>Cervus elaphus</i>	1865	Hall & Gill 2005 Keith & Pellow 2005
Chili	<i>Cervus elaphus</i>	1904	Vázquez 2002
Géorgie du Sud (Royaume-Uni)	<i>Rangifer tarandus</i>	1911	Leader-Williams et al. 1987
Guam	<i>Cervus mariannus</i>	1771	Conry 1988 Wiles et al. 1999
Ile St. Matthew (Alaska)	<i>Rangifer tarandus</i>	1944	Klein 1968 Klein 1987
Ile Victoria (Argentine)	<i>Cervus elaphus</i> <i>Dama dama</i>	1917	Barrios-Garcia et al. 2012 Nunez et al. 2008 Veblen et al. 1989
îles Pribilof (Alaska)	<i>Rangifer tarandus</i>	1911	Klein & Shulski 2011
Ireland	<i>Cervus nippon</i>	1865	Perrin et al. 2006 Perrin et al. 2011
Kerguelen (France)	<i>Rangifer tarandus</i>	1955	Chapuis et al. 1994
Nouvelle Calédonie (France)	<i>Rusa timorensi</i>	1870	DeGariné-Wichatisky et al. 2005 Spaggiari & DeGariné-Wichatisky 2006
Nouvelle Zélande	<i>Cervus elaphus</i>	1851	Bee et al. 2007 Bellingham & Allan, 2003 Forsyth et al. 2010 Husheer et al. 2003
	<i>Cervus nippon</i>	1880	Husheer et al. 2005
	<i>Dama dama</i>	1876	Husheer et al. 2006 Husheer 2007
	<i>Odocoileus virginianus</i>	1905	Nugent et al. 2001 Stewart & Burrows 1989 Wardle et al. 2001 Wilson et al. 2006
Royaume-Uni	<i>Cervus nippon</i>	1874	Cooke & Farrell 2001 Hannaford et al. 2006
	<i>Dama dama</i>	1874	Joys et al. 2004 Manchester & Bullock 2000
	<i>Muntiacus reevesi</i>	1894	Putman et al. 1989
Santa Catalina Island (Californie)	<i>Odocoileus hemionus</i>	1930	Ramirez et al. 2012 Stapp & Darcee 2006
Terre-Neuve (Canada)	<i>Alces alces</i>	1878	McLaren et al. 2004

Haïda Gwaii (Canada)	<i>Odocoileus hemionus</i>	1878	Partie I de la thèse
----------------------	----------------------------	------	----------------------

Au total ce sont 10 espèces de cervidés introduites qui ont modifié les communautés natives de plus de 16 zones géographiques. Des sociétés d'acclimatation aussi bien que des particuliers philanthropes sont à l'origine de ces introductions à des fins généralement alimentaires, sportives ou ornementales (Donlan & Waber 2010, Hall & Gill 2005).

Il existe de nombreux autres lieux où des espèces de cervidés ont été introduites (e.g. Donlan & Waber 2010, Spear & Shown 2009) laissant présager un plus grand nombre de zones dont les écosystèmes ont été influencés par ce phénomène.

II-I-2) La surabondance : un phénomène principalement observé dans l'hémisphère nord

Une définition communément admise de la surabondance est celle que Caughley a proposée en 1981. Selon lui, on peut dire que des populations animales sont surabondantes quand : 1) elles menacent des vies ou le bien-être des populations humaines, 2) quand elles menacent la densité d'espèces économiquement ou esthétiquement importantes, 3) quand elles menacent leur propre bien-être, 4) quand elles provoquent des dysfonctionnements écosystémiques. Si cette définition est relativement large et permet d'englober un grand nombre de cas, elle pose cependant plusieurs problèmes, en particulier du point de vue de la gestion (voir encadré n° 6).

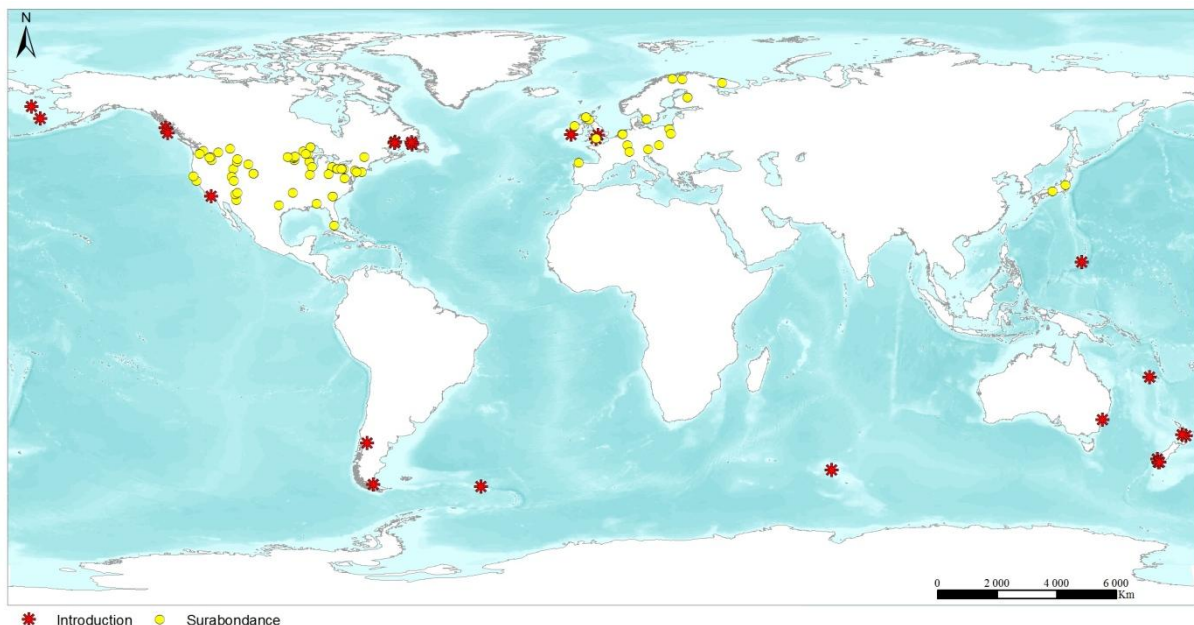


Figure 10. Carte des sites d'études sur les introductions (en rouge) et de la surabondance (en jaune) des cervidés.

Encadré n°6 : Surabondance : tentative de définition(s) ?

La définition de la surabondance proposée par Caughley (1981) a été reprise par de nombreux auteurs. Cependant, si cette définition fonctionne au niveau théorique, elle n'apporte concrètement pas grand-chose. En effet, comment définir les « menaces pour le bien-être humain » ? Comment définir les « dysfonctionnements écosystémiques » ? Il n'y a pas dans cette définition d'échelle, tous les cas sont similaires. Finalement, cette définition est générale et suffisamment floue pour être inefficace en particulier d'un point de vue de gestion. Il nous semble qu'une définition qui cherche à prendre pour critères à la fois les conséquences pour l'homme (accident, maladie), les conséquences pour les responsables de la surabondance (malnutrition) et les conséquences sur la biodiversité sera forcément inefficace. En effet, les différents acteurs d'un système ne donnent pas la même priorité à chacun des domaines abordés. Par exemple un chasseur dira que la population des cervidés n'est pas surabondante s'il n'y a pas d'effet sur la santé des animaux alors que les amateurs de fleurs sauvages se lamenteront déjà sur le déclin de leurs plante préférées.

Pour pallier à ce problème, des auteurs ont essayé de proposer de nouvelles définitions, centrées sur l'une des composantes citées précédemment. Ainsi Augustine & deCalesta (2003) définissent la surabondance comme le moment où les cerfs provoquent la disparition locale d'une espèce de plante native. Cette définition qui présente l'avantage d'être précise semble néanmoins trop « dure », puisqu'avant qu'une espèce disparaisse localement, des modifications majeures auront eu lieu (cf. le cas d'Haida Gwaii).

L'autre grand type de définition se base sur les densités préhistoriques (Sinclair 1997). Cette approche pose des questions techniques sur la détermination archéologique de ces densités, sur l'intérêt d'utiliser des densités qui étaient présentes dans des écosystèmes complètement différents de ceux existant de nos jours, et finalement sur la date à choisir puisque les populations ont varié au cours du temps.

Finalement la définition de la surabondance est probablement à faire au cas par cas, selon les sites et les espèces étudiées en utilisant des critères de modifications des communautés.

D'après les études scientifiques publiées, trois zones principales peuvent être identifiées comme touchées par le problème de la surabondance des cervidés : l'Amérique du Nord, l'Europe et le Japon (Fig. 10). C'est la première zone qui a reçu le plus d'attention de la part des scientifiques. Sur ce continent, les problèmes de surabondance de populations de cervidés se rencontrent principalement dans l'Est des Etats-Unis et le Sud-Est Canadien et c'est principalement le cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) qui est en cause. Cependant il faut également noter les effets du cerf à queue noire et du wapiti (*Cervus canadensis*) localement dans l'Ouest du continent.

En Europe c'est principalement au Royaume-Uni, en Scandinavie et plus récemment dans les pays d'Europe centrale (e.g. Pologne, République Tchèque) que les cervidés sont considérés comme surabondants. Le cerf élaphe, le chevreuil, l'élan et le renne étant les espèces généralement mises en avant comme problématiques. Enfin au Japon c'est le cerf Sika qui pose problème sur plusieurs îles de l'archipel.

Encadré n°7 : Retour à la maison : y a-t-il une situation de surabondance des populations de cervidés en France ?

La situation des cervidés en France est généralement considérée comme différente de ce qui se passe au Royaume-Uni ou dans le nord de l'Europe. En effet, il semble qu'il n'y ait pas de phénomène de surabondance dans l'hexagone (Maillard et al. 2010). Les quelques études qui ont eu lieu sur le territoire ne montrent pas d'effets très importants des cervidés (Pellerin et al. 2010), ou des effets plutôt positifs (Boulanger 2010).

Cependant durant les quarante dernières années, les populations de cervidés ont énormément augmenté en France. Si on regarde les statistiques du nombre d'animaux abattus (la meilleure estimation des populations dont nous disposons) entre 1984 et 2004 les effectifs du chevreuil (*Capreolus capreolus*) ont ainsi augmenté de 4,6% par an, ceux du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) de 3,9% par an. Ces changements sont principalement liés à des modifications des lois sur la chasse survenues entre 1968 et 1979. En comparaison avec d'autres pays en Europe (Royaume-Uni, Suède), en Amérique du nord et au Japon, ces dates sont très tardives : dans ces pays, les modifications des lois sur la chasse sont intervenues durant les années 1920/1930. Les exemples des autres zones géographiques nous amènent donc à penser que, si les effets ne sont pas très marqués pour le moment, ils risquent d'empirer rapidement si aucune mesure de gestion importante n'est entreprise à l'avenir.

II-2- Cascades trophiques et conséquences sur la biodiversité

Des étoiles de mer de Paine (1966) aux loutres d'Estes et collaborateurs (1974, 2011), les cascades trophiques alimentent un débat récurrent sur le fonctionnement et le contrôle des réseaux trophiques depuis plus de 40 ans. La question originale, vieille de plus de 100ans, est de savoir si les réseaux trophiques, et donc l'abondance et la diversité dans les communautés biotiques, sont sous le contrôle de mécanismes ascendants (hypothèse bottom-up) ou descendants (hypothèse top-down). La première hypothèse stipule que ce sont les producteurs primaires, eux-mêmes, sous contrôle de facteurs abiotiques, qui déterminent l'abondance des herbivores et de tous les niveaux supérieurs du réseau trophique (Huston 1979). A l'inverse, dans l'hypothèse top-down, ce sont les prédateurs qui contrôlent l'ensemble du système, et c'est grâce à eux que le monde est vert (Green World

Hypothesis de Hairston et al. 1960 et voir Stolzenburg 2008 pour une synthèse). Malgré un nombre très important d'études et de débats virulents, aucune des théories n'est parvenue à s'imposer et il est probable que la recherche d'une réponse catégorique, universelle et unique à cette question soit vaine et peu fructueuse. Cependant, ce qui a pu être mis en lumière c'est que les contrôles varient en fonction des systèmes étudiés, aussi bien dans le temps que dans l'espace. Il faut également noter que l'un des résultats de ces études est que des perturbations de ces systèmes à régulations multiples peuvent entraîner des réactions en chaîne dans les communautés, et finalement conduire à des effets extrêmement importants sur la biodiversité (Estes et al. 2011). Les effets en cascades des cervidés, particulièrement le rapport avec leurs prédateurs, sont considérés comme des exemples intéressants de contrôle descendant sur les écosystèmes (Ripple & Beschta 2004, Ripple et al. 2010). Comme dans le cas d'Haïda Gwaii, nous allons voir que les nombreuses études qui ont été menées sur les conséquences de la surabondance des cervidés ont permis de mettre en évidence des cascades qui impliquent de multiples niveaux trophiques.

II-2-1-Végétation

II-2-1-A) Un peu de théorie, ça peut pas faire de mal

Les aspects théoriques succinctement résumés ici seront illustrés par des exemples principalement issus de la littérature sur les cervidés en forêt. Ce choix ne reflète absolument pas le volume des recherches sur le sujet, d'autres écosystèmes ayant été beaucoup plus étudiés (e.g. les prairies et leurs réponses aux herbivores domestiques), mais constitue une remise dans le cadre théorique général de l'étude de l'herbivorie de la problématique cervidés.

Résistance à l'herbivorie : évitement versus tolérance

La coévolution des plantes et des herbivores a conduit à des adaptations de résistance des plantes face à leurs prédateurs. On distingue classiquement deux grands types de stratégies végétales : l'évitement (*avoidance* en anglais) et la tolérance (Rosenthal & Kotanen 1994). La première traduit le fait que les plantes peuvent éviter de subir les impacts des herbivores de par leurs localisations (e.g. refuges physiques : Carson et al. 2005, Chollet et al. Annexe 2 ou biotiques : Bee et al. 2009), la présence de défense physique (e.g. épines, poils, Takada et al. 2001) ou chimique (e.g. composé secondaire : Vourc'h et al. 2001), ou leur palatabilité (e.g. Bryophytes : Chollet et al. Annexe 1). Dans le cas des défenses (physique ou chimique), on distingue généralement les défenses de constitution, visant à limiter l'herbivorie de manière permanente, et les défenses induites, visant à éviter de futures attaques des herbivores (Hester et al. 2006). L'évitement intervient donc à des échelles spatiales et temporelles variées, conditionnant de manière plus ou moins importante les relations

entre herbivores et communautés végétales (voir le schéma théorique issu de Milchunas & Noy-Meir 2002).

La tolérance est définie comme « le degré auquel une plante peut repousser et se reproduire après des dommages causés par un herbivore » (Strauss & Agrawal 1999 p. 179, traduit par mes soins). Cette capacité varie énormément entre types biologiques ou entre espèces, mais également entre individus de la même espèce (Haukioja & Koricheva 2000). De plus cette capacité de réponse est fortement influencée par les ressources du milieu (Hester et al. 2006).

Les traits des espèces généralement reconnus comme tolérantes incluent un fort taux : d'absorption des nutriments, de photosynthèse et croissance, ainsi qu'une position basale des méristèmes induisant leurs protections (Augustine & McNaughton 1998, Strauss & Agrawal 1999, Hester et al. 2006, Rooney 2009). Dans certains cas, les plantes peuvent produire plus de biomasse après un épisode d'abrutissement que si elles n'avaient pas consommées. Ce phénomène, appelé compensation, est en lien étroit avec la tolérance et provient d'une réallocation des ressources en réponse à l'herbivorie (McNaughton 1984).

Préférence des herbivores et changement des relations de compétition

Les cervidés (comme les autres grands herbivores) exercent un broutage sélectif des plantes aussi bien au niveau spatial que temporel (Augustine & McNaughton 1998). Ceci conduit à des modifications importantes de la compétition entre les espèces végétales. Les conséquences de ce broutage sélectif à l'échelle des communautés seront différentes selon que les espèces préférentiellement broutées sont des espèces dominantes ou non. Dans le cas du broutage sélectif des dominantes, la prédiction est que la richesse spécifique (ou la diversité) augmente en réponse à la réduction de la compétition. Par contre, si le broutage sélectif conduit à la dominance de la communauté par une espèce (ou plusieurs) résistante à l'herbivorie, la prédiction est que la richesse (ou la diversité) va diminuer. A ce patron simple (simpliste ?) il faut rajouter les effets que la densité de cervidés va provoquer. En effet, si a une faible pression d'abrutissement il est peu probable d'observer des changements majeurs dans les communautés végétales, y compris pour les espèces appréciées, alors que de fortes densités d'herbivores peuvent, de par le broutage répété, conduire à des modifications majeures. Enfin, la préférence ne doit pas être considérée comme une valeur fixe mais comme une valeur relative, qui va dépendre des ressources locales. Sur Haïda Gwaii, après avoir éliminé une grande partie du sous-bois qui devait assurer leur nourriture dans les premières décennies de la colonisation, les cerfs à queue noire ont changé leur régime alimentaire vers les espèces les moins appréciées, pour finalement maintenant se nourrir en proportion importante d'algues (Le-Saout et Chollet non publié). Des cas similaires de changement important de régime alimentaire vers des espèces originalement partiellement ou totalement évitées ont été documentés

dans plusieurs des cas extrêmes de surabondance que sont les introductions (e.g. Nouvelle Zélande : Nugent et al. 2001).

II-2-1-B) Arbres et arbustes : entre sélectivité des herbivores et hauteur d'échappement

La majorité des études concernant les relations herbivores / végétations se sont intéressées à l'impact des cervidés sur les arbres et les arbustes. Ces impacts peuvent avoir lieu à deux niveaux : les jeunes arbres/arbustes (de 3 à 15m) ou les jeunes tiges en régénération (< 3m). Dans le premier cas, c'est principalement l'écorçage qui peut être identifié comme potentiellement néfaste aux arbres, la consommation de feuillage étant généralement peu dommageable à long terme (Gill 1992a, Gill 2006). L'écorçage, quand il est répété, peut conduire à des arrêts de croissance voire à la mort des arbres, en particulier quand des infections par des microorganismes apparaissent (Akashi & Nakashizuka 1999, Scott 1998).

En plus de ce premier niveau, il a été mis en évidence que, dans de nombreux cas, les cervidés peuvent avoir une influence significative sur la régénération. Dans la majorité des cas, les arbres et les arbustes peuvent potentiellement atteindre la hauteur d'échappement après un certain temps variable selon les espèces et la productivité des écosystèmes (Gill 1992b). Une fois cette hauteur atteinte ils reprennent généralement une croissance normale (Vila et al. 2001, 2002, 2003). Cependant, dans certains cas, comme par exemple dans celui d'Haïda Gwaii (Stroh et al. 2008, Annexe 2), les cervidés peuvent empêcher tout développement des arbres et arbustes qui par conséquent n'atteignent jamais la hauteur d'échappement. Ceci entraîne donc la suppression des possibilités de régénération (Anderson & Loucks 1979, Frelich & Lorimer 1985, Alverson et al. 1988, Healy 1997, Putman et al. 1989, Potvin et al. 2003).

Par leur broutage sélectif, les cervidés peuvent être à l'origine de changements dans la composition et les successions forestières. Par exemple Tilgman (1989) trouve que les cerfs réduisent la richesse spécifique en arbres mais favorisent une espèce non consommée *Prunus serotina*.

En plus d'un impact direct, dû à la disparition à long terme de certaines espèces d'arbres de la canopée par manque de régénération, les modifications entraînées pourraient être importantes. En effet, le remplacement d'espèces caduques par des conifères ou réciproquement (Anderson & Loucks 1979, Engelman et al. 1998, Gill 1992b) risque d'avoir des conséquences en cascade sur la lumière disponible et le cycle des nutriments et de modifier indirectement les communautés du sous étage forestier (Horsley and Marquis 1983, Horsley et al. 2003).

Dans le cas des arbustes, à la différence de celui des arbres, du fait de leur plus faible taille le sur-abroutissement peut réduire drastiquement le recouvrement et la biomasse des individus adultes

(Hough 1965, Putman et al. 1989, Tilgman 1989, Gerber & Schmidt 1996 in Gill in Danell et al 2006, Horsley et al. 2003, Mudrack et al 2009, Takatsuki 2009).

II-2-1-C) Plantes à fleurs : le groupe le plus sensible et son rôle d'indicateur

Comme elles ne peuvent jamais atteindre la hauteur d'échappement, les plantes à fleurs sont considérées comme particulièrement sensibles au sur-abrutissement (Rooney & Waller 2003).

L'impact de la surabondance des herbivores sur les communautés herbacées a été étudié principalement à deux échelles : la population et les communautés. Dans le premier cas, les études ont mis en évidence que l'herbivorie provoque des effets négatifs sur les paramètres morphologiques et démographiques (e.g. taille des individus, taux de croissance, nombre de fleurs ; e.g. Augustine & Frelich 1998, Augustine et al. 1998). Les études à l'échelle de la communauté ont permis de mettre en évidence des impacts importants sur les plantes herbacées (Rooney & Dress 1997, Rooney & Waller 2003, Carson et al. 2005, Taverna et al. 2005, Webster et al. 2005, Wiegmann & Waller 2006, Rooney 2009). Comme dans le cas du pâturage domestique, ce sont les espèces avec un port dressé et produisant des fleurs de grande taille qui sont plus sensibles à la surabondance des cerfs (Diaz et al. 2007, Wiegmann & Waller 2006).

Cette forte sensibilité des plantes à fleur a conduit certains auteurs à proposer leur utilisation comme des phyto-indicateurs révélant un sur-abrutissement du sous-bois (Augustine & deCalesta 2003). C'est principalement en Amérique du Nord que ces types d'études ont été menées, avec comme espèces modèles le genre *Trillium* (Anderson 1994, Augustine & Frelich 1998, Rooney & Waller 2001, Rooney & Gross 2003, Knight 2004, Kirschbaum & Anaker 2005, Koh et al. 2010), mais également quelques autres espèces (Balgooyen & Waller 1995, Rooney 1997, Augustine et al. 1998, Fletcher et al. 2001). Il ressort de ces études que des espèces sensibles à l'herbivorie peuvent être utilisées comme signal d'alarme de l'augmentation de la pression d'abrutissement et ainsi permettre d'anticiper les effets majeurs sur les communautés du sous-bois.

II-2-1-D) Graminoïdes et tolérance à l'abrutissement

Les graminoïdes ont généralement une réponse positive à l'augmentation de la pression de broutage en forêt (Horsley & Marquis 1983, Putman et al. 1989, Woodward et al. 1994, Kirby & Thomas 2000; Kirby 2001, Horsley et al. 2003, Boucher et al. 2004; Wiegmann and Waller 2006; Tremblay et al. 2006, Rooney 2009). C'est leur capacité de tolérance qui expliquerait leur réponse positive. En effet, la position de leurs méristèmes apicaux et leur taux de croissance rapide leur permettent de résister à une défoliation partielle répétée. Cette capacité de tolérance à l'herbivorie semble cependant dépendre du niveau d'abrutissement. En effet, alors que la majorité des auteurs indiquent que ce

groupe répond favorablement à une augmentation de la pression de broutage, nos résultats sur Haïda Gwaii ne vont pas dans ce sens puisque le groupe décline, mais moins en proportion que les autres groupes. Il semblerait donc qu'en cas d'extrême pression d'abrutissement les avantages compétitifs offerts par la tolérance ne parviennent plus à compenser les coûts engendrés par la défoliation.

II-2-1-E) Ptéridophytes et évitement par les herbivores

De nombreuses études ont mis en évidence que les fougères et plantes compagnes présentaient une réponse positive à l'augmentation de l'herbivorie par les cervidés (Tilghman 1989; Rooney and Dress 1997; de la Cretaz and Kelty 2002, Horsley et al. 2003; Carson et al. 2005, Wiegmann and Waller 2006). Ce résultat s'expliquerait par le fait que les Ptéridophytes ne sont généralement pas consommées par les cervidés et profiteraient donc d'un avantage compétitif par rapport aux plantes à fleurs et arbustes du sous-bois. La encore, nos résultats sur Haïda Gwaii semblent contredire ce patron puisque toutes les espèces de Ptéridophytes déclinent en présence de cerfs (à l'exception notable des Lycopodes). Comme nous l'avons évoqué plus haut, la préférence des herbivores est une notion relative et dépend de l'état de dégradation du système étudié. Finalement, comme pour le cas des graminoides, les effets qui ont été constatés dans de nombreuses régions forestières tempérées ne sont peut-être que des états transitoires vers des états encore plus affectés par la surabondance des cervidés.

II-2-1-F) Les Bryophytes, unique bénéficiaire à long terme ?

Très peu d'études ont cherché à évaluer l'impact des cervidés sur les Bryophytes. Dans une étude sur les zones humides de l'île d'Anticosti Pellerin et al. (2006) ont trouvé des effets des cerfs introduits sur les plantes vasculaires mais relativement peu sur les Bryophytes. Dans le cas des rennes, il a été montré que le surpâturage peut provoquer une augmentation des Bryophytes (Vare et al. 1995) mais que si la charge augmente encore ce sont les graminoides qui dominent (van der Val 2006), cependant il faut noter que la dernière étude a été réalisée en toundra et non pas en forêt tempérée. Encore une fois, les résultats d'Haïda Gwaii semblent différer. Nous avons mis en évidence qu'en cas d'extrême pression d'abrutissement par les cervidés, les Bryophytes s.l. étaient le seul groupe non consommé et, par conséquent, profitait de la présence des cerfs (voir section I-2-3-C et Annexe 1).

II-2-1-G) Biodiversité, plantes invasives et cervidés : le bon, la brute et le truand ? ¹¹

Plusieurs études récentes ont attiré l'attention sur l'interaction qui pourrait exister entre la surabondance des cervidés et les plantes invasives. Deux théories complémentaires permettent de justifier cette hypothèse : l' « enemy release hypothesis » et celle de l' « invasional meltdown ». La première théorie stipule que les espèces exotiques sont moins sujettes à des régulations (e.g. prédateur, parasite) dans l'environnement où elles sont introduites et sont donc favorisées par rapport aux espèces natives (Keane & Crawley 2002, Shea & Chesson 2002). La seconde théorie propose que les espèces introduites facilitent l'installation et le développement des autres espèces introduites (Simberloff & Von Holle 1999; Simberloff 2006). Dans le cas de la surabondance des cervidés (introduits ou natifs) il semble que les deux phénomènes agissent selon les cas (Parker et al. 2006, Rossell et al. 2007, Vavra et al. 2007, Eschtruth & Battles, 2009, Knight et al. 2009).

Ce qui ressort de cette rapide synthèse des effets des cerfs sur la végétation, c'est que de nombreuses études ont permis de mettre en évidence des effets sur un vaste panel d'organismes. Si d'une manière générale les aspects théoriques sont relativement bien compris un sérieux manque de synthèse existe d'un point de vue de la conservation. En effet, il n'existe pour le moment pas de synthèse permettant de déterminer et prévoir les conséquences de la surabondance de manière plus générale, en fonction du type d'écosystème et des herbivores concernés. C'est dans cette optique que nous avons initié un projet de revue systématique de la littérature disponible.

II-2-2- Animaux

Comme nous l'avons déjà évoqué précédemment, les modifications de la végétation provoquées par la surabondance des cervidés entraînent des effets indirects en cascade sur les communautés animales qui dépendent du sous-bois forestier (Fuller 2001, Stewart 2001, Wieren & Bakker 2008). Tout comme pour les végétaux à l'origine de ces perturbations en chaînes, les groupes de consommateurs concernés sont nombreux.

II-2-2-A) Insectes : la réponse dépend des guildes

Les résultats des études sur la réponse des insectes à la surabondance des cervidés confirment ce qui a été observé dans le cas d'Haïda Gwaii. Il semblerait que l'augmentation des cervidés favorise la guildes des insectes utilisant le sol (« ground-dwelling » ; Suominen et al. 1999a, b, 2003, Melis et al.

¹¹ Le titre de cette sous-partie est librement inspiré, en plus du film de Sergio Leone, d'un article de Vavra et al. (2007) dont le titre est "Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate"

2006 a, b) mais que les guildes utilisant le feuillage ainsi que les prédateurs déclinent (Baines et al. 1994, Bailey & Whitham 2002, Miyashita et al. 2004, Allombert et al. 2005a, Suominen et al. 2008).

En plus de l'effet direct du sur-abrutissement sur les populations de plantes, en réduisant leur densité, les cervidés conduisent ces dernières vers un effet Allee (Stephens & Sutherland 1999) qui se manifeste par une forte limitation de pollinisation et donc un plus faible succès reproducteur. Cet effet Allee limite les taux de croissance des populations et augmente par conséquent la probabilité d'extinction (Vazquez 2002, Vazquez & Simberloff 2004). Ces modifications de relation de pollinisation dues à un déclin des insectes sont susceptibles d'entraîner des réactions à long terme, même en cas de réduction des populations d'herbivores. Cependant cette hypothèse ne semble pas se vérifier dans tous les cas. Par exemple sur Haïda Gwaii, une étude a montré que malgré la diminution de l'abondance de *Aquilegia formosa* et des insectes pollinisateurs, cette espèce ne souffre pas de déclin de taux de fécondation (Vazquez et al. 2010). Ce résultat s'expliquerait par le fait que dans un paysage extrêmement appauvri en source de nectar les derniers pollinisateurs visiteraient de manière efficace les dernières plantes survivantes.

II-2-2-B) Reptiles : peu d'éléments pour conclure

Seulement deux études à notre connaissance ont testé l'effet de la surabondance des cervidés sur les reptiles. Dans le premier cas, Brooks (1999) ne trouve pas d'effet des cerfs à queue blanche sur une espèce de salamandre. Dans le second cas, Greenwald et al. (2008) trouvent plus de serpents, salamandres et escargots dans des zones broutées que dans des exclos. Cependant la faible taille de l'échantillonnage et sa courte période (5ans) ne permettent pas de réponse claire sur le sujet.

II-2-2-C) Mammifères : entre augmentation de la prédation et compétition par exploitation

Les modifications de la végétation provoquées par le sur-abrutissement ont des effets importants sur les populations de micromammifères. Dans tous les cas, ces derniers déclinent, soit en raison de la disparition des ressources, soit en raison de l'augmentation de la prédation provoquée par leur plus grande détectabilité dans un sous-bois ouvert (Moser & Witmer 2000, Flowerdew & Ellwood 2001, Smit et al. 2001, Johnston & Anthony 2008, Buesching et al. 2011)

Une compétition directe pour les ressources alimentaires entre herbivores peut également nuire aux autres espèces de grands herbivores présentes, en particulier dans le cas des introductions (Dolman & Waber 2008). Si cette hypothèse a été proposée à de nombreuses reprises dans de nombreux systèmes où des cervidés ont été introduits, il existe néanmoins fort peu d'études concluantes sur le sujet (voir Dolman & Waber 2008 et Spear & Chown 2009 pour des synthèses). L'une des seules

études relativement convaincante a été réalisée en Italie et montre que des daims introduits réduiraient les populations de chevreuils locales (Focardi et al. 2006).

II-2-2-D) Oiseaux : du site au continent, chronique d'un déclin annoncé

Il existe 18 études ayant évalué le lien entre surabondance des cervidés et les communautés aviaires en forêt (Tableau 13). Elles ont été menées principalement en Amérique du Nord, mais également au Royaume Uni, en Norvège et au Japon. Six espèces de cervidés sont concernées, et il existe des cas de surabondance mais également d'introduction (Tableau 13).

Les résultats de ces études sont relativement cohérents: en situation de surabondance, les cervidés provoquent un déclin des plantes du sous-bois qui affecte négativement les oiseaux utilisant cet habitat pour s'alimenter et/ou nicher (Fuller 2001). En plus de ces effets, les cervidés pourraient avoir un rôle négatif en augmentant le risque de prédation dû à l'éclaircissement du sous-bois (Martin & Jorron 2003) ainsi que par le piétinement (Gill & Fuller 2007, Wieren & Bakker 2008) ou la prédation directe (Pietz and Granfors 2000) des oiseaux nichant au sol

Tableau 13. Synthèse des différentes études sur les conséquences de la surabondance des cervidés sur les populations d'oiseaux. Quand une espèce de cervidé est en gras c'est qu'elle est introduite dans la zone d'étude.

Références	Pays	Etat	Cervidé
Casey & Hein 1983	Etats-Unis	Pennsylvanie	<i>Odocoileus virginianus</i>
deCalesta 1994	Etats-Unis	Pennsylvanie	<i>Odocoileus virginianus</i>
DeGraaf et al. 1991	Etats-Unis	Massachusetts	<i>Odocoileus virginianus</i>
McShea & Rappole 2000	Etats-Unis	Virginie	<i>Odocoileus virginianus</i>
Berger et al. 2001	Etats-Unis	Wyoming	<i>Alces alces</i>
Anderson 2007	Etats-Unis	Wyoming	<i>Alces alces</i>
Allombert et al. 2005a	Canada	Haïda Gwii	<i>Odocoileus hemionus</i>
Chollet et al. Annexe 3	Canada	Haïda Gwii	<i>Odocoileus hemionus</i>
Cardinal et al. 2012	Canada	Anticosti	<i>Odocoileus virginianus</i>
Martin et al. 2011	Canada/EU	Gulf Islands	<i>Odocoileus hemionus</i>
Perrins & Overall 2001	Royaume Uni	Angleterre	<i>Capreolus capreolus</i> , <i>Muntiacus reevesi</i>
Gill & Fuller 2007	Royaume Uni	Angleterre	<i>Capreolus capreolus</i> , <i>Muntiacus reevesi</i>
Holt et al. 2010	Royaume Uni	Angleterre	<i>Capreolus capreolus</i> , <i>Muntiacus reevesi</i>
Holt et al. 2011	Royaume Uni	Angleterre	<i>Capreolus capreolus</i> , <i>Muntiacus reevesi</i>
Mathisen & Skarpe 2011	Norvège		<i>Alces alces</i>
Mathisen et al. 2012	Norvège		<i>Alces alces</i>
Hino 2000	Japon		<i>Cervus nippon</i>
Hino 2006	Japon		<i>Cervus nippon</i>

Une récente étude de modélisation (Newson et al. 2012) a cherché à mettre en évidence les tendances de 11 espèces d'oiseaux associées aux sous-bois en fonction de l'augmentation de trois espèces de cervidés, en Angleterre (*Muntiacus reevesi*, *Capreolus capreolus*, *Dama dama*). Ils montrent qu'il y a en effet un effet négatif de l'augmentation de ces espèces sur les oiseaux étudiés,

en particulier deux espèces qui présentent localement des enjeux importants de conservation (le Rossignol philomèle - *Luscinia megarhynchos* et la Mésange boréale - *Poecile montanus*).

Afin d'évaluer si les différents cas locaux de déclin de l'avifaune en réponse à la surabondance des cerfs était un phénomène localisé, j'ai entrepris une analyse à l'échelle de l'Amérique du Nord. Pour ceci nous avons utilisé les résultats de sept études réalisées en Amérique du Nord évaluant la réponse de 73 espèces de passereaux à la surabondance des cerfs (Annexe 4). Parmi ces espèces, 37 avaient localement une réponse négative à l'augmentation des cervidés, 29 restaient stables et 7 augmentaient.

L'objectif de notre projet était de voir si, à l'échelle continentale, les espèces identifiées dans les études locales comme sensibles aux cerfs avaient plus décliné dans les régions présentant de fortes densités de cervidés. Nous avons donc classé chaque Etat nord-américain en fonction de la quantité de cervidés qui y est présente (Crête & Daigle 1998, Crête 1999, Fig 11).

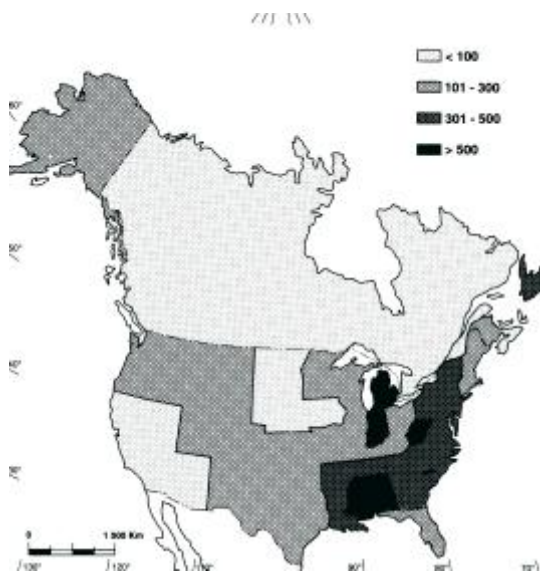


Figure. 11. Carte de répartition des biomasses de cervidés en Amérique du Nord (d'après Crête & Daigle 1998).

Nous avons ensuite utilisé les données fournies par les comptages annuels des oiseaux nicheurs (BBS, <https://www.pwrc.usgs.gov/bbs/>) afin de comparer les résultats dans chacun des groupes d'états (défini en fonction de la quantité de cerfs). Enfin nous avons comparé le nombre d'espèces déclinant en fonction de leur sensibilité aux cerfs et par densité de cerfs (Fig. 12, Annexe 4).

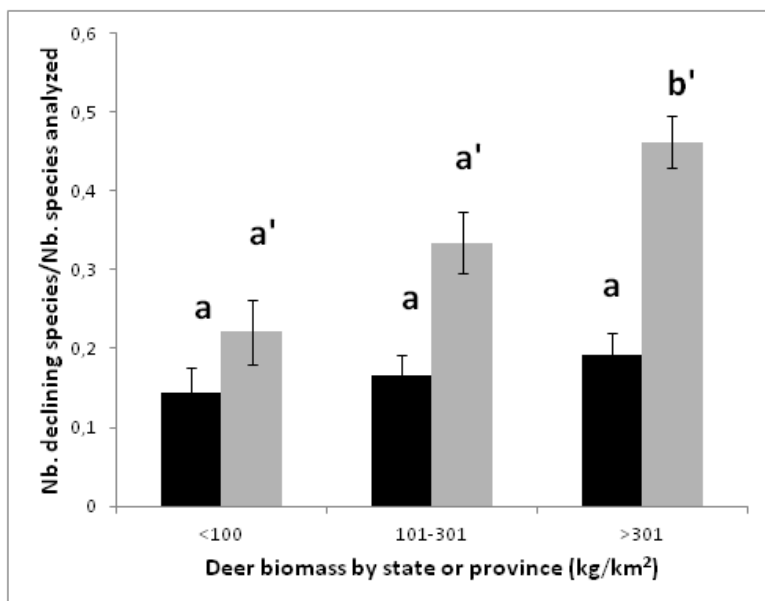


Figure 12. Ratio du nombre d'espèces déclinantes sur le nombre d'espèces analysées en fonction de la biomasse de cervidés par km². Les espèces ont été regroupées en fonction de leur sensibilité aux impacts des cerfs : espèces indépendantes (en noir) ou dépendantes du sous-bois (en gris). La significativité de la différence de réponse entre les zones avec les densités de cerf variables est testée par un test post hoc de Tukey.

Nos résultats montrent que pour le groupe des espèces non sensibles aux cerfs (qui s'alimentent et nichent dans la partie supérieure de la forêt >4m) il n'y a pas de différence de tendance en fonction des densités de cerfs. Par contre, pour le groupe des espèces sensibles, les fortes densités de cerfs provoquent un déclin d'un nombre plus important d'espèces d'oiseaux (Fig. 12).

Ces résultats indiquent que le déclin des oiseaux du sous-bois en réponse à l'augmentation des populations de cervidés n'est pas un phénomène isolé mais qu'il s'observe à des échelles continentales. De plus, on peut raisonnablement faire l'hypothèse que les zones où des effets locaux des cervidés sur les populations d'oiseaux ont déjà été mis en évidence, l'Europe de l'ouest et le Japon, subissent le même type de déclin.

Notre étude s'appuie sur une approche corrélative et ne démontre par conséquent pas le lien direct qui existe entre l'augmentation des populations de cerfs et le déclin des oiseaux. De plus d'autres facteurs que la surabondance sont impliqués dans le déclin des espèces étudiées (perte des habitats d'hivernage, fragmentation des habitats et espèces invasives, Robbins et al. 1989, Terborgh 1989, Robinson et al. 1995). Si la surabondance des cerfs n'est probablement pas responsable de la disparition locale des espèces d'oiseaux, c'est probablement la goutte d'eau qui pourrait faire déborder le vase dans certains cas.

II-2-3- Sol et cycle des nutriments

Les cervidés, particulièrement quand ils sont en situation de surabondance, peuvent avoir des effets importants sur les sols et le cycle des nutriments (Pastor et al. 2006). Les effets peuvent être directs, par piétinement (Olofsson & Oksanen 2002), ou indirects en diminuant la fertilité (Olofsson & Oksanen 2002, Bakker et al. 2004) et la qualité des sols (Wardle et al. 2001, Heckel et al. 2010). Ces

changements de disponibilité en nutriments provoqués par les herbivores peuvent conduire à des changements dans les patrons de régénérations des arbres, et donc modifier les communautés à long terme (Pastor et al. 1998, Ritchie et al. 1998).

II-4-Mais qui contrôle les cascades ? Ou la recherche des causes de la surabondance

Si, dans le cas des introductions, la cause du déclenchement des cascades trophiques est évidente il n'en est pas de même pour les cas de surabondance. Il suffit pour s'en convaincre de se rappeler les débats virulents autour du Kaibab plateau et leur prolongation dans les décennies qui suivirent.

Au vu de la vaste surface géographique et des multiples taxons concernés par la problématique de la surabondance des cervidés, il est évident que les causes de cette dernière sont multiples et que des facteurs locaux importants interviennent. On peut néanmoins identifier au moins trois facteurs récurrents qui semblent aboutir systématiquement à une situation de surabondance quand ils sont réunis : l'augmentation des ressources fourragères, l'élimination des prédateurs et les régulations de la chasse.

L'augmentation des ressources alimentaires disponibles pour les cervidés est la raison la plus évidente et probablement la plus commune. Par contre, les raisons de cette augmentation sont différentes selon les zones géographiques. Alors qu'en Amérique du Nord et au Japon c'est l'ouverture des milieux forestiers (augmentant les clairières favorables au développement du sous-étage) qui est impliquée (Crête & Daigle 1998, Côté et al. 2004, Takatsuki 2009), en Europe c'est plutôt le retour de la forêt suite aux grandes déforestations (qui ont culminé au 19^{ème} siècle) qui en est la cause (Fuller & Gill 2001). Il faut également noter que, dans toutes ces régions, le développement de l'agriculture, en particulier celle des céréales d'hiver, est venu renforcer la quantité de nourriture disponible pendant la saison difficile (Crête & Daigle 1998, Fuller & Gill 2001, Takatsuki 2009).

La très forte réduction, voire dans certain cas l'éradication, des grands prédateurs (e.g. *Canis lupus hodophilax* au Japon et *Canis rufus* en Amérique du Nord (Walker 2008) est souvent évoquée comme responsable de la surabondance des cervidés. En Amérique du Nord les principaux prédateurs naturels des cervidés sont les loups (*Canis lupus*) et les pumas (*Felis concolor*), et, dans une moindre mesure, les ours noirs (*Ursus americanus*) et les grizzlis (*Ursus arctos horribilis*). Jusqu'à une période récente, ces prédateurs avaient été cantonnés dans la partie nord-ouest du continent, réduisant ainsi la prédation sur la majorité des espèces d'herbivores (Crête & Daigle 1998). En Europe, les prédateurs ont également été en majorité éradiqués, ou ne sont plus présents que dans des zones inaccessibles (e.g. montagne ou extrême nord de la Scandinavie). Afin d'appuyer cette théorie,

certain auteurs ont cherché à relier la disparition des prédateurs et les impacts observés sur la végétation. Ceci a été fait avec les peupliers (*Populus spp.*) du Yellowstone (Ripple et al. 2001, Beschta 2005), du parc national Zion (Ripple & Beschta 2006) et du parc national Olympique (Beschta & Ripple 2008) ainsi qu'avec les chênes (*Quercus kelloggii*) du parc de Yosemite (Ripple & Beschta 2008). Dans chaque cas, les auteurs ont proposé que l'absence des prédateurs était responsable du manque de régénération des arbres. Ces résultats sur le lien entre présence de prédateurs et surabondance des cervidés semblent confirmés par une méta-analyse récente, dans laquelle Ripple et Beschta (2012a), qui ont utilisé 42 études réparties dans les forêts tempérées, ont mis en évidence qu'en présence de prédateurs les densités des cervidés sont plus faibles.

La situation des grands prédateurs est depuis deux décennies en train de changer en Amérique du Nord et en Europe et nous reviendrons sur les conséquences que ceci peut entraîner sur la régulation des populations de cervidés dans la section III.

Depuis la forte limitation des prédateurs, la chasse est l'un des facteurs dominants de contrôle des populations de cervidés dans de nombreuses régions du monde. Au cours du 20^{ème} siècle, des mesures de régulation de la chasse ont été mises en place pour augmenter la quantité de gibier. Dans de nombreuses zones, les règles de chasses ont imposé le tir uniquement des mâles (Woolfe & Roseberry 1998). Ces mesures ont été extrêmement efficaces et ont permis une forte augmentation des populations.

D'autres causes plus locales reviennent cependant régulièrement quand on analyse les cas de surabondance de cervidés. Par exemple des nourrissages hivernaux pour éviter les dégâts et augmenter la quantité de gibier ou les mesures de renforcement de populations qui ont été organisées dans de nombreuses zones (Leopold et al. 1947, Crête & Daigle 1998).

Les changements climatiques, en particulier la multiplication des hivers doux, sont de plus en plus reconnus comme un facteur important dans la forte augmentation des populations de cervidés (Côté et al. 2004, Takatsuki 2009). En effet, les hivers moins rigoureux, avec des précipitations neigeuses moins importantes, permettent une meilleure survie des faons qui sont particulièrement sensibles à ces contraintes climatiques (Takatsuki 2009).

III- Vers une gestion de l'effet de cerf

Les deux premières parties de cette thèse nous ont permis de confirmer les craintes de Leopold concernant les conséquences de l'augmentation des populations de cervidés sur la biodiversité de l'échelle locale (Haïda Gwaii : partie I) à l'échelle globale (Partie II).

Afin de limiter cette érosion de la biodiversité, dont une partie importante a une forte valeur culturelle, la réduction de la quantité de cerfs semble une option de conservation tentante qui était déjà proposée par Leopold et ses contemporains. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment, les modifications en cascade provoquées par la surabondance des cervidés peuvent être très importantes et il existe peu d'études ayant cherché à tester les possibilités de restaurer les communautés affectées. Les quelques études qui existent (e.g. Tanentzap et al. 2009, 2011, Royo et al. 2010), indiquent que la restauration des communautés végétales grâce à la réduction de la densité d'herbivores est longue et qu'elle peut n'être que très partielle. Dans leurs synthèses sur le sujet, Coomes et al. (2003) ainsi que Tanentzap et al. (2012), ont cherché à formuler des hypothèses permettant d'expliquer les effets limités du contrôle des cerfs sur les communautés végétales.

Pour évaluer les potentialités de restauration des communautés, nous avons utilisé une expérience de très forte réduction de la densité des cerfs sur Haïda Gwaii. Il s'agit de la première étude, à notre connaissance, cherchant à évaluer les conséquences d'une réduction prononcée des populations de cervidés sur plusieurs niveaux trophiques (plante et oiseaux). Cette expérience présente des objectifs multiples, mais que l'on peut classer en deux groupes : 1) évaluer les potentialités de restauration des communautés végétales et de l'avifaune, 2) tester les hypothèses qui ont été avancées comme facteurs limitant de telles opérations.

Nous présenterons ensuite les leçons que cette expérience, additionnée aux études précédentes effectuées sur l'archipel, nous permet de tirer pour la gestion locale du problème. Enfin, nous évaluerons les pistes que nous pouvons proposer pour la gestion et la conservation des nombreux autres cas de surabondance documentés dans les forêts tempérées.

III-1-Une expérience pour comprendre les conséquences de la réduction des densités de cervidés

III-1-1-Le dispositif expérimental

Pour cette expérience, nous avons utilisé six îles, deux où les populations d'herbivores ont été fortement réduites, deux îles témoins où les mêmes relevés ont été effectués mais sans que leurs populations d'herbivores soient manipulées, et enfin deux îles sans cerfs servant « d'état de référence ».

III-1-1-A-Îles où la population de cerfs a été drastiquement limitée

L'expérience de très forte réduction de la densité des cerfs a été réalisée à partir de 1997 sur deux îles de taille moyenne de l'archipel : Reef et SGang Gwaay. La première est située dans la baie de Laskeek (Fig. 13), lieu où la plupart des études menées par le RGIS ont été effectuées (voir section I). C'est une île de 249ha qui culmine à 150m au-dessus du niveau de la mer. L'analyse des traces laissées par les frottements des cerfs sur les arbustes indique qu'ils étaient présents en 1945, soit plus de 50ans avant le début de l'expérience (Vila et al. 2004b). L'île est recouverte d'une forêt mature majoritairement dominée par l'épinette de Sitka et la pruche de l'ouest avec, par endroits, des peuplements un peu plus importants de thuya géant et d'aulne rouge. Avant la limitation de la population de cerfs, le sous-bois était majoritairement ouvert, avec peu de végétation en dessous de 4m. L'île n'a pas fait l'objet de coupe forestière massive, cependant certaines petites zones (quelques hectares) présentent des peuplements d'arbres jeunes dont l'origine diffère selon les auteurs : incendie naturel pour certains (Gaston et al. 2008, Martin com. pers.) et coupe forestière pour d'autres (Golumbia 2007). Malgré une très forte pression d'échantillonnage au cours de mes trois sessions de terrain, je n'ai jamais observé de souche coupée de manière caractéristique sur Reef, d'où mon opinion en faveur de la première hypothèse. Dans tous les cas, il s'agit de petites surfaces et d'événements relativement anciens, plus de 70ans d'après une estimation de l'âge moyen des arbres dans ces zones. D'autres vestiges d'occupation humaine existent sur l'île. Ainsi, un nombre relativement important d'arbres modifiés culturellement (>20 individus) et une petite zone ayant été peut-être cultivée (0,3ha, Guujaw com. pers. à Gaston et al. 2008) attestent d'une utilisation sporadique par les Haïdas puis par les colons au cours du 20^{ème} siècle. Durant l'hiver 2010-2011, une forte tempête a été à l'origine de la chute d'une importante quantité d'arbres sur l'île (environ 20% selon une cartographie réalisée en 2011). Cette forte perturbation ne semble pas exceptionnelle : en effet, une estimation de l'âge d'une vingtaine d'arbres (comptage des cernes de croissance) d'une zone de 2 ou 3ha indique qu'ils avaient tous entre 110 et 125ans, ce qui laisse supposer un événement similaire par le passé (obs. pers.). Par ailleurs, la littérature donne de nombreux exemples de forêt dont la régénération se fait principalement par de relativement petits chablis mais présentant des événements plus importants avec une rythmicité de l'ordre du siècle (Schaetzl et al. 1989, Lertzman et al. 1997). Sur l'île de Reef, 23 stations à l'intérieur de la forêt et 14 sur la lisière littorale ont fait l'objet de relevés botaniques à différentes dates depuis le début de l'expérience en 1997 (voir tableau 14). Vingt-deux des 23 stations intérieures ont aussi été utilisées comme points d'écoute pour l'inventaire des communautés d'oiseaux (voir Annexe 5 pour les détails du protocole).

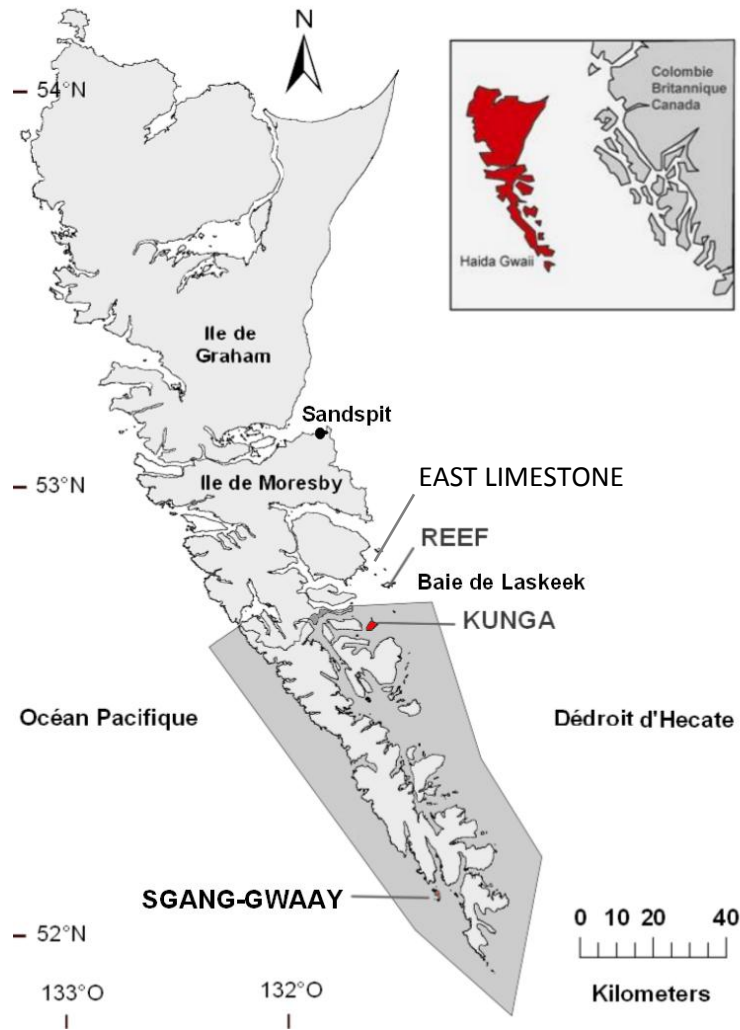


Figure 13. Carte de localisation des îles expérimentales (REEF, SGANG GWAAY) et témoins (EAST LIMESTONE, KUNGA). Les deux petites îles sans cerf utilisées comme référence ne sont pas indiquées. La zone gris sombre représente le parc national de Gwaii Haanas.

La deuxième île où la population de cerfs a fait l'objet d'un important contrôle – SGang Gwaay – est située dans le sud de l'archipel (Fig. 13). Cette île est classée au patrimoine mondial de l'Unesco car elle abrite l'un des sites précoloniaux de village Haïda le mieux conservé de l'archipel. On sait que le cerf à queue noire avait colonisé cette île au moins 40 ans avant le début de l'expérience car des observateurs présents sur l'île en 1957 ont signalé sa présence (Golumbia et al. 2008). Tout comme sur Reef, les 135ha de l'île sont couverts de forêt dominée par l'épinette de Sitka et la pruche de l'ouest mais la quantité de thuya géant y est sensiblement plus importante. Par contre, contrairement à l'autre île expérimentale, SGang Gwaay ne possède pas de zone dominée par l'aulne rouge. Cette île n'a pas fait l'objet de coupe forestière majeure par les colons mais, au vu de l'importance du village de Ninstints on peut supposer des modifications relativement importantes de la forêt par les Haïdas avant le début du 20^{ème} siècle. En particulier, la présence d'une zone de régénération avec des arbres tous de la même taille proche du site du village rappelle fortement les

zones de forêt de seconde venue (obs. pers.). Douze stations à l'intérieur de la forêt et 5 sur la lisière littorale ont fait l'objet de relevés botaniques réguliers, les 12 stations intérieures étant également utilisées comme point d'écoute de l'avifaune (voir tableau 14).

Les îles de Reef et de SGang Gwaay ont été sélectionnées pour leur isolement des sources potentielles de recolonisation par le cerf. Ainsi, Reef est située à 6km d'East Limestone et SGang Gwaay à 2 km de Louscoone Point, dans une zone présentant de très forts courants marins. Cependant, des analyses génétiques de marqueurs microsatellites ont révélé des taux de migrations importants, avec l'arrivée d'un individu par an en moyenne sur chacune des îles (Reimchen et al. 2008). Ces taux de colonisation importants confirment les capacités de dispersion du cerf à queue noire et en particulier ses qualités d'excellent nageur. En effet, McTaggart Cowan (1956) cite le cas d'un cerf vu nageant à presque 5km du rivage et se dirigeant vers une île située à 19km !

III-1-1-B-Îles contrôles et îles références

Deux îles de la baie de Laskeek ont été choisies pour servir de témoins (contrôles) aux îles où les populations de cerfs ont été fortement réduites – East Limestone et Kunga (Fig. 13). La première, d'une superficie de 41ha, du fait de sa nature géologique, présente une flore herbacée plus riche que les autres îles avoisinantes (en particulier les communautés côtières) mais ne diffère globalement pas quant à la composition de son sous-bois et de sa canopée (Smith 2002, Gaston et al. 2006, Chollet et al. Annexe 2). L'île de Kunga est plus grande, 395ha, mais comportait une végétation comparable à celle de Reef avant le début de l'expérience. Ces deux îles témoins n'ont pas fait l'objet d'occupation humaine importante depuis le début du 20^{ème} siècle mais leur proximité avec des sites de villages Haïdas, Skedans pour Limestone et Tanuu pour Kunga, laisse présager des modifications au moins mineures de la forêt. Ceci est confirmé par la présence d'anciens sites de « dépôt d'ordures » Haïda sur East Limestone et d'arbres modifiés culturellement sur Kunga (obs. pers.).

On ne connaît pas la date de l'arrivée du cerf sur ces îles mais au vu de la synthèse du patron de colonisation établi dans la première partie de cette thèse, ainsi que de l'état du sous-bois, on peut raisonnablement faire l'hypothèse que les cerfs les avaient déjà colonisées il y a 60ans.

Respectivement 20 et 10 stations à l'intérieur de la forêt ont été échantillonnées, selon le même protocole que les îles manipulées, sur Kunga et East Limestone (voir tableau 14). Pour la végétation des lisières littorales, 8 stations sur l'île d'East Limestone et 10 sur celle de Kunga ont été suivies. L'avifaune n'a pas été évaluée sur East Limestone mais 30 stations de points d'écoute ont été mises en place sur Kunga (voir tableau 14).

Les îles de Low et Lost – jamais colonisées par les cerfs – qui ont déjà été présentées dans la section I, ont été échantillonnées en 2007 pour l’avifaune et 2010 pour la végétation afin de servir d’état de référence de la forêt sans herbivores introduits.

Tableau 14. Synthèse du nombre de différentes stations échantillonnées par île en fonction du groupe échantillonné.

Île	Surface	Station oiseaux	Station végétation intérieure	Station végétation côtière
Reef (manipulée)	249ha	22	23	14
S <u>G</u> ang Gwaii (manipulée)	135ha	12	12	5
East Limestone (témoin)	41ha	-	10	8
Kunga (témoin)	395ha	30	20	10
Low (référence)	9,6ha	4	5	5
Lost (référence)	5,3ha	4	5	5

III-1-1-C-Chasse et réduction des populations de cerf

Les opérations de chasse sur les îles de Reef et de SGang Gwaay ont commencé respectivement à l’automne 1997 et à la fin de l’hiver 1998 (Tableau 15). Pour chaque île, le premier événement de chasse a comporté une pression très importante, puis des chasses régulières ont été organisées dans l’objectif de maintenir les populations de cerfs à des densités faibles. Au cours des 15 dernières années, les chasses successives ont conduit à l’abattage de 98 cerfs sur Reef (34 femelles, 42 mâles et 22 indéterminés) et de 66 sur SGang Gwaay (40 femelles, 19 mâles et 7 indéterminés).

Tableau 15. Synthèse du nombre de cerfs éliminés par an sur les îles de Reef et SGang Gwaay.

Année	Reef	S <u>G</u> ang Gwaay
1997	47	
1998	12	42
1999	11	3
2000	5	
2001	2	
2002	2	1
2003	2	11
2005	-	4
2006	9	
2007	6	
2010	2	
2012	-	5
Total	98	66

Le nombre de cerfs présents sur chacune des îles au début de l'expérience de régulation n'était malheureusement pas connu. Pour essayer de pallier ce manque, et afin d'obtenir un élément de comparaison avec d'autres systèmes étudiés dans le monde, nous avons essayé de reconstruire les densités de cerfs à l'aide d'un modèle de dynamique de populations simplifié (et probablement simpliste). Les études précédentes dans la baie de Laskeek (Daufresne & Martin 1997, Stockton et al. 2005) ont permis par différentes méthodes d'évaluation (comptage de fèces et observation lors de battues) d'avancer des valeurs de l'ordre de 30 cerfs/km² (Fig. 14). Nous nous sommes donc basés sur cette valeur pour les deux îles. Nous avons appliqué un taux de croissance des populations important (multiplication de 1,2 par an) mais qui semble raisonnable pour des animaux en milieu insulaire sans prédateurs (Gillingham 2008). Les résultats de ce petit exercice de modélisation indiquent que les chasses ont dans les deux cas permis une importante réduction des populations et leur maintien en dessous de 10 individus/km². On voit également que l'arrêt de la chasse provoquerait un retour à des densités élevées en seulement quelques années (Fig. 14).

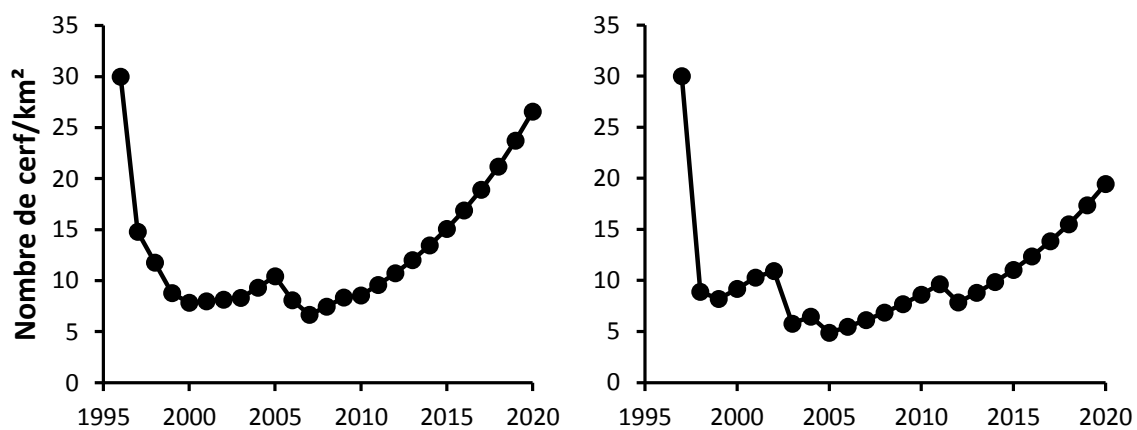


Figure 14. Reconstruction des densités de cerfs sur Reef (à gauche) et SGang Gwaay (à droite) entre le début de l'expérience de réduction des cerfs et 2020.

III-1-2-Effets de la réduction des cerfs sur la végétation et l'avifaune

III-1-2-A-Effets de l'opération réduction des cerfs sur la végétation

Sur les îles témoins entre 1997 et 2010, à l'intérieur de la forêt, le recouvrement est resté constant pour la majorité des groupes végétaux et n'a décliné que pour les arbustes du sous-bois (Tableau 16). Ce déclin n'a été observé que dans les strates basses (inférieures à 50cm), dans lesquelles persistait la strate arbustive. La réduction des populations de cerfs sur les îles manipulées a permis une augmentation significative du recouvrement de tous les groupes à l'exception des graminoides (Tableau 16). Ce dernier groupe stagne voire décline même sur l'île de SGang Gwaay.

Tableau 16. Synthèse des variations de recouvrement des stations à l'intérieur de la forêt des différentes guildes de végétation entre 1997 et 2010 sur les îles témoins (Kunga et East Limestone) et expérimentales (Reef et SGang Gwaay). S'il y a eu un changement, une flèche indique le sens de celui-ci et les strates dans lequel il est intervenu sont indiquées. La significativité des variations est testée à l'aide de modèles linéaires mixtes avec un effet station aléatoire.

	Kunga	East Limestone	Reef	SGang Gwaay
Arbre	=	=	↗* (5 à 200cm)	↗* (15 à 200cm)
Arbuste	↘* (0 à 50cm)	↘* (0 à 15cm)	↗* (0 à 200cm)	↗* (0 à 200cm)
Plante herbacées	=	=	↗* (0 à 5cm)	↗* (0 à 25cm)
Fougère	=	=	↗* (0 à 100cm)	↗* (0 à 25cm)
Graminoïde	=	=	=	↘* (5 à 50cm)

La densité spécifique des communautés du sous-bois (intérieur) des îles témoins n'a pas ou peu changé entre 1997 et 2010 (Fig. 15). Sur ces deux îles, la densité d'espèces de graminoides a légèrement augmenté, tout comme celle d'arbustes sur Kunga (Fig. 15). Ces résultats peuvent provenir d'un biais dû aux observateurs. En effet, comme sur ces îles les plantes sont très peu nombreuses et difficiles à identifier du fait du sur-abrutissement, un passage un peu plus rapide pourrait conduire à manquer une espèce ou deux. Dans le cas des graminoides, on ne peut exclure le fait que certaines espèces profitent du sur-abrutissement, comme cela a été proposé dans d'autres sites en Amérique du Nord et en Europe (Rooney 2009, Annexe 1 pour une discussion sur ce point). Cependant le recouvrement de ce groupe n'augmentant pas au cours du temps, c'est la première hypothèse qui semble la plus probable.

La comparaison de la réponse des îles chassées aux îles témoins nous indique que la réduction des cerfs a induit une forte augmentation de la densité d'espèces dans le sous-bois, et ceci parmi tous les groupes (Fig. 15). L'intensité de l'augmentation varie selon les groupes mais est comparable entre les deux îles où les cerfs ont été régulés, et on note des augmentations dans certains cas très importantes avec, par exemple, un triplement du nombre de plantes à fleurs par station sur Reef (Fig. 15).

Ces augmentations du recouvrement et de la densité spécifique dans les stations de l'intérieur de la forêt sont particulièrement impressionnantes. En effet, les études préalables sur Haïda Gwaii avaient mis en évidence que ces communautés du sous-bois sont relativement pauvres en espèces y compris en absence de cerfs et donc que la mise en évidence d'un effet sur la densité d'espèces serait difficile. Ainsi dans la baie de Laskeek (Stockton et al. 2005, Martin et al. 2010) tout comme sur l'île de Graham (Section I), la responsabilité des cerfs dans le très fort déclin du recouvrement a été montrée, mais peu ou pas d'effet n'a été détecté sur la densité d'espèces de l'intérieur de la forêt. L'augmentation que nous observons ici est donc un signe particulièrement fort du retour des communautés végétales suite à la réduction de l'herbivorie. Pour les comparaisons avec les

précédentes études sur les petites îles de la baie de Laskeek, il faut également noter que la richesse en espèces du sous-bois est nettement plus forte sur les grandes îles (Gaston et al. 2006) ce qui explique en partie cette forte potentialité d'augmentation.

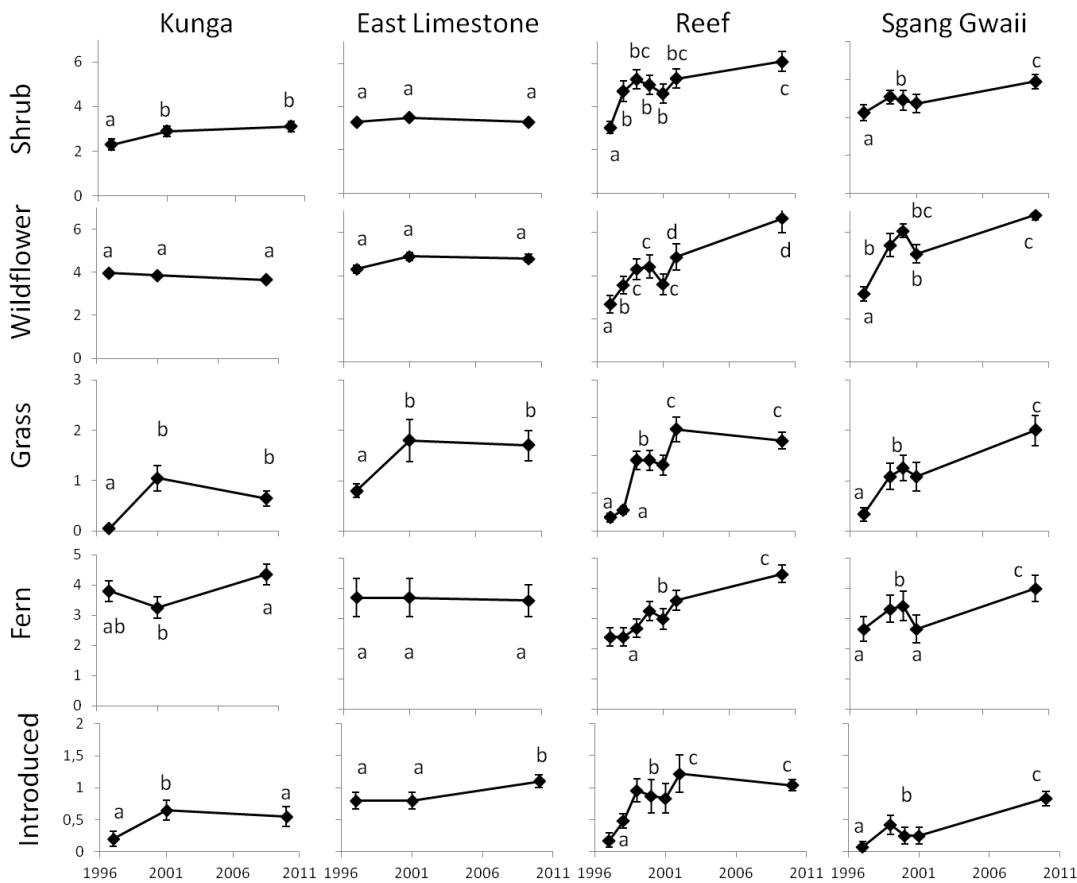


Figure 15. Variation de la densité spécifique dans les stations intérieures des différentes guildes d'espèces sur les 2 îles témoins (Kunga et East Limestone) et les 2 îles expérimentales (Reef et SĠang Gwaay). La significativité de la variation est testée par un test post-hoc des modèles linéaires mixtes (les différences statistiques significatives sont signalées par des lettres).

On constate également sur Reef, East Limestone, et SĠang Gwaay, une augmentation du nombre d'espèces introduites par station alors que leur nombre ne varie pas significativement sur Kunga (Fig. 15). La fréquentation, par des chercheurs et des éco-volontaires, d'East Limestone et Reef et par des touristes de SĠang Gwaay, est peut-être à l'origine de la dispersion de plantes introduites dans le sous-bois ; celui de l'île de Kunga étant nettement moins fréquenté, il serait moins soumis à la pression d'introduction.

Au cours des 13 ans de suivi de la végétation, les communautés de lisières littorales ont subi le même type de variations de recouvrement que celles observées dans le sous-bois : stagnation ou déclin sur les îles témoins et augmentation sur les îles où les cerfs ont été chassés (Tableau 17). Ici aussi on constate un déclin des graminoides sur l'île de SĠang Gwaay.

Tableau 17. Synthèse des variations de recouvrement des stations côtières des différentes guildes de végétation entre 1997 et 2010 sur les îles témoins (Kunga et East Limestone) et expérimentales (Reef et SGang Gwaay). S'il y a eu un changement, une flèche indique le sens de celui-ci et les strates dans lequel il est intervenu sont indiquées. La significativité des variations est testée à l'aide de modèles linéaires mixtes avec un effet station aléatoire.

	Kunga	East Limestone	Reef	SGang Gwaay
Arbre	=	=	↗* (5 to 400cm)	↗* (15 to 150cm)
Arbuste	↘* (0 to 25cm)	↘* (0 to 15cm)	↗* (0 to 150cm)	↗* (0 to 100cm)
Plante herbacées	=	=	↗* (0 to 50cm)	↗* (0 to 15cm)
Fougère	=	=	↗* (0 to 100cm)	=
Graminoïde	↘* (0 to 5cm)	=	=	↘* (15 to 50cm)

La densité spécifique des différentes guildes n'a pas changé ou a diminué sur les îles témoins, à l'exception des graminoïdes qui ont significativement augmenté (Fig. 16). Cependant il faut noter que leur recouvrement a significativement diminué sur l'île de Kunga (Tableau 17).

Le nombre d'espèces présentes dans les stations côtières de l'île d'East Limestone était supérieur à celui des trois autres îles au début de l'expérience. La nature géologique calcaire de l'île est à l'origine de cette différence. On constate cependant que cette différence est en train de disparaître en raison du fort abrutissement (Fig. 16) et on sait que les derniers individus de ces espèces emblématiques capables de se reproduire sont uniquement ceux inaccessibles aux cerfs (Chollet et al. Annexe 2). Ces résultats sont particulièrement inquiétants du fait que ce type d'habitat calcaire est relativement rare sur l'archipel et qu'East Limestone abrite la ou l'une des seules stations connues de certaines espèces (par exemple *Minuartia tenella*, *Polemonium pulcherrimum*, *Chimaphila menziesii*, *Anemone multifida*).

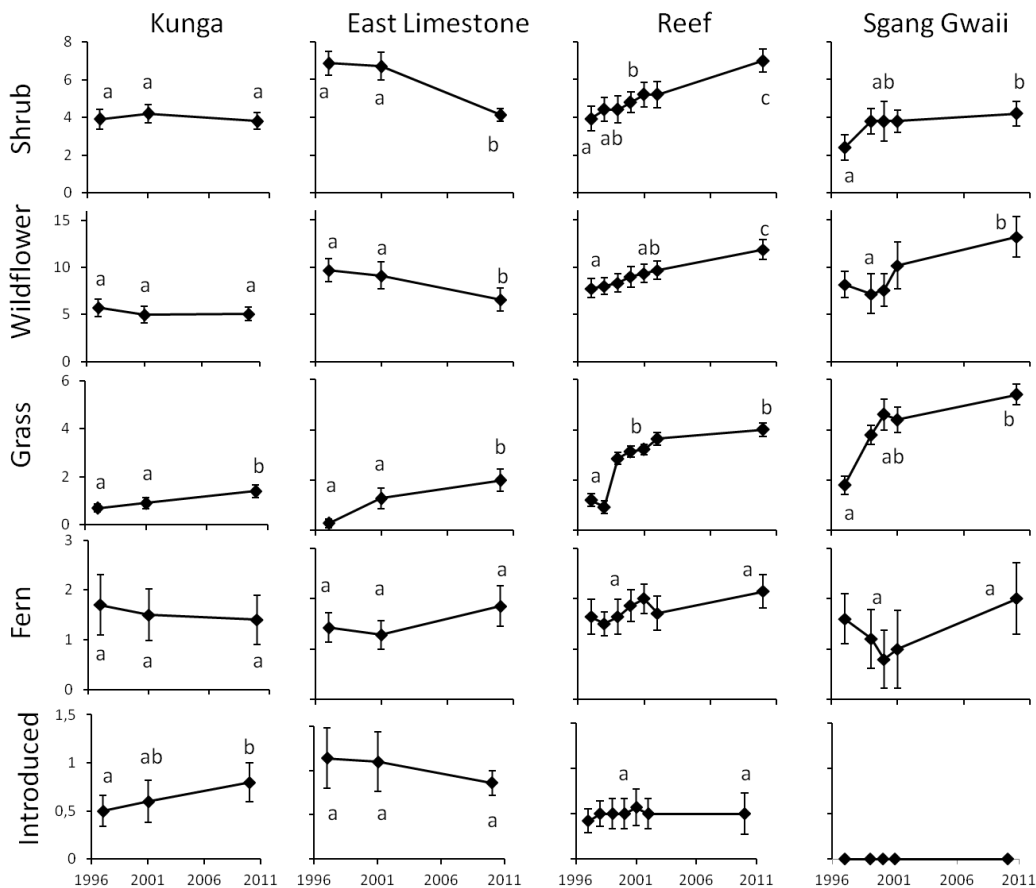


Figure 16. Variation de la densité spécifique dans les stations côtières des différentes guildes d'espèces sur les 2 îles témoins (Kunga et East Limestone) et les 2 îles expérimentales (Reef et SGang Gwaay). La significativité de la variation est testée par un test post-hoc des modèles linéaires mixtes (les différences sont signalées par des lettres).

Sur les deux îles où le nombre de cerfs a été réduit, on constate une forte augmentation de la densité spécifique des différentes guildes, la seule exception étant les fougères (cependant ces dernières sont peu présentes dans l'habitat côtier). Comme pour les communautés du sous-bois, la réduction de la densité de cerfs conduit à un retour des espèces ainsi qu'à une augmentation de leur recouvrement. Ce résultat était plus attendu que dans le cas des communautés du sous-bois en raison du plus grand nombre d'espèces présentes ainsi que de la plus grande quantité de lumière. En effet, ces communautés plus ouvertes accueillent des espèces à croissance plus rapide que celles de l'intérieur de la forêt (Gaston et al. 2006, Martin et al. 2010).

III-1-2-B-Test des limitations proposées dans la littérature

Nous venons de voir que la forte réduction de la densité des cerfs sur les îles de Reef et SGang Gwaay a conduit à une augmentation du recouvrement et de la densité spécifique aussi bien dans les stations du sous-bois que dans les stations de lisières littorales.

Ces résultats semblent différents de ceux trouvés par les équipes qui ont examiné les conséquences de la réduction de la densité d'herbivores en Amérique du nord (Killmaster et al. 2007, Royo et al. 2010, Tanentzap et al. 2011), en Europe (Virtanen et al. 2002) et en Nouvelle-Zélande (Tanentzap et al. 2009). Le tableau 18, qui résume les principaux résultats trouvés par ces études, indique qu'aucune n'a constaté de changement de la richesse ou de la densité spécifique. Dans l'une, les auteurs ont constaté un changement du recouvrement ainsi que l'augmentation de plusieurs paramètres morphologiques chez des espèces indicatrices (Royo et al. 2010). Une autre a constaté une augmentation de l'abondance de plantules chez les espèces d'arbres préférées (Tanentzap et al. 2009).

Les résultats de ces études, ainsi que ceux sur l'impact de la surabondance des cerfs sur les différentes composantes forestières (section II), ont conduit à la formulation d'une série d'hypothèses pouvant expliquer les faibles effets de la limitation des cervidés (Coomes et al. 2003, Tanentzap et al. 2012, Wright et al. 2012).

Ces hypothèses se résument en cinq points:

- (1) Changement de préférence alimentaire des cerfs : suite à la réduction du recouvrement de la majorité des espèces, les cerfs sont obligés de se rabattre sur des espèces moins appréciées. Si on réduit leur densité, la pression d'herbivorie va être relâchée sur les espèces les moins appétentes mais restera importante sur les espèces préférées, d'où une restauration partielle.
- (2) Formation de sous-bois « récalcitrant » (au sens de Royo & Carson 2006) : les espèces non consommées par les cerfs peuvent former une strate très dense empêchant la régénération des espèces préférées des cerfs une fois la pression d'herbivorie diminuée.
- (3) Manque de propagules : du fait de la disparition d'individus capables de se reproduire.
- (4) Modification à long terme des propriétés de l'écosystème : par exemple modification profonde des qualités de sols (par exemple Wardle et al. 2001).
- (5) Installation massive d'espèces végétales introduites qui interagissent entre elles et limitent la réinstallation des espèces natives (« invasion meltdown » Simberloff & Von Holle 1999).

Nous avons cherché à tester ces différentes hypothèses dans le cas d'Haïda Gwaii. Aucune étude ne s'étant intéressée aux effets du cerf sur les communautés souterraines et les propriétés des sols sur l'archipel, nous ne pourrions discuter réellement le point (4). Cependant une étude sur les invertébrés a montré qu'il n'y avait pas de dépression systématique de l'abondance des insectes de la litière en présence des cerfs (Allombert et al. 2005a). Le point 5 ne sera traité que de manière théorique par rapport à la littérature sans être testé directement.

Tableau 18. Synthèse des résultats principaux des études ayant évalué les conséquences d'une réduction des cerfs, et comparaison aux résultats de notre étude. La colonne « Esp. Indic. » correspond à l'utilisation d'espèces phyto-indicatrices particulièrement sensibles à l'effet des cerfs.

Références	Lieu	Durée et densité	Richesse (densité sp)	Esp. Indic.	Recouvrement
Virtanen et al. 2002	Ile de Rum, Ecosse	6ans, différentes densités selon zones	=	na	=
Killmaster et al. 2007	Géorgie, USA	1ans, de 57cerfs/km ² à 10 cerfs/km ²	na	↗	na
Tanentzap et al. 2009	Nouvelle Zélande	44ans de réduction. De 9 cerfs/km ² à 1 cerfs/km ²	= prairies na forêt	Arbres : ↗ ab esp préférées	na
Royo et al. 2010	Pennsylvanie, USA	4ans après forte réduction. De 10,4 cerfs/km ² à 4,9 cerfs/km ²	=	Fleurs : ↗ Qt. Fleur ↗ taille	↗ arbuste ↗ fleurs = fougères =graminoïdes
Tanentzap et al. 2011	Ontario, Canada	13ans après forte réduction. De 40 cerfs/km ² à 7 cerfs/km ²	na	Arbres : =	na
Chollet et al.	Haïda Gwaii, Canada	13ans après forte réduction. De 30 cerfs/km ² à 8 cerfs/km ²	↗ intérieur ↗ côte	na	↗ arbuste ↗ fleurs ↗ fougères =graminoïdes

L'analyse de la réponse des espèces dominantes ne nous permet pas de valider la première hypothèse. Si elle était vérifiée, on devrait en effet constater une augmentation du recouvrement des espèces moins appréciées et une stagnation, ou une diminution, des espèces préférées des cerfs (Wright et al. 2012). Cependant, quand on classe les espèces en fonction de leur appétence pour les cerfs (basée sur Pojar et al. 1980 et obs. pers.) on ne voit pas apparaître le patron de non réponse des espèces préférées pronostiqué par cette hypothèse (Fig. 17). Toutes les espèces voient leur niveau de recouvrement augmenter à l'exception du chardon introduit.

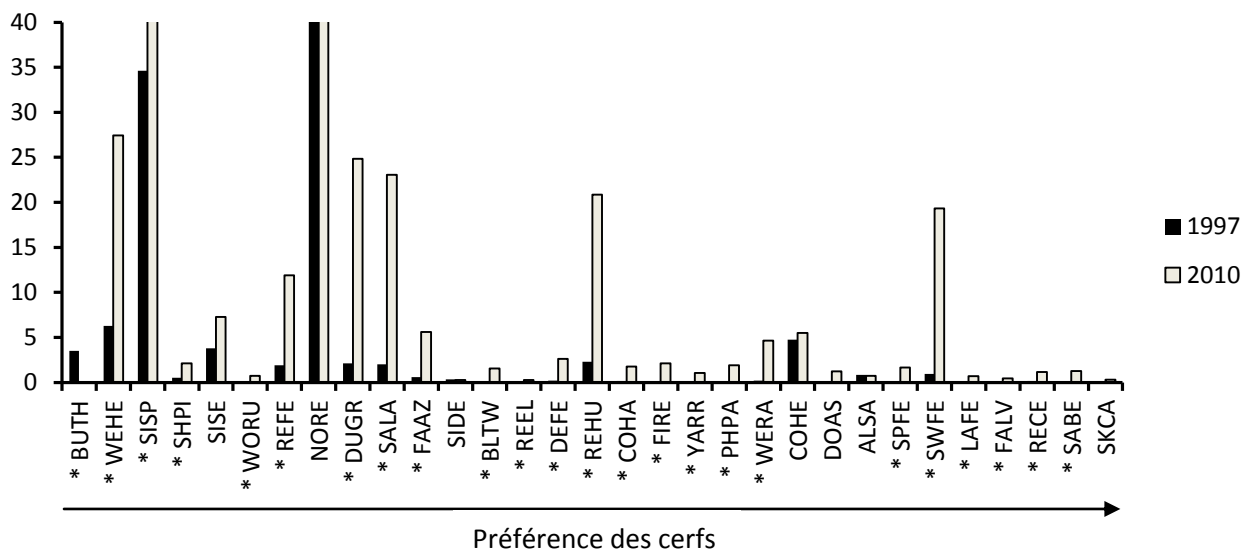


Figure 17. Recouvrement des espèces dominantes (>1%) en 1997 et 2010 classées en fonctions de leur appétence pour les cerfs sur les îles manipulées. Le classement en fonction de l'appétence est basé sur Pojar et al. (1980) et nos observations. Les étoiles indiquent une différence significative entre les deux dates comparées dans un modèle linéaire mixte. Les acronymes des espèces peuvent être trouvés dans le tableau 19.

Dans leur étude sur les impacts de la réduction de la densité de cerfs à long terme en Nouvelle-Zélande, Tanentzap et al. (2009) avaient eux aussi constaté une augmentation de l'abondance des plantules des arbres préférés. Par contre, Wright et al. (2012) ont montré qu'à l'échelle de la Nouvelle-Zélande entière, les opérations de réduction des densités de cervidés mises en place depuis 40ans ne favorisèrent pas la régénération des espèces préférées. Dans ce dernier cas les auteurs proposent que l'hétérogénéité spatiale des réponses à la réduction de densité de cervidés explique ce résultat.

L'expérience de réduction de la densité des cerfs sur Reef et S_Gang Gwaay n'a pas mis en évidence l'apparition d'un sous-bois récalcitrant comme proposé dans l'hypothèse n°2. Ce résultat n'est pas surprenant dans le cas d'Haïda Gwaii. En effet, nous avons montré plus haut (section I) que sur l'archipel l'ensemble des plantes était consommé à l'exception des bryophytes. Ces dernières, de par leur faible taille et leurs capacités de compétition limitées (Grime et al. 1990, Glime 2006), ne semblent pas de bonnes candidates pour générer ce type de sous-bois récalcitrant. Les espèces parvenant à se maintenir malgré le fort abrutissement, telles que l'épinette de Sitka (SISP) et la pruche de l'ouest (WEHE), le *Vaccinium parvifolium* (REHU) et certaines graminoides (*Calamagrostis nutkaensis* – NORE et *Carex sitchensis* – SISE) auraient elles par contre pu dominer la régénération suite à la réduction des herbivores. En effet, ces espèces étant déjà installées (sous forme de bonzaï pour SISP et WEHE et d'individus chétifs pour REHU) elles avaient un avantage important au moment

de la réduction de la pression d'herbivorie. Cependant aucune de ces espèces n'a vraiment profité largement de cet avantage. Les deux conifères ont effectivement régénéré de manière extrêmement dense dans certaines zones, au point d'empêcher le développement de la majorité des autres espèces, mais uniquement sur de faibles surfaces (< 10% des îles, obs. pers.). Le *Vaccinium*, quant à lui, s'est également bien développé suite à la chasse mais jamais dans des peuplements monospécifiques denses. Les deux graminoides n'ont, pour leur part, pas subi de modification de recouvrement suite à l'opération de réduction des cerfs. Ceci confirme un élément évoqué précédemment (Section I & Annexe 1) : sur Haïda Gwaii certaines graminoides sont capables de se maintenir mieux que la majorité des espèces mais ne profitent pas de la présence du cerf.

Une limitation majeure potentielle au développement des communautés végétales, suite à une réduction de la densité d'herbivores, est le manque de propagules (hypothèse n°3). Pour étudier cet effet, nous avons fait appel à deux études indirectes : l'analyse du rôle des refuges dans les patrons de recolonisation et l'étude des taux d'apparition/disparition dans les stations.

Nous avons montré précédemment qu'il existe des refuges à l'herbivorie sur les îles, qu'ils abritent une diversité végétale importante, et qu'au moins certaines espèces sont capables de s'y reproduire et de fournir des propagules dans les zones environnantes (Section I, Annexe 2 & 3). Afin de tester le rôle de la limitation des propagules dans le retour de la végétation après la chasse, nous avons observé le nombre d'individus de certaines espèces à différentes distances de refuges dans des stations d'échantillonnage de taille croissante (voir Annexe 5 pour les détails du protocole). Nous avons répété les mêmes observations dans des zones comparables mais éloignées de plus de 60m du refuge afin d'obtenir un contrôle. Nous avons ainsi échantillonné 21 refuges et contrôles associés sur l'île de Reef en 2011. Pour cinq espèces, dont quatre arbustes, nous avons obtenu un nombre suffisamment important de refuges où ces espèces était présente (>15) - *Gaultheria shallon*, *Rubus spectabilis*, *Menziesia ferruginea* *Vaccinium parvifolium* et une fougère - *Polystichum munitum*.

Nos résultats indiquent clairement qu'il y a bien une limitation du retour de la végétation par le manque de propagules pour au moins 4 des 5 espèces étudiées (Fig. 18). En effet pour *Gaultheria shallon* (a), *Rubus spectabilis* (b) et *Polystichum munitum* (c) on trouve plus d'individus à 1m voire 4m du refuge qu'aux distances plus importantes ainsi que dans les relevés contrôles. Dans le cas de *Menziesia ferruginea* (e) la différence n'est pas significative à 1m mais elle l'est à 4m. De plus, il y a une différence avec le contrôle sur la presque totalité du transect (Fig. 18). Par contre, dans le cas du *Vaccinium parvifolium* aucun effet des refuges n'est constaté, ce qui confirme les résultats obtenus précédemment (voir Annexe 2).

Ces résultats nous indiquent que la vitesse de recolonisation de proche en proche est relativement lente avec des différences significatives uniquement dans les premiers mètres.

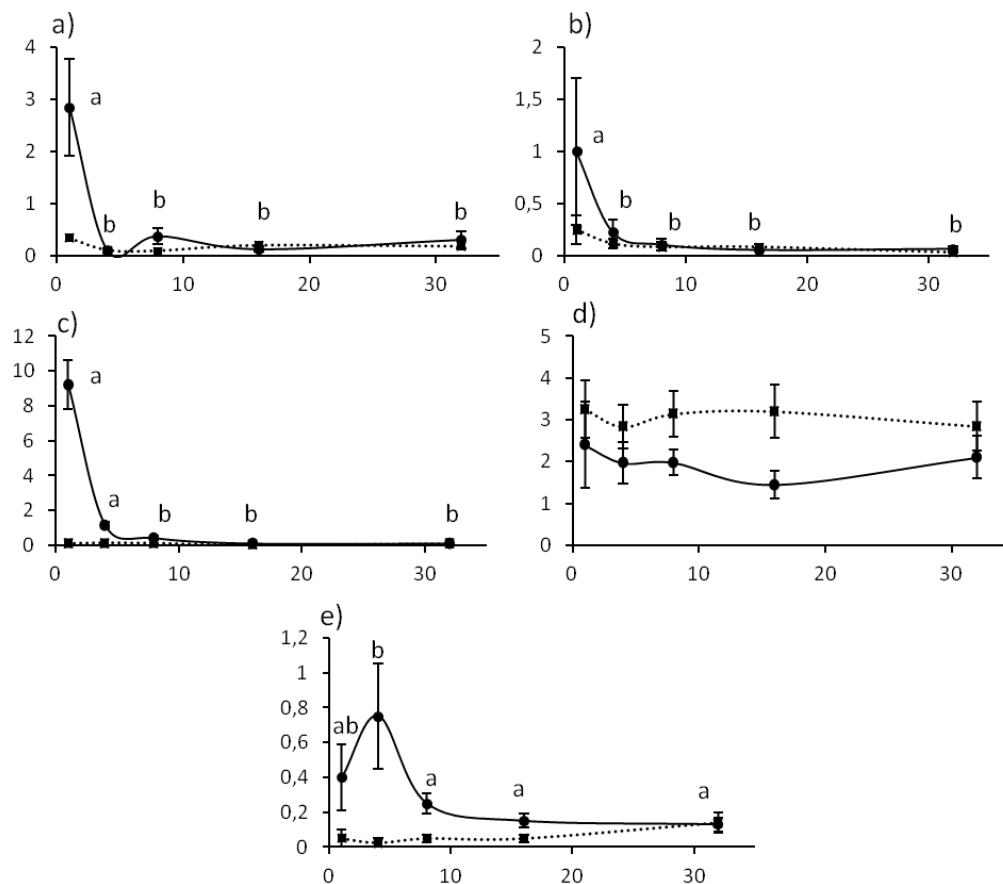


Figure 18. Nombre d'individus de *Gaultheria shallon* (a), *Rubus spectabilis* (b), *Polystichum munitum* (c), *Vaccinium parvifolium* (d) et *Menziesia ferruginea* (e) à 1m, 4m, 8m, 16m et 32m des refuges (ligne) et du contrôle (pointillé).

Pour évaluer la limitation du retour de la végétation en raison du manque de propagules, un autre moyen indirect est d'analyser le nombre d'événements d'apparition de chaque espèce dans les stations au cours du temps. Le tableau 19 résume pour chaque espèce (présente dans plus de 3 stations) le nombre de stations dans lesquelles elle était présente au début de l'expérience en 1997 et à la fin en 2010.

On remarque que toutes les espèces sont présentes dans plus de stations à la fin qu'au début de l'expérience à l'exception de deux – le *Cirsium vulgare* et le *Senecio sylvaticus*. Il est intéressant de noter que les deux espèces ne sont pas natives de l'archipel, et que la première est aussi la seule dont le recouvrement a décliné significativement au cours des 13 ans de suivi (acronyme BUTH dans la Fig. 17). Ce résultats semble pouvoir être expliqué par la théorie de « l'invasion meltdown », le déclin des cerfs introduits induisant le déclin des espèces végétales introduites.

Tableau 19. Nombre d'événements de colonisation pour les différentes espèces présentes dans plus de 3 stations sur les îles manipulées (Reef et SGang Gwaii). R : recouvrement.

Espèce	Habitat	R	% de station colonisé			Apparition /Disparition
			1997	2010		
REHU- <i>Vaccinium parvifolium</i>	Both	↗	78% (42)	96% (52)	+18% (10)	14/4
SISP- <i>Picea sitchensis</i>	Both	↗	98% (53)	100% (54)	+2% (1)	1/0
WEHE- <i>Tsuga heterophylla</i>	Both	↗	74% (40)	89% (48)	+15% (8)	10/2
FAAZ- <i>Menziesia ferruginea</i>	Int	↗	74% (26)	86% (30)	+11% (4)	7/3
SALA- <i>Gaultheria shallon</i>	Both	↗	63% (34)	98% (53)	+35% (19)	22/3
LIFE- <i>Polypodium glycyrrhiza</i>	Both	↗	39% (21)	76% (41)	+37% (20)	28/8
SPFE- <i>Dryopteris expansa</i>	Int	↗	43% (15)	80% (28)	+37% (13)	17/4
SWFE- <i>Polystichum munitum</i>	Both	↗	65% (35)	87% (47)	+22% (12)	14/2
RECE- <i>Thuja plicata</i>	Both	↗	20% (11)	54% (29)	+33% (18)	18/0
BLTW- <i>Lonicera involucrata</i>	Both	↗	43% (23)	78% (42)	+35% (19)	25/6
REEL- <i>Sambucus racemosa</i>	Both	↗	11% (6)	37% (20)	+26% (14)	19/5
SABE- <i>Rubus spectabilis</i>	Int	↗	37% (13)	94% (33)	+57% (20)	20/0
CLTW- <i>Streptopus amplexifolius</i>	Int	↗	14% (5)	37% (13)	+23% (8)	10/2
FAVA- <i>Maianthemum dilatatum</i>	Both	↗	24% (13)	67% (36)	+43% (23)	37/14
HLTW- <i>Listera cordata</i>	Int	↗	46% (16)	63% (22)	+17% (6)	10/4
NWTW- <i>Listera caurina</i>	Int	↗	34% (12)	77% (27)	+43% (15)	21/6
PHPA- <i>Conioselinum pacificum</i>	Shore	↗	58% (11)	84% (16)	+26% (5)	9/4
SSBE- <i>Galium triflorum</i>	Int	↗	11% (4)	31% (11)	+20% (7)	8/1
WEHA- <i>Prenanthes alata</i>	Shore	↗	79% (15)	89% (17)	+10% (2)	4/2
DEFE- <i>Blechnum spicant</i>	Both	↗	43% (23)	63% (34)	+20% (11)	14/3
LAFE- <i>Anthyrium filix-femina</i>	Both	↗	28% (15)	57% (31)	+30% (16)	28/12
WORU- <i>Luzula parviflora</i>	Int	↗	11% (4)	89% (31)	+77% (27)	33/6
REFE- <i>Festuca rubra</i>	shore	↗	5% (1)	95% (18)	+90% (17)	17/0
COHA- <i>Campanula rotundifolia</i>	shore	↗	26% (5)	84% (16)	+58% (11)	13/2
FIRE- <i>Epilobium angustifolium</i>	shore	↗	5% (1)	10% (2)	+5% (1)	1/0
YARR- <i>Achillea millefolium</i>	shore	↗	37% (7)	53% (10)	+16% (3)	4/1
DUGR- <i>Elymus mollis</i>	shore	↗	26% (5)	84% (16)	+58% (11)	14/3
BUTH- <i>Cirsium vulgare</i>	shore	↘	32% (6)	21% (4)	-10% (2)	1/3
CRAB- <i>Malus fusca</i>	Shore	=	32% (6)	53% (10)	+21% (4)	7/3
REAL- <i>Alnus rubra</i>	Both	=	28% (15)	50% (27)	+22% (12)	13/1
SHPI- <i>Pinus contorta</i>	Shore	=	5% (1)	10% (2)	+5% (1)	1/0
BLGO- <i>Ribes lacustre</i>	Int	=	0% (0)	31% (11)	+31% (11)	15/4
BUBE- <i>Cornus canadensis</i>	Int	=	6% (2)	9% (3)	+3% (1)	2/1
SIAL- <i>Alnus crispa</i>	Both	=	11% (6)	33% (18)	+22% (12)	15/3
THBE- <i>Rubus parviflorus</i>	Both	=	6% (3)	17% (9)	+11% (6)	8/2
TBCU- <i>Ribes laxiflorum</i>	Both	=	6% (3)	20% (11)	+15% (8)	16/8
BCFF- <i>Cardamine oligosperma</i>	Int	=	3% (1)	17% (6)	+14% (5)	6/1
CAOR- <i>Calypso bulbosa</i>	Int	=	3% (1)	37% (13)	+34% (12)	15/3
COPA- <i>Heracleum lanatum</i>	Int	=	0% (0)	6% (2)	+6% (2)	2/0

CRSA- <i>Stellaria crispera</i>	Int	=	20% (7)	46% (16)	+26% (9)	15/6
FOFL- <i>Tiarella trifoliata</i>	Int	=	11% (4)	51% (18)	+43% (15)	15/1
FRCU- <i>Tellima grandiflora</i>	Int	=	0% (0)	17% (6)	+17% (6)	8/2
SIDE- <i>Moneses uniflora</i>	Int	=	71% (25)	91% (32)	+20% (7)	7/0
SKCA- <i>Lysichiton americanus</i>	Int	=	3% (1)	26% (9)	+23% (8)	8/0
MAFE- <i>Adiantum pedatum</i>	Both	=	2% (1)	7% (4)	+6% (3)	3/0
DESE- <i>Carex deweyana</i>	Int	=	0% (0)	20% (7)	+20% (7)	9/2
NORE- <i>Calamagrostis nutkaensis</i>	Both	=	22% (12)	89% (48)	+67% (36)	41/5
SISE- <i>Carex sitchensis</i>	Both	=	18% (10)	30% (16)	+11% (6)	10/4
ALSA- <i>Saxifraga ferruginea</i>	shore	=	11% (6)	17% (9)	+16% (3)	3/0
BEGR- <i>Sisyrinchium littorale</i>	shore	=	21% (4)	21% (4)	0	3/3
BLLI- <i>Fritillaria camschatcensis</i>	shore	=	21% (4)	63% (12)	+42% (8)	8/0
CLEA- <i>Galium aparine</i>	shore	=	16% (3)	26% (5)	+10% (2)	7/5
COHE- <i>Stachys cooleyae</i>	shore	=	5% (1)	26% (5)	+21% (4)	5/1
DOAS- <i>Aster subspicatus</i>	shore	=	21% (4)	47% (9)	+26% (5)	6/1
RECO- <i>Aquilegia formosa</i>	shore	=	5% (1)	26% (5)	+21% (4)	4/0
SFBU- <i>Ranunculus uncinatus</i>	shore	=	10% (2)	10% (2)	0	2/2
SPST- <i>Sedum divergens</i>	shore	=	16% (3)	26% (5)	+10% (2)	2/0
WEBU- <i>Ranunculus occidentalis</i>	shore	=	0% (0)	32% (6)	+32% (6)	8/2
WOGR- <i>Senecio sylvaticus</i>	shore	=	26% (5)	10% (2)	-16% (3)	3/6
YEMO- <i>Mimulus guttatus</i>	shore	=	21% (4)	53% (10)	+32% (6)	10/4
ARRU- <i>Juncus arcticus</i>	shore	=	0% (0)	16% (3)	+16% (3)	3/0
HORD- <i>Hordeum brachyantherum</i>	shore	=	0% (0)	10% (2)	+10% (2)	2/0
CATH- <i>Cirsium arvense</i>	shore	=	0% (0)	5% (1)	+5% (1)	1/0

La colonisation de nombreuses stations par les différentes espèces indique que, si le retour de la végétation est limité par la disponibilité en propagules (comme le montre l'expérience des refuges), il s'agit surtout d'une question de temps. En effet, les espèces qui ne sont pas limitées comme les arbres ou le *Vaccinium parvifolium* ont répondu plus rapidement que les autres espèces à la réduction de la densité d'herbivores. Ceci est confirmé par l'analyse de la vitesse d'augmentation du recouvrement en fonction du nombre de points où l'espèce était présente au début de l'expérience en 1997 (Voir Annexe 5). Ainsi, parmi les espèces dont le recouvrement a augmenté significativement dans les premières années suivant l'opération de limitation de la densité des cerfs (8 espèces), le taux moyen de points colonisés était de 67% au début de l'expérience. En comparaison, les 19 espèces qui avaient significativement augmenté seulement en 2010 étaient présentes dans 29% des points, et finalement on ne trouvait les espèces qui n'ont pas augmenté que dans 12% des points au début de la période de chasse (Annexe 5).

Notre étude montre que les hypothèses qui ont été formulées pour expliquer le faible effet de la réduction des populations de cervidés sur la végétation ne s'applique que très partiellement à notre système d'étude. Dans notre cas, la densité spécifique et le recouvrement des différentes guildes du sous-bois augmentent, ainsi qu'un nombre important d'espèces prises individuellement. Ceci indique

qu'il y a probablement un fort effet site mais également que des mesures précises des paramètres des communautés sont nécessaires pour pouvoir détecter des effets.

III-1-2-C-Effets des changements de la végétation sur l'avifaune

La réduction de la densité de cerfs sur les îles de Reef et SGang Gwaay ayant conduit à une augmentation de la densité et du recouvrement des différentes strates de végétations, nous avons ensuite cherché à évaluer si ce retour du sous-bois s'était accompagné d'un retour de l'avifaune.

Sur l'île témoin de Kunga, l'abondance moyenne des oiseaux a décliné au cours de la période étudiée (Fig. 19). La richesse et la diversité n'ont par contre pas varié. Comme pour la végétation, il semble que, malgré un état déjà relativement dégradé du sous-bois et donc de l'avifaune, le maintien d'une forte pression d'abrouissement entraîne un prolongement de l'érosion de l'avifaune (ceci confirme les résultats de la section I et de l'annexe 3). Sur les îles où la pression d'herbivorie a été drastiquement réduite, on constate une augmentation de l'abondance (uniquement Reef), de la densité et de la diversité des communautés d'oiseaux, principalement lors du dernier relevé (Fig. 19).

L'analyse de la réponse des oiseaux par groupe de dépendance aux sous-bois (voir les détails dans l'annexe 5), révèle que c'est le groupe des oiseaux non-dépendants qui décline sur l'île témoin (Fig. 20). Ce résultat un peu étonnant a également été trouvé dans l'étude diachronique sur 45 îles de l'archipel (Annexe 3). Deux hypothèses peuvent être avancées : 1) le déclin de ces oiseaux est le résultat d'un autre facteur que la présence de cerfs, 2) même si elles ne sont pas directement dépendantes du sous-bois, les espèces de ce groupe pâtissent à long terme des modifications de la forêt entraînées par l'introduction du cerf. Le fait que sur les îles manipulées ces espèces ne déclinent pas significativement, et que ce soit uniquement sur les îles fortement modifiées qu'elles déclinent dans le suivi diachronique des 45 îles (Annexe 3) nous amène à pencher en faveur de la seconde hypothèse. Ce résultat a des implications importantes : le déclin des oiseaux constaté localement et globalement (Section II-2-2-D et Annexe 4) n'est peut-être qu'un début. Les espèces non dépendantes du sous-bois, qui étaient considérées comme épargnées par le phénomène de la surabondance des cervidés, pourraient elles aussi voir leurs effectifs diminuer à long terme.

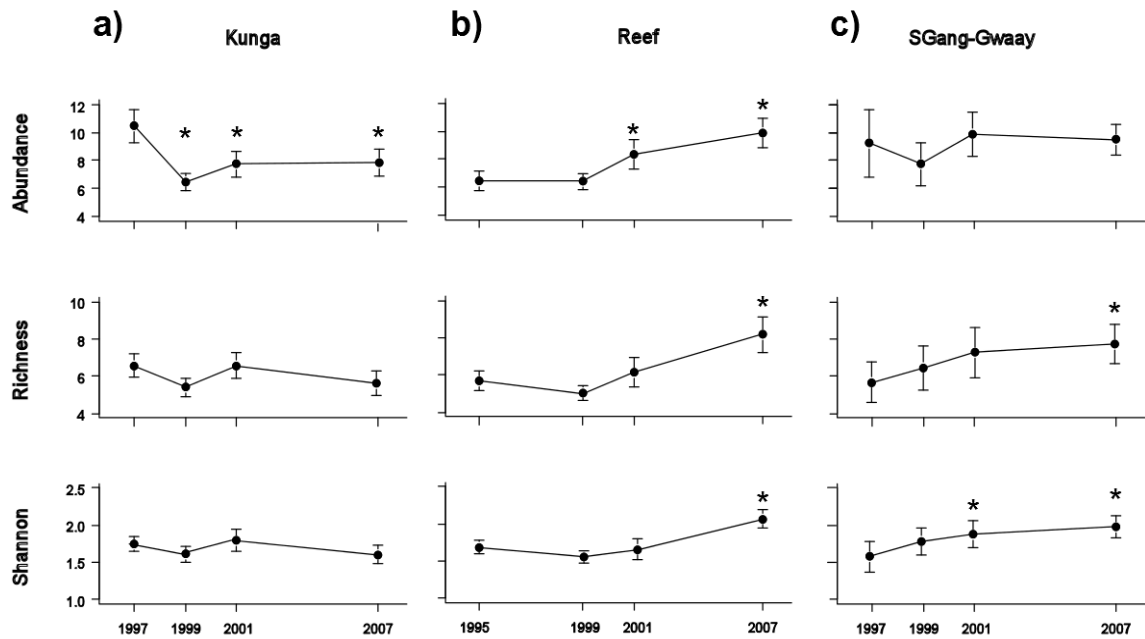


Figure 19. Variation au cours du temps de l'abondance, la densité spécifique et de la diversité spécifique (indice de Shannon) sur Kunga (a), Reef (b) et SGang Gwaay (c). Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance de 95%. Les étoiles indiquent des différences significatives avec l'année initiale testées avec un test post-hoc sur les modèles linéaires mixtes.

Sur les îles qui ont été chassées, le groupe des espèces sensibles au cerf augmente significativement aussi bien en abondance qu'en densité spécifique (Fig. 20). Ceci confirme que c'est bien la limitation des cerfs et pas un autre facteur qui provoque le retour des populations d'oiseaux.

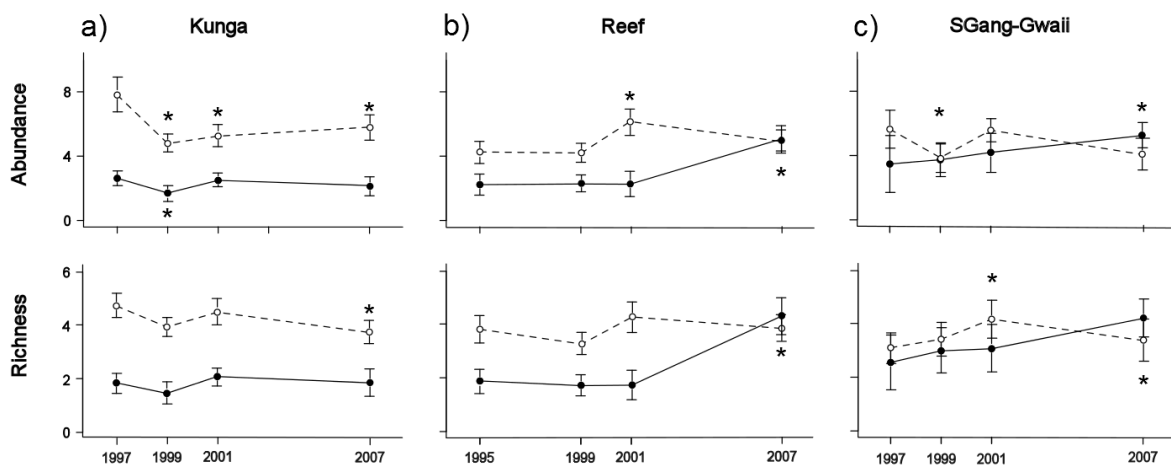


Figure 20. Variation au cours du temps de l'abondance et de la densité spécifique sur Kunga (a), Reef (b) et SGang Gwaay (c). Les différentes espèces ont été réparties en deux groupes : les indépendants (pointillé) et les dépendants (ligne) au sous-bois. Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance de 95%. Les étoiles indiquent des différences significatives avec l'année initiale testées avec un test post-hoc sur les modèles linéaires mixtes.

Une analyse en régression multiple nous avons mis en évidence le lien qui existe entre le changement de recouvrement de différents groupes de plantes et le changement des paramètres des communautés d'oiseaux (Tableau 20). Ainsi nos résultats révèlent que l'augmentation des oiseaux dépendants du sous-bois a été plus importante dans les stations où le recouvrement des arbustes et des arbres en dessous de 4m a le plus augmenté. Au contraire, on trouve un effet négatif de l'augmentation du recouvrement des arbres en dessous de 4m sur les oiseaux indépendants du sous-bois.

Tableau 20. Régression multiple évaluant le lien entre le changement de recouvrement des arbustes, des arbres <4m, des arbres >4m et les différents paramètres (abondance, densité et diversité spécifique) de chacun des groupes d'oiseaux.

	Arbuste	Arbre < 4m	Arbre > 4m	R ²	P value
Abondance	-	-	-	0.13	p=0.24
Indépendant	-	-2.319*	-	0.23	p=0.04
Dépendant	1.75 (*)	2.56*	-2.96**	0.23	p=0.05
Densité	-	-	-	0.14	p=0.20
Indépendant	-	-1.77 (*)	-	0.23	p= 0.05
Dépendant	1.72 (*)	2.79 **	-3.07**	0.25	p= 0.03
Diversité	-	-	-	0.17	p=0.11
Indépendant	-	-1.9 (*)	-	0.26	p=0.03
Dépendant	-	2.89**	-2.75**	0.23	p=0.05

III-1-2-D- Evaluation de l'avancement de la restauration

L'une des particularités très intéressante de notre site d'étude est qu'il présente des îles sans cerf qui peuvent servir d' « état de référence » des communautés non modifiées par l'introduction des cerfs. Cependant, avant toute chose, il faut prendre en considération que ces îles sont petites et isolées ce qui implique qu'elles ne sont pas équivalentes à ce que devait être l'archipel avant l'introduction des cerfs. En effet, du fait de leur isolement, elles ne comportent qu'une partie du cortège d'espèces que l'on rencontre sur les îles de plus grande taille, en particulier pour les espèces de l'intérieur de la forêt (Gaston et al. 2006). De plus, du fait de leur petite taille, elles n'abritent qu'une partie des communautés végétales : une fois de plus ce sont celles de l'intérieur qui font le plus défaut (obs. pers.). Néanmoins, ces îles et les communautés qu'elles abritent sont un outil de comparaison rare qui nous permet d'évaluer l'avancement des trajectoires de restauration des communautés végétales et aviaires.

La figure 21 nous indique que si des modifications ont bien eu lieu sur les îles manipulées depuis les opérations de chasse, les trois communautés étudiées (végétation de la lisière littorale, végétation

du sous-bois et oiseaux du sous-bois) sont encore loin des îles sans cerf (référence). On remarque que les communautés côtières ont plus changé que celles de l'intérieur. Ce résultat n'est pas surprenant au vu des caractéristiques abiotiques (plus de lumière) et de celles des espèces présentes dans ce milieu (croissance rapide). Dans l'intérieur de la forêt, on constate que ce sont les 6 exclos qui avaient été installés sur les îles contrôles qui ont le plus régénéré (voir annexe 5 pour plus d'information sur ces exclos).

Finalement, si la réduction a permis une amélioration significative de l'état biologique des communautés, le chemin à parcourir pour parvenir à une restauration complète des îles sera encore long.

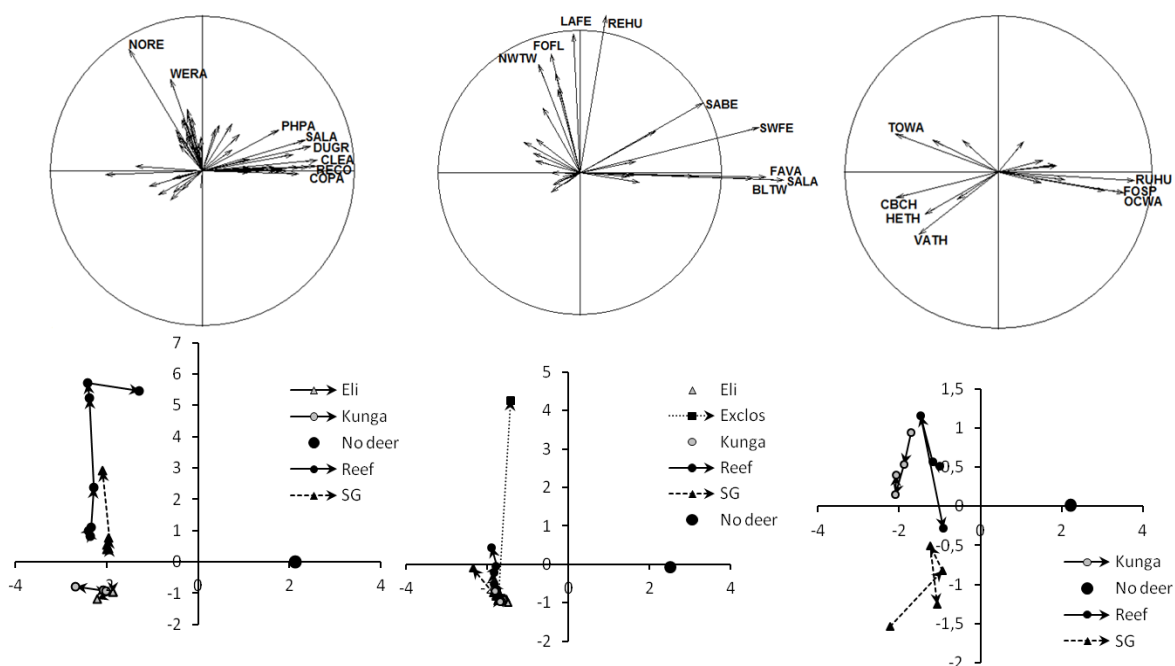


Fig. 21. Analyse multivariée représentant chaque station chaque année représentée par une Analyse en composante principale (poids pondéré par île) puis transformée selon la méthode de classement (between class analysis) qui représente toutes les stations pour une année sur une île en une seule classe. L'analyse est répétée trois fois, de gauche à droite : pour la végétation de la lisière littorale, pour la végétation du sous-bois et pour l'avifaune (voir Annexe 5 pour des détails de méthodes).

III-2- Leçons tirées pour la gestion et la conservation

Les premières parties de la thèse nous ont permis de mettre en évidence que les cerfs ont un impact important sur l'archipel d'Haïda Gwaii, mais pas uniquement, car de nombreuses autres zones sont touchées par le phénomène de l'effet de cerf.

Dans la 3^{ème} partie nous avons mis en évidence que ces effets étaient, en partie au moins, réversibles. Forts de ces résultats, nous allons maintenant essayer de tirer les leçons pratiques et de proposer des moyens de gestion, dans un premier temps à l'échelle de l'archipel puis plus globalement.

III-2-1- Haïda Gwaii

Différentes options de gestion des problèmes posés par la surabondance des cerfs peuvent être envisagées, de la protection individuelle des plantes à l'éradication systématique des cervidés en passant par la réintroduction de prédateurs (Warren 2011, McShea 2012). Dans le cas d'Haïda Gwaii, au vu de la situation géographique et de la densité de la population humaine, la seule option possible semble être les tirs de contrôle, c'est-à-dire des chasses organisées dans un objectif de conservation. L'éradication systématique des cerfs de l'archipel ne semble pas une option viable car l'élément le plus important pour une telle opération n'est pas en place : la demande sociale. En effet, les cerfs ont pris une part importante dans la vie des insulaires et très peu d'habitants soutiendraient une telle initiative (Buck & Henigman 2000). Les cerfs sont une source de nourriture non négligeable pour beaucoup, et de plus, les cerfs sont devenus un élément à part entière du paysage. Néanmoins il faut noter une demande grandissante pour restaurer au moins une partie des communautés biologiques « natives » de l'archipel. Cette demande a des origines différentes en fonction des acteurs, de la mesure de conservation pour certains associatifs à la restauration des plantes utilisées comme nourriture et pharmacopée pour les membres de la nation Haïda (obs. pers.).

Cependant, du fait de leur statut d'espèces introduites sur Haïda Gwaii, l'éradication vient naturellement à l'esprit quand on pense gestion. Mais étant donné les contraintes sociales, des procédures d'éradication ne peuvent s'envisager que dans des zones géographiques soigneusement choisies. Même si nous avons mis en évidence que la réduction des populations était suffisante pour obtenir des changements importants des communautés végétales et aviaires, il est plus que probable qu'à plus grande échelle la restauration des communautés ne soit que partielle dans le cas d'une simple réduction de population. C'est pourquoi nous préconisons l'éradication sur des petites unités géographiques plutôt qu'une réduction de population sur une plus grande superficie. La présence du Parc National de Gwaii Haanas doit être saisie comme une opportunité dans un tel programme d'éradication. En effet, de par sa position géographique isolée (Fig. 13), de par le fait qu'il soit pratiquement inhabité et relativement peu fréquenté, et de par ses objectifs affichés de maintien de « l'intégrité écologique », le parc semble une zone propice. De plus, les cerfs représentent la principale menace pour la biodiversité terrestre du Parc National de Gwaii Haanas, la deuxième grande menace que sont les coupes forestières y étant interdite.

L'une des préoccupations majeures des habitants de l'archipel, en cas de réduction drastique des populations de cerfs, est l'augmentation de la difficulté de chasse des animaux (Buck & Henigman 2000). En effet, à l'heure actuelle les cerfs n'étant que peu chassés et très abondants, ils sont des cibles faciles et leur chasse est rarement vouée à l'échec. La majorité des habitants ne veut pas que cette situation change, c'est pourquoi l'éradication ou la réduction des populations dans des zones non accessibles semble une option plus judicieuse.

Les éradications (ou les réductions de population) ne sont pas en soit des opérations de restauration écologique, cependant l'utilisation des méthodologies et guides d'actions développés par la discipline de la restauration écologique (Clewell & Aronson 2010) peuvent fournir des pistes intéressantes.

Comme le remarque Simberloff (2003), la recherche scientifique n'est généralement pas nécessaire dans les cas d'éradication des espèces invasives, en particulier quand l'introduction est récente. En effet, il s'agit principalement de problèmes pratiques et de financement mais les connaissances nécessaires sont relativement limitées. Par contre la recherche peut intervenir dans ce type d'opération principalement dans le but d'obtenir des « expériences naturelles » à « peu de frais » pour répondre à des questions plus théoriques. De plus, le fait d'analyser et de diffuser les expériences passées sur des cas d'éradication peut permettre l'amélioration des opérations à venir.

Un élément à prendre en compte avant toute opération d'éradication d'espèces invasives est le fait que dans certains cas les éradications peuvent conduire à des effets non prévus et aggraver la situation écologique (Zavaleta et al. 2001). Un exemple de ce type est l'éradication des chats féraux de l'île Macquarie dans le sud-ouest Pacifique. A la suite de l'opération de réduction des chats (*Felis catus*) en 2001, les lapins de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), autre espèce également introduite sur l'île, ont vu leurs effectifs multipliés par dix, induisant de nombreux effets négatifs sur les communautés végétales (Bergstrom et al. 2009). La probabilité de ce type de phénomène semble largement augmentée quand l'espèce éradiquée est impliquée dans des relations proie-prédateurs et dans le cas des introductions multiples (« invasional meltdown » Simberloff & Von Holle 1999).

Dans le cas d'Haïda Gwaii, la connaissance du système déjà disponible nous permet d'envisager une planification des opérations de gestion qui pourrait être mise en place afin de limiter les problèmes liés à l'introduction des cerfs.

- 1) Avant toute chose, il semble fondamental d'organiser une consultation publique à grande échelle sur l'archipel. Ceci peut paraître évident, pourtant dans de nombreux cas de gestion des cervidés, c'est le manque de consultation qui a été identifié comme la raison des échecs (McShea 2012). De plus, les aspects scientifiques de ce type d'opération ne sont que relativement accessoires, la science n'étant pas *La* réponse (ou vérité) mais une opinion informée (et un point de vue nécessairement subjectif) sur un problème.

Comme évoqué précédemment (encadré n°3), il est difficile de se rendre compte de l'ampleur de l'effet de cerf sans état de référence et pour de nombreuses personnes la mise en place d'un réseau d'exclos pourrait aider à avoir une représentation visuelle du phénomène. Pour cela, nous préconisons d'installer dans chaque site pré-colonial de village Haïda utilisé par le tourisme (5 dans Gwaii Haanas : Fig. 21) au moins trois exclos. Ces derniers, en plus de leur intérêt pédagogique, seraient un outil d'évaluation des effets de la réduction des cerfs sur les îles adjacentes.

- 2) Si l'étape de mise en évidence du problème est déjà bien documentée sur Haïda Gwaii certaines questions demeurent :

-Quelles sont les conséquences du grand nombre de cervidés sur la régénération après de fortes perturbations du type tempête ? En effet, ces événements sont le mode principal de régénération de la forêt, et si les cerfs ont un impact drastique, les modifications dans les successions forestières pourraient être encore plus brutales et rapides que prévu.

- Si la situation sur les petites îles est relativement bien comprise, de nombreuses questions restent ouvertes sur Graham et Moresby, les deux îles principales de l'archipel. Sur la dernière en particulier, presque rien n'est connu alors que dans les zones de montagnes qu'elle abrite se trouvent des communautés végétales très intéressantes d'un point de vue biogéographique et présentant de nombreuses espèces endémiques (Ogilvie 1994).

- 3) La définition des états de références est l'une des étapes fondamentales pour déterminer les objectifs, évaluer le succès et les opérations supplémentaires potentielles à prévoir lors d'une éradication. Dans le cas d'Haïda Gwaii, ce sont les îles sans cerf qui peuvent fournir de tels états de référence. Il existe à notre connaissance à Haïda Gwaii seulement 10 îles sans cerf représentant moins de 0,01% de la superficie de l'archipel (voir annexe 7). Parmi celle-ci uniquement 6 ont fait l'objet d'inventaire de l'avifaune et seules 3 ont vu leurs communautés végétales étudiées. Une priorité est d'échantillonner ces îles en suivant les protocoles déjà mis en place afin d'obtenir une meilleure vision, même si elle est partielle, de ce à quoi ressemblait l'archipel avant la colonisation des cerfs. De plus, ces îles de par leur grande valeur de conservation doivent faire l'objet d'un suivi régulier afin de détecter rapidement de potentiels événements de colonisation et d'éradiquer les cerfs avant que les impacts ne soient trop sévères.

- 4) La planification des zones prioritaires d'éradication doit être déterminée en fonction de plusieurs critères : intérêts biologiques, risque de recolonisation, faisabilité technique et disponibilité de données biologiques déjà existantes. La carte ci-dessous (Fig. 21) représente selon nous les zones prioritaires d'intervention. Les îles qui pourraient être des zones prioritaires sont Murchison (400ha), Faraday (310ha) et Ramsay (4560ha). La dernière de par

sa plus grande superficie sera probablement la plus difficile mais également la plus intéressante car abritant probablement de plus nombreuses communautés végétales.

- 5) Afin d'évaluer l'intérêt de telles opérations d'éradication des cerfs, un suivi de la végétation et de l'avifaune doit être organisé. C'est principalement la végétation qui doit être suivie du fait que son retour conditionne le retour des autres groupes. Les protocoles déjà utilisés dans cette thèse (végétation et avifaune) peuvent servir de base pour des protocoles de suivis sur ces îles, avant et après éradication.

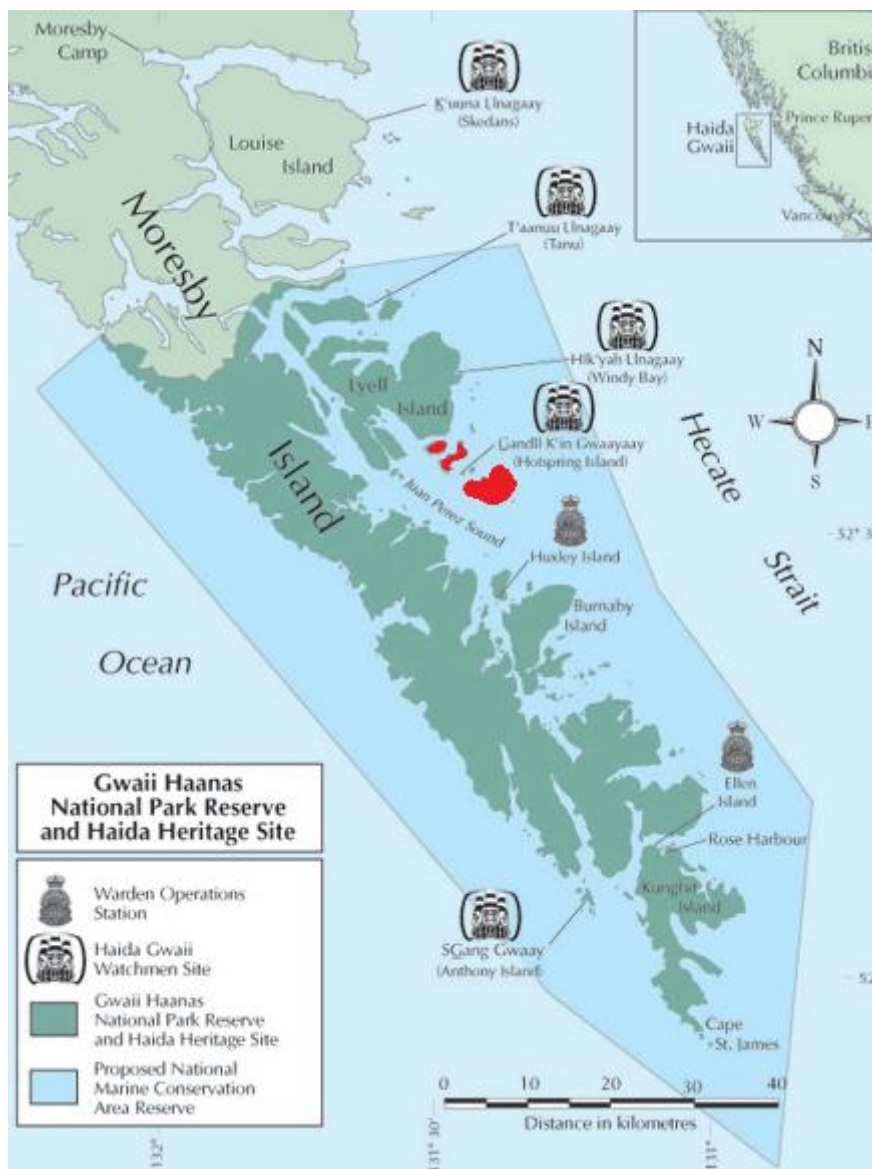


Figure 21. Carte du Parc National de Gwaii Haanas. Les sites précoloniaux de villages Haïda sont indiqués par les Haida Gwaii Watchmen Site. Les zones prioritaires d'éradication des cerfs sont indiquées en rouge. © Gowgaia Institute <http://www.spruceroots.org/Gowgaia/Gowgaia.html>.

III-2-2-Gestion de l'effet de cerf en dehors d'Haïda Gwaii

Les autres systèmes insulaires où des cervidés ont été introduits représentent des cas où les problèmes de gestion sont globalement similaires à ceux évoqués sur Haïda Gwaii et nous pensons que la majorité des éléments présentés ci-dessus peuvent être appliqués.

Dans le cas de la surabondance sur les continents, la situation est différente du fait que les herbivores sont naturellement présents dans les écosystèmes et sont dans ce cas « seulement » trop nombreux.

Quatre options majeures de gestion ont été proposées pour réduire les populations de cervidés, chacune étant plus ou moins adaptée en fonction des territoires et des objectifs.

« Laissez faire la nature » : la non-intervention

Une opinion de gestion souvent évoquée est de ne pas intervenir dans le contrôle des populations de cervidés, ces dernières augmenteraient jusqu'à ce qu'elles aient épuisé le milieu et finiraient « naturellement » par être fortement réduites. Cette vision s'inspire des modèles théoriques de capacité biotique du milieu (K). De pareilles situations ont été documentées dans le cas d'introduction de rennes sur de petite île de l'Alaska, le meilleur exemple étant celui de l'île Saint Mathieu (322km²). Vingt-neuf rennes y ont été introduits en 1944 pour fournir des ressources alimentaires aux quelques soldats stationnés sur l'île. La base a été abandonnée l'année suivante et les rennes laissés à leur sort. Ils étaient 1350 en 1957, 6000 en 1963 puis uniquement 42 en 1966, et la population s'est finalement éteinte quelques années après (Klein 1968, 1987). Parmi les derniers animaux survivants, un seul mâle était présent mais il n'était probablement pas capable de se reproduire (au vu de sa condition physique) ce qui expliquerait le défaut de reproduction parmi les survivants (deux ans après l'effondrement de la population aucune reproduction n'avait été constatée). La végétation de l'île est une toundra arctique sans végétaux dépassant les 30cm. Les seules zones accessibles pendant l'hiver sont des zones extrêmement ventées abritant des communautés végétales particulières. Ces dernières avaient été fortement modifiées par l'introduction des rennes et c'est donc le manque de nourriture qui expliquerait l'effondrement de la population (Klein 1968). Suite à la disparition des rennes, Klein a évalué le retour de la végétation perturbée par la période de sur-abrutissement et estime qu'en 1985 les communautés n'avaient que faiblement régénéré (Klein 1987).

Ce type d'effondrement de populations n'a été documenté que sur des îles de relativement petite taille présentant des conditions climatiques extrêmes. En effet, comme évoqué précédemment, dans le cas des plus grandes îles comme Haïda Gwaii ou la Nouvelle Zélande par exemple les cerfs ont changé leur régime alimentaire (Le Saout et Chollet non publié, Nugent et al. 2001). Dans ce type de

situation, il est fort probable qu'un pic de population se produise dans les premières décennies suivant l'introduction et, qu'en raison du sur-abrutissement, une partie de la population s'effondre, mais finalement se stabilise ensuite en exploitant d'autres ressources (litière en Nouvelle Zélande, algues sur Haïda Gwaii) pour compléter ce que l'écosystème qu'ils ont modifiés peut leur fournir chaque année. Il est donc peu probable qu'à grande échelle la non-intervention puisse limiter les effets négatifs des populations surabondantes de cervidés.

Le retour des prédateurs

On assiste depuis une vingtaine d'années à un retour des grands prédateurs dans de nombreux écosystèmes aussi bien en Amérique du Nord qu'en Europe. Les raisons de ce phénomène sont multiples et varient localement mais l'arrêt des opérations d'extermination et dans certaines zones les réintroductions ont joué un rôle important dans cet état de fait. Les partisans du retour des prédateurs évoquent souvent les conséquences positives sur le fonctionnement des écosystèmes et la conservation pour justifier l'intérêt de l'augmentation du loup, des pumas, des ours...

Dans de nombreux cas, particulièrement en Amérique du Nord mais pas uniquement, le retour du loup est mis en avant par les scientifiques et les associatifs comme mesure de régulation des populations de cervidés devenu surabondantes (e.g. Licht et al. 2010). Cette problématique du retour des grands prédateurs relance le vieux débat des facteurs de contrôle dans les écosystèmes et il convient donc de se poser la question suivante : le retour des prédateurs permettra-t-il réellement de contrôler les populations d'herbivores et leurs effets en cascade sur la biodiversité ?

La réintroduction des loups à Yellowstone en 1995/96 a donné lieu à une littérature très importante sur le sujet. Ainsi il a pu être montré qu'après le retour des loups, les herbivores étaient plus vigilants (Laundré et al. 2001), avaient un plus faible succès reproducteur (Creel et al. 2007, Creel et al. 2009) et que ces changements étaient plus liés à la peur qu'à des événements de prédation directe (écologie et paysage de la peur : Brown et al. 1999). En effet, étant donné le faible nombre de loups dans les premières années, les effets sur la densité d'herbivores paraissent peu probables. Au vu de ces résultats, il a donc été proposé que les loups, et notamment leurs effets non léthaux, soient responsables de la réduction des populations de wapitis à Yellowstone. Cependant, comme d'autres facteurs interviennent dans le contrôle de ces populations (Vucetich et al. 2005; White & Garrott 2005, Varley & Boyce 2006) il est difficile d'estimer l'effet réel des loups.

Le cas de la réintroduction du loup à Yellowstone a été vu comme la parfaite situation expérimentale pour tester les hypothèses de réversibilité des cascades trophiques par le retour des prédateurs. De nombreuses études ont été publiées sur les conséquences positives du retour des loups sur la végétation, dont le peuplier faux-tremble (Ripple et al. 2001, Ripple & Beschta 2003, 2007, 2012b) et plusieurs espèces d'arbustes (Beschta & Ripple 2012). Ces deux mêmes auteurs, Ripple & Beschta,

ont également soutenu que la réduction des populations de wapitis provoquée par le retour des loups était à l'origine de l'augmentation des castors (Ripple & Beschta 2004) et des bisons (Ripple et al. 2010). La situation semble donc claire, le retour des loups a des effets en cascade positifs sur la végétation et les groupes associés, au moins à Yellowstone. Cependant des nuages sombres sont venus obscurcir le tableau idyllique du premier parc national mondial. Ainsi dans son article de synthèse Mech (2012) met en évidence que plusieurs effets ont probablement été surestimés. En effet, suite à la réintroduction des loups, la végétation du Yellowstone ne régénère pas forcément (Kauffman et al. 2010, Johnston et al. 2011), la réduction des coyotes n'a été que temporaire (Hebblewhite & Smith 2010), et pour ce qui est des castors et des bisons, il n'y a pour le moment pas d'éléments convaincants pour attribuer les changements au retour du loup (Hebblewhite & Smith 2010, Mech 2012).

Tous ces éléments indiquent que la situation à Yellowstone est probablement plus compliquée que celle souvent présentée. Les loups ont probablement des effets sur différentes composantes des écosystèmes mais pas aussi marqués que ceux que certains auteurs voudraient leur attribuer, et les effets du paysage de la peur restent à démontrer. Des débats virulents sont en cours sur le sujet et il n'existe pour le moment pas de consensus. Il existe relativement peu d'autres cas de test des effets du retour des prédateurs sur les cervidés et la végétation. Un des seuls exemples est la réintroduction du lynx roux (*Lynx rufus*) sur l'île Cumberland à la frontière entre la Géorgie et la Floride. Dans ce cas, d'après les premiers éléments, les prédateurs ont significativement réduit la population de cerfs à queue blanche (moins 50% environ) et le nombre de plantules de chênes (*Quercus spp.*) a significativement augmenté (Diefenbach et al. 2009). Un autre exemple est l'introduction expérimentale de quatre loups sur l'île Coronation dans le Sud-est de l'Alaska. Cette « petite » île (78km²) qui présente une forte population de cerfs à queue noire a été utilisée comme terrain d'expérience sur le rôle des prédateurs dans les années 1960 (Klein 1981). Dans un premier temps après l'introduction, la meute de loups a augmenté (de 4 à 12 individus), en réduisant drastiquement la population de cerfs. Cependant après quelques années, les loups ont commencé à avoir des comportements cannibales par manque de nourriture et, après seulement 8 ans, il ne restait plus qu'un individu sur l'île (Klein 1981, Kirchhoff & Person 2008). Les quelques cerfs qui avaient survécu se sont multipliés et ont atteint les niveaux de la pré-introduction du loup en quelques années. Pendant la période où la densité de cerfs était faible, le recouvrement de la végétation a fortement augmenté (Kirchhoff & Person 2008).

Finalement, s'il semble relativement clair que, dans les zones où les prédateurs sont encore présents, ils participent directement et indirectement au contrôle des populations de cervidés (section II-4), leur retour dans les zones où ils avaient disparu n'aboutit pas directement aux mêmes effets, ou du

moins ces effets n'ont pas encore été démontrés efficacement. De plus il existe des questions sur les densités que vont pouvoir atteindre ces populations de prédateurs dans des écosystèmes complètement modifiés, et également des doutes sur les relations trophiques qui pourront apparaître dans un système diminué par les actions anthropiques (changement de type de proies...). Nous pouvons donc conclure que, dans les conditions actuelles, le retour des prédateurs ne semble pas la première mesure de gestion qui permettra de limiter les dégâts provoqués par la surabondance des cervidés.

La chasse comme moyen de régulation des populations

La chasse par des amateurs (chasse sportive ou de subsistance) ou des professionnels a souvent été identifiée comme un palliatif à la prédation quand celle-ci n'existe pas ou plus (Holsman 2000). Comme nous l'avons discuté précédemment, les conséquences sur la végétation des opérations de réduction de densité de cervidés par la chasse sont plus ou moins importantes (positif : Hothorn & Muller 2010, faible : Killmaster et al. 2007, Tanentzap et al. 2009, Royo et al. 2010, ou neutre : Virtanen et al. 2012, Wright et al. 2012, Tanentzap et al. 2011). Dans leurs synthèses Fuller & Gill (2001) et Côté et al. (2004) ont mis en doute le rôle que la chasse pouvait jouer pour réguler les impacts négatifs des cerfs. Cependant notre expérience sur Haïda Gwaii montre qu'une réduction importante des populations de manière prolongée permet un retour au moins partiel de la végétation et des oiseaux. De plus, dans leur étude en Allemagne Horthorn & Muller (2010) ont mis en évidence que la chasse pouvait être utilisée à grande échelle afin de réduire les dommages des cervidés sur la régénération des arbres. Ces résultats indiquent que si la chasse n'est pas une solution parfaite, elle semble, dans certains cas au moins, permettre des changements positifs significatifs.

Il existe des initiatives afin d'augmenter les quotas, quand ils existent, ou pour inciter les chasseurs à tuer un plus grand nombre de cerfs en Amérique du Nord et en Europe (Warren 2011). Ce type d'initiatives, qui sont portées par diverses structures (institution, association, par exemple la société Audubon – <http://archive.audubonmagazine.org/incite/incite0203.html>), peut permettre localement d'augmenter la pression de chasse et de potentiellement limiter les populations de cervidés.

Cependant, on constate depuis une vingtaine d'années un déclin marqué du nombre de chasseurs dans tout l'hémisphère nord, et ce pour plusieurs raisons : augmentation de la population urbaine, critique sociétale, émergence de maladie – maladie de Lyme et encéphalopathie spongiforme transmissible (CWD). Sans des opérations de gestion active par la chasse (incitation ou recours à des chasseurs professionnels), on peut s'interroger sur les possibilités de régulation des populations et de leurs effets sur les écosystèmes forestiers.

Les espaces protégés sont des zones particulièrement sensibles aux effets négatifs des cerfs car, dans la majorité des cas, la chasse y est interdite. En conséquence, dans de nombreux cas les populations

de cervidés y sont très abondantes et provoquent des effets importants sur la végétation (Diamond 1992, Porter & Underwood 1999). Pour certains acteurs (e.g. associatifs, professionnels de la gestion, mouvement de défense du droit des animaux) l'ouverture des zones protégées à la chasse est vue comme une hérésie et ne devrait jamais se produire. Il en découle des problèmes majeurs de gestion des cervidés dans ces zones importantes pour la conservation (Porter & Underwood 1999).

La stérilisation et les translocations

Ces deux méthodes coûtent extrêmement cher et ne sont efficaces que sur des populations de petite taille. Elles sont cependant couramment utilisées dans les zones où les autres méthodes sont impossibles, et en particulier en milieu urbain et périurbain. Pour plus d'information sur le sujet voir Warren (2011).

En plus des aspects techniques qui viennent d'être abordés, des questions se posent sur les niveaux de population souhaitables, qui varient selon les différents acteurs des socio-écosystèmes. Si la situation est relativement facile, d'un point de vue écologique tout du moins, pour les systèmes où il s'agit d'introduction, en cas de surabondance le problème est plus ardu. En effet, comment choisir le niveau de population de cervidés souhaité ? Une option souvent proposée est de revenir à un niveau historique, mais ceci a-t-il du sens quand une grande partie des autres composantes des écosystèmes ont été modifiées par des changements anthropiques ? De plus, si l'on choisit un niveau historique, en plus des difficultés pour déterminer quelles étaient les densités de populations, il faut prendre en compte qu'elles ont fluctué dans l'histoire. Pour de nombreuses questions ce n'est pas l'écologie qui peut fournir des réponses, mais ce sont les sciences sociales, d'où la nécessité de faire vraiment de la biologie de la conservation comme la définit Soulé (1985) à savoir en intégrant une approche pluridisciplinaire.

En guise de conclusion : avons-nous avancé depuis Leopold ?

Bientôt un siècle s'est écoulé depuis les premières mises en garde concernant les conséquences de l'augmentation des cervidés sur les écosystèmes forestiers. On peut donc s'interroger sur les avancées aussi bien pratiques que théoriques qui ont eu lieu, en particulier depuis la forte médiatisation du phénomène provoqué par les écrits d'Aldo Leopold.

Le verre à moitié plein : des avancées théoriques importantes confirmées par des exemples locaux

L'une des avancées majeures depuis les préoccupations originelles des forestiers américains est le développement d'un corpus théorique qui permet d'intégrer et de comprendre les prémonitions de Leopold sur l'importance des cascades trophiques et leurs contrôles par les prédateurs (voir le texte en exergue de l'introduction – *Penser comme une montagne*). En effet, depuis les années 60-70 de nombreux auteurs ont développé des théories sur les mécanismes descendants de contrôle des réseaux trophiques, attribuant donc un rôle majeur aux prédateurs. Les exemples de ce type de phénomène issus de la littérature sur la surabondance des cervidés sont parmi les plus convaincants des cas documentés en milieu terrestre (les autres étant les expériences du type Barro Colorado de Terborgh et ses collaborateurs 2001). Parmi cette littérature, les « expériences naturelles » du type Haïda Gwaii et son « miroir » sur l'île d'Anticosti, ou la situation Néo-Zélandaise, illustrent bien les conséquences dramatiques de l'introduction d'un (ou plusieurs) herbivore(s) dans un environnement dépourvu de prédateurs.

Depuis les années 40 de nombreux progrès ont également été réalisés dans la compréhension des mécanismes d'impact des herbivores (tolérance, préférence, évitement...), et les études sur la surabondance en forêt ont permis de montrer que ces mécanismes n'étaient pas uniquement en jeu dans les prairies où ils avaient été initialement étudiés.

Il faut noter que d'un point de vue pratique, certains acteurs de l'aménagement du territoire (forestiers, gestionnaires de la faune sauvage) ont intégré le problème de la surabondance dans la mise en place de plans de gestion à grande échelle. En Amérique du Nord, des gouvernements fédéraux (e.g. Pennsylvanie, Virginie) semblent avoir pris la mesure du phénomène et proposent des solutions. On peut également noter que plusieurs grandes associations naturalistes prennent le problème en considération (Audubon Society en Amérique du Nord, British Trust for Ornithology au Royaume-Uni). Finalement la reprise par des grands médias¹² des études scientifiques commence à alarmer un plus large public.

¹² http://www.nytimes.com/2012/05/19/opinion/why-bambi-must-go.html?_r=0

Le verre à moitié vide : amplification du phénomène et incapacité à proposer des solutions

Malgré ces avancées, il ne semble pas que nous ayons réussi à proposer beaucoup mieux pour réduire le phénomène que ce que disait Leopold en son temps. En effet, quand on relit l'affirmation qu'il faisait avec ses coauteurs en 1947, on est marqué par l'actualité de la proposition : « Apparemment les gestionnaires des cerfs trouvent partout qu'il est difficile de convaincre les citoyens, et en particulier les chasseurs, que 1) la non réduction des groupes de cerfs en surpopulation signifie ultimement le déclin à la fois des cerfs et du milieu ; 2) la réduction des populations est l'unique solution au problème, rien d'autre ne marche ; 3) pour parvenir à une réduction, ce sont les femelles qui doivent être tuées » (Leopold et al. 1947 p162, traduit par mes soins).

Pourtant il semble que le phénomène de la surabondance des cervidés soit en augmentation dans la majorité des écosystèmes forestiers tempérés et boréaux. De plus, nous avons mis en évidence dans les parties 1 et 2 que les impacts déjà documentés ne sont probablement pas des états stabilisés mais que la situation risque de s'aggraver.

Il existe relativement peu d'informations sur les tentatives de réduction des populations de cervidés d'un point de vue de la conservation. Notre étude à Haïda Gwaii est l'une des seules à tester les potentialités de réversibilité des cascades trophiques provoquées par la surabondance.

Finalement, les recherches menées jusqu'à maintenant ont permis d'accumuler de nombreux exemples mais il n'existe pas de synthèse quantitative des résultats. De plus, la recherche de l'originalité scientifique, comme dans de nombreux cas en biologie de la conservation, incite à ne pas reproduire les mêmes études que celle déjà publiées simplement parce qu'il s'agit d'une nouvelle zone géographique et ceci limite les possibilités de généralisation et les propositions de gestion. Il apparaît donc nécessaire de promouvoir des études de qualité qui ont pour objectif affiché d'aider les gestionnaires et qui, par conséquent, s'attachent à tester de manière répétée les mêmes opérations ou protocoles.

Bibliographie

- Akashi N. and Nakashizuka T. 1999.** Effects of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. **Forest Ecology and Management 113: 75-82.**
- Allombert S., Gaston A.J. and Martin J.L. 2005a.** A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. **Biological Conservation 126: 1-13.**
- Allombert S., Stockton S. and Martin J.L. 2005b.** A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. **Conservation Biology 19: 1917-1929.**
- Alverson W.S., Waller D.M. and Solheim S.L. 1988.** Forests too deer - edge effects in northern Wisconsin. **Conservation Biology 2: 348-358.**
- Anderson E.M. 2007.** Changes in bird communities and willow habitats associated with fed elk. **Wilson Journal of Ornithology 119: 400-409.**
- Anderson R.C. 1994.** Height of white-flowered trillium (*Trillium grandiflorum*) as an index of deer browsing intensity. **Ecological Applications 4: 104-109.**
- Anderson R.C. and Loucks O.L. 1979.** White-tail deer (*Odocoileus virginianus*) influence on structure and composition of *Tsuga canadensis* forests. **Journal of Applied Ecology 16: 855-861.**
- Archipelago management board. 2003.** Gwaii Haanas national park reserve and Haida heritage site: Management Plan for the Terrestrial Area. **Parks Canada, Skidegate.**
- Augustine D.J. and DeCalesta D. 2003.** Defining deer overabundance and threats to forest communities: From individual plants to landscape structure. **Ecoscience 10: 472-486.**
- Augustine D.J. and Frelich L.E. 1998.** Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. **Conservation Biology 12: 995-1004.**
- Augustine D.J., Frelich L.E. and Jordan P.A. 1998.** Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. **Ecological Applications 8: 1260-1269.**
- Augustine D.J. and McNaughton S.J. 1998.** Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. **Journal of Wildlife Management 62: 1165-1183.**
- Bailey J.K. and Whitham T.G. 2002.** Interactions among fire, aspen, and elk affect insect diversity: reversal of a community response. **Ecology 83: 1701-1712.**
- Baines D., Sage R.B. and Baines M.M. 1994.** The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pinewoods. **Journal of Applied Ecology 31: 776-783.**
- Bakker E.S., Olff H., Boekhoff M., Gleichman J.M. and Berendse F. 2004.** Impact of herbivores on nitrogen cycling: contrasting effects of small and large species. **Oecologia 138: 91-101.**
- Balgooyen C.P. and Waller D.M. 1995.** The use of *Clintonia borealis* and other indicators to gauge impacts of white-tailed deer on plant-communities in northern Wisconsin, USA. **Natural Areas Journal 15: 308-318.**
- Banner A., Pojar J., Schwab J.W. and Trowbridge R. 1989.** Vegetation and soils of the Queen Charlotte islands: recent impacts of development. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), **The Outer Shores.** Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, pp. 261-280.

- Barrios-Garcia M.N., Relva M.A. and Kitzberger T. 2012.** Patterns of use and damage by exotic deer on native plant communities in northwestern Patagonia. **European Journal of Wildlife Research 58: 137-146.**
- Barthod C. 1999.** Aldo Leopold, forestier américain : une histoire de forêts, de "cervidés" et de loups. **Revue Forestière Française 51: 659-670.**
- Beals E.W., Cottam G. and Vogl R.J. 1960.** Influence of deer on vegetation of the Apostle Islands, Wisconsin. **The Journal of Wildlife Management 24: 68-80.**
- Bee J.N., Kunstler G. and Coomes D.A. 2007.** Resistance and resilience of New Zealand tree species to browsing. **Journal of Ecology 95: 1014-1026.**
- Bee J.N., Tanentzap A.J., Lee W.G., Lavers R.B., Mark A.F., Mills J.A. and Coomes D.A. 2009.** The benefits of being in a bad neighbourhood: plant community composition influences red deer foraging decisions. **Oikos 118: 18-24.**
- Beguin J., Pothier D. and Cote S.D. 2011.** Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. **Ecological Applications 21: 439-451.**
- Bellingham P.J. and Allan C.N. 2003.** Forest regeneration and the influences of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in cool temperate New Zealand rain forests. **Forest Ecology and Management 175: 71-86.**
- Bennett J. 1996.** The effect of deer browsing on shrub and herbaceous plant growth and redcedar regeneration in Sewell Inlet, Queen Charlotte Islands. Western Forest Products Ltd., Vancouver, B.C.
- Berger J., Stacey P.B., Bellis L. and Johnson M.P. 2001.** A mammalian predator-prey imbalance: Grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. **Ecological Applications 11: 947-960.**
- Bergstrom D.M., Lucieer A., Kiefer K., Wasley J., Belbin L., Pedersen T.K. and Chown S.L. 2009.** Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. **Journal of Applied Ecology 46: 73-81.**
- Bergström R. and Edenius L. 2003.** From twigs to landscapes – methods for studying ecological effects of forest ungulates. **Journal for Nature Conservation 10: 203-211.**
- Beschta R.L. 2005.** Reduced cottonwood recruitment following extirpation of wolves in Yellowstone's northern range. **Ecology 86: 391-403.**
- Beschta R.L. and Ripple W.J. 2008.** Wolves, trophic cascades, and rivers in the Olympic National Park, USA. **Ecohydrology 1: 118-130.**
- Beschta R.L. and Ripple W.J. 2012a.** Berry-producing shrub characteristics following wolf reintroduction in Yellowstone National Park. **Forest Ecology and Management 276: 132-138.**
- Beschta R.L. and Ripple W.J. 2012b.** The role of large predators in maintaining riparian plant communities and river morphology. **Geomorphology 157: 88-98.**
- Binkley D., Moore M.M., Romme W.H. and Brown P.M. 2006.** Was Aldo Leopold right about the Kaibab deer herd? **Ecosystems 9: 227-241.**
- Boucher S., Crete M., Ouellet J.P., Daigle C. and Lesage L. 2004.** Large-scale trophic interactions: White-tailed deer growth and forest understory. **Ecoscience 11: 286-295.**
- Boulanger V. 2010.** Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt. Université Nancy, Nancy.

- Brooks R.T. 1999.** Residual effects of thinning and high white-tailed deer densities on northern redback salamanders in southern New England oak forests. **Journal of Wildlife Management** **63: 1172-1180.**
- Brown J.S., Laundre J.W. and Gurung M. 1999.** The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. **Journal of Mammalogy** **80: 385-399.**
- Buck P.E.F. and Henigman J. 2000.** Options to reduce deer browsing on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands. Final report to the South Moresby Forest Replacement Account Management Committee, p. 71.
- Buesching C.D., Newman C., Jones J.T. and Macdonald D.W. 2011.** Testing the effects of deer grazing on two woodland rodents, bankvoles and woodmice. **Basic and Applied Ecology** **12: 207-214.**
- Byun A.S., Koop B. and Reimchen T.E. 1999.** Coastal refugia and postglacial recolonization routes: A reply to Demboski, Stone, and Cook. **Evolution** **53: 2013-2015.**
- Byun S.A., Koop B.F. and Reimchen T.E. 1997.** North American black bear mtDNA phylogeography: Implications for morphology and the Haida Gwaii glacial refugium controversy. **Evolution** **51: 1647-1653.**
- Byun S.A., Koop B.F. and Reimchen T.E. 2002.** Evolution of the Dawson caribou (*Rangifer tarandus dawsoni*). **Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie** **80: 956-960.**
- Calder J.A. and Taylor R.L. 1968.** Flora of the Queen Charlotte Islands, Part 1: Systematics of the Vascular Plants. Department of Agriculture Monograph 4, part 1, Ottawa.
- Callicott J.B. 2010.** Ethique de la terre. Wildproject.
- Cardinal E., Martin J.L. and Cote S.D. 2012.** Large herbivore effects on songbirds in boreal forests: lessons from deer introduction on Anticosti Island. **Ecoscience** **19: 38-47.**
- Carson R. 1962.** Silent Spring. Houghton Mifflin Cambridge.
- Carson W.P., Banta J.A., Royo A.A. and Kirschbaum C. 2005.** Plant communities growing on boulders in the Allegheny National Forest: Evidence for boulders as refugia from deer and as a bioassay of overbrowsing. **Natural Areas Journal** **25: 10-18.**
- Casabon C. and Pothier D. 2008.** Impact of deer browsing on plant communities in cutover sites on Anticosti Island. **Ecoscience** **15: 389-397.**
- Casey D. and Hein D. 1983.** Effects of heavy browsing on a bird community in deciduous forest. **The Journal of Wildlife Management** **47: 829-836.**
- Caughley G. 1970.** Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in New Zealand. **Ecology** **51: 53-72.**
- Caughley G. 1981.** Overpopulation. In: Jewell P. A. and Holt S. (eds), Problems in Management of Locally Abundant Wild Mammals. Academic press, New York
- Chapuis J.L., Bousses P. and Barnaud G. 1994.** Alien mammals, impact and management in the French sub-antarctic islands. **Biological Conservation** **67: 97-104.**
- Cheney M., Bartier P.M. and Johnston B. 2007.** The vascular plants of Haida Gwaii. Park Canada, Skidegate.
- Chouinard A. and Filion L. 2001.** Detrimental effects of white tailed deer browsing on balsam fir growth and recruitment in a second-growth stand on Anticosti Island, Quebec. **Ecoscience** **8: 199-210.**
- Chouinard A. and Filion L. 2005.** Impact of introduced white-tailed deer and native insect defoliators on the density and growth of conifer saplings on Anticosti Island, Quebec. **Ecoscience** **12: 506-518.**

- Clague J.J. 1989.** Quaternary geology of the Queen Charlotte Islands. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), **The Outer Shores**. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, B.C., pp. 65-74.
- Clewell A.F. and Aronson J. 2010.** Restauration ecologique: principes, valeurs, et structure d'une profession emergente. Actes Sud, Arles.
- Coates K.D., Pollack J.C. and Parker J.E. 1985.** The effect of deer browsing on the early growth of three conifer species in the Queen Charlotte Islands, B.C. Ministry of Forests, Victoria, B.C.
- Collard A., Lapointe L., Ouellet J.P., Crete M., Lussier A., Daigle C. and Cote S.D. 2010.** Slow responses of understory plants of maple-dominated forests to white-tailed deer experimental exclusion. **Forest Ecology and Management 260: 649-662.**
- Comisky L., Royo A.A. and Carson W.P. 2005.** Deer browsing creates rock refugia gardens on large boulders in the Allegheny National Forest, Pennsylvania. **American Midland Naturalist 154: 201-206.**
- Conry P.J. 1988.** Management of feral and exotic game species on Guam. **Transactions of the Western Section of the Wildlife Society 24: 26-30.**
- Cooke A.S. and Farrell L. 2001.** Impact of muntjac deer (*Muntiacus reevesi*) at Monks Wood National Nature Reserve, Cambridgeshire, eastern England. **Forestry 74: 241-250.**
- Coomes D.A., Allen R.B., Forsyth D.M. and Lee W.G. 2003.** Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. **Conservation Biology 17: 450-459.**
- Creel S., Christianson D., Liley S. and Winnie J.A. 2007.** Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. **Science 315: 960-960.**
- Creel S., Winnie J.A. and Christianson D. 2009.** Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106: 12388-12393.**
- Crête M. 1999.** The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation ecosystems. **Ecology Letters 2: 223-227.**
- Crête M. and Daigle C. 1999.** Management of indigenous North American deer at the end of the 20th century in relation to large predators and primary production. **Acta Veterinaria Hungarica 47: 1-16.**
- Crooks J.A. 2005.** Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. **Ecoscience 12: 316-329.**
- Crowell L., Lockard C.R., Maughan W., Schreeder W.F. and Horsley N.W. 1931.** Wild animal damage to New England forests. **Journal of Forestry 29: 700-708.**
- Côté S.D., Rooney T.P., Tremblay J.P., Dussault C. and Waller D.M. 2004.** Ecological impacts of deer overabundance. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 35: 113-147.**
- Dalzell K.E. 1968.** The Queen Charlotte Islands 1774–1966. Volume 1. Publ. C. M. Adam, Terrace.
- Daufresne T. and Martin J.-L. 1997.** Changes in vegetation structure and diversity in relation to the presence of a large herbivore: the impact of introduced black-tailed deer on old growth forests in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). **Laskeek Research 7: 2-26.**
- Dawson G.M. 1880.** Report on the Queen Charlotte Islands, 1878. Geological Survey of Canada, Montreal.
- De Garine-Wichatitsky M., Soubeyran Y., Maillard D. and Duncan P. 2005.** The diets of introduced rusa deer (*Cervus timorensis russa*) in a native sclerophyll forest and a native rainforest of New Caledonia. **New Zealand Journal of Zoology 32: 117-126.**

- de la Cretaz A.L. and Kelty M.J. 2002.** Development of tree regeneration in fern-dominated forest understories after reduction of deer browsing. **Restoration Ecology 10: 416-426.**
- deCalesta D.S. 1994.** Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. **Journal of Wildlife Management 58: 711-718.**
- Degraaf R.M., Healy W.M. and Brooks R.T. 1991.** Effects of thinning and deer browsing on breeding birds in New-England oak woodlands. **Forest Ecology and Management 41: 179-191.**
- Demboski J.R., Stone K.D. and Cook J.A. 1999.** Further perspectives on the Haida Gwaii glacial refugium. **Evolution 53: 2008-2012.**
- Denevan W.M. 1992.** The pristine myth - the landscape of the America in 1492. **Annals of the Association of American Geographers 82: 369-385.**
- Diamond J. 1992.** Must we shoot deer to save nature? **Natural History 101: 82-88.**
- Diaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H. and Campbell B.D. 2007.** Plant trait responses to grazing - a global synthesis. **Global Change Biology 13: 313-341.**
- Diefenbach D.R., Hansen L.A., Conroy M.J., Warren R.J. and Nelms M.G. 2009.** Restoration of bobcats to Cumberland Island, Georgia, USA: lessons learned and evidence for the role of bobcats as keystone predators. Iberian Lynx Ex-situ Conservation Seminar Series. Sevilla, Spain: Fundación Biodiversidad; 2009.
- Dolman P.M. and Waber K. 2008.** Ecosystem and competition impacts of introduced deer. **Wildlife Research 35: 202-214.**
- Douglas G.W., Straley G.B., Meidinger D.V. and J. P. 1998.** Illustrated Flora of British Columbia. B.C. Min. Environ., Lands and Parks, and B.C. Min. For., Victoria.
- Drever M.C. 1997.** Ecology of eradication of Norway Rats on Langara island, Queen Charlotte Islands. Biological Science. Simon Fraser University, Burnaby, p. 83.
- Engelmark O., Hofgaard A. and Arnborg T. 1998.** Successional trends 219 years after fire in an old *Pinus sylvestris* stand in northern Sweden. **Journal of Vegetation Science 9: 583-592.**
- Engelstoft C. 2001.** Effects of Sitka black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) on understory in old-growth forests on Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands), British Columbia. University of Victoria, Victoria, p. 113.
- Engelstoft C., Kirchhoff M.D. and Eastman D.S. 2008.** Herbivory and the missing understory on Haida Gwaii. In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J. L. and Sharpe S. T. (eds), Lessons from the islands: introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Canadian Wildlife Service, Queen Charlotte City, British Columbia.
- Enrico J. 2003.** Haida Syntax (2 volumes). University of Nebraska Press, Lincoln.
- Eschtruth A.K. and Battles J.J. 2009.** Acceleration of exotic plant invasion in a forested ecosystem by a generalist herbivore. **Conservation Biology 23: 388-399.**
- Essl F., Dullinger S., Rabitsch W., Hulme P.E., Huelber K., Jarosik V., Kleinbauer I., Krausmann F., Kuehn I., Nentwig W., Vila M., Genovesi P., Gherardi F., Desprez-Loustau M.-L., Roques A. and Pysek P. 2011.** Socioeconomic legacy yields an invasion debt. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108: 203-207.**
- Estes J.A. and Palmisan J.F. 1974.** Sea otters - their role in structuring nearshore communities. **Science 185: 1058-1060.**
- Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J., Bond W.J., Carpenter S.R., Essington T.E., Holt R.D., Jackson J.B.C., Marquis R.J., Oksanen L., Oksanen T., Paine R.T., Pickett E.K., Ripple W.J., Sandin S.A., Scheffer M., Schoener T.W., Shurin J.B., Sinclair A.R.E., Soule M.E.,**

- Virtanen R. and Wardle D.A. 2011.** Trophic Downgrading of Planet Earth. **Science 333: 301-306.**
- Fedje D.W. and Mathewes R.W. 2005.** Human history and environment from the time of Loon to the time of the Iron people. UBC press, Vancouver.
- Flader S. 1974.** Thinking like a Mountain: Aldo Leopold and the Evolution of an Ecological Attitude toward Deer, Wolves, and Forests. University of Missouri Press, Columbia.
- Fladmark K.R. 1989.** The native culture history of the Queen Charlotte islands. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), **The Outer Shores.** Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, pp. 199-222.
- Fletcher J.D., Shipley L.A., McShea W.J. and Shumway D.L. 2001.** Wildlife herbivory and rare plants: the effects of white-tailed deer, rodents, and insects on growth and survival of Turk's cap lily. **Biological Conservation 101: 229-238.**
- Flowerdew J.R. and Ellwood S.A. 2001.** Impacts of woodland deer on small mammal ecology. **Forestry 74: 277-287.**
- Focardi S., Aragno P., Montanaro P. and Riga F. 2006.** Inter-specific competition from fallow deer *Dama dama* reduces habitat quality for the Italian roe deer *Capreolus capreolus italicus*. **Ecography 29: 407-417.**
- Forsyth D.M., Allen R.B., Marburg A.E., MacKenzie D.I. and Douglas M.J.W. 2010.** Population dynamics and resource use of red deer after release from harvesting in New Zealand. **New Zealand Journal of Ecology 34: 277-287.**
- Foster J.B. 1965.** The Evolution of the mammals of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Occasional Papers of the British Columbia Provincial Museum, Victoria.
- Frelich L.E. and Lorimer C.G. 1985.** Current and predicted long-term effects of deer browsing in hemlock forests in Michigan, USA. **Biological Conservation 34: 99-120.**
- Fuller R.J. 2001.** Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. **Forestry 74: 289-298.**
- Fuller R.J. and Gill R.M.A. 2001.** Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. **Forestry 74: 193-199.**
- Gaston A.J. 1994.** Status of the Ancient Murrelet, *Synthliboramphus antiquus*, in Canada and the effects of introduced predators. **Canadian Field-Naturalist 108: 211-222.**
- Gaston A.J., Sharpe S.T., Stockton S., Golumbia T.E. and Martin J.L. 2008.** Reduction in deer numbers on Reef Island and SGang Gwaay: progress, results, and vegetation changes. In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J. L. and Sharpe S. T. (eds), Lessons from the Islands Introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Ottawa.
- Gaston A.J., Stockton S.A. and Smith J.L. 2006.** Species-area relationships and the impact of deer-browse in the complex phytogeography of the Haida Gwaii archipelago (Queen Charlotte Islands), British Columbia. **Ecoscience 13: 511-522.**
- Gill R.M.A. 1992a.** A review of damage by mammals in north temperate forests .1. Deer. **Forestry 65: 145-169.**
- Gill R.M.A. 1992b.** A review of damage by mammals in north temperate forests .3. Impact on trees and forests. **Forestry 65: 363-388.**
- Gill R.M.A. 2006.** The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: Danell K., Duncan P., Bergström R. and Pastor J. (eds), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

- Gill R.M.A. and Fuller R.J. 2007.** The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. **Ibis** **149: 119-127.**
- Gillingham M.P. 2008.** Ecology of black-tailed deer in north coast environments. In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J. L. and Sharpe S. T. (eds), *Lessons from the Islands: Introduced Species and What They Tell Us About How Ecosystems*. Canadian Wildlife Service - Environment Canada, Ottawa, pp. 39-47.
- Glime J.M. 2007.** Bryophyte Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- Golumbia T.E. 2000.** Introduced species management in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). In: Darling L. M. (ed), *Proceedings of a Conference on the Biology and Management of Species and Habitats at Risk*, Kamloops, BC, pp. 327-332.
- Golumbia T.E. 2007.** Terrestrial plant communities and ecosystems of Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site. In: Canada P. (ed), *Technical reports in ecosystem science*. Parks Canada Ottawa, p. 70.
- Golumbia T.E. and Bartier P.M. 2004.** The Bryophytes of Haida Gwaii: A baseline species inventory, review and analysis. Park Canada.
- Golumbia T.E., Bland L., Moore K. and Bartier P.M. 2008.** History and current status of introduced vertebrates on Haida Gwaii. In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J. L. and Sharpe S. T. (eds), *Lessons from the Islands - Introduced species and what they tell us about how ecosystems work*. Canadian Wildlife Service - Environment Canada, Ottawa, pp. 8-31.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001.** Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters** **4:379-391.**
- Gough B.M. 1989.** The Haida-European encounter, 1774-1900: The Queen Charlotte Islands in transition. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), *The Outer Shores*. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate.
- Graham S.A. 1958.** Results of deer enclosure experiments in the Ottawa national forest **Transactions of the North American wildlife conference** **23: 478-490.**
- Greenwald K.R., Petit L.J. and Waite T.A. 2008.** Indirect effects of a keystone herbivore elevate local animal diversity. **Journal of Wildlife Management** **72: 1318-1321.**
- Gregg E.E. 1923.** Cruise on Queen Charlotte Islands. Forest Service, Victoria, B.C.
- Grime J.P., Rincon E.R. and Wickerson B.E. 1990.** Bryophytes and plant strategy theory. **Botanical Journal of the Linnean Society** **104: 175-186.**
- Hairston N.G., Smith F.E. and Slobodkin L.B. 1960.** Community structure, population control and competition. **American Naturalist** **94: 421-425.**
- Hall G.P. and Gill K.P. 2005.** Management of wild deer in Australia. **Journal of Wildlife Management** **69: 837-844.**
- Hall W. 1937.** Moresby Forest: Survey and preliminary management plan. Forest Service, Victoria, B.C.
- Hannaford J., Pinn E.H. and Diaz A. 2006.** The impact of sika deer grazing on the vegetation and infauna of Arne saltmarsh. **Marine Pollution Bulletin** **53: 56-62.**
- Harfenist A. 1994.** Effects of introduced rats on nesting seabirds of Haida Gwaii. Technical Report Series No. 218. Canadian Wildlife Service, Pacific and Yukon Region, B.C.
- Hartman L.H., Gaston A.J. and Eastman D.S. 1997.** Raccoon predation on ancient murrelets on East Limestone Island, British Columbia. **Journal of Wildlife Management** **61: 377-388.**

- Haukioja E. and Koricheva J. 2000.** Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. **Evolutionary Ecology 14: 551-562.**
- Healy W.M. 1997.** Influence of deer on the structure and composition of oak forests in central Massachusetts. In: McShea W. J., Underwood H. B. and Rappole J. H. (eds), The science of overabundance. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 249-266.
- Hebblewhite M. and Smith D.W. 2010.** Wolf community ecology: ecosystem effects of recovering wolves in Banff and Yellowstone National Park. In: Musiani M. L., Boitani L. and Paquet P. C. (eds), The world of wolves: new perspectives on ecology, behaviour and management. University of Calgary Press, Calgary pp. 69-120.
- Hebda R.J. and Mathewes R.W. 1984.** Holocene history of cedar and native indian cultures of the North-American pacific coast. **Science 225: 711-713.**
- Heckel C.D., Bourg N.A., McShea W.J. and Kalisz S. 2010.** Nonconsumptive effects of a generalist ungulate herbivore drive decline of unpalatable forest herbs. **Ecology 91: 319-326.**
- Hester A.J., Bergman M., Iason G.R. and Moen J. 2006.** Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell K., Duncan P., Bergström R. and Pastor J. (eds), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hino T. 2000.** Bird community and vegetation structure in a forest with a high density of Sika deer. **Japan Journal of Ornithology 48: 197-204.**
- Hino T. 2006.** The impact of herbivory by deer on forest bird communities in Japan. **Acta Zoologica Sinica 52: 684-686.**
- Hjalten J., Danell K. and Ericson L. 1993.** Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. **Ecology 74: 1136-1142.**
- Holsman R.H. 2000.** Goodwill hunting? Exploring the role of hunters as ecosystem stewards. **Wildlife Society Bulletin 28: 808-816.**
- Holt C.A., Fuller R.J. and Dolman P.M. 2010.** Experimental evidence that deer browsing reduces habitat suitability for breeding Common Nightingales *Luscinia megarhynchos*. **Ibis 152: 335-346.**
- Holt C.A., Fuller R.J. and Dolman P.M. 2011.** Breeding and post-breeding responses of woodland birds to modification of habitat structure by deer. **Biological Conservation 144: 2151-2162.**
- Hopkinson A.D. 1931.** A visit to the Queen Charlotte Islands. **Empire Forestry 10: 20-36.**
- Horsley N.W. 1956.** Management of the white-tailed deer in its environment. In: Taylor W. P. (ed), The deer of North America - Their history and management. The Wildlife Management Institute, Washington D.C, pp. 187-260.
- Horsley S.B. and Marquis D.A. 1983.** Interference by weeds and deer with Allegheny hardwood reproduction. **Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 13: 61-69.**
- Horsley S.B., Stout S.L. and DeCalesta D.S. 2003.** White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. **Ecological Applications 13: 98-118.**
- Hothorn T. and Muller J. 2010.** Large-scale reduction of ungulate browsing by managed sport hunting. **Forest Ecology and Management 260: 1416-1423.**
- Hough A.F. 1949.** Deer and rabbit browsing and available winter forage in Allegheny hardwood forests. **The Journal of Wildlife Management 13: 135-141.**
- Hough A.F. 1965.** A 20-year record of understory vegetational change in a virgin Pennsylvania forest. **Ecology 46: 370-373.**

- Husheer S.W. 2007.** Introduced red deer reduce tree regeneration in Pureora Forest, central North Island. **New Zealand Journal of Ecology** **31: 79-87.**
- Husheer S.W., Allen R.B. and Robertson A.W. 2006.** Suppression of regeneration in New Zealand mountain beech forests is dependent on species of introduced deer. **Biological Invasions** **8: 823-834.**
- Husheer S.W., Coomes D.A. and Robertson A.W. 2003.** Long-term influences of introduced deer on the composition and structure of New Zealand Nothofagus forests. **Forest Ecology and Management** **181: 99-117.**
- Husheer S.W., Hansen Q.W. and Ulrich S.C. 2005.** Effects of red deer on tree regeneration and growth in Aorangi Forest, Wairarapa. **New Zealand Journal of Ecology** **29: 271-277.**
- Johnston A.N. and Anthony R.G. 2008.** Small-mammal microhabitat associations and response to grazing in Oregon. **Journal of Wildlife Management** **72: 1736-1746.**
- Johnston D.B., Cooper D.J. and Hobbs T.N. 2011.** Relationship between groundwater use, water table, and recovery of willow on Yellowstone's Northern Range. **Ecosphere** **cart20. doi: 10.1890/ES10-00150.1.**
- Jones H.P., Tershy B.R., Zavaleta E.S., Croll D.A., Keitt B.S., Finkelstein M.E. and Howald G.R. 2008.** Severity of the effects of invasive rats on seabirds: A global review. **Conservation Biology** **22: 16-26.**
- Josenhans H., Fedje D., Pienitz R. and Southon J. 1997.** Early humans and rapidly changing Holocene sea levels in the Queen Charlotte Islands Hecate Strait, British Columbia, Canada. **Science** **277: 71-74.**
- Josenhans H.W., Fedje D.W., Conway K.W. and Barrie J.V. 1995.** Post glacial sea levels on the western canadian continental-shelf - Evidence for rapid change, extensive subaerial exposure, and early human habitation. **Marine Geology** **125: 73-94.**
- Joys A.C., Fuller R.J. and Dolman P.M. 2004.** Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. **Forest Ecology and Management** **202: 23-37.**
- Kaiser G.W., Taylor R.H., Buck P.D., Elliott J.E., Howald G.R. and Drever M.C. 1997.** The Langara Island Seabird Habitat Recovery Project: eradication of Norway rats: 1993-1997. In: 304 T. R. S. N. (ed). Canadian Wildlife Service, Delta, B.C., p. 81.
- Kauffman. 2010.** Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. **Ecology** **92: 1384-1384.**
- Keane R.M. and Crawley M.J. 2002.** Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. **Trends in Ecology & Evolution** **17: 164-170.**
- Keith D. and Pellow B. 2005.** Effects of Javan rusa deer (*Cervus timorensis*) on native plant species in the Jibbon-Bundeena Area, Royal National Park, New South Wales. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales** **126: 99-110.**
- Killmaster C.H., Osborn D.A., Warren R.J. and Miller K.V. 2007.** Deer and understory plant responses to a large-scale herd reduction on a Georgia State Park. **Natural Areas Journal** **27: 161-168.**
- Kirby K.J. 2001.** The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. **Forestry** **74: 219-229.**
- Kirby K.J. and Thomas R.C. 2000.** Changes in the ground flora in Wytham Woods, southern England from 1974 to 1991 - implications for nature conservation. **Journal of Vegetation Science** **11: 871-880.**

- Kirchhoff M.D. and Person D.K. 2008.** The Alaska perspective- deer populations in the presence of wolves In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J.-L. and Sharpe S. T. (eds), *Lessons from the Islands: introduced species and what they tell us about how ecosystems work*. Wildlife Service, Environnement Canada, Ottawa, pp. 171-179.
- Kirschbaum C.D. and Anacker B.L. 2005.** The utility of *Trillium* and *Maianthemum* as phyto-indicators of deer impact in northwestern Pennsylvania, USA. **Forest Ecology and Management 217: 54-66.**
- Klein D.R. 1968.** The introduction, increase, and crash of reindeer on St. Matthew Island. **The Journal of Wildlife Management 32: 350-367.**
- Klein D.R. 1981.** The problems of overpopulation of deer in North America. In: Jewell P. A. and Holt S. (eds), *Problems in management of locally abundant wild mammals*. Academic Press, New York.
- Klein D.R. 1987.** Vegetation recovery patterns following overgrazing by reindeer on St Matthew island. **Journal of Range Management 40: 336-338.**
- Klein D.R. and Shulski M. 2011.** The role of lichens, reindeer, and climate in ecosystem change on a Bering Sea island. **Arctic 64: 353-361.**
- Knight T.M. 2004.** The effect of herbivory and pollen limitation on a declining population of *Trillium grandiflorum*. **Ecological Applications 14: 915-928.**
- Knight T.M., Dunn J.L., Smith L.A., Davis J. and Kalisz S. 2009.** Deer facilitate invasive plant success in a Pennsylvania forest understory. **Natural Areas Journal 29: 110-116.**
- Koh S., Bazely D.R., Tanentzap A.J., Voigt D.R. and Da Silva E. 2010.** *Trillium grandiflorum* height is an indicator of white-tailed deer density at local and regional scales. **Forest Ecology and Management 259: 1472-1479.**
- Lacourse T., Mathewes R.W. and Fedje D.W. 2005.** Late-glacial vegetation dynamics of the Queen Charlotte Islands and adjacent continental shelf, British Columbia, Canada. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 226: 36-57.**
- Larrère C. and Larrère R. 1997.** *Du bon usage de la nature - Pour une philosophie de l'environnement*. Aubier, Paris.
- Laundre J.W., Hernandez L. and Altendorf K.B. 2001.** Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. **Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 79: 1401-1409.**
- Leader-Williams N., Smith R.I.L. and Rothery P. 1987.** Influence of introduced reindeer on the vegetation of south-georgia - results from a long-term exclusion experiment. **Journal of Applied Ecology 24: 801-822.**
- Leopold A. 1943.** Deer irruptions. **Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters 35: 351-366.**
- Leopold A. 1949.** *A Sand County Almanac: And Sketches Here and There*. Oxford University Press.
- Leopold A. 2000.** *Almanach d'un comté des sables*. Flammarion, Paris.
- Leopold A., Sows L.K. and Spencer D.L. 1947.** A survey of over-populated deer ranges in the United States. **Journal of Wildlife Management 11: 162-183.**
- Lertzman K., Spies T. and Swanson F. 1997.** From ecosystem dynamics to ecosystem management. In: Schoonmaker P. K. and von Hagen B. (eds), *The rainforests of home: profile of a North American bioregion*. Island Press, Washington, D.C, pp. 361-382.
- Licht D.S., Millspaugh J.J., Kunkel K.E., Kochanny C.O. and Peterson R.O. 2010.** Using small populations of wolves for ecosystem restoration and stewardship. **BioScience 60: 147-153.**

- MacArthur R.H. and Wilson E.O. 1967.** The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Maillard D., Gaillard J.-M., Hewison M., Ballon P., Duncan P., Loison A., Toïgo C., Baubet E., Bonenfant C., M. G. and Saint-Andrieux C. 2010.** Ungulates and their management in France. In: Apollonio M., Andersen R. and Putman R. (eds), European ungulates and their management in the 21th century. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 441-474.
- Manchester S.J. and Bullock J.M. 2000.** The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. **Journal of Applied Ecology 37: 845-864.**
- Mandryk C.A.S., Josenhans H., Fedje D.W. and Mathewes R.W. 2001.** Late Quaternary paleoenvironments of Northwestern North America: implications for inland versus coastal migration routes. **Quaternary Science Reviews 20: 301-314.**
- Mann C.C. 2005.** 1491: New revelations of the Americas before Columbus. Vintage and Anchor Books, New York.
- Maris V. 2010.** Philosophie de la biodiversité - Petite éthique pour une nature en péril. Buchet/Chastel, Paris.
- Martin J.L. and Baltzinger C. 2002.** Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. **Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 32: 1254-1264.**
- Martin J.L. and Joron M. 2003.** Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. **Oikos 102: 641-653.**
- Martin J.L., Stockton S.A., Allombert S. and Gaston A.J. 2010.** Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. **Biological Invasions 12: 353-371.**
- Martin T.G., Arcese P. and Scheerder N. 2011.** Browsing down our natural heritage: Deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. **Biological Conservation 144: 459-469.**
- Mathewes R.W. 1989.** Paleobotany of the Queen Charlotte Islands. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), **The Outer Shores.** Queen Charlotte Islands Press Skidegate, pp. 75-90.
- Mathisen K.M., Pedersen S., Nilsen E.B. and Skarpe C. 2012.** Contrasting responses of two passerine bird species to moose browsing. **European Journal of Wildlife Research 58: 535-547.**
- Mathisen K.M. and Skarpe C. 2011.** Cascading effects of moose (*Alces alces*) management on birds. **Ecological Research 26: 563-574.**
- McLaren B., Hermanutz L., Gosse J., Collet B. and Kasimos C. 2009.** Broadleaf competition interferes with balsam fir regeneration following experimental removal of moose. **Forest Ecology and Management 257: 1395-1404.**
- McLaren B.E., Roberts B.A., Djan-Chékar N. and Lewis K.P. 2004.** Effects of overabundant moose on the Newfoundland landscape. **Alces 40: 45-59.**
- McNaughton S.J. 1984.** Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. **American Naturalist 124: 863-886.**
- McShea W.J. 2012.** Ecology and management of white-tailed deer in a changing world. **Annals of the New York academy of sciences 1249: 45-56.**
- McShea W.J. and Rappole J.H. 2000.** Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. **Conservation Biology 14: 1161-1170.**

- McTaggart Cowan I. 1956.** The black-tailed deer - Life and times of the coast black-tailed deer. In: Taylor W. P. (ed), *The deer of North America - Their history and management*. The Wildlife Management Institute, Washington D.C, pp. 523-618.
- McTaggart Cowan I. 1989.** Birds and mammals on the Queen Charlotte islands. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), **The Outer Shores**. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, pp. 175-186.
- McTaggart-Cowan I. 1951.** Report on the deer population of Graham Island, Q.C.I. B.C. Game Department, Victoria.
- Mech L.D. 2012.** Is science in danger of sanctifying the wolf? **Biological Conservation 150: 143-149.**
- Meine C. 1988.** Aldo Leopold: His Life and Work. University of Wisconsin Press, Madison.
- Melis C., Buset A., Aarrestad P.A., Hanssen O., Meisingset E.L., Andersen R., Moksnes A. and Roskaft E. 2006.** Impact of red deer *Cervus elaphus* grazing on bilberry *Vaccinium myrtillus* and composition of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblage. **Biodiversity and Conservation 15: 2049-2059.**
- Meltzer D.J. 2009.** First peoples in a New World: colonizing ice age America. University of California Press, Berkeley.
- Milchunas D.G. and Noy-Meir I. 2002.** Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. **Oikos 99: 113-130.**
- Miyashita T., Takada M. and Shimazaki A. 2004.** Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. **Ecoscience 11: 74-79.**
- Morissette E.M., Lavoie C. and Huot J. 2009.** Fairy slipper (*Calypto bulbosa*) on Anticosti Island: the occurrence of a rare plant in an environment strongly modified by white-tailed deer. **Botany-Botanique 87: 1223-1231.**
- Moser B.W. and Witmer G.W. 2000.** The effects of elk and cattle foraging on the vegetation, birds, and small mammals of the Bridge Creek Wildlife Area, Oregon. **International Biodeterioration & Biodegradation 45: 151-157.**
- Mudrak E.L., Johnson S.E. and Waller D.A. 2009.** Forty-seven year changes in vegetation at the Apostle Islands: effects of deer on the forest understory. **Natural Areas Journal 29: 167-176.**
- Newson S.E., Johnston A., Renwick A.R., Baillie S.R. and Fuller R.J. 2012.** Modelling large-scale relationships between changes in woodland deer and bird populations. **Journal of Applied Ecology 49: 278-286.**
- Nugent G., Fraser K.W., Asher G.W. and Tustin K.G. 2001a.** Advances in New Zealand mammalogy 1990-2000: Deer. **Journal of the Royal Society of New Zealand 31: 263-298.**
- Nugent G., Fraser W. and Sweetapple P. 2001b.** Top down or bottom up? Comparing the impacts of introduced arboreal possums and 'terrestrial' ruminants on native forests in New Zealand. **Biological Conservation 99: 65-79.**
- Nunez M.A., Relva M.A. and Simberloff D. 2008.** Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. **Austral Ecology 33: 317-323.**
- Ogilvie R.T. 1989.** Disjunct vascular flora of northwestern Vancouver Island in relation to Queen Charlotte Islands' endemism and Pacific coastal refugia. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), *The Outer Shores*. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, pp. 127-130.
- Ogilvie R.T. 1994.** Rare and Endemic Vascular Plants of Gwaii Haanas (South Moresby) Park, Queen Charlotte Islands, British Columbia. Canada-British Columbia Partnership Agreement on Forest Resource Development, Victoria, p. 36.

- Olofsson J. and Oksanen L. 2002.** Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. **Oikos** **96**: 507-515.
- Osgood W.H. 1901.** Natural History of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Government Printing Office, Washington D.C.
- Paine R.T. 1966.** Food web complexity and species diversity. **American Naturalist** **100**: 65-75.
- Parker J.D., Burkepile D.E. and Hay M.E. 2006.** Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. **Science** **311**: 1459-1461.
- Pastor J., Cohen Y. and Hobbs N.T. 2006.** The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In: Danell K., Duncan P., Bergström R. and Pastor J. (eds), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. Cambridge University Press, Cambridge
- Pastor J., Dewey B., Moen R., Mladenoff D.J., White M. and Cohen Y. 1998.** Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale, Michigan, USA. **Ecological Applications** **8**: 411-424.
- Pauly D. 1995.** Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. **Trends in Ecology and Evolution** **10**: 430.
- Pellerin S., Huot J. and Cote S.D. 2006.** Long term effects of deer browsing and trampling on the vegetation of peatlands. **Biological Conservation** **128**: 316-326.
- Pellerin M., Saïd S., Richard E., Hamann J.-L., Dubois-Coli C. and Hum P. 2010.** Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. **Forest Ecology and Management** **260**: 429-437.
- Perrin P.M., Kelly D.L. and Mitchell F.J.G. 2006.** Long-term deer exclusion in yew-wood and oakwood habitats in southwest Ireland: Natural regeneration and stand dynamics. **Forest Ecology and Management** **236**: 356-367.
- Perrin P.M., Mitchell F.J.G. and Kelly D.L. 2011.** Long-term deer exclusion in yew-wood and oakwood habitats in southwest Ireland: Changes in ground flora and species diversity. **Forest Ecology and Management** **262**: 2328-2337.
- Perrins C.M. and Overall R. 2001.** Effect of increasing numbers of deer on bird populations in Wytham Woods, central England. **Forestry** **74**: 299-309.
- Pietz P.J. and Granfors D.A. 2000.** White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) predation on grassland songbird nestlings. **American Midland Naturalist** **144**: 419-422.
- Pojar J. 1999.** The effects of deer browsing on the plant life of Haida Gwaii. In: Wiggins G. G. (ed), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests/Canada-British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, pp. 90-98.
- Pojar J. 2008.** An introduction to the plant ecology of Haida Gwaii. In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J. L. and Sharpe S. T. (eds), Lessons from the Islands - Introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Canadian Wildlife Service - Environment Canada, Ottawa, pp. 3-7.
- Pojar J., Lewis T., Roemer H. and Wilford D.J. 1980.** Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life in the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Smithers, B.C. Ministry of Forests, p. 63.
- Pojar J. and MacKinnon A. 1994.** Plants of Coastal British Columbia; Including Washington, Oregon and Alaska. Lone Pine, Vancouver.
- Polis G.A. 1999.** Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. **Oikos** **86**: 3-15.

- Porter W.F. and Underwood H.B. 1999.** Of elephants and blind men: Deer management in the US national parks. **Ecological Applications** 9: 3-9.
- Potvin F., Beaupre P. and Laprise G. 2003.** The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: A 150-year process. **Ecoscience** 10: 487-495.
- Prins H.H.T. 1982.** Why are mosses eaten in cold environments only? **Oikos** 38: 374-380.
- Putman R.J., Edwards P.J., Mann J.C.E., How R.C. and Hill S.D. 1989.** Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. **Biological Conservation** 47: 13-32.
- Ramirez A.R., Pratt R.B., Jacobsen A.L. and Davis S.D. 2012.** Exotic deer diminish post-fire resilience of native shrub communities on Santa Catalina Island, southern California. **Plant Ecology** 213: 1037-1047.
- Reimchen T.E. and Byun A. 2005.** The evolution of endemic species on Haida Gwaii. In: Fedje D. W. and Mathewes R. W. (eds), Haida Gwaii: Human history and environment from the time of Loon to the time of the Iron people. UBC press, Vancouver, pp. 77-95.
- Reimchen T.E., Nelson R.J. and Smith C.T. 2008.** Estimating deer colonization rates to offshore islands of Haida Gwaii using microsatellite markers. In: Gaston A. J., Golumbia T. E., Martin J. L. and Sharpe S. T. (eds), Lessons from the Islands - Introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Canadian Wildlife Service - Environment Canada, Ottawa, pp. 117-120.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2003.** Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. **Forest Ecology and Management** 184: 299-313.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2004a.** Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? **BioScience** 54: 755-766.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2004b.** Wolves, elk, willows, and trophic cascades in the upper Gallatin Range of Southwestern Montana, USA. **Forest Ecology and Management** 200: 161-181.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2006.** Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. **Forest Ecology and Management** 230: 96-106.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2007.** Restoring Yellowstone's aspen with wolves. **Biological Conservation** 138: 514-519.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2008.** Trophic cascades involving cougar, mule deer, and black oaks in Yosemite National Park. **Biological Conservation** 141: 1249-1256.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2012a.** Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. **European Journal of Wildlife Research** 58: 733-742.
- Ripple W.J. and Beschta R.L. 2012b.** Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. **Biological Conservation** 145: 205-213.
- Ripple W.J., Larsen E.J., Renkin R.A. and Smith D.W. 2001.** Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. **Biological Conservation** 102: 227-234.
- Ripple W.J., Rooney T.P. and Beschta R.L. 2010.** Large predators, deer and trophic cascades in boreal and temperate ecosystems. In: Terborgh J. and Estes J. A. (eds), Trophic cascades - Predators, prey and the changing dynamics of nature. Island Press, Washington.
- Ritchie M.E., Tilman D. and Knops J.M.H. 1998.** Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. **Ecology** 79: 165-177.
- Robbins C.S., Sauer J.R., Greenberg R.S. and Droege S. 1989.** Population declines in North American birds that migrate to the Neotropics. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 86: 7658-7662.

- Robinson D.J. 1957.** Status of certain animals and birds of the Queen Charlotte Islands. B.C. Game Department, Nanaimo, B.C.
- Robinson S.K., Thompson F.R., Donovan T.M., Whitehead D.R. and Faaborg J. 1995.** Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. **Science 267: 1987-1990.**
- Rooney T.P. 1997.** Escaping herbivory: refuge effects on the morphology and shoot demography of the clonal forest herb *Maianthemum canadense*. **Journal of the Torrey Botanical Society 124: 280-285.**
- Rooney T.P. 2001.** Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. **Forestry 74: 201-208.**
- Rooney T.P. 2009.** High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. **Plant Ecology 202: 103-111.**
- Rooney T.P. and Dress W.J. 1997.** Species loss over sixty-six years in the ground-layer vegetation of Heart's Content, an old-growth forest in Pennsylvania USA. **Natural Areas Journal 17: 297-305.**
- Rooney T.P. and Gross K. 2003.** A demographic study of deer browsing impacts on *Trillium grandiflorum*. **Plant Ecology 168: 267-277.**
- Rooney T.P. and Waller D.M. 2003.** Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. **Forest Ecology and Management 181: 165-176.**
- Rosenthal J.P. and Kotanen P.M. 1994.** Terrestrial plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology & Evolution 9: 145-148.**
- Rossell C.R., Patch S. and Salmons S. 2007.** Effects of deer browsing on native and non-native vegetation in a mixed oak-beech forest on the Atlantic coastal plain. **Northeastern Naturalist 14: 61-72.**
- Royo A.A. and Carson W.P. 2006.** On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. **Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 36: 1345-1362.**
- Royo A.A., Stout S.L., deCalesta D.S. and Pierson T.G. 2010.** Restoring forest herb communities through landscape-level deer herd reductions: Is recovery limited by legacy effects? **Biological Conservation 143: 2425-2434.**
- Schaetzl R.J., Burns S.F., Johnson D.L. and Small T.W. 1989.** Tree uprooting - review of impacts on forest ecology. **Vegetatio 79: 165-176.**
- Scott D. 1998.** Impact of red deer on a Scots pine plantation after removal of deer fencing. **Scottish Forestry 52: 8-13.**
- Scudder G.G.E. and Gessler N. 1989.** The Outer Shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate.
- Shea K. and Chesson P. 2002.** Community ecology theory as a framework for biological invasions. **Trends in Ecology & Evolution 17: 170-176.**
- Simberloff D. 2003.** How much information on population biology is needed to manage introduced species? **Conservation Biology 17: 83-92.**
- Simberloff D. 2006.** Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? **Ecology Letters 9: 912-919.**
- Simberloff D. and Von Holle B. 1999.** Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? **Biological Invasions 1: 21-32.**

- Sinclair A.R.E. 1997.** Carrying capacity and the overabundance of deer: a framework for management. In: McShea W. J., Underwood H. B. and Rappole J. H. (eds), *The science of overabundance*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 380-393.
- Smith J.L. 2002.** Rare plants on East Limestone island: a four-year update. **Laskeek Bay Research 12: 22-24.**
- Smith R.S., Charman D., Rushton S.P., Sanderson R.A., Simkin J.M. and Shiel R.S. 2003.** Vegetation change in an ombrotrophic mire in northern England after excluding sheep. **Applied Vegetation Science 6: 261-270.**
- Soulé M.E. 1985.** What is conservation biology? **BioScience 35: 727-734.**
- Spaggiari J. and De Garine-Wichatitsky M. 2006.** Home range and habitat use of introduced rusa deer (*Cervus timorensis rusa*) in a mosaic of savannah and native sclerophyll forest of New Caledonia. **New Zealand Journal of Zoology 33: 175-183.**
- Spear D. and Chown S.L. 2009.** Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. **Journal of Zoology 279: 1-17.**
- Stannard D.E. 1992.** *American Holocaust: The Conquest of the New World*. Oxford University Press, New York.
- Stapp P. and Guttilla D.A. 2006.** Population density and habitat use of mule deer (*Odocoileus hemionus*) on Santa Catalina Island, California. **Southwestern Naturalist 51: 572-578.**
- Stephens P.A. and Sutherland W.J. 1999.** Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. **Trends in Ecology & Evolution 14: 401-405.**
- Stewart A.J.A. 2001.** The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. **Forestry 74: 259-270.**
- Stewart G.H. and Burrows L.E. 1989.** The impact of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* on regeneration in the coastal forests of Stewart island, New Zealand. **Biological Conservation 49: 275-293.**
- Stockton S.A., Allombert S., Gaston A.J. and Martin J.L. 2005.** A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. **Biological Conservation 126: 118-128.**
- Stolzenburg W. 2008.** *Where the wild things were*. Bloomsbury, New York.
- Strauss S.Y. and Agrawal A.A. 1999.** The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology & Evolution 14: 179-185.**
- Stroh N., Baltzinger C. and Martin J.L. 2008.** Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for recovery? **Forest Ecology and Management 255: 3973-3979.**
- Suominen O. 1999.** Impact of cervid browsing and grazing on the terrestrial gastropod fauna in the boreal forests of Fennoscandia. **Ecography 22: 651-658.**
- Suominen O., Danell K. and Bergstrom R. 1999.** Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forests. **Oikos 84: 215-226.**
- Suominen O., Niemela J., Martikainen P., Niemela P. and Kojola I. 2003.** Impact of reindeer grazing on ground-dwelling Carabidae and Curculionidae assemblages in Lapland. **Ecography 26: 503-513.**
- Suominen O., Persson I.L., Danell K., Bergstrom R. and Pastor J. 2008.** Impact of simulated moose densities on abundance and richness of vegetation, herbivorous and predatory arthropods along a productivity gradient. **Ecography 31: 636-645.**

- Sutherland Brown A. 1968.** Geology of the Queen Charlotte Islands, British-Columbia. British-Columbia Department of Mines and Petroleum Resources, Bull. 54.
- Sutherland Brown A. and Yorath C.J. 1989.** Geology and non-renewable resources of the Queen Charlotte Islands. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), *The Outer Shores*. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, B.C., pp. 3-26.
- Takada M., Asada M. and Miyashita T. 2001.** Regional differences in the morphology of a shrub *Damnacanthus indicus*: An induced resistance to deer herbivory? **Ecological Research 16: 809-813.**
- Takatsuki S. 2009.** Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. **Biological Conservation 142: 1922-1929.**
- Tanentzap A.J., Bazely D.R., Koh S., Timciska M., Haggith E.G., Carleton T.J. and Coomes D.A. 2011.** Seeing the forest for the deer: Do reductions in deer-disturbance lead to forest recovery? **Biological Conservation 144: 376-382.**
- Tanentzap A.J., Burrows L.E., Lee W.G., Nugent G., Maxwell J.M. and Coomes D.A. 2009.** Landscape-level vegetation recovery from herbivory: progress after four decades of invasive red deer control. **Journal of Applied Ecology 46: 1064-1072.**
- Tanentzap A.J., Kirby K.J. and Goldberg E. 2012.** Slow responses of ecosystems to reductions in deer (Cervidae) populations and strategies for achieving recovery. **Forest Ecology and Management 264: 159-166.**
- Taverna K., Peet R.K. and Phillips L.C. 2005.** Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. **Journal of Ecology 93: 202-213.**
- Taylor R.L. 1989.** Vascular plants of the Queen Charlotte islands. In: Scudder G. G. E. and Gessler N. (eds), *The Outer Shores*. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, pp. 121-126.
- Terborgh J. 1989.** *Where have all the birds gone? Essays on the biology and conservation of birds that migrate to the American tropics.* Princeton University Press, Oxford.
- Terborgh J., Lopez L., Nunez P., Rao M., Shahabuddin G., Orihuela G., Riveros M., Ascanio R., Adler G.H., Lambert T.D. and Balbas L. 2001.** Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science 294: 1923-1926.**
- Tilghman N.G. 1989.** Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. **Journal of Wildlife Management 53: 524-532.**
- Tremblay J.P., Huot J. and Potvin F. 2006.** Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. **Oecologia 150: 78-88.**
- Tremblay J.P., Thibault I., Dussault C., Huot J. and Cote S.D. 2005.** Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. **Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 83: 1087-1096.**
- Turner N.J. 2004.** *Plants of Haida Gwaii.* Sono Nis Press, Winlaw.
- Turner N.J. and Taylor R.L. 1972.** A review of the northwest coast tobacco mystery. **Syesis 5: 249-257.**
- Van der Wal R. 2006.** Do herbivores cause habitat degradation or vegetation state transition? Evidence from the tundra. **Oikos 114: 177-186.**
- Vare H., Ohtonen R. and Oksanen J. 1995.** Effects of reindeer grazing on understory vegetation in dry *Pinus sylvestris* forests. **Journal of Vegetation Science 6: 523-530.**
- Varley N. and Boyce M.S. 2006.** Adaptive management for reintroductions: updating a wolf recovery model for Yellowstone National Park. **Ecological Modelling 193: 315-339.**

- Vavra M., Parks C.G. and Wisdom M.J. 2007. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. **Forest Ecology and Management** 246: 66-72.
- Vazquez D.P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. **Biological Invasions** 4: 175-191.
- Vazquez D.P., Gresser J. and Martin J.L. 2010. Introduced deer and the pollination and reproduction of an animal-pollinated herb. **Botany-Botanique** 88: 110-118.
- Vazquez D.P. and Simberloff D. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. **Ecological Monographs** 74: 281-308.
- Veblen T.T., Mermoz M., Martin C. and Ramilo E. 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. **Journal of Applied Ecology** 26: 711-724.
- Vila B. and Guibal F. 2001. Assessing browsing influence in forest understory using dendrochronology on Haida Gwaii archipelago (British Columbia, Canada). **Dendrochronologia** 19: 139-151.
- Vila B., Guibal F., Torre F. and Martin J.L. 2004a. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. **Journal of Biogeography** 31: 987-995.
- Vila B., Torre F., Guibal F. and Martin J.L. 2003a. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. **Forest Ecology and Management** 180: 413-424.
- Vila B., Torre F., Guibal F. and Martin J.L. 2004b. Can we reconstruct browsing history and how far back? Lessons from *Vaccinium parvifolium* Smith in Rees. **Forest Ecology and Management** 201: 171-185.
- Vila B., Torre F., Martin J.L. and Guibal F. 2003b. Response of young *Tsuga heterophylla* to deer browsing: developing tools to assess deer impact on forest dynamics. **Trees-Structure and Function** 17: 547-553.
- Vila B., Vourc'h G., Gillon D., Martin J.L. and Guibal F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. **Trees-Structure and Function** 16: 488-496.
- Virtanen R., Edwards G.R. and Crawley M.J. 2002. Red deer management and vegetation on the Isle of Rum. **Journal of Applied Ecology** 39: 572-583.
- Virtanen R., Johnston A.E., Crawley M.J. and Edwards G.R. 2000. Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. **Plant Ecology** 151: 129-141.
- Vourc'h G., Martin J.L., Duncan P., Escarre J. and Clausen T.P. 2001. Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. **Oecologia** 126: 84-93.
- Vucetich J.A., Smith D.W. and Stahler D.R. 2005. Influence of harvest, climate and wolf predation on Yellowstone elk, 1961-2004. **Oikos** 111: 259-270.
- Walker B.L. 2008. *The Lost Wolves of Japan*. University of Washington Press Washington
- Wardle D.A., Barker G.M., Yeates G.W., Bonner K.I. and Ghani A. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. **Ecological Monographs** 71: 587-614.
- Warren R.J. 2011. Deer overabundance in the USA: recent advances in population control. **Animal Production Science** 51: 259-266.
- Webb W.L., King R.T. and Patric E.F. 1956. Effect of white-tailed deer on a mature northern hardwood forest. **Journal of Forestry** 54: 391-398.

- Webster C.R., Jenkins M.A. and Rock J.H. 2005.** Long-term response of spring flora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park, USA. **Biological Conservation 125: 297-307.**
- White P.J. and Garrott R.A. 2005.** Yellowstone's ungulates after wolves - expectations, realizations, and predictions. **Biological Conservation 125: 141-152.**
- Whittaker R.J. and Fernandez-Palacios J.M. 2007.** Island Biogeography. Oxford University Press, Oxford.
- Wiegmann S.M. and Waller D.M. 2006.** Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species. **Biological Conservation 129: 109-123.**
- Wieren S.E. and Bakker J.P. 2008.** The impact of browsing and grazing herbivores on biodiversity. In: Gordon I. J. and Prins H. H. T. (eds), The ecology of browsing and grazing. Springer, Berlin, pp. 263-292.
- Wiles G.J., Buden D.W. and Worthington D.J. 1999.** History of introduction, population status, and management of Philippine deer (*Cervus mariannus*) on Micronesian Islands. **Mammalia 63: 193-215.**
- Wilson D.J., Ruscoe W.A., Buffows L.E., McElrea L.M. and Choquenot D. 2006.** An experimental study of the impacts of understorey forest vegetation and herbivory by red deer and rodents on seedling establishment and species composition in Waitutu Forest, **New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 30: 191-207.**
- Woodward A., Schreiner E.G., Houston D.B. and Moorhead B.B. 1994.** Ungulate-forest relationships in Olympic National-Park - retrospective enclosure studies. **Northwest Science 68: 97-110.**
- Woolf A. and Roseberry J.L. 1998.** Deer management: our profession's symbol of success or failure? **Wildlife Society Bulletin 26: 515-521.**
- Wright D.M., Tanentzap A.J., Flores O., Husheer S.W., Duncan R.P., Wiser S.K. and Coomes D.A. 2012.** Impacts of culling and exclusion of browsers on vegetation recovery across New Zealand forests. **Biological Conservation 153: 64-71.**
- Young C.C. 2002.** In the absence of predators: conservation and controversy on the Kaibab Plateau. University of Nebraska Press, Lincoln.
- Zavaleta E.S., Hobbs R.J. and Mooney H.A. 2001.** Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. **Trends in Ecology & Evolution 16: 454-45.**

Annexe 1 : L'avantage de ne pas être attirant : la sélectivité du broutage par des cerfs surabondants favorise les bryophytes

Simon Chollet, Christophe Baltzinger, Soizic Le Saout et Jean-Louis Martin

Soumis à *Canadian Journal of Forest Research*

The advantage unattractiveness: selective browsing by overabundant deer favors bryophytes

Simon Chollet^{1,2*}, Christophe Baltzinger³, Soizic Le Saout^{1,2} and Jean-Louis Martin¹

¹ CEFE/CNRS-UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex, France

² University Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5, France

³ Irstea, Domaine des Barres, F- 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

* Corresponding author: simonchollet@hotmail.fr

Abstract

During the twentieth century, populations of several deer species (*Cervidae*) have increased dramatically in temperate and boreal forests worldwide leading to major changes in forest plant and animal communities. The consequence of deer overabundance on understory vegetation has been documented repeatedly. However, deer impact on bryophytes has not been investigated despite their key role in ecosystem functioning and their high profile in conservation. Taking advantage of a unique situation involving adjacent islands with and without deer that resulted from the introduction of black-tailed deer (*Odocoileus hemionus*) on the Haida Gwaii archipelago (Canada), we explored the response of vascular and bryophyte communities to unregulated browsing. We took a novel approach, which combined direct observations of deer foraging with sampling of the vegetation, to show that deer totally avoided bryophytes. In addition we found that contrary to what is observed for vascular plants (even tolerant species such as graminoids), species cover, density and diversity of bryophytes were higher in the presence of overabundant deer. Among the 25 ground bryophyte species found on the islands, only one was significantly less abundant in the presence of deer, and 13 more abundant. Finally our results indicate that mosses responses to overabundant deer are the opposite of vascular plant.

Keywords: Cervidae, overabundance, herbivore selectivity, plant tolerance and avoidance, temperate and boreal forest

Introduction

The impact of herbivores on plant community composition results from the interaction between plant resistance strategies (e.g. tolerance and avoidance) and herbivore selectivity (Milchunas and Noy-Meir 2002). Plant tolerance, defined as the ability of plants to respond to herbivory in terms of growth, reproduction or survivorship, has been explained as the result of the co-evolution between plant physiology and/or morphology and grazing and/or browsing by animals (McNaughton 1984). The other strategy to resist to herbivory, avoidance, could be internal or external and provide plants with varying levels of protections from herbivores (Milchunas and Noy-Meir 2002). The proportion of plant species able to avoid and/or tolerate herbivory is predicted to increase in a community with increasing intensity of herbivore pressure (Cingolani et al. 2005).

Selective foraging can also lead to changes in plant community composition. Selective browsing or grazing by ungulates on preferred species can for instance confer a competitive advantage to unconsumed species, allowing them to increase in abundance to the point of becoming dominant (Cingolani et al. 2005).

In addition to consumptive effects, herbivores can also modify plant communities by changing nutrient availability. The provision of feces and urine accelerates nutrient cycling, particularly for nitrogen, which can favor species able to use it quickly (competitive species, Harrison and Bardgett 2008).

Finally, the mechanical effects of trampling by large herbivores can directly damage plants (e.g. Pellerin et al. 2006) reducing their occurrence and cover while increasing cover of bare soil and thus facilitating seedling establishment in some species (Stammell and Kiehl 2004). Impact of herbivores' presence will thus depend on the characteristics of the plant species present (Cingolani et al. 2005).

In temperate and boreal forests worldwide, efforts to understand the response of plant communities to herbivory have been steadily growing since the second part of the 20th century in response to the increase in deer (*Cervidae* family) populations (North America: Côté et al. 2004, Europe: Fuller and Gill 2001, Latin America: Flueck 2010, Japan: Takatsuki 2009, New Zealand: Wardle et al. 2001). These increases in cervid populations caused dramatic modification of forest understory, affecting plant community abundance and composition (Côté et al. 2004) as well as the animal guilds that depend on them (e.g. Chollet and Martin 2012). Long term studies, such as those of Horsley et al. (2003) in Pennsylvania, documented a decrease in the abundance of most plant species except those that could tolerate severe defoliation, such as graminoids (see also Kirby and Thomas 2000, de la Cretaz and Kelty 2002, Rooney 2009), or those that were avoided by deer such as ferns, sedges, and black cherry *Prunus serotina*, which increased. Based on these results Rooney (2009) suggested that the

increase in cervids could lead to a large scale forest understory biotic homogenization characterized by a dominance of graminoid species.

Bryophytes are generally considered as avoided by herbivores because of their low digestibility associated with their high concentration of lignin-like compounds (Prins 1982). Furthermore, bryophytes, in contrast to vascular plants, are considered to be more limited by light than by nutrients (Kull et al. 1995, Bergamini and Peintinger 2002). Any decrease in vascular plant cover (or abundance) should thus promote bryophyte establishment and growth as a result of decreased competition for light. While studies on the impacts of grazing and trampling on bryophyte cover and species richness have been carried out in Arctic ecosystems (e.g. Pajunen et al. 2008) and in temperate grasslands (e.g. Takala et al. 2012), surprisingly any study has looked at their response to high levels of herbivory in boreal or temperate forests (except in special habitat like peatlands, Pellerin et al. 2006) despite of their high abundance and richness in these plant communities (Glime 2007).

We took advantage of the unique situation that resulted from the introduction of black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitchensis*) to the Haida Gwaii archipelago to investigate the effects of herbivore presence on the composition and structure of the bryophyte community. On these islands, introduced deer dramatically reduced tree regeneration and the extent of understory vascular plant cover (Martin and Baltzinger 2002, Stockton et al. 2005). We used a subset of islands with and without deer to directly assess; 1) how attractive bryophytes were to deer; 2) how species density, cover and diversity varied in relation to deer presence, with an emphasis on the role of herbivore avoidance in plant community responses to prolonged high levels of herbivory.

Table 1. Island characteristics showing isolation, measured as the distance to one of the main island of the archipelago (Moresby island) and area. Vascular sp. and Bryophyte sp. correspond to the total number of species known on the island. For the vascular plants, data from previous studies have been incorporated (Stockton et al. 2005, Chollet et al. 2013).

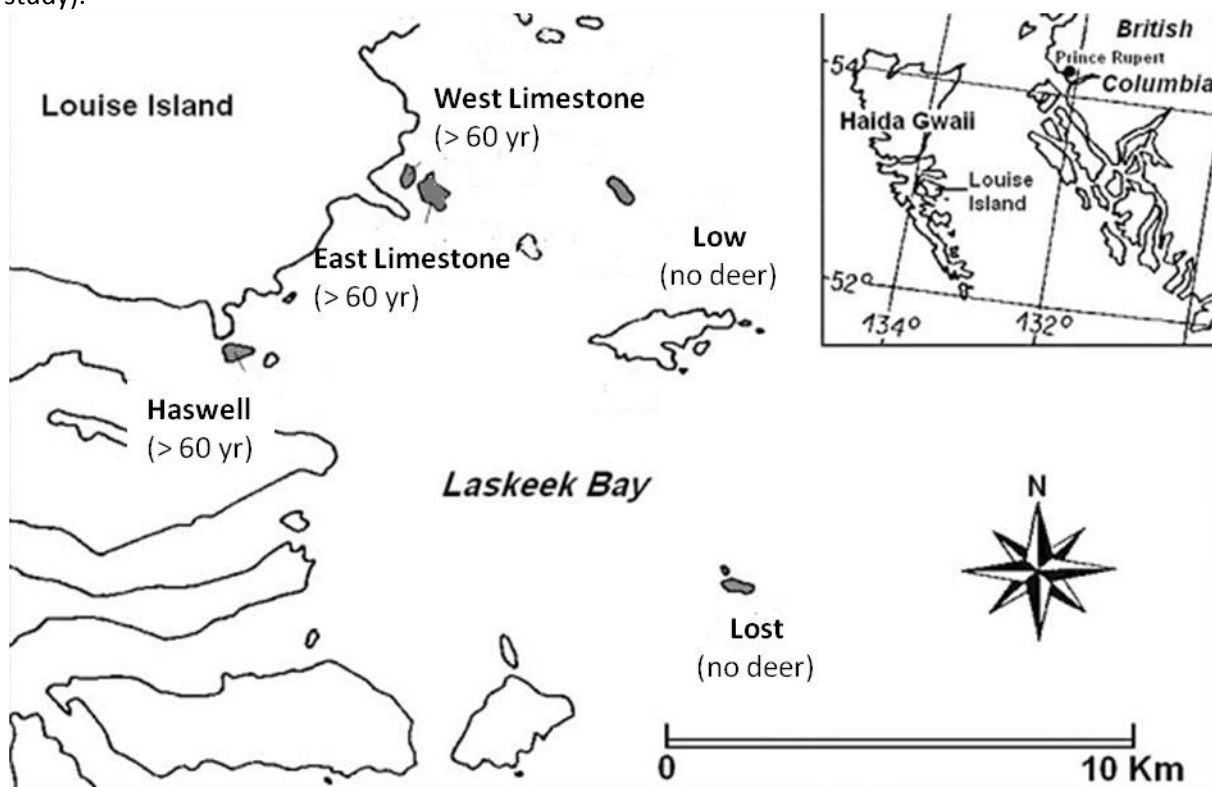
Islands	Isolation (m)	Area (ha)	Deer density	Vascular sp.	Bryophyte sp.
Low	5400	9.6	0 deer/km ²	63	19
Lost	7300	7.3	0 deer/km ²	67	15
Haswell	150	13.3	21 deer/km ²	67	12
West Limestone	350	16	37 deer/km ²	59	12

Material & Methods

Study site

We studied four islands situated in Laskeek Bay on the East side of Haida Gwaii (British Columbia, Canada): Low, Lost, West Limestone and Haswell (Fig. 1). These islands were located within 17km of one another and ranged in area from 7.3 to 16ha (Table 1). The first two islands have never had deer, the last two islands have had deer for more than 60 years before this study (Vila et al., 2004). On islands colonized by deer, densities were estimated to range from 21 to 37 deer per km² (Stockton et al. 2005). The local forests are part of the coastal temperate rain forest and experience a cool-temperate and humid climate, characterized by year round rainfall. These temperate coniferous forests are dominated by Sitka spruce (*Picea sitchensis*), western hemlock (*Tsuga heterophylla*) and western redcedar (*Thuja plicata*). Due to the geographic isolation from the British Columbia mainland (80km), the vascular flora of the archipelago is strongly reduced, with only 1/3 of the species present in similar habitats on the mainland. The bryophyte flora of the islands is nevertheless relatively rich with 575 of the 958 species (60%) described in British Columbia (Golumbia and Bartier 2004).

Figure 1. Study area, showing the position of the 4 study islands in grey (Bryophytes survey) and the length of their browsing history (none, >60 years). East Limestone island is also indicated (foraging study).



Indirect assessment of deer preferences

On islands with deer, we estimated browsing frequencies for the dominant plant species by assessing the proportion of individual plants browsed and not browsed for the species present within the plot. For

this we assessed browsing for up to a maximum of 20 randomly selected individuals per species present in a plot. Possible errors in assessment of browsing scars were limited as deer are the only large herbivores present on the islands studied.

Direct assessment of deer browsing on bryophytes

To directly assess the presence or absence of bryophytes in deer diet, we took advantage of the unusual unwariness of the local deer populations to document their diet by following foraging deer at close range during complete foraging bouts in spring 2009 on East Limestone Island (Fig. 1). According to Gillingham et al. (1997), complete foraging bouts may be the pertinent observation unit to study foraging behavior and food intake. They defined a foraging bout as a period of time that begins when the first food intake is observed and ends when no food intake is observed for over 2 minutes. Deer diet was quantified by calculating the proportion of time spent browsing different plant species (see Le Saout 2009 for detailed information on the foraging study).

Measuring cover of vascular plants and bryophyte species density

Between June and August 2011 we sampled eleven 10m² plots (5m*2m) on each of the four islands studied (2 without and 2 with deer). Plots were located in the forest, at least at 50m from the forest edge (high-tide line) and 50m from one another. We recorded canopy cover, vascular plant species cover <4m (understory, including tree regeneration, shrubs and herbs) and total bryophyte cover.

At each end of the vegetation plots we sampled a 1m² sub-plot in which we recorded all bryophyte species and their cover. We identified species in the field for most of them but we collected samples of each for verification in the laboratory. Species were identified with the help of Vitt et al. (1988) and Flora of North America (1993).

Data analysis

The indirect assessment of browsing has been investigated by calculating the percentage of browsed individuals.

For the direct assessment of bryophyte presence in spring deer diet we only considered complete or almost complete foraging bouts. As foraging-bout durations were not equal, they were all pooled together to examine general patterns in deer diet without considering variability in foraging periods among individuals.

Differences in plant cover between islands with and without deer were tested with Wilcoxon tests or Student t-tests depending on normality in data distribution. Bryophyte species density (i.e. the number of species by sampling surface as defined by Gotelli and Colwell 2001) and Shannon's index were used to

examine species diversity. We investigated the link among bryophyte cover and vascular understory or canopy using linear regression modeling.

All statistical analyses were performed within the R environment (R 2.15.1, R Core Team).

Results

On islands with deer the incidence of browsing of the dominant understory vascular plant was high, ranging from 84% (*Gaultheria shallon*, Table 2) to 40% (*Tsuga heterophylla*). We observed browsing on only one moss individual and no browsing on liverworts (Table 2). This lack of consumption of bryophytes by black-tailed deer was confirmed by direct foraging observations at least in spring. During the 85 cumulative hours of foraging surveys we observed no instance of bryophyte consumption by deer (Table 3).

Table 2. Browsing frequencies of dominant species of the understory (vascular plants and Bryophytes) in spring on islands with deer. A maximum of 20 individuals by species was evaluated at each study plot implicating a maximum total number of 440 individuals by species.

Species	n	Growth form	Browsing frequency
Sitka Spruce – <i>Picea sitchensis</i>	183	Tree	60%
Western Hemlock – <i>Tsuga heterophylla</i>	254	Tree	40%
Red Huckleberry – <i>Vaccinium parvifolium</i>	440	Shrub	74%
Salal – <i>Gaultheria shallon</i>	119	Shrub	84%
Red fescue – <i>Festuca rubra</i>	440	Graminoid	50%
Small-flowered Wood-rush – <i>Luzula parviflora</i>	227	Graminoid	46%
Moss sp.	440	Bryophyte	0.2%
Liverwort sp.	288	Bryophyte	0%

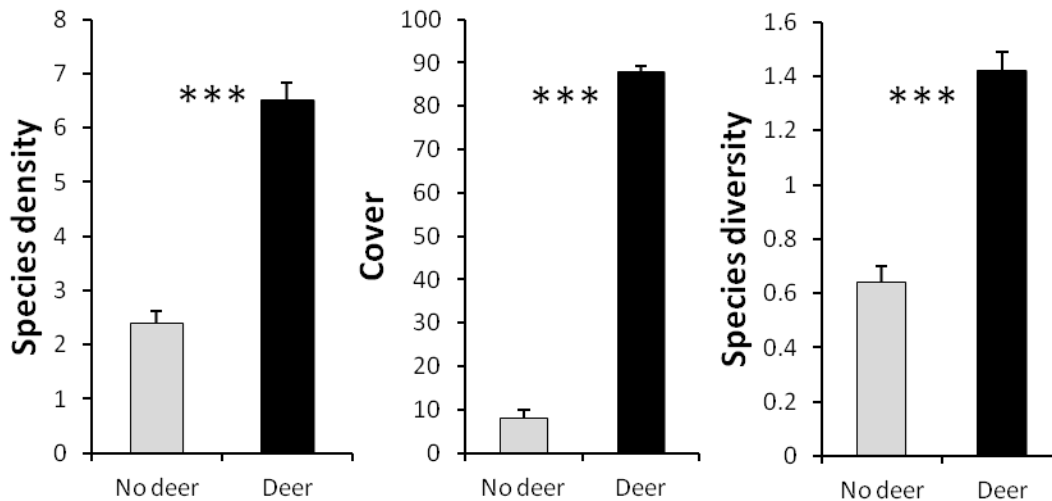
Table 3. Percentage of browsing time spent by deer in spring on each plant group during their foraging activities. Browsing time was determined by direct observation (see Le Saout 2009 for details).

Plant group	Number of species browsed	Browsing time
Trees	5	48%
Shrubs	2	8%
Forbs	4	2%
Ferns	2	<0.1%
Grasses	5	42%
Bryophytes	0	0%

Bryophyte cover on the forest floor was dramatically higher on islands with deer than on islands without deer (80.4% and 7.2% respectively, $p < 0.0001$). To the contrary, the cover of vascular understory plants was much higher on islands without deer (104.8%) than in presence of deer (1.1%, $p < 0.0001$).

Linear regression modeling indicated a strong negative relationship between bryophytes and vascular plants ($R^2=0.84$ $p<0.0001$), but not between bryophytes and canopy cover ($R^2=0.01$ $p=0.44$).

Figure 2. Species density, percentage cover and species diversity (Shannon index) of Bryophytes in plots on islands without (gray bar) and with deer (black bar). Stars correspond to statistical significance tested by Wilcoxon test.



In the bryophyte survey we identified 25 species: 17 mosses and 8 liverworts growing on the forest floor (21 on islands without and 22 on islands with deer, Table 4). The analysis of the 1m² sub-plots indicated a strong increase in bryophytes species density (three times more), cover (nine times more) and diversity (twice more) in the presence of deer (Fig. 2). Analysis by species indicated that 13 of the 25 bryophytes species were more abundant on islands with deer, 11 did not show statistically significant differences, and one species was more abundant on islands that had no deer (Table 4).

Table 4. Bryophyte taxonomy group (Moss - M- or Liverwort - L-), tolerance to shade and cover on island without (No Deer) and with Deer. Differences were tested by a Wilcoxon test (W value, p-value, stars correspond to statistical significance tested by Wilcoxon test (* <0.05 , ** <0.01 , *** <0.001 , ns >0.05).

	Tax.	Shade	No deer	Deer	W value	p-value
<i>Buckiella undulata</i>	M	Tolerant	1.16	7.93	1685.5	P<0.0001***
<i>Dicranum majus</i>	M	Indifferent	0.06	2.22	1188	P<0.0001***
<i>Dicranum scoparium</i>	M	Intolerant	0.04	1.93	1223	P<0.001**
<i>Diplophyllum albicans</i>	L	Tolerant	0	5.04	1518	P<0.0001***
<i>Eurhynchium oreganum</i>	M	Indifferent	1.36	12.32	1585	P<0.0001***
<i>Hylocomium splendens</i>	M	Tolerant	0	12.36	1342	P<0.0001***
<i>Pellia neesiana</i>	L	Tolerant	0.13	1.77	1282	P<0.0001***
<i>Plagiomnium insigne</i>	M	Tolerant	0.02	2.62	1058.5	P<0.05*
<i>Plagiochila porelloides</i>	L	Tolerant	0.04	1.45	1254	P<0.0001***
<i>Pohlia nutans</i>	M	Intolerant	0.02	0.95	1078	P<0.05*
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	M	Indifferent	0.02	3.02	1122	P<0.001**

<i>Rhizomnium glabrescens</i>	M	Tolerant	0.32	6.70	1554.5	P<0.0001***
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	M	Tolerant	0.27	25.02	1786	P<0.0001***
<i>Calypogeia azurea</i>	L	Tolerant	0.23	0.57	1010	ns
<i>Calypogeia muelleriana</i>	L	Tolerant	0.004	0	924	ns
<i>Claopodium bolanderi</i>	M	Tolerant	0	0.11	990	ns
<i>Claopodium crispifolium</i>	M	Tolerant	0.34	0	946	ns
<i>Frullania tamarisci</i>	L	Indifferent	0.002	0.5	1013.5	ns
<i>Lepidozia reptans</i>	L	Tolerant	0.5	0.77	987.5	ns
<i>Leucolepis acanthoneuron</i>	M	Tolerant	0.04	0	924	ns
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	M	Tolerant	0.93	2.29	938	ns
<i>Scapania bolanderi</i>	L	Tolerant	0	0.07	990	ns
<i>Tortella tortuosa</i>	M	Tolerant	0.008	0.002	946	ns
<i>Ulota megalospora</i>	M	Tolerant	0.008	0.002	946	ns
<i>Eurhynchium praelongum</i>	M	Indifferent	2.40	0.12	654	P<0.0001***

Discussion

Bryophytes were not consumed by introduced black-tailed deer on Haida Gwaii. Even though our direct assessment of deer diet was limited to the spring, our indirect observations strongly suggested a year-round lack of bryophyte consumption by deer. Prins (1982), in his review on bryophyte consumption by vertebrates, indicates that their very low digestibility makes them unattractive to most species. He shows that bryophytes are only a significant component of diets in herbivores living at high latitude such as Reindeer - *Rangifer tarandus*, Soay Sheep - *Ovis aries*, Barnacle Goose - *Branta leucopsis*, for which the high concentration of arachidonic acid found in these plants could help fight cold temperatures (Prins 1982).

For us, this lack of consumption, the dramatic reduction of understory cover in vascular plants and the sharp increase in bryophyte abundance, species density and diversity we observed on islands colonized by deer are linked, confirming the suggestion of a positive effect overabundant herbivore on bryophytes (McEvoy et al. 2006, Perrin et al. 2011). According to Grime's vegetation classification, bryophytes are stress tolerant but are poor competitors (Grime et al. 1990, Glime 2007). For example, in the Park Grass Experiment, Virtanen et al. (2000) showed that bryophyte biomass and species richness are negatively correlated with vascular plant cover. Thus the removal of vascular plants in the understory of islands with deer is certainly central in explaining the positive correlation between bryophytes and deer. The most likely mechanism is competition for light rather than for nutrients. Indeed, bryophyte species growth is usually more limited by light than nutrient availability (Kull et al. 1995, Bergamini and Peintinger 2002). In addition, studies on the response of plants communities to increased nutrient availability documented an increase in the cover of grass species that negatively affected bryophytes (Makipaa 1998, Bergamini and Pauli 2001).

Two of the species that are more abundant in presence of deer are actually known to be shade intolerant (*Dicranum scoparium* and *Pohlia nutans*). Of the remaining species that are more abundant in presence of deer, the increased light availability is probably also the main factor explaining the difference in cover between islands with and without deer. However, for two of them, which were totally absent from the samples collected on islands without deer - *Diplophyllum albicans* and *Hylocomium splendens*, an alternative explanation for their higher abundance on islands with deer could be an inability to colonize the islands without deer as these islands are more isolated (Fig. 1). However, this explanation is not consistent with the small size of their spores (<20 μ) which should allow long-distance dispersal (During 1979).

Among the species that have similar cover on the two types of islands, eight are rare in our dataset, which limits our ability to discuss their response to deer presence (*Calypogeia muelleriana*, *Claopodium bolanderi*, *Claopodium crispifolium*, *Frullania tamarisci*, *Leucolepis acanthoneuron*, *Scapania bolanderi*, *Tortella tortuosa*, *Ulota megalospora*). In the remaining three species, the two liverworts (*Calypogeia azurea* and *Lepidozia reptans*) not only grow on the forest floor, but also on the bark of trees and on woody debris, which are also present on the forest floor of islands without deer (small shrub debris). The third species of this group of species not affected by deer presence, *Rhytidiadelphus triquetrus*, and another species *Eurhynchium praelongum*, which is the only species that is less abundant in presence of deer, belong both to a genus that includes species similar in terms of shade tolerance, habitat preference or dispersal ability but are more abundant in presence of deer. One possible explanation for the decrease of *Eurhynchium praelongum* on islands with deer would be the sensitivity to trampling as has been noted for other bryophytes species (e.g. Ausden et al. 2005, Pellerin et al. 2006). Another possible explanation would be the increased nutrients due to the deposition of deer urine and feces. Virtanen et al. (2000) showed that a strong increase in nutrients (N, P and K) reduced the biomass of this species. However, the amount of nutrient added was high and results of other studies on the effects of nutrient increase on bryophyte cover and diversity are inconsistent, with positive responses in some studies (e.g. Ingerpuu et al. 1998, Armitage et al. 2012) and negative responses in others (Ingerpuu et al. 1998, Van der Wal et al. 2005).

The only study that we know of deer impact on bryophytes took place in forest peatlands. The authors found that the white-tailed deer introduced to Anticosti Island (Québec, Canada) had caused changes in species abundance but not in composition (Pellerin et al. 2006). In other ecosystems, the response of bryophytes to mammalian herbivory varies among studies. In the case of reindeer (*Rangifer tarandus*), the abundance of bryophytes has been found either to increase (e.g. Vare et al. 1995, Pajunen et al.

2008) or to decrease (e.g. Hansen et al. 2007) in response to grazing. Based on these results Van der Wal (2006) developed one herbivory model in which reindeer grazing elicited a shift from lichen dominated communities to bryophytes dominated communities. If grazing pressure keeps increasing, then these bryophyte dominated communities will further change into communities dominated by grasses (Van der Wall et al. 2004). In the temperate forests we studied this model does not seem to hold. On Haida Gwaii the extreme over-use by deer lead to communities dominated by bryophytes and in which grasses were scarce. This difference could stem from differences in selectivity among herbivore species. Reindeer are known to consume bryophytes whereas black-tailed deer do not.

Previous detailed studies on vascular plants on the same islands (Stockton et al. 2005, Chollet et al. 2013) indicated that the large majority of vascular plant species declined in response to deer introduction. However, graminoid species seemed less affected, hence an increase in their relative dominance in the communities (particularly in forest edge species, Stockton et al. 2005, Chollet et al. 2013). In the case of graminoids, tolerance to herbivory is the mechanism which allows them to decrease less dramatically than most species. In fact, browsing frequencies and diet study (Table 2 & Table 3) indicated that graminoids are consumed, but that the low position of their meristem and their high root-to-shoot ratio (McNaughton 1984) make them more tolerant to herbivory than shrubs, forbs or ferns. Contrary to the results from continental studies in situations of overabundant deer (e.g. Horsley et al. 2003, Rooney 2009), graminoids do not increase on Haida Gwaii in presence of deer, they are just less affected by deer than other plant guilds. Based on these results we suggest that the observed increase in graminoid dominance in areas over-browsed on the mainland, where more severe winters and higher hunting pressure exert some control over deer populations, may be a transient phenomenon if these mainland deer populations keep on increasing.

On Haida Gwaii, where the vegetation has dramatically changed since deer were introduced 150 years ago, the only group of plants that has increased is bryophytes. In the context of severe herbivory pressure (invasion, overabundance), avoidance seems to confer a particularly important advantage to enable a species to dominate plant communities.

Contrary to bryophyte dominated ecosystems (e.g. tundra), where responses of bryophytes to herbivory have been relatively well studied, there is a lack of data in temperate and boreal forest ecosystems, which limits the possibility of generalization. In the light of our results we suggest that ecologists pay more attention to this group which plays a key role in ecosystem functioning and has a high conservation profile, particularly in the context of a worldwide trend of increasing *Cervidae* populations.

Acknowledgments

This is a publication from the Research Group on Introduced Species (RGIS-rgis.cefe.cnrs.fr). S.C. benefited from a PhD grant from the French Ministry of Research and Education. Funding was also provided by the ANR —BAMBI (2010 BLAN 1718 01), the International Research Group (GDRI) Dynamics of Biodiversity and Life-History traits and the French Ecological Society (SFE). The Canadian Wildlife Service of Environment Canada and the Laskeek Bay Conservation Society (LBCS) provided logistical support. The Archipelago Joint Management Board provided the necessary permits to work in Gwaii Haanas. Special thanks to Lon, Malcolm Hyatt, Lukas Ostermann, Thibault Verchère and Barb Rowsell, our project coordinator, for help in the field.

References

- Armitage, H.F., Britton, A.J., Wal, R.v.d., and Woodin, S.J. 2012. Grazing exclusion and phosphorus addition as potential local management options for the restoration of alpine moss-sedge heath. *Biological Conservation* **153**: 17-24.
- Ausden, M., Hall, M., Pearson, P., and Strudwick, T. 2005. The effects of cattle grazing on tall-herb fen vegetation and molluscs. *Biological Conservation* **122**(2): 317-326.
- Bergamini, A., and Pauli, D. 2001. Effects of increased nutrient supply on bryophytes in montane calcareous fens. *J. Bryol.* **23**: 331-339.
- Bergamini, A., and Peintinger, M. 2002. Effects of light and nitrogen on morphological plasticity of the moss *Calliergonella cuspidata*. *Oikos* **96**(2): 355-363.
- Chollet, S., and Martin, J.L. 2012. Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi? *Diversity and Distributions*: doi: 10.1111/ddi.12003.
- Chollet, S., Baltzinger, C., Ostermann, L., Saint-André, F., and Martin, J.L. 2013. Importance for forest plant communities of refuges protecting from deer browsing. *Forest Ecology and Management* **289**: 470-477.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., and Diaz, S. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* **15**(2): 757-773.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C., and Waller, D.M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**: 113-147.
- de la Cretaz, A.L., and Kelty, M.J. 2002. Development of tree regeneration in fern-dominated forest understories after reduction of deer browsing. *Restoration Ecology* **10**(2): 416-426.
- During, H.J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* **5**(1): 2-18.
- Flora of North America Editorial Committee, e. 1993+. *Flora of North America*, New York and Oxford.
- Flueck, W.T. 2010. Exotic deer in southern Latin America: what do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions* **12**(7): 1909-1922.
- Fuller, R.J., and Gill, R.M.A. 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* **74**(3): 193-199.

- Gillingham, M.P., Parker, K.L., and Hanley, T.A. 1997. Forage intake by black-tailed deer in a natural environment: Bout dynamics. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 75(7): 1118-1128.
- Glime, J.M. 2007. *Bryophyte Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.
- Golumbia, T.E., and Bartier, P.M. 2004. *The Bryophytes of Haida Gwaii: A baseline species inventory, review and analysis*. Park Canada.
- Gotelli, N.J., and Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Grime, J.P., Rincon, E.R., and Wickerson, B.E. 1990. Bryophytes and plant strategy theory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104(1-3): 175-186.
- Hansen, B.B., Henriksen, S., Aanes, R., and Saether, B.E. 2007. Ungulate impact on vegetation in a two-level trophic system. *Polar Biology* 30(5): 549-558.
- Harrison, K.A., and Bardgett, R.D. 2008. Impacts of grazing and browsing by large herbivores on soils and soil biological properties. In *The ecology of browsing and grazing*. Edited by I.J. Gordon, and H.H.T. Prins. Springer-Verlag, Berlin. pp. 201-216.
- Horsley, S.B., Stout, S.L., and DeCalesta, D.S. 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications* 13(1): 98-118.
- Ingerpuu, N., Kull, K., and Vellak, K. 1998. Bryophyte vegetation in a wooded meadow: relationships with phanerogam diversity and responses to fertilisation. *Plant Ecology* 134(2): 163-171.
- Kirby, K.J., and Thomas, R.C. 2000. Changes in the ground flora in Wytham Woods, southern England from 1974 to 1991 - implications for nature conservation. *Journal of Vegetation Science* 11(6): 871-880.
- Koda, R., and Fujita, N. 2011. Is deer herbivory directly proportional to deer population density? Comparison of deer feeding frequencies among six forests with different deer density. *Forest Ecology and Management* 262(3): 432-439.
- Kull, O., Aan, A., and Soelsepp, T. 1995. Light interception, nitrogen and leaf mass-distribution in a multilayer plant community. *Functional Ecology* 9(4): 589-595.
- Le Saout, S. 2009. Study of sitka-black-tailed-deer browsing behaviour in relation to habitat impoverishment on Haida Gwaii archipelago (BC, Canada). In *AgroParisTech*, Paris.
- Makipaa, R. 1998. Sensitivity of understorey vegetation to nitrogen and sulphur deposition in a spruce stand. *Ecological Engineering* 10(1): 87-95.
- Martin, J.L., and Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32(7): 1254-1264.
- McEvoy, P.M., Flexen, M., and McAdam, J.H. 2006. The effects of livestock grazing on ground flora in broadleaf woodlands in Northern Ireland. *Forest Ecology and Management* 225(1-3): 39-50.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124(6): 863-886.
- Milchunas, D.G., and Noy-Meir, I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99(1): 113-130.

- Pajunen, A., Virtanen, R., and Roininen, H. 2008. The effects of reindeer grazing on the composition and species richness of vegetation in forest-tundra ecotone. *Polar Biology* 31(10): 1233-1244.
- Pellerin, S., Huot, J., and Cote, S.D. 2006. Long term effects of deer browsing and trampling on the vegetation of peatlands. *Biological Conservation* 128(3): 316-326.
- Perrin, P.M., Mitchell, F.J.G., and Kelly, D.L. 2011. Long-term deer exclusion in yew-wood and oakwood habitats in southwest Ireland: Changes in ground flora and species diversity. *Forest Ecology and Management* 262(12): 2328-2337.
- Prins, H.H.T. 1982. Why are mosses eaten in cold environments only? *Oikos* 38(3): 374-380.
- Rooney, T.P. 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology* 202(1): 103-111.
- Stammel, B., and Kiehl, K. 2004. Do hoof prints actually serve as a regeneration niche for plant species in fens? *Phytocoenologia* 34(2): 271-286.
- Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J., and Martin, J.L. 2005. A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation* 126(1): 118-128.
- Takala, T., Tahvanainen, T., and Kouki, J. 2012. Can re-establishment of cattle grazing restore bryophyte diversity in abandoned mesic semi-natural grasslands? *Biodiversity and Conservation* 21(4): 981-992.
- Takatsuki, S. 2009. Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation* 142(9): 1922-1929.
- Van der Wal, R. 2006. Do herbivores cause habitat degradation or vegetation state transition? Evidence from the tundra. *Oikos* 114(1): 177-186.
- Van der Wal, R., Pearce, I.S.K., and Brooker, R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* 142(2): 159-168.
- Van der Wal, R., Bardgett, R.D., Harrison, K.A., and Stien, A. 2004. Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects of faeces on tundra ecosystems. *Ecography* 27(2): 242-252.
- Vare, H., Ohtonen, R., and Oksanen, J. 1995. Effects of reindeer grazing on understory vegetation in dry *Pinus sylvestris* forests. *Journal of Vegetation Science* 6(4): 523-530.
- Vila, B., Guibal, F., Torre, F., and Martin, J.L. 2004. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. *Journal of Biogeography* 31(6): 987-995.
- Virtanen, R., Johnston, A.E., Crawley, M.J., and Edwards, G.R. 2000. Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology* 151(2): 129-141.
- Vitt, D.H., Marsh, J.E., and Bovey, R.B. 1988. Mosses, Lichens and Ferns of the Northwest North America. Lone Pine, Edmonton.
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I., and Ghani, A. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71(4): 587-614.

Annexe 2 : Importance des refuges protégeant du broutage des cerfs pour les communautés de plante forestière

Simon Chollet, Christophe Baltzinger, Lukas Ostermann, Flore Saint-André et Jean-Louis Martin

Forest Ecology and Management, 289: 470-477

Importance for forest plant communities of refuges protecting from deer browsing

Simon Chollet^{1,2*}, Christophe Baltzinger³, Lukas Ostermann^{1,2}, Flore Saint-André¹ and Jean-Louis Martin¹

¹ CEFE/CNRS-UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex, France

² University Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5, France

³ Irstea, Domaine des Barres, F- 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

* Corresponding author: simon.chollet@cefe.cnrs.fr

Keywords: Browsing refuge, deer overabundance, coastal plant community, plant diversity, plant propagule source, treefall mounds

Abstract

There is growing evidence that the increase of wild ungulates worldwide is responsible of strong deleterious impacts on various component of forest biodiversity (tree and shrub regeneration, insects, songbirds). Plant communities are particularly affected by overbrowsing, and overabundant deer are increasingly recognized as a major factor of decline in understory plant diversity in temperate and boreal forest ecosystems.

In grassland ecosystems, refuges from herbivores have been shown to provide suitable habitat for plants sensitive to browsing and grazing, and to allow the conservation of rare plant species. In the present study we analyze if such refuges can maintain representative samples of forest plant communities exposed to strong browsing pressure by deer. For this we used the unique situation offered by the presence, side by side, on the Haida Gwaii archipelago of forested islands colonized or not by introduced deer.

We compared plant assemblages on rocky outcrop to assemblages found in the adjacent field-layer in order (1) to assess, on islands without deer, the potential of refuges to be representative of the local field-layer communities and (2), on islands colonized by deer for over 60 years, to analyze how far plant assemblages on rocky outcrops are representative of un-browsed field-layer communities and can serve as bioassays for field-layer plant communities in the absence of unbrowsed reference sites. We did this for forest-interior field-layer plant communities as well as for the forest edge plant communities found along the shorelines. We used refuges on treefall mounds to assess the role refuges can play as sources of propagules in two understory shrubs and ferns.

Our results indicate that, in presence of deer, plant species density and plant cover are dramatically higher in refuges than in the adjacent field-layer plots. The comparison of these refuge communities

to the reference state provided by the field-layer on islands without deer indicated that refuges maintain a representative part of the unbrowsed plant community, although with differences in the cover percentage in some plants. Some typical plants are more abundant in the refuges and, more sobering, six field-layer species are only poorly present in the rocky habitat. Despite these differences and their small size, refuges shelter a representative part of the understory and forest edge vegetation of the studied sites and could serve as a bioassay of deer overbrowsing in situations lacking a reference state.

Introduction

Protection from herbivores is a factor that can dramatically affect the structure and diversity of plant communities (Milchunas and Noy-Meir, 2002). If the plant-herbivore literature is rich in studies on constitutive or induced protection from herbivores (e.g. through morphological or chemical defenses), studies on the effects and role of plant physical inaccessibility to herbivores are scarce. This kind of protection from large herbivores can be biotic (e.g. refuges provided by spiny plants, Rebollo et al., 2002; Jensen et al. 2012) or abiotic (e.g. rock outcrops, Shitzer et al., 2008). In grassland ecosystems, several studies have found high species richness in such refuges (reviewed by Milchunas & Noy-Meir 2002). In forest ecosystems, only a limited number of studies have evaluated the potential role of these refuges in harboring understory plant communities.

Furthermore, deer, in a context of overabundance (*sensu* Caughley, 1981) that resulted from land-use changes, more stringent hunting policies and predator eradication (Crête and Daigle, 1999; McCabe and McCabe, 1997) in many parts of the world (North America: Rooney, 2001, Europe: Fuller and Gill, 2001, Latin America: Flueck, 2010, Japan: Takatsuki, 2009, New Zealand: Wardle et al., 2001) are now often considered as posing a challenge to plant and animal conservation. Overabundant deer populations have been shown to cause major modifications in temperate and boreal forest ecosystems. These modifications range from effects on individual plant physiology to alteration of community dynamics through effects on a variety of organisms (trees, shrubs, herbs, insects, small mammals, birds) (McShea et al., 1997; Russell et al., 2001; Rooney and Waller, 2003; Côté et al., 2004; Martin et al., 2010; Cardinal et al., 2012; Chollet and Martin 2012). They can negatively affect rare plant species, posing severe challenges for plant conservation (Miller et al., 1992; Rooney & Dress, 1997).

Protection from deer herbivory via refuges has been suggested of critical importance to maintain portions of plant communities in landscapes experiencing intense browsing pressure. A variety of physical refuges have been proposed including the accumulation of woody debris (De Chantal and Granstrom, 2007; Krueger and Peterson, 2009), treefall mounds (Long et al., 1998; Krueger and Peterson, 2006) and rocky outcrops (Rooney, 1997; Carson et al., 2005; Comisky et al., 2005). Only

the latter, typically relatively flat areas at least 1.5m off the ground, seem able to maintain relatively complete plant assemblages (in each study cliffs were avoided to limit growing condition differences with control plots). The small size of the former usually allows only the presence of one or a few individual plants. In Allegheny National Forest, Carson et al. (2005) and Comisky et al. (2005) showed that rocky refuges had dramatically higher plant species richness and abundance than observed on the forest floor. Rooney (1997) showed that False-lily-of-the-valley – *Maianthemum dilatatum* A.Nelson & J.F.Macbr. had denser populations on rocky boulders. But the value of these boulder assemblages, as representatives of the local forest floor plant communities in the absence of deer overabundance, was hard to assess for lack of reference areas with lower browsing pressure. As such, there is a clear need to be able to predict the proportion of forest plant communities that can be maintained in such particular habitat.

In this paper we address this question of representativeness of refuges by posing two questions: (1) Do rocky outcrops offer significant refuges for field-layer plant-assemblages? (2) Are these communities representative enough of unbrowsed field-layer vegetation to serve as a bioassay (sensu Carson et al. 2005) of deer impact on forest plant diversity in situations where no reference state exists?

To address these questions we used the unique situation that resulted from the introduction of Sitka black-tailed deer *Odocoileus hemionus sitchensis* on the archipelago of Haida Gwaii (British-Colombia, Canada). Deer were introduced at the end of the 19th century, and have colonized all but a few of the 350 islands. To understand and quantitatively assess the role of refuges for plant species and plant communities, we compared plant assemblages on rocky outcrop to those of adjacent field-layer communities (1) on islands without deer, to assess the potential of refuges to be representative of the local field-layer communities and (2) on islands colonized by deer for over 60 years, to determine how comparable refuge plant communities are between islands with and without deer to assess their role in field-layer plant conservation and their value as bioassays of un-browsed field-layer communities. We did this for field-layer plant communities of the forest interior as well as for forest edge plant communities found along the shorelines.

Material and methods

Study area

We conducted our study on five islands situated in Laskeek Bay on the East side of Haida Gwaii (British-Colombia, Canada): Low, Lost, East Limestone, West Limestone and Haswell (Fig. 1). They are located within 17km of one another and range in area from 7.3 to 41ha (Table 1). The two first islands never have had deer, the last three islands have had deer for more than 60 years before this study (Vila et al., 2004a, b). The local forests are part of the coastal temperate rain forest (Alaback

and Pojar, 1997) and experience a cool-temperate and humid climate, characterized by year round rainfall. These temperate coniferous forests are dominated by Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière), western hemlock (*Tsuga heterophylla* Sarg.) and western redcedar (*Thuja plicata* Donn.). Varying amounts of shore pine (*Pinus contorta* Douglas.) and red alder (*Alnus rubra* Bong.) also occur. Small areas of forest edge habitat occur along shorelines, and are characterized by relatively rich communities of forbs and small shrubs (Stockton et al., 2005; Gaston et al., 2006).

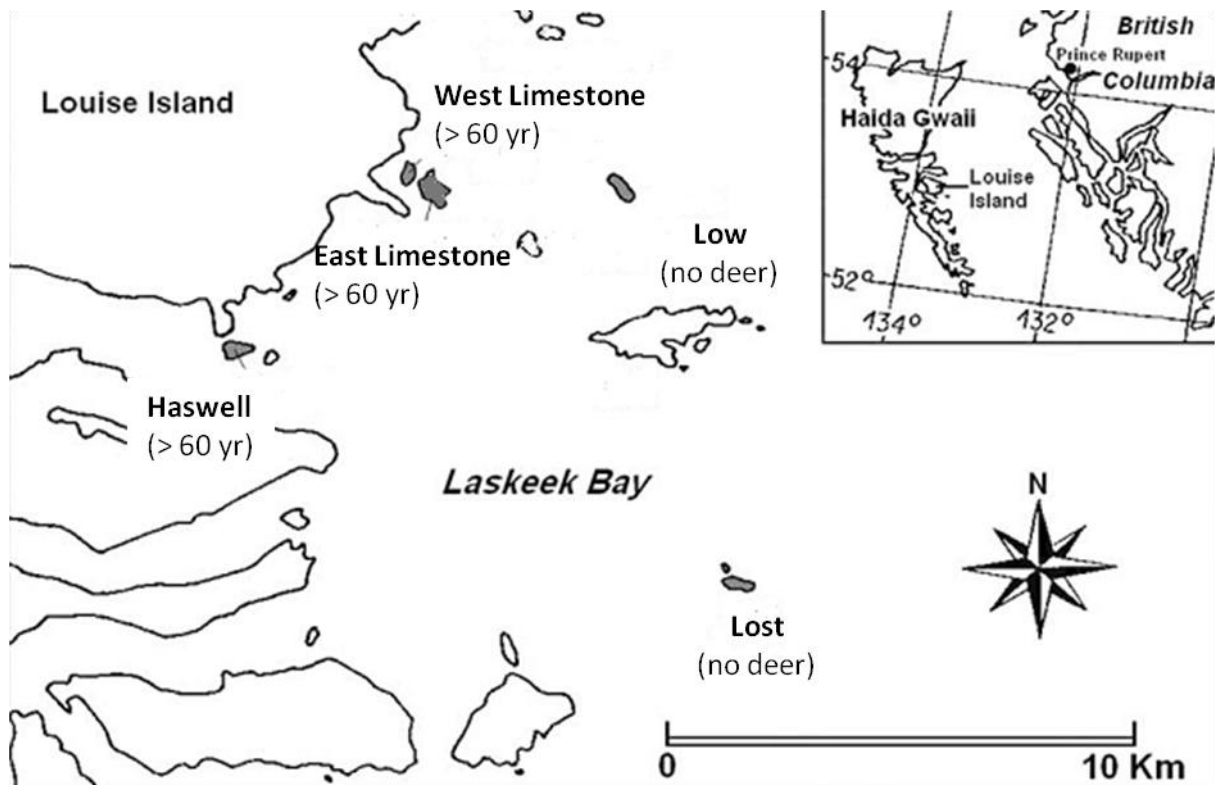


Figure 1. Study area, showing the position of the 5 study islands in grey and the length of their browsing history (none, >60 years).

Introduced deer reach high densities on Haida Gwaii (~20 deer/km², Martin and Baltzinger, 2002). On the study islands deer densities were estimated to range from 21 to 37 deer per km² (Stockton et al. 2005). Black-tailed deer have caused dramatic modifications of the understory vegetation on Haida Gwaii (Stockton et al. 2005). Tree and shrub regeneration were severely and negatively affected (Vila and Guibal, 2001; Martin and Baltzinger, 2002; Stroh et al., 2008) and understory and edge vegetation diversity and structure were simplified and homogenized (Stockton et al., 2005; Martin et al., 2010).

Table1. Characteristics of islands and refuges, and species richness in refuges and field-layer. S_T = total number of species recorded on the island. S_R = Number of species recorded in refuges (in parentheses number of species exclusively present in refuges). $\%_R$ = percent of total species recorded in refuges. S_{FL} = Number of species recorded in field-layer near refuges (in parentheses number of species exclusively present in the field-layer). $\%_{FL}$ = percent of total species (S_T) recorded in the field-layer near refuges.

Island	Deer	Island area (ha)	Refuge area sampled (m ²)	% island area sampled	S_T	S_R	$\%_R$	S_{FL}	$\%_{FL}$
Low	No	9.6	212	0.22	63	37 (7)	59	38 (13)	60
Lost	No	7.3	220	0.3	66	30 (5)	45	36 (6)	54
Haswell	Yes	13.3	322	0.24	67	34 (16)	51	26 (8)	39
West Limestone	Yes	16	270	0.17	59	40 (25)	68	23 (8)	39
East Limestone	Yes	41	220	0.05	107	50(22)	47	34 (6)	32

Vegetation survey

In June and July 2011, we sampled all refuges larger than 2m² in the two main habitats present on the islands: forest interior and forest edge vegetation along shorelines. On the two islands without deer we sampled 8 refuges in the forest interior and 10 in the edge habitat along the shoreline. On the three islands with deer we selected and sampled the vegetation on 34 large (>>2m²) rocky refuges (R) among which 10 were located in the forest interior and 24 along the shoreline. Each refuge was situated at least at 1.5 m above the forest floor and thus out of reach of Sitka black-tailed deer (Vila and Guibal, 2001). We observed no signs of deer presence (browsing, droppings) on the rocky refuges studied. We paired each refuge larger than 2m² on the islands studied with an adjacent associated field-layer plot (FL) of the same size and which was accessible to deer when they were present.

The mean area of the refuges we studied was 23.9m² and their median area was 21.7m², which is indicative of a relative uniformity in refuge area. On the islands without deer the total refuge-area we sampled was 432m² and on the islands with deer it was 812m².

We obtained an estimate of the total number of species present on each island by extensive surveys of the vegetation on each study island that complemented the information already gathered during the sampling of permanent vegetation plots between 1997 and 2011 (see Gaston et al., 2006 for details).

We estimated plant species composition in the plots at the peak of the flowering and fruiting season from mid June to mid July. We recorded the percentage of cover for each plant species. Cover percent was estimated with a resolution of 1%; species present but with cover less than 1% were arbitrarily assigned a cover of 0.1%. Plant species were identified with the help of Pojar and Mackinnon (1994) and Douglas et al. (2002). We attributed plant species to different groups based

on their overall characteristics (trees, shrubs, forbs ...) and their preference for the two habitats studied (forest interior and edge).

Data analyses

We defined plant species density at the plot scale as the number of species found per square meter, and total number of species recorded as the number of species known on each island. We used post hoc multiple comparisons Tukey HSD test to compare the four communities studied. We transformed the data by a $\log(y + 1)$ function since there were typically greater variances for greater means and there were several null values (Sokal and Rohlf, 1995) and performed all the statistical analyses within the R environment (R Development Core team 2010). We attributed each species to a response group based on their individual cover variation among habitats.

Results

Refuges represented less than 0.5% of the total area of the islands studied, but harbored between 45% and 68% of the plant species recorded on the islands (Table 1).

On islands without deer, we recorded a total of 46 species in the field-layer samples (FL) and 39 species in the adjacent refuges (R). On islands with deer we recorded 49 and 61 species respectively. Refuges of islands without deer host less species that grow exclusively on refuges than the ones of islands with deer (Table 1). In addition, the number of species present in the field-layer of islands without deer was higher than on islands with deer (Table 1).

On islands without deer, species density in the forest interior was similar in refuges (R) and in the adjacent field-layers (FL) and not significantly different from species densities observed in both forest interior treatments on islands with deer (Fig.2). However, on islands with deer species density in forest interior refuges was significantly higher than species density observed in the adjacent field-layer (Fig. 2).

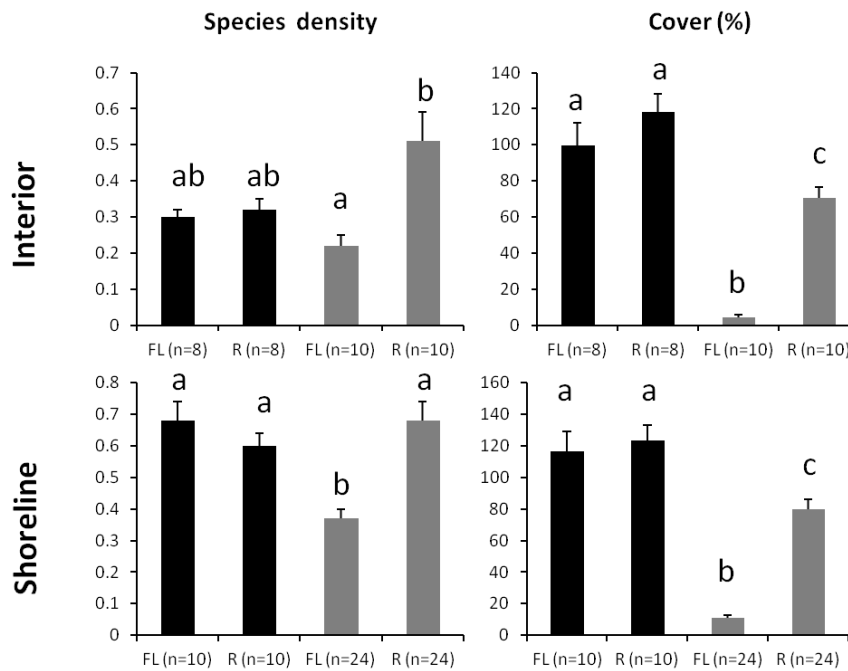


Figure 2. Species density and % cover in refuges (R) and field-layer (FL) plots on islands without (black bar) and with deer (gray bar) for forest interior and forest edge habitat along shoreline. Letters correspond to statistical differences tested by post-hoc Tukey HSD test.

On islands without deer, the total percentage cover of forest interior vegetation was significantly greater for both treatments than values observed on islands with deer, and vegetation cover was similar in the field-layer and in the refuges. On islands with deer, vegetation cover in the refuges (R) was dramatically and significantly greater than in the adjacent field-layer (FL) where vegetation cover was extremely low (Fig. 2).

In the forest-edge habitat along the shoreline, species density on islands without deer was similar in the two treatments. On islands with deer, species density in refuges (R) was similar to species densities observed on islands without deer, but was significantly lower in the adjacent field-layer (FL) (Fig. 2).

Differences in percentage cover of species among the four sampling categories are given for the set of 42 (out of 75) common species that occurred in more than 8 of the 104 plots sampled (Table 2). We used species variation in cover among sampling categories to identify 6 groups of plants on islands without and with deer (Table 2).

- Group 1 [$FL_{\text{deer}} < (FL_{\text{nodeer}}; R_{\text{nodeer}}; R_{\text{deer}})$] consisted of ten species that had significantly less cover in the field-layer of islands with deer than in the three other habitat.
- Group 2 [$(FL_{\text{nodeer}} \geq R_{\text{nodeer}}) > R_{\text{deer}} > FL_{\text{deer}}$] consisted of 13 species that had higher or equal cover in in the field-layer than in refuges of islands without deer but had greater cover in refuges than in the field-layer of islands with deer. Group 2' is a particular case for which species were not recorded on islands without deer.

- Group 3 $[(R_{\text{deer}} = R_{\text{nodeer}}) > (FL_{\text{nodeer}} = FL_{\text{deer}})]$ consisted of seven species that consistently had greater cover in refuges regardless of deer presence.
- Group 4 $[FL_{\text{nodeer}} > (R_{\text{nodeer}} = R_{\text{deer}} = FL_{\text{deer}})]$ consisted of six species that consistently had greater cover in the field-layer of islands without deer.
- Group 5 $[FL_{\text{deer}} > (FL_{\text{nodeer}} = R_{\text{nodeer}} = R_{\text{deer}})]$ consisted of one species that had greater cover in the field-layer of islands with deer.
- Group 6 $[FL_{\text{nodeer}} = R_{\text{nodeer}} = FL_{\text{deer}} = R_{\text{deer}}]$ consisted of five species that showed no significant differences in cover among sampling categories.

Table 2: Variation in species cover (in percent) between field-layer (FL) plots and adjacent refuges (R) on islands without deer (nodeer) and with deer (deer). Species were attributed to groups on the basis of their variation in cover among sampling categories and ordered according to growth form and habitat preference within each group. Letters correspond to statistical differences tested by post-hoc Tukey HSD test. Species groups: 1 = $[(NR_{\text{nodeer}}; R_{\text{nodeer}}; R_{\text{deer}}) > FL_{\text{deer}}]$; 2 = $[(FL_{\text{nodeer}} \geq R_{\text{nodeer}}) > R_{\text{deer}} > FL_{\text{deer}}]$; 3 = $[(R_{\text{deer}} = R_{\text{nodeer}}) > (NR_{\text{nodeer}} = NR_{\text{deer}})]$; 4 = $[FL_{\text{nodeer}} > (R_{\text{nodeer}} = R_{\text{deer}} = FL_{\text{deer}})]$; 5 = $[FL_{\text{deer}} > (FL_{\text{nodeer}} = R_{\text{nodeer}} = R_{\text{deer}})]$; 6 = $(FL_{\text{nodeer}} = R_{\text{nodeer}} = FL_{\text{deer}} = R_{\text{deer}})$. Group 2' is a particular case for which species were not recorded on islands without deer.

Species names	Growth from	Habitat	No deer		Deer		Group
			Field-layer (N=18)	Refuge (N=18)	Field-layer (N=32)	Refuge (N=32)	
Western Buttercup – <i>Ranunculus occidentalis</i> Nutt.	Forb	Shore	0.96 a	1.82 a	0 b	0.44 a	
Red Columbine – <i>Aquilegia formosa</i> Fisch.	Forb	Shore	1.25 b	0.19 ab	0.002 a	1.95 b	
Sword Fern – <i>Polystichum munitum</i> (Kaulf.) C. Presl	Fern	Both	5.06 a	2.69 a	0.03 b	4.33 a	
Black gooseberry – <i>Ribes lacustre</i> (Pers.) Poir.	Shrub	Interior	1.19 b	0 a	0 a	1.58 b	
Nootka Rose – <i>Rosa nutkana</i> C.Presl	Shrub	Shore	3 a	1.62 a	0 b	1.08 a	1
Kinnikinnick – <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	Shrub	Shore	1.87 b	7.12 a	0 c	1.23 b	
Common Snowberry – <i>Symphoricarpos albus</i> (L.) S.F.Blake	Shrub	Shore	0.75 a	1 a	0.03 b	1.62 a	
Red Huckleberry – <i>Vaccinium parvifolium</i> Sm. in Rees	Shrub	Both	1.88 a	2.76 a	0.42 b	5 a	
Salal – <i>Gaultheria shallon</i> Pursh	Shrub	Both	25 ab	41.75 a	0.48 c	21.7 b	
Pacific Crab Apple – <i>Malus fusca</i> (Raf.) C.K.Schneid.	Tree	Both	0.18 ab	0.32 ab	0.002 a	0.62 b	
Nootka Reedgrass – <i>Calamagrostis nutkaensis</i> (J.Presl) Steud.	Grass	Shore	4.69 a	6.89 a	0.04 c	1.67 b	
Black Lily – <i>Fritillaria camschatcensis</i> Ker Gawl.	Forb	Shore	2.06 a	2.44 a	0 c	0.30 b	
Coastal Strawberry – <i>Fragaria chiloensis</i> (L.) Duchesne	Forb	Shore	1.19 a	1.87 a	0 c	0.8 b	
Pacific Hemlock Parsley – <i>Conioselinum pacificum</i> J.M.Coult. & Rose	Forb	Shore	3.13 a	2.76 a	0.009 c	0.95 b	2
Cow-parsnip – <i>Heracleum lanatum</i> Michx.	Forb	Interior	1.69 b	0.56 a	0 c	0.91 a	

False-lily-of-the-valley – <i>Maianthemum dilatatum</i> A.Nelson & J.F.Macbr.	Forb	Both	19.76 a	15.07 a	0.009 c	1.72 b	
Salmonberry – <i>Rubus spectabilis</i> Pursh	Shrub	Interior	6.25 b	1.25 a	0 c	0.44 a	
Black Twinberry – <i>Lonicera involucrata</i> Banks ex Spreng.	Shrub	Both	5.75 a	5.63 a	0.002 c	1.15 b	
Western Redcedar – <i>Thuja plicata</i> Donn	Tree	Both	0.59 b	0.31 ab	0.03 a	2.6 c	
Arctic Rush – <i>Juncus arcticus</i> Willd.	Grass	Shore	0 a	0 a	0 a	0.14 b	
Douglas' Aster – <i>Aster subspicatus</i> Nees	Forb	Shore	0 a	0 a	0.09 a	0.44 b	2'
Fringecup – <i>Tellima grandiflora</i> (Pursh) Douglas ex Lindl.	Forb	Interior	0 a	0 a	0.002 a	0.62 b	
Red Elderberry – <i>Sambucus racemosa</i> L.	Shrub	Interior	0 a	0 a	0.003 a	1.29 b	
Red fescue – <i>Festuca rubra</i> L.	Grass	Both	3.26 ab	7.57 a	2.05 b	7.53 a	
Alaska saxifrage – <i>Saxifraga ferruginea</i> Graham	Forb	Shore	0.06 ab	0.21 a	0 b	0.04 ab	
Yarrow – <i>Achillea millefolium</i> L.	Forb	Shore	0.69 b	2.06 a	0.006 b	1.62 a	
Unalaska Paintbrush – <i>Castilleja unalaschcensis</i> Malte	Forb	Shore	0.07 b	0.57 a	0 b	0.50 a	3
Common Harebell – <i>Campanula rotundifolia</i> L.	Forb	Shore	0.57 ab	1.21 a	0.08 b	2.4 a	
Sea Plantain – <i>Plantago maritima</i> L.	Forb	Shore	0.12 ab	0.31 b	0.002 a	0.12 ab	
Villous Cinquefoil – <i>Potentilla villosa</i> Pall. ex Pursh	Forb	Shore	0.13 ab	0.32 b	0.002 a	0.25 ab	
Dune Grass – <i>Leymus mollis</i> (Trin.) Pilg.	Grass	Shore	4.94 b	0.62 a	0.88 a	0.41 a	
Fireweed – <i>Epilobium angustifolium</i> L.	Forb	Shore	3 a	2.07 a	0 b	0.23 b	
Western Rattlesnake-root – <i>Prenanthes alata</i> D.Dietr.	Forb	Both	1.19 b	0.75 ab	0.02 a	0.44 a	4
Giant Vetch – <i>Vicia gigantea</i> Hook.	Forb	Shore	2 b	0.19 a	0 a	0 a	
Yellow Monkeyflower – <i>Mimulus guttatus</i> DC.	Forb	Shore	0.59 a	0.19 ab	0.003 b	0.07 b	
Nootka lupin – <i>Lupinus nootkatensis</i> Donn ex Sims	Forb	Shore	0.88 b	0 a	0 a	0 a	
Bull Thistle – <i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Forb	Shore	0 a	0 a	0.45 b	0.01 a	5
Small-flowered Wood-rush – <i>Luzula parviflora</i> (Ehrh.) Desv.	Grass	Interior	0 a	0 a	0.08 a	0.16 a	
Little western bittercress – <i>Cardamine oligosperma</i> Nutt.	Forb	Interior	0.06 a	0 a	0.009 a	0.04 a	
False Azelea – <i>Menziesia ferruginea</i> Sm.	Shrub	Interior	0 a	0 a	0.006 a	0.18 a	6
Sitka Spruce – <i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière	Tree	Both	2.32 a	5.56 a	2.38 a	3.81 a	
Western Hemlock – <i>Tsuga heterophylla</i> Sarg.	Tree	Both	0.07 a	0.64 a	1.34 a	1.42 a	

Discussion

Refuge plant communities: protection from browsing or other factors?

One important point in comparing plant assemblages from refuges to those of the adjacent field-layer plots is to unambiguously tease apart the relative effects of protection from herbivores and of differences in growing conditions (more extreme temperature and drought, low level of nutrients). In our study, we used islands without deer as reference sites devoid of herbivores. Our results clearly indicate that the differences in plant communities between refuges and non-refuges on islands with

deer were overwhelmingly the result of deer presence. In the absence of deer, species density and percentage cover were comparable between refuges and adjacent field-layer plots in the two habitats (forest interior and edge).

Are refuges effective to maintain forest floor and forest edge vegetation?

Species density, cover and response groups

On islands without deer, species density was similar between refuges and field-layer plots. On the other hand, our study demonstrates that in presence of deer, species density was higher in refuges than on the adjacent forest floor. In the absence of deer, most plant species (25 out of 34 assessed) had similar cover in both field-layer and refuges plots, only three species had a higher percentage cover in refuges, while 6 were more abundant in the field-layer plots. In the presence of deer, cover was significantly higher in the refuges than in the adjacent field-layer plots in the two habitat types analyzed. On these islands 67% (28 of the 42 assessed) of the individual plant species had a higher cover on refuges than in the adjacent field-layer. As such, refuges seem to be efficient for maintaining a significant proportion of the plant species that occur in the field-layer in the absence of deer (species group 1 and 2 i.e. 23 species). Among these species, some are particularly important because they are characteristic of these coastal ecosystems (e.g. red cedar *Thuja plicata* Donn., Pacific crab apple *Malus fusca* (Raf.) C.K.Schneid., salal *Gaultheria shallon* Pursh., sword fern *Polystichum munitum* (Kaulf.) C. Presl, red columbine *Aquilegia formosa* Fisch.). For these species, rocky refuges appear to maintain local populations that would otherwise not exist.

One key question for the plants that live on refuges is their ability to reproduce. An earlier study on the reproductive success of the red columbine (*Aquilegia formosa* Fisch.) on these islands showed that the reproductive success (seed production) of plants living on refuges on islands with deer did not significantly differ from the plants in the field-layer on islands without deer (Vasquez et al. 2010). For most plant species (e.g. wildflowers) the individuals living on refuges are apparently able to fulfill their entire life cycle (pers. obs.). We further assessed this potential by showing that four of the main understory plants (two shrubs and two ferns) were able to reproduce even on smaller tree mound refuges and could thus serve as sources of propagules (Appendix 1). A more extensive study of plant reproduction on rocky habitat would be necessary to generalize this result.

Some of the 28 species that are more abundant in refuges than in field-layer plots are plants typical of rocky habitats (Group 3). These species are actually identified as such in the literature (Pojar & MacKinnon 1994, Douglas et al. 2002) (i.e. Alaska saxifrage *Saxifraga ferruginea* Graham., Yarrow *Achillea millefolium* L., Unalaska Paintbrush *Castilleja unalaschcensis* Malte., Common Harebell *Campanula rotundifolia* L., Red fescue *Festuca rubra* L., Sea Plantain *Plantago maritima* L. and Villous Cinquefoil

Potentilla villosa Pall. ex Pursh.). This is confirmed by our data from islands without deer where these species are also more abundant on rocky outcrops than in the field-layer (Group 3).

Only one species seems to benefit from the presence of deer: the introduced bull thistle *Cirsium vulgare* (Savi) Ten. (Group 5). This species is little consumed by deer (pers. obs.) and is most abundant in the field-layer of islands with deer. Similar positive effects of overabundant ungulate on introduced plant species have been documented elsewhere (Eschtruth and Battles, 2009; Knight et al., 2009).

Finally, five species (Group 6) have similar occurrence patterns in refuge and field-layer plots on islands with and without deer. However, three of these species (false azalea *Menziesia ferruginea* Sm., little western bittercress *Cardamine oligosperma* Nutt., small-flowered woodrush *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv.) are too scarce in our samples to allow firm conclusions. In the case of two regenerating trees (Sitka spruce *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière and western hemlock *Tsuga heterophylla* Sarg.), our results suggest that deer have no significant impact on their occurrence. However, previous studies have shown that when accessible to deer, young Sitka spruce and western hemlock can be severely browsed, which causes dramatic effects on their shape and delays their vertical growth (Vila et al. 2003a, b).

Similar to the two previous studies in forests experiencing wild ungulate herbivory (Carson et al., 2005; Comisky et al., 2005), our results suggest that the strong importance of refuges for the plant diversity of grasslands (Milchunas and Noy-Meir, 2002) can be extended to forest ecosystems.

Similarities and differences between refuge and native forest-floor plant communities

Our study demonstrates that refuges can maintain the presence of a large number of species severely affected by deer herbivory. However, how representative are these refuge communities of the field-layer communities that were present on islands prior to colonization by deer? In the two habitats studied (forest interior and forest edge along the shoreline) species density in refuges of islands with deer was statistically similar to species density in the field-layer community of islands without deer. Species density in forest interior refuges of islands with deer was even higher than what we observed in the field-layer of islands without deer. This somewhat puzzling result could be partly due to the relative stronger isolation of the islands without deer from the large main islands of the archipelago and to their overall smaller area. Both factors could explain an impoverished plant community (MacArthur and Wilson, 1967). Indeed, among the species we observed, 20 were restricted to islands with deer (the least isolated islands) with 12 of them growing preferentially in the forest interior. A previous paper on species-area relationship in Laskeek Bay (Gaston et al. 2006) did actually demonstrate species impoverishment on islands of less than 25ha, and also that many of the missing species were characteristic of the forest interior.

Despite this trend in species density, the total percentage cover on refuges of islands with deer was significantly less than cover values observed in the field-layer and refuges of islands without deer. The comparison of percentage cover values of individual plant species between refuges on islands with deer and field-layer on islands without deer indicated that while 10 species (Group1) had similar cover values in both situations, 14 species had less cover in refuges on islands with deer than in the reference field-layers on islands without deer (Group 2 and 4). For these 14 species, refuges are useful but not representative of the cover these plant species develop in the field-layer in the absence of deer.

The contrast is even more dramatic for the six species essentially restricted to field-layer plots on islands without deer (Group 4). For this group, consisting of five forbs and one grass species, refuges are unlikely to play a significant role and these species may become extirpated from the islands colonized by deer, that is, from the vast majority of the islands of Haida Gwaii.

The small area of refuges and their role in plant conservation

One of the questions posed by previous studies on refuges from deer herbivory was about their possible role in plant conservation especially with respect to their typically small area (Carson et al. 2005, Comisky et al. 2005). For Haida Gwaii, Gaston et al. (2006) argued that refuges should be considered as critical for plants conservation. In fact, with less than 0.5% of the area of the islands studied, they are home to about 50% of the plant species found on these islands. For several of the dominant shrubs (e.g. salmonberry *Rubus spectabilis* Pursh, black gooseberry *Ribes lacustre* (Pers.) Poir., Nootka Rose *Rosa nutkana* C.Presl), or some forbs (e.g. black lily *Fritillaria camschatcensis* Ker Gawl., coastal strawberry *Fragaria chiloensis* (L.) Duchesne) and graminoid (Arctic Rush *Juncus arcticus* Willd.) most individuals are found, on islands with deer, but restricted to refuges. The value of these refuges is enhanced further if we consider the number of rare species on these islands, several known only from a single station (Smith 2002).

Conclusion

Previous studies of refuges from deer herbivory (Carson et al. 2005, Comisky et al. 2005) have proposed to use them as a bioassay of overbrowsing. Refuges, because they are not exposed to the herbivore would then serve as references describing the understory plant communities prior to deer overabundance. In the absence of true non-refuge references these authors were unable to conclude about the validity of their proposition.

Our results, based on the comparison of sites with and without herbivores, suggest that refuges can indeed be considered as a valid bioassay if we take into account three limitations: (1) species with a

known affinity for rocky outcrops have to be excluded, (2) the relative cover of each species could differ and (3) some species that are not able to grow on rocky outcrops will be missing. Even though individual refuges may be small, they may not only be home to a significant proportion of the species present on an island, but they may also be abundant enough in forest landscapes to provide a better reference point than exclosures. The latter are necessarily limited in number, can be compromised by falling trees, and need decades of expensive monitoring. We therefore propose that forest managers and conservationists use refuges more often to evaluate impacts of deer overbrowsing and protect these habitats as valuable references or relics of understory communities in the absence of deer overabundance.

Acknowledgment

This is a publication from the Research Group on Introduced Species (RGIS-<http://rgis.cefe.cnrs.fr/>). S.C. benefited from a PhD grant from the French Ministry of Research and Education. Funding was also provided by the ANR —BAMBI (2010 BLAN 1718 01), the International Research Group (GDRI) Dynamics of Biodiversity and Life-History traits and the French Ecological Society (SFE). The Canadian Wildlife Service of Environment Canada and the Laskeek Bay Conservation Society (LBCS) provided logistical support. The Archipelago Joint Management Board provided the necessary permits to work in Gwaii Haanas. Special thanks to Lon, Malcolm Hyatt, Soizic Le-Saout, Thibault Verchère and Barb Rowsell our project coordinator, for help in the field. We also thank two anonymous referees for their helpful comments of previous versions of the manuscript.

Appendix 1

Refuges on treefall mounds: a source of propagules in intensively browsed landscape?

Previous studies on refuges did not evaluate the role they could play as sources of propagules and centers of plant dispersal in the event of natural or managed reduction in browsing pressure. This is especially significant as the lack of propagules has been recognized as an important limitation of ecosystem response to reductions in deer density (Tanentzap et al., 2012).

In temperate forests, windfalls provide canopy openings that play a critical role in species regeneration (Webb, 1999). The treefall mounds they generate provide habitat for a variety of plant species, but with growing conditions that are more extreme in temperature, water stress and nutrient levels (Beatty, 1984; Peterson et al., 1990). These mounds also provide refuges that protect plants from browsing, a benefit that can compensate for harsher growing conditions (Long et al., 1998; Krueger and Peterson, 2006).

We evaluate the potential of treefall mounds to act as sources of seedlings for the four most common understory plants growing on such refuges (two shrubs and two ferns) of the Pacific Northwest on Haida Gwaii (British Columbia).

Sampling protocol - We conducted our study on East Limestone Island, one of the three islands with deer previously studied (Fig. S1). We quantified the presence, abundance and distribution of seedlings in four species commonly found on treefall mounds: Red Huckleberry *Vaccinium parvifolium* Sm. in Rees, Salmonberry *Rubus spectabilis* Pursh, Sword fern *Polystichum munitum* and Lady fern *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. The two former species are endozoochorous shrubs and the two latter species are anemochorous ferns. We sampled all the treefall mounds colonized by at least one of these four species on the 41ha island. Around each treefall mound we counted the number of individuals found for each species in 20 one square meter plots distributed at 1m, 2m, 5m, 10m and 20m from the treefall mounds along four transects (North, South, East, and West). For each species we tested the change in abundance with distance by a post hoc multiple comparison Tukey HSD test.

Importance of treefall mounds as source of propagules - The seedling density of *Vaccinium parvifolium* Sm. in Rees remained high at all distance from the treefall mounds (Fig. S1). For *Athyrium filix-femina* (L.) Roth seedling density was high near the treefall mound but decreased dramatically with distance. For *Rubus spectabilis* Pursh and *Polystichum munitum* (Kaulf.) C. Presl the density of seedlings near the treefall mound was about half the amount observed for the two other species and decreased to about zero at 20m from the mound (Fig. S1).

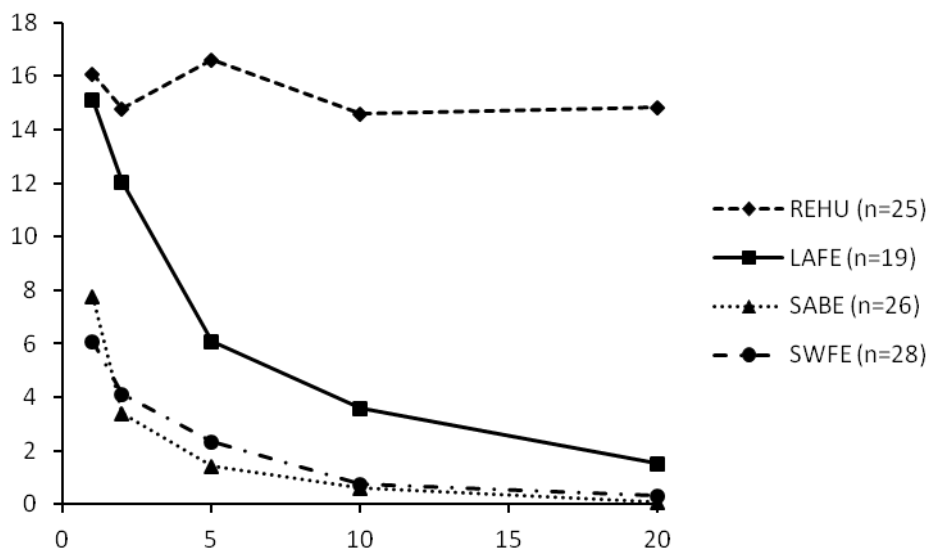


Figure S1. Average number of individuals found at different distances from treefall mounds. REHU: Red Huckleberry *Vaccinium parvifolium* Sm. in Rees, LAFE: Lady fern *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, SABA: Salmonberry *Rubus spectabilis* Pursh, SWFE: Sword fern *Polystichum munitum* (Kaulf.) C. Presl. n= the number of treefall mounds sample by species. Letters indicate statistical differences tested by a post hoc multiple comparison Tukey HSD test.

On the forest floor none of the studied species were able to reach reproductive maturity. The pattern observed in the two endozoochorous shrubs showed a remarkable contrast that we explain by their different ability to withstand browsing. *Rubus spectabilis* Pursh seedlings are very sensitive to browsing and usually unable to recover from it at the seedling stage. *Vaccinium parvifolium* Sm. in Rees, to the contrary, is remarkably resilient to intense and chronic browsing (Vila et al., 2004b) even at the seedling stage turning into stunted and intensively ramified non-reproducing individuals. This, together with its ability to be bird-dispersed, results, with time, in its homogeneous distribution across the forest floor, irrespective of the distance of the closest source of seeds. *Rubus spectabilis* Pursh and *Polystichum munitum* (Kaulf.) C. Presl, which are unable to survive repeated browsing on Haida Gwaii (Martin et al., 2010; present study on rocky refuges), will only be found close to the mounds where propagule rain is densest.

For these species, individuals growing on tree fall mounds or other refuges are the only, but real, possibility to maintain relict populations and sources of propagules in the event of a future reduction in browsing pressure. The initial distribution of plants in attempts to restore understories will thus result from the combined effects of spatial refuge distribution, of dispersal mode and ability to resist browsing of the understory plants able to grow on refuges.

References

- Alaback, P., Pojar, J., 1997. Vegetation from ridgetop to seashore. In: Schoonmaker, P.K., von Hagen, B., Wolf, E.C. (Eds.), *The Rainforests of Haida Gwaii*. Island Press, Washington DC.
- Beatty, S.W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65, 1406–1419.
- Cardinal, E., Martin, J.L., Cote, S.D., 2012. Large herbivore effects on songbirds in boreal forests: lessons from deer introduction on Anticosti Island. *Ecoscience* 19, 38–47.
- Carson, W.P., Banta, J.A., Royo, A.A., Kirschbaum, C., 2005. Plant communities growing on boulders in the Allegheny National Forest: Evidence for boulders as refugia from deer and as a bioassay of overbrowsing. *Nat. Areas J.* 25, 10–18.
- Caughley, G., 1981. Overpopulation. In: Jewell, P.A., Holt, S. (Eds.), *Problems in Management of Locally Abundant Wild Mammals*. Academic Press, New York.
- Chollet, S., Martin, J.L., 2012. Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi?. *Diversity and Distributions*. doi: 10.1111/ddi.12003.
- Comisky, L., Royo, A.A., Carson, W.P., 2005. Deer browsing creates rock refugia gardens on large boulders in the Allegheny National Forest, Pennsylvania. *Am. Midl. Nat.* 154, 201–206.
- Cote, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113–147.
- Crete, M., Daigle, C., 1999. Management of indigenous North American deer at the end of the 20th century in relation to large predators and primary production. *Acta Veterinaria Hungarica* 47, 1–16.

- de Chantal, M., Granstrom, A., 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. For. Ecol. Manage. 250, 3-8.
- Douglas, G.W., Straley, G.B., Meidinger, D.V., J., P., 1998. Illustrated Flora of British Columbia. B.C. Min. Environ., Lands and Parks, and B.C. Min. For., Victoria.
- Eschtruth, A.K., Battles, J.J., 2009. Acceleration of exotic plant invasion in a forested ecosystem by a generalist herbivore. Conservation Biology 23, 388-399.
- Flueck, W.T., 2010. Exotic deer in southern Latin America: what do we know about impacts on native deer and on ecosystems? Biological Invasions 12, 1909-1922.
- Fuller, R.J., Gill, R.M.A., 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. Forestry 74, 193-199.
- Gaston, A.J., Stockton, S.A., Smith, J.L., 2006. Species-area relationships and the impact of deer-browse in the complex phytogeography of the Haida Gwaii archipelago (Queen Charlotte Islands), British Columbia. Ecoscience 13, 511-522.
- Jensen, A.M., Götmark, F., Löf, M., 2012. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. For. Ecol. Manage. 266, 187-193.
- Knight, T.M., Dunn, J.L., Smith, L.A., Davis, J., Kalisz, S., 2009. Deer facilitate invasive plant success in a Pennsylvania forest understory. Nat. Areas J. 29, 110-116.
- Krueger, L.M., Peterson, C.J., 2006. Effects of white-tailed deer on *Tsuga canadensis* regeneration: Evidence of microsites as refugia from browsing. Am. Midl. Nat. 156, 353-362.
- Krueger, L.M., Peterson, C.J., 2009. Effects of woody debris and ferns on herb-layer vegetation and deer herbivory in a Pennsylvania forest blowdown. Ecoscience 16, 461-469.
- Long, Z.T., Carson, W.P., Peterson, C.J., 1998. Can disturbance create refugia from herbivores: an example with hemlock regeneration on treefall mounds. Journal of the Torrey Botanical Society 125, 165-168.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Martin, J.L., Baltzinger, C., 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 32, 1254-1264.
- Martin, J.L., Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J., 2010. Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. Biological Invasions 12, 353-371.
- McCabe, T.R., McCabe, R.E., 1997. Recounting whitetails past. In: McShea, W.J., Underwood, H.B., Rappole, J.H. (Eds.), The Science of Overabundance: Deer Ecology and Population Management. Smithsonian Inst. Press., Washington DC, pp. 11-26
- McShea, W.J., Underwood, H.B., Rappole, J.H., 1997. The science of overabundance: Deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Milchunas, D.G., Noy-Meir, I., 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. Oikos 99, 113-130.
- Miller, S.G., Bratton, S.P., Hadidan, J., 1992. Impacts of white-tailed deer on endangered and threatened vascular plants. Nat. Areas J. 12, 67-75.
- Peterson, C.J., Carson, W.P., McCarthy, B.C., Pickett, S.T.A., 1990. Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. Oikos, 58, 39-46.

- Pojar, J., MacKinnon, A., 1994. Plants of Coastal British Columbia; Including Washington, Oregon and Alaska. Lone Pine, Vancouver.
- Rebollo, S., Milchunas, D.G., Noy-Meir, I., Chapman, P.L., 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98, 53-64.
- Rooney, T.P., 1997. Escaping herbivory: refuge effects on the morphology and shoot demography of the clonal forest herb *Maianthemum canadense*. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124, 280-285.
- Rooney, T.P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74, 201-208.
- Rooney, T.P., Dress, W.J., 1997. Species loss over sixty-six years in the ground-layer vegetation of Heart's Content, an old-growth forest in Pennsylvania USA. *Nat. Areas J.* 17, 297-305.
- Rooney, T.P., Waller, D.M., 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 181, 165-176.
- Russell, F.L., Zippin, D.B., Fowler, N.L., 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: A review. *Am. Midl. Nat.* 146, 1-26.
- Shitzer, D., Noy-Meir, I., Milchunas, D.G., 2008. The role of geologic grazing refuges in structuring Mediterranean grassland plant communities. *Plant Ecology* 198, 135-147.
- Smith, J.L., 2002. Rare plants on East Limestone island: a four-year update. *Laskeek Bay Research* 12, 22-24.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.* W.H. Freeman and Company, New York.
- Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J., Martin, J.L., 2005. A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation* 126, 118-128.
- Stroh, N., Baltzinger, C., Martin, J.L., 2008. Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for recovery? *For. Ecol. Manage.* 255, 3973-3979.
- Takatsuki, S., 2009. Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation* 142, 1922-1929.
- Tanentzap, A.J., Kirby, K.J., Goldberg, E., 2012. Slow responses of ecosystems to reductions in deer (Cervidae) populations and strategies for achieving recovery. *For. Ecol. Manage.* 264, 159-168.
- Vazquez, D.P., Gresser, J., Martin, J.L., 2010. Introduced deer and the pollination and reproduction of an animal-pollinated herb. *Botany-Botanique* 88, 110-118.
- Vila, B., Guibal, F., 2001. Assessing browsing influence in forest understory using dendrochronology on Haida Gwaii archipelago (British Columbia, Canada). *Dendrochronologia* 19, 139-151.
- Vila, B., Guibal, F., Torre, F., Martin, J.L., 2004a. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. *Journal of Biogeography* 31, 987-995.
- Vila, B., Torre, F., Guibal, F., Martin, J.L., 2003a. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. *For. Ecol. Manage.* 180, 413-424.
- Vila, B., Torre, F., Guibal, F., Martin, J.L., 2004b. Can we reconstruct browsing history and how far back? Lessons from *Vaccinium parvifolium* Smith in Rees. *For. Ecol. Manage.* 201, 171-185.
- Vila, B., Torre, F., Martin, J.L., Guibal, F., 2003b. Response of young *Tsuga heterophylla* to deer browsing: developing tools to assess deer impact on forest dynamics. *Trees-Structure and Function* 17, 547-553.

- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I., Ghani, A., 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71, 587-614.
- Webb, S. L., 1999. Disturbance by wind in temperate-zone forests, in: Walker, L.R., (Ed.), *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam, New York, pp. 187-222.

Annexe 3 : Cerfs sans prédateurs et intégrité écologique des forêts : la situation va-t-elle de mal en pis ?

Simon Chollet, Carita Bergman, Anthony J. Gaston et Jean-Louis Martin

Soumis à Animal Conservation

Deer without predators and the ecological integrity of forests: going from bad to worse

Simon Chollet^{1,2}, Carita Bergman³, Anthony J. Gaston⁴, Jean-Louis Martin^{1*}

¹ CEFE/CNRS-UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex, France

Phone: 33 4 67 61 32 69, Fax: 33 4 67 61 33 36 - simon.chollet@cefe.cnrs.fr,

jean-louis.martin@cefe.cnrs.fr

² University Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5, France

³ Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site, Box 37, Queen Charlotte, Haida Gwaii, BC V0T 1S0, Canada - carita.bergman@pc.gc.ca

⁴ Environment Canada, National Wildlife Research Centre, Raven Road, Carleton University, Ottawa K1A 0H3, Canada - Tony.Gaston@ec.gc.ca

* Corresponding author: Jean-Louis.martin@cefe.cnrs.fr

Running title: Prolonged deer over-abundance and biodiversity

Abstract

Because of reductions in large carnivores, overabundant deer are a major cause of biodiversity loss in temperate and boreal forests worldwide. Direct impacts on vegetation are well understood, and numerous indirect effects are increasingly documented. Long-term trends that follow initial impact are less understood for lack of standardized data over long periods of time (several decades). To examine long-term trends in vegetation cover and songbird abundance in a context of high browsing pressure, we re-surveyed vegetation and songbirds on 45 islands in Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site (Haida Gwaii, British Columbia, Canada) 20 years after an initial survey conducted in 1989 when impacts of uncontrolled deer had already occurred for at least 50 years. Based on the 1989 analysis of vegetation we classified islands in two groups: “low impact,” in which vegetation was only moderately affected by deer in 1989, and “high impact,” in which vegetation was strongly affected in 1989. In 1989 low impact islands had a richer and more abundant understory forest bird community than high impact islands. They were the most isolated from sources of deer colonization, in keeping with the hypothesis that deer cause songbird population collapse. The 2008-2009 survey revealed that severe impacts were now occurring on the more isolated islands initially less affected, and that songbird abundance and vegetation cover had continued to decline on islands that were already heavily affected by deer 20 years before. Long term

impacts of expanding deer populations in parts of North America and Europe may have been underestimated and could lead, eventually, to severe depletion of understory vegetation and songbirds at continent-wide scales. This should be considered when assessing the cost and benefits of the presence of large carnivores.

Keywords: deer overabundance, temperate and boreal forest birds, understory birds, cascading effect, ecological integrity, hunting

1. Introduction

In the mid 20th century Aldo Leopold voiced the first alarm about the ecological threat posed by growing deer populations (Leopold 1933; Leopold, Sows & Spencer 1947). Deer populations have continued to grow ever since. The factors involved are manifold and include the extirpation of large predators (Breitenmoser, 1998; Crête, 1999) and changes in silvicultural, agricultural and game management practices (Kuiters et al., 1996; Waller and Alverson, 1997).

Today, the direct effects of expanding deer populations have been well documented worldwide (Stewart & Burrows 1989; Fuller & Gill 2001; Côté et al. 2004; Takatsuki 2009; Flueck 2009). ranging from modifications in the functioning of individual plants to the functioning of ecosystems (Russell, Zippin & Fowler 2001; Skarpe & Hester 2008), including impacts on rare plant species (Miller, Bratton & Hadidan 1992; Rooney & Dress 1997), forest regeneration and structure (Alverson, Waller & Solheim 1988; Horsley, Stout & deCalesta. 2003), understory volume and diversity (Stockton et al. 2005; Wiegmann & Waller 2006) and nutrient cycling (Hobbs 1996, 2006). In addition to direct modification of primary production, growing evidence suggests that overabundant deer also induce indirect effects on animal communities (Côté et al. 2004; Martin et al. 2010), including small mammals (McShea 2000; Moser & Witmer 2000), invertebrates (Miyashita, Takada & Shimazaki 2004; Allombert, Stockton & Martin. 2005b) and songbirds (deCalesta 1994; McShea & Rappole 2000; Allombert, Gaston & Martin 2005a; Martin, Arcese & Sheerder 2011).

The long term consequences of deer overabundance on forest ecosystems have been less studied. In the case of birds, 17 studies have been done in temperate or boreal forests from Pennsylvania (Casey & Hein 1983; deCalesta 1994), Massachusetts (DeGraaf, Healy & Brooks 1991), Virginia (McShea & Rappole 2000), Wyoming (Berger et al. 2001; Anderson 2007), Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands, Allombert et al. 2005a), Gulf Islands (British Columbia, Martin et al. 2011), Anticosti Island (Quebec, Cardinal, Martin & Côté 2012), England (Perrins & Overall 2001; Gill & Fuller 2007; Holt, Fuller & Dolman 2010, 2011), Norway (Mathisen & Skarpe 2011, Mathisen et al. 2012) and Japan (Hino 2000, 2006). These studies use quite different situation to demonstrate the impact of deer overabundance: enclosure and enclosure experiment, areas with various cervids densities and island with and without

deer. The deer species involved included white-tailed [*Odocoileus virginianus*], black-tailed [*Odocoileus hemionus*], moose [*Alces alces*], roe [*Capreolus capreolus*], Sika [*Cervus nippon*] and muntjac [*Muntiacus reevesi*]). Despite these differences the results are consistent: after several decades of browsing by overabundant the abundance of understory songbirds declined. The two major causes proposed to account for changes in bird communities were declines in food availability and loss of nesting sites (Fuller 2001). Increased predation risk (Martin & Joron 2003) and habitat modification by trampling (Gill & Fuller 2007; Wieren & Bakker 2008) have also been documented. Two recent papers have suggest that the decline of bird species due to deer overabundance is not a local problem but could act at the country (Newson et al. 2012) or continent (Chollet & Martin 2012) scale.

What remains undocumented is whether avian communities continue to change long after the initial phase of severe impoverishment has occurred. Because most of the studies are based on a single post-deer survey period, it is difficult to know if species sensitive to deer continue to decline or rather reach a new equilibrium. In the present study, we ask whether vegetation and songbird populations continue to change decades after initial impacts of deer overabundance have occurred or whether they reach a new equilibrium.

To address this question, we studied changes in vegetation and songbird communities resident in Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site on the remote island archipelago of Haida Gwaii. Deer were initially absent from these islands and were introduced at the end of the 19th century. On the southern islands, where this study took place, uncontrolled deer populations have been present for at least 80-years (Golumbia et al. 2008).

2. Methods

2.1 Study area

The Haida Gwaii archipelago (formerly Queen Charlotte Islands) comprises 350 islands and islets situated between 50 and 130 km off the north coast of British Columbia (Pojar 2008). There are two large islands, Graham in the north and Moresby in the south. The southern half of Moresby Island became Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site (Gwaii Haanas) in 1993, cooperatively managed by the Haida Nation and the Government of Canada (Parks Canada). Part of its mandate is to improve or maintain “ecological integrity” of the lands it encompasses.

The climate is cool temperate, oceanic, humid-perhumid (Pojar 2008). The mean annual precipitation on the east coast is 1400mm (Sandspit station, Environment Canada). At low elevation, the landscape of the archipelago is dominated by closed coniferous forests of Western hemlock *Tsuga heterophylla*, Western redcedar *Thuja plicata*, and Sitka spruce *Picea sitchensis* (Pojar et al. 1980).

As is the case on many remote islands, native biodiversity on Haida Gwaii is impoverished when compared to the mainland (McTaggart Cowan 1989); since the late 18th century Europeans have introduced about 170 plant species and 10 species of mammals to Haida Gwaii (Golumbia et al. 2008). The black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) is the most widespread of these introduced vertebrates. There were no ungulates present on the archipelago except for a small localized and relict population of caribou that became extinct at about the time of deer introduction (Golumbia et al. 2008). Deer colonized most islands in the archipelago and quickly reached high densities in the absence of significant predators (~20 deer/km² on average, Martin & Baltzinger 2002), severely affecting tree and shrub regeneration (Vila & Guibal 2001; Martin & Baltzinger 2002; Stroh et al. 2008) and simplifying understory vegetation structure and diversity (Stockton et al. 2005) as well as dramatically impoverishing understory insect and songbird communities (Allombert et al. 2005a & b).

Although island size and isolation influence the local vegetation (e.g. Sitka spruce is dominant on the smaller islands, western hemlock on the larger islands), the different studies that analyzed variation of vegetation (Martin, Gaston and Hitier 1995, Stockton et al. 2005) or the links between island area, isolation, vegetation and songbirds on the islands of the study area (Allombert et al. 2005, Gaston, Stockton and Smith 2006, Martin et al. 2010) suggest that, in the absence of deer, the effects of size and isolation do not affect the overall ecology of the study islands or their suitability to songbirds. They identified the presence or absence of black-tailed deer as the overriding force currently shaping plant and animal communities in these forests (Martin et al. 2010).

2.2. Data on forest birds and vegetation

We surveyed vegetation and songbirds during the songbird breeding period (from mid-May to mid-June) on forty-five islands distributed along a 60 km north-south axis along the east side of Haida Gwaii between 1989 and 1993 (time period T1) and again in 2008 and 2009 (period T2) (Table1). Islands varied in size from 1 to 400 ha and deer were or had, at some time, been present on all of them. Dates of the first colonization by deer on these islands varied between less than 20 years and more than 60 years at T1 (Vila et al. 2004), but records of deer as far back as 1946 at the southern tip of the archipelago (Golumbia et al. 2008) suggest that deer have been present for 50 years or more on all of the most accessible islands. These islands vary in terms of isolation from the main islands that served as source of deer colonization. We defined “isolation” as the distance of a given island to the closest island larger than 500ha.

Measures of alpha diversity and forest songbird abundance were derived from 20-min point-counts with fixed 50m radii, following the methods of Martin, Gaston & Hitier (1995) in the initial study of this avifauna. All of our censuses were carried out in mature forests below 150 m asl. On the

smallest islands the area of forest is necessarily small and census points had to be close to the forest edge. We minimized any bias from this effect by ensuring that all point-counts were made at a similar distance from the shore, irrespective of island size. The distance to the forest edge rarely exceeded 150 m and was never below 50 m. To ensure that there was no overlap between observations, we left at least 200 m between adjacent points. Hence, the number of counts possible on an island was limited by the island's area. On each island, plots were distributed so as to be uniformly distributed over the area considered. Point-counts were performed exclusively in the morning before 11 a.m. under uniform weather conditions (absence of steady rain and of strong wind) during the breeding period (mid-May to mid-June). Drizzle or light breezes were tolerated as they did not have any noticeable effect on bird activity in the forest interior. There was no systematic variation in survey conditions associated with island area or island isolation. The location of each point count was recorded on topographic maps and later incorporated into a Geographic Information System when the technology became available. This information was used to locate the new counts as close as possible from the initial census plot.

Table 1. Name, area and isolation (from an island > 500ha) of the 45 islands studied.

Island name	Area (ha)	Isolation (m)
Agglomerate	20.5	2550
Bischof	6	1500
Bischof East	12	1650
Bischof North	40	500
Bischof West	2	1550
Bolkus	60.5	1200
Bolkus Islet 1	2.1	2350
Bolkus Islet 2	3.1	2150
Bolkus Islet 3	2	2100
Boulder	5.6	150
de la Beche	27	550
East Copper	30.9	3750
Faraday-small	1.5	850
Flowerpot	2.1	550
George	42	3150
Harriet	3	150
Hotspring	21	600
Hotspring Islet 1	2	500
Hotspring Islet 2	1	550
Hotspring Islet 3	1.5	500
House	44	800
House-small	1	800
Hutton	10	1000

Island Bay 1	3.5	200
Island Bay 2	1.2	600
Island Bay 3	7.5	150
Island Bay 4	1.2	150
Island Bay 5	2.2	250
Island Bay 6	3	300
Island Bay 7	3	150
Island Bay 8	2.5	200
Long	17	50
Marco	20	150
Marco-small	1	150
Murchison	425	1900
Murchison-small	10	1900
Rock Islet	1.7	1350
Sea Pigeon	4.2	150
Sivart	8.4	550
Skincuttle	8.3	2250
Swan Large	14	550
Swan North	6	400
Swan Small	1.5	150
Tar south	6	2500
Titul	7.2	250

For all point-counts, we recorded all species heard or seen as well as the number of individuals identified per species within 50m from the center of the plot (~0.8ha around the observer). The 50m radius was used in the estimation of bird abundance to reduce observer errors and biases that are known to increase with distance from the point-count center (Bibby, Burgess & Hill 1992). Species that occurred outside the 50 m radius were noted separately as supplementary species. Each point-count was sampled only once within each sampling period (T1 and T2). Bird point-counts of 20 min were divided into four parts of 5 min. In 20 min point-counts, it is difficult for the observer to assess if birds heard minutes apart represent one or several individuals. This difficulty is reduced in 5 min subsamples (Bibby, Burgess & Hill 1992). To estimate local abundance for a given bird species we selected the highest number of different individuals identified in a single 5 min subsamples. These 5 min sub-samples verify the absence of significant biases in bird detectability. Gonzalo-Turpin et al. (2008) found that 50m radius 20 min point-counts were resistant to sampling artifacts and detectability biases in contrast to shorter point-counts.

For each point we recorded a standardized description of the vegetation structure and cover within the 50 m radius. We estimated the vegetation structure (% cover at 0-0.25, 0.25-0.50, 0.50-1, 1-2, 2-4, 4-8, 8-16, 16-32, >32 m); the proportion of the ground covered by herbaceous vegetation, moss,

dead wood and bare soil and the proportion covered by understory plant species with more than 1% cover. Estimates of cover percentage were made using standard spot-charts (Mueller-Dombois and Ellenberg 1974). The charts provide patterns of black patches corresponding to patch covers of 1%, 5%, 10%, 20% etc. up to 90% respectively. We summed percentage cover of all understory species, including regenerating trees, to obtain a variable that represented understory vegetation density and compared its variation between the two periods, excluding plots that underwent major structural change (e.g. through windfall) with respect to their initial condition.

2.3. Data analysis

Defining island categories – Vegetation studies of these islands in relationship to their history of deer presence (Stockton et al. 2005, Chollet et al. Annexe 2) have shown that understory vegetation cover is typically lower than 25%, on islands with a long browsing history (> to 50 years), ranges between 35 to 60% on islands that have had deer present for less than 20 years and exceeds 75% on islands without deer (or in areas from which deer were excluded on larger islands (our unpubl. data)). According to our objective to study the response of bird communities after the initial decline due to deer overabundance, we grouped islands reflecting relative deer impact at the onset of the study. Based on the evidence of vegetation studies and to be conservative, we classified islands in two groups: islands with >20% cover of understory vegetation at T1 were considered to be moderately or not affected by deer (“low impact”, 23 islands), whereas we considered those with <20% cover as heavily affected (“high impact”, 22 islands).

Assessing deer densities - On islands where deer were present, deer censuses between 1996 and 2000 and deer cull programs on medium-sized islands (Daufresne and Martin 1997, Sharpe et al. 2008) yielded density estimates that were all approximately 30 deer/km². On smaller islands estimates based on deer pellets counts ranged from 21 to 37 deer/km² and did not seem to depend on time since deer colonization (Stockton et al. 2005).

Defining bird guilds - We excluded raptors (4 species) and corvids (2 species) from all analyses. We also excluded pine siskin (*Carduelis pinus*) and red crossbill (*Loxia curvirostra*) from abundance analysis because they occur in flocks which prevent proper abundance estimates with the point-count census method (Bibby, Burgess & Hill 1992). Finally, we excluded rarely encountered species that were recorded less than five times across all surveys [dark-eyed junco (*Junco hyemalis*), red-breasted nuthatch (*Sitta canadensis*), tree swallow (*Tachycineta bicolor*), Wilson’s warbler (*Wilsonia pusilla*)].

We defined bird guilds by classifying bird species in relation to their dependence on understory vegetation for foraging and/or nesting, following Allombert et al. (2005b). For this we used the literature especially as it applied to British Columbia and the Pacific Northwest (Godfrey, 1986; Poole

and Gill, 2002), and our own observations. A score between zero (no use of understory vegetation) and three (exclusive use of understory vegetation) was assigned for both nesting and foraging. The two scores were given equal weight and summed to yield an overall score of bird species dependence on understory vegetation. Birds were split into two groups: species with a strong dependence on understory vegetation (score of 2 to 4), species with a low or no dependence on understory vegetation (score of 0 or 1; Table 2).

Table 2. Species dependence on understory vegetation (after Allombert et al. 2005a). We consider species with scores of 2 or more as dependent on understory vegetation and species with scores of 1 or 0 as not depending on understory vegetation.

Species name	Foraging	Nesting	Dependence score
Rufous hummingbird <i>Selasphorus rufus</i>	3	1	4
Orange-crowned warbler <i>Vermivora celata</i>	2	2	4
Winter wren <i>Troglodytes troglodytes</i>	2	1	3
Fox sparrow <i>Passerella iliaca</i>	1	2	3
Song sparrow <i>Melospiza melodia</i>	1	2	3
Swainson's thrush <i>Catharus ustulatus</i>	1	2	3
Hermit thrush <i>Catharus guttatus</i>	1	1	2
Varied thrush <i>Ixoreus naevius</i>	1	1	2
Golden-crowned kinglet <i>Regulus satrapa</i>	1	0	1
Pacific Slope flycatcher <i>Empidonax difficilis</i>	0	1	1
Brown creeper <i>Certhia americana</i>	0	0	0
Chestnut-backed chickadee <i>Parus rufescens</i>	0	0	0
Hairy woodpecker <i>Picoides villosus</i>	0	0	0
Red-breasted sapsucker <i>Sphyrapicus ruber</i>	0	0	0
Townsend's warbler <i>Dendroica townsendi</i>	0	0	0

We used two variables to study changes in the bird community: species alpha diversity, measured as the total number of songbird species detected during a point count, species abundance, defined as the highest number of vocalizing individuals recorded in a 5-min period within 50m of the observer (~0.8ha). We transformed bird total abundance and species richness data by a $\log(y + 1)$ function since there were typically greater variances for greater means and there were several null values (Sokal & Rohlf, 1995).

For all islands, we analyzed two variables at the plot scale: transformed bird total abundance and species richness, using a linear mixed model procedure (Pinheiro et al. 2011), with Maximum Likelihood estimation method. "Time period" was used as a class explanatory variable (fixed effect with two levels: T1 and T2). To integrate possible variations coming from inter-islands differences, islands were used as a random explanatory variable (random effect). Bird abundance and species richness were analyzed for each group of species relative to its dependence on understory

vegetation. For all statistical procedures we used R software version 2.12 (R Development Core Team, 2011).

3. Results

One hundred and seven point-count stations were surveyed at T1 and 98 at T2, distributed among 45 islands, with a time interval between samples of approximately twenty years (minimum 17 years, maximum 20 years).

3.1. Bird communities at T1 with respect to islands size, isolation and vegetation cover

Species alpha diversity and abundance of birds that depend on the understory decreased with vegetation cover and isolation (Table 3). At T1 we observe no significant effect of island area on this guild. Thus the more isolated and the more densely vegetated the island was the richer and more abundant the birds recorded in a census-plot.

Table 3. Linear Mixed Models among bird community parameters at T1 (species alpha diversity, abundance) and plot characteristics (vegetation cover, island isolation and size). “Island” is included in model as a random effect and is not tested. (*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	Variable	t-value	P-value
Understory dependent			
Species alpha diversity	Vegetation	3.686	0.001***
	Isolation	3.677	0.001***
	Area	-0.248	0.804
Abundance	Vegetation	3.557	0.001***
	Isolation	3.573	0.001***
	Area	-0.867	0.39
Understory independent			
Species alpha diversity	Vegetation	-5.357	0.0000***
	Isolation	-0.479	0.634
	Area	1.749	0.086 (*)
Abundance	Vegetation	-5.394	0.0000***
	Isolation	-0.006	0.994
	Area	1.442	0.156

For species with low dependence on understory vegetation, we observed a negative relationship between vegetation cover and species alpha diversity and abundance (Table 3). Thus these species tended to be relatively more diverse and abundant in census plots on the islands with the least vegetation cover.

3.2. Changes in vegetation cover and bird communities between T1 and T2

Changes in vegetation cover - Mean vegetation cover was significantly lower at T2 than at T1, both on low impact and high impact islands (Table 4) suggesting a loss of vegetation covers whatever the initial condition at T1.

Changes in bird communities on low impact islands – The abundance of understorey-dependent species at the scale of the census plot was significantly lower at T2 than it had been at T1 (Table 4). Species alpha diversity and abundance of low dependence species were higher at T2 than at T1.

Changes in bird communities on high impact islands – On high impact islands the abundance of understorey-dependent species was also significantly lower at the end of the 20 year period, although alpha diversity was not (Table 4). For low-dependence species, alpha diversity was significantly lower at T2 than at T1 but abundance was unchanged.

Table 4. Variation in mean vegetation cover, bird species alpha diversity and bird abundance (with their standard deviation) between time period one (T1) and time period 2 (T2). Significance of differences between T1 (1989) and T2 (2009) were tested by Linear Mixed Models with “Island” as a random factor (not tested). Arrows indicate direction of change (increase, decrease or none). * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001.

	Low impact islands					High impact islands				
	T1	T2	Change	t-value	p-value	T1	T2	Change	t-value	p-value
Vegetation cover	70.2 (4.61)	41.7 (6.87)	↘	5.11	0.001**	16.36 (3.88)	4.48 (2.59)	↘	3.87	0.006*
Understory dependent birds										
Species alpha diversity	2.87 (0.2)	2.59 (0.24)	-	1.29	0.201	2.31 (0.17)	1.98 (0.14)	-	1.31	0.197
Abundance	3.61 (0.27)	3.02 (0.34)	↘	2.05	0.041*	2.98 (0.24)	2.35 (0.16)	↘	1.88	0.05 *
Understory independent birds										
Species alpha diversity	2.15 (0.19)	3.05 (0.25)	↗	-3.04	0.004*	3.37 (0.15)	2.88 (0.17)	↘	2.22	0.029*
Abundance	2.79 (0.27)	4.59 (0.44)	↗	-3.39	0.001**	4.23 (0.21)	4.43 (0.31)	-	0.15	0.881

4. Discussion

Our comparison of vegetation cover and bird communities over twenty years, starting at a point in time when deer were already well established on Haida Gwaii, suggests a continuous decline in understory vegetation and in songbirds that depend on it, further aggravating the severe effects of deer on vegetation and songbirds that had been already observed at the outset of the study.

At T1, islands with low deer impact supported bird communities characterized by high abundances of bird species that depend on understory. In contrast, bird communities on the islands most affected by deer were dominated by species that did not depend on the understory.

Two factors are likely to explain the existence of islands with initial low or high impact. The islands with the least affected vegetation were more isolated from the larger islands (>500 ha) likely to serve as source of deer colonization. Delays in colonization related to isolation of small islands have been documented by Vila et al. (2004), the link between delayed colonization and denser vegetation cover was clearly demonstrated by Stockton et al. (2005) and the cascade of indirect negative effects linking deer colonization history, vegetation cover and the abundance of songbirds that depend on the understory was documented by Allombert et al. (2005). The results of our study are consistent with earlier findings. In addition, they indicate that the study islands, despite the presence of deer for more than 50 years on some islands at T1, had not reached equilibrium. During the 20 year interval between our sampling periods the cover of understory vegetation declined on nine of the 23 low impact islands, as did alpha diversity and abundance understory. These nine islands were the least isolated in this island category. The most remote islands in this category did not show a drastic reduction in understory cover, nor a modification in their songbird communities.

Island area could also play a role in explaining differences among islands. Islands with the lowest impact were all small. Consequently, their deer populations were more likely to be subject to stochastic events such as local extinctions. The more isolated an island, the more likely it is that there would be a period without deer before recolonization takes place, allowing for some vegetation recovery. However, our results suggest that mitigating effect of isolation and island area on the level of deer impact on plant and bird communities is only temporary.

Even more sobering was the decline we observed in understory songbirds on the 22 islands that were already severely impoverished at the beginning of the study. At T1 these islands already exhibited a small percentage cover of understory vegetation and a much reduced understory bird fauna.

Our evidence suggests that, as a protected area struggling with management of introduced species, Gwaii Haanas faces a major challenge that threatens its long term ecological integrity (AMB 2007). This challenge is especially acute as evidence suggests that, even on islands most severely affected by browsing, deer seem able to sustain abundant populations (Martin & Baltzinger 2002).

More generally, our results demonstrate that, in the absence of other population control mechanisms (predators, extreme weather events) deer populations continue to increase their impact even where they already led to the strong reduction of understory vegetation and of understory-associated bird species.

In a context of expanding deer populations in parts of North America and Europe our results could have continent-wide implications and should be considered carefully when it comes to the management of biodiversity, especially in forest reserves and protected areas (Underwood & Porter 1997; Porter & Underwood 1999) where hunting is prohibited and where key predators of deer are missing.

Acknowledgements

This work is part of the Research Group on Introduced Species (RGIS – <http://rigis.cefe.cnrs.fr/>). Funding for field work was provided by the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Environment Canada and Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site. We wish to thank K. Heise, D. Burles, S. Smith, A. Lawrence, J. Whitney, S. Blangy, R. Duffy, P. Dymont and J. Morin for their assistance in the field. The Archipelago Joint Management Board provided the necessary permits to work in Gwaii Haanas.

References

- Allombert, S., Gaston, A. J. & Martin, J.L. (2005a). A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* **126**: 1–13.
- Allombert, S., Stockton, S. A. & Martin, J.L. (2005b). A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology* **19**: 1917-1929.
- Alverson, W. S., Waller, D. M. & Solheim, S. L. (1988). Forests too deer: edge effects in northern wisconsin. *Conservation Biology* **2**: 348-358.
- Anderson, E. M. (2007). Changes in bird communities and willow habitats associated with fed elk. *Wilson Journal of Ornithology* **119**: 400-409.
- Archipelago Management Board (AMB) (2007). Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site: 2007 State of the Protected Area Report. Skidegate, BC: Gwaii Haanas archive.
- Berger, J., Stacey, P. B., Bellis, L. & Johnson, M. P. (2001). A mammalian predator–prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian Neotropical migrants. *Ecological Applications* **11**: 947-960.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D. & Hill, D.A. (1992). *Bird Census Techniques*. Academic Press Limited, London.
- Casey, D. & Hein, D. (1983). Effects of heavy browsing on a bird community in deciduous forest. *The Journal of Wildlife Management* **47**: 829-836.
- Cardinal, E., Martin, J.L. & Côté, S. (2012). Abundant deer populations affect songbird communities in boreal forests. *Ecoscience* **19**: 38-47.

- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J., Dussault, C. & Waller, D. M. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 113-147.
- Daufresne T. and Martin J.-L. 1997. Changes in vegetation structure and diversity in relation to the presence of a large herbivore: the impact of introduced black-tailed deer on old growth forests in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). *Laskeek Research* **7**: 2-26.
- deCalesta, D. S. (1994). Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *The Journal of Wildlife Management* **58**: 711-718.
- DeGraaf, R.M., Healy, W.M. & Brooks, R.T. (1991). Effects of thinning and deer browsing on breeding birds in New England oak woodlands. *Forest Ecology and Management* **41**: 179–191.
- Flueck, W. T. (2009). Exotic deer in southern Latin America: what do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions* **12**: 1909-1922.
- Fuller, R. (2001). Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry* **74**: 289 -298.
- Fuller, R., Gill & R. M.A. (2001). Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* **74**: 193 -199.
- Gaston, A.J., Stockton, S.A. & Smith, J.L. (2006). Species-area relationships and the impact of deer-browse in the complex phytogeography of the Haida Gwaii archipelago (Queen Charlotte Islands), British Columbia. *Ecoscience* **13**: 511-522.
- Gaston A.J., Sharpe S.T., Stockton S.A., Golumbia T.E., Martin J.-L. (2008). Reduction in deer numbers on Reef and SGang Gwaay: progress, results, and vegetation changes. In: *Lessons from the Islands: introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Proceedings from the Research Group on Introduced Species 2002 Symposium*, Queen Charlotte City, Queen Charlotte Islands, British Columbia, (Gaston A.J., Golumbia T.E., Martin J.-L. & Sharpe S.T. Eds.). Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Ottawa, pp. 103-116.
- Gill, R.M.A. & Fuller, R.J. (2007). The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis* **149**: 119-127.
- Golumbia T.E., Bland, L., Morre, K. & Bartier, P. (2008). History and current status of introduced species on Haida Gwaii. In *Lessons from the islands: introduced species and what they tell us about how ecosystems work. Proceedings from the Research Group on Introduced Species 2002 Symposium*: 8–31. Gaston, A.J., Golumbia, T.E., Martin, J.L. & Sharpe, S.T. (Eds). Ottawa: Canadian Wildlife Service, Environment Canada.
- Gonzalo-Turpin H., Sirami C., Broton L., Gonzalo L. & Martin J-L. (2008). Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology* **79**: 159–169.
- Hino, T. (2000). Bird community and vegetation structure in a forest with a high density of Sika Deer. *Japanese Journal of Ornithology* **48**: 197–204.
- Hino, T., 2006. The impact of herbivory by deer on forest bird communities in Japan. *Acta Zoologica Sinica* **52**: 684–686.
- Hobbs, N.T. (1996). Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management* **60**: 695-713.

- Hobbs, N.T. (2006). Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*: 261–288. Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P. & Pastor, J. (Eds). Cambridge: Cambridge University Press.
- Holt, C.A., Fuller, R.J. & Dolman, P.M. (2010). Experimental evidence that deer browsing reduces habitat suitability for breeding Common Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 152: 335-346.
- Holt, C.A., Fuller, R.J. & Dolman, P.M. (2011). Breeding and post-breeding responses of woodland birds to modification of habitat structure by deer. *Biological Conservation* 144: 2151-2162.
- Horsley, S.B., Stout, S.L. & deCalesta, D. S. (2003). White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications* 13: 98-118.
- Leopold, A., 1933. *Game Management*. New York: Scribner's.
- Leopold, A., Sows, L.K. & Spencer, D.L. (1947). A survey of overpopulated deer range in the United States. *The Journal of Wildlife Management* 11: 162-177.
- Martin, J.L. & Baltzinger, C. (2002). Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1254-1264.
- Martin, J.L., and Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. In *Proceedings of the Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account*, Victoria, B.C. Edited by G. Wiggins. Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, B.C. Ministry of Forests, Victoria, B.C. pp. 69–89.
- Martin, J.L., Gaston, A.J. & Hitier, S. (1995). The Effect of Island Size and Isolation on Old Growth Forest Habitat and Bird Diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands, Canada). *Oikos* 72: 115-131.
- Martin, J.L. & Joron, M. (2003). Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. *Oikos* 102: 641-653.
- Martin, J.L., Stockton, S.A., Allombert, S. & Gaston, A.J. (2010). Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biological Invasions* 12: 353-371.
- Martin, T.G., Arcese, P. & Scheerder N. (2011). Browsing down our natural heritage: Deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. *Biological Conservation* 144: 459-469.
- McShea, W.J. (2000). The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. *Ecology* 81: 228-238.
- McShea, W.J. & Rappole, J.H. (2000). Managing the Abundance and Diversity of Breeding Bird Populations through Manipulation of Deer Populations. *Conservation Biology* 14: 1161-1170.
- McTaggart-Cowan, I. (1989). Birds and mammals on the Queen Charlotte Islands. In *The outer shores*: 175–186. Scudder, G.G.E. & Gessler, N. (Eds). Skidegate, B.C.: Queen Charlotte Islands Museum Press.
- Miller, S.G., Bratton, S.P. & Hadidan, J. (1992). Impacts of white-tailed deer on endangered and threatened vascular plants. *Natural Areas Journal* 12: 67–75.
- Miyashita, T., Takada, M. & Shimazaki, A. (2004). Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. *Ecoscience* 11: 74-79.

- Moser, B.W. & Witmer G.W. (2000). The effects of elk and cattle foraging on the vegetation, birds, and small mammals of the Bridge Creek Wildlife Area, Oregon. *International Biodeterioration & Biodegradation* 45: 151-157.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
- Perrins, C. & Overall, R., 2001. Effect of increasing numbers of deer on bird populations in Wytham Woods, central England. *Forestry* 74: 299 -309.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & the R Development Core Team (2011). nlme: Linear and nonlinear mixed effects models.
- Pojar, J., Lewis, T., Roemer, H. & Wilford, D.J. (1980). Relationship between introduced black-tailed deer and the plant life in the Queen Charlotte Islands. Ministry of Forests, Smithers, British Columbia, Canada.
- Pojar, J. (2008). An introduction to the plant ecology of Haida Gwaii. In *Lessons from the islands: introduced species and what they tell us about how ecosystems work*. Proceedings from the Research Group on Introduced Species 2002 Symposium: 3–7. Gaston, A.J., Golumbia, T.E., Martin, J.L. & Sharpe, S.T. (Eds). Ottawa: Canadian Wildlife Service, Environment Canada.
- Porter, W.F. & Underwood, H.B. (1999). Of elephants and blind men: deer management in the U.S. national parks. *Ecological Applications* 9: 3-9.
- Rooney, T.P. & Dress, W.J. (1997). Species loss over sixty-six years in the ground layer of Heart's Content, an old growth forest in Pennsylvania. *Natural Areas Journal* 17: 297–305.
- Russell, F.L., Zippin, D.B. & Fowler, N.L. (2001). Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: a review. *American Midland Naturalist* 146: 1-26.
- Skarpe, C. & Hester, A.J. (2008). Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. in *The Ecology of Browsing and Grazing*: 217-261. Gordon, I.J. & Prins, H.H.T. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995). *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. New York: W.H. Freeman and Company.
- Stewart, G. & Burrows, L. (1989). The impact of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* on regeneration in the coastal forests of Stewart Island, New Zealand. *Biological Conservation* 49: 275-293.
- Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J. & Martin, J.L. (2005). A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation* 126: 118-128.
- Stroh, N., Baltzinger, C. & Martin, J.L. (2008). Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management* 255: 3973-3979.
- Takatsuki, S., 2009. Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation* 142: 1922-1929.
- Underwood, H.B. & Porter, W.F. (1997). Reconsidering paradigms of overpopulation in ungulates: white-tailed deer at Saragota National Historical Park. In *The science of overabundance*: 185-198. McShea, W.J., Underwood, H.B. & Rappole, J.H. (Eds)., Washington and London: Smithsonian Institution Press.

- Vila, B. & Guibal F. (2001). Assessing browsing influence in forest understory using dendrochronology on Haida Gwaii archipelago (British Columbia, Canada). *Dendrochronologia* 19: 139-151.
- Vila, B., Torre, F., Guibal, F. & Martin, J.L. (2004). Can we reconstruct browsing history and how far back? Lessons from *Vaccinium parvifolium* Smith in Rees. *Forest Ecology and Management* 201: 171-185.
- Wiegmann, S.M. & Waller, D.M. (2006). Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species. *Biological Conservation* 129: 109-123.
- Wieren, S.E. & Bakker, J.P. (2008). The impact of browsing and grazing herbivores on biodiversity. In *The Ecology of Browsing and Grazing*: 263-292. Gordon, I.J. & Prins, H.H.T. (Eds). Berlin, Heidelberg: Springer.

**Annexe 4 : Déclin des oiseaux forestiers nord-américain : faut-il accusé
Bambi ?**

Simon Chollet et Jean-Louis Martin

Diversity and Distributions, <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12003>

Declining woodland birds in North America: should we blame Bambi?

Simon Chollet^{1,2*}, Jean-Louis Martin¹

¹ CEFE/CNRS-UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex, France

² University Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5, France

*corresponding author Simon Chollet: simon.chollet@cefe.cnrs.fr

Running head: Increasing deer abundance and declining songbirds

Abstract

Aim We evaluate the possible link between increasing deer populations and declines in woodland birds.

Location North American continent.

Methods We used a group of 73 forest bird species that had been tested for their sensitivity to the impact of overabundant deer on forest understory. We used Breeding Bird Survey data to assess population trends for these 73 songbird species between 1966 and 2009, a period of marked continent-wide increases in white-tailed (*Odocoileus virginianus*) and mule or black-tailed (*Odocoileus hemionus*) deer.

Results We show a continent-wide link between increase in deer populations and declines in forest songbird species dependent on understory for nesting and/or foraging.

Main conclusions Increasing deer populations may actually play an important and underestimated role in the decline of North American songbirds.

Keywords: overabundance, ungulate, songbirds, trophic cascades, understory

At the turn of the 20th century North American deer populations, particularly in the East, were reduced to relict populations that totalled less than 300 000 individuals. Their steady recovery started in the 1930s, was well under way by the middle of the 20th century, and today deer abundance is estimated to reach 30 million individuals (Côté et al. 2004). The causes of this change in deer populations are multiple. They include the eradication of predators, favourable hunting regulations, increased edge habitat as a result of forest fragmentation, land use changes with access to rich forage in fields and, more recently, climate change. As a result of this continent-wide increase, deer populations now reach historic heights in many places (McCabe & McCabe 1997, Côté et al.

2004) and can be considered both a conservation success and a conservation concern because of negative effects on understory vegetation, forest regeneration and public safety and health (Côté et al. 2004).

Aldo Leopold and colleagues (1947) warned early about the threats expanding deer herds posed to forest “health”, and recent local studies have demonstrated cascades of negative effects triggered by high deer populations on plants and animals (Côté et al. 2004, Martin et al. 2010). The impact on North-American forest understory had already become so prevalent at the end of the 20th century that Diamond (1992) wondered about the need to “cull deer to save nature”. Many local studies (deCalesta 1994, McShea & Rappole 2000, Allombert et al. 2005, Gill & Fuller 2007, Martin et al. 2010, Martin et al. 2011, Cardinal et al. 2012) and a recent data-based modelling exercise (Newson et al. 2011) have demonstrated links between expanding deer populations and declines of numerous understory-dependent songbirds. These results led authors (Allombert et al. 2005, Martin et al. 2011) to suggest that continent-scale increases in deer populations should have continent-wide negative effects on forest-birds that depend, for feeding or nesting, on habitat features affected by deer such as understory vegetation and abundance of deciduous trees.

Here we show for the first time a continent-wide link between increased deer populations and declines in understory-dependent forest songbirds. We anticipate our essay will stimulate increased attention to potential continent-wide ecological consequences of increasing deer populations and ultimately to the indirect consequences of human-induced depletion of large carnivores.

Seven local North American studies on deer and songbirds (Appendix S1 and S2) have analyzed how 73 forest song-birds responded to deer. These studies were conducted in boreal, temperate, and deciduous forests severely subjected to browsing by overabundant introduced or native deer (Appendix S2). In these studies deer negatively affected 37 song-bird species, of which 33 (89%) could be identified a priori as potentially deer-sensitive (i.e., they depend on the understory for feeding and nesting). Among the remaining 36 species that are not, a priori, deer-sensitive, 29 were unaffected by the presence of deer and 7 increased in response to deer.

We used Breeding Bird Survey (Sauer et al. 2011) data to assess population trends for these 73 songbird species between 1966 and 2009, a period of marked continent-wide increases in white-tailed (*Odocoileus virginianus*) and mule or black-tailed (*Odocoileus hemionus*) deer (Côté et al. 2004). Of the 73 species, 29 declined at the continent scale during this period. Of those, 19 (65 %) had been identified as deer-sensitive by the local studies (see Appendix S1 for details).

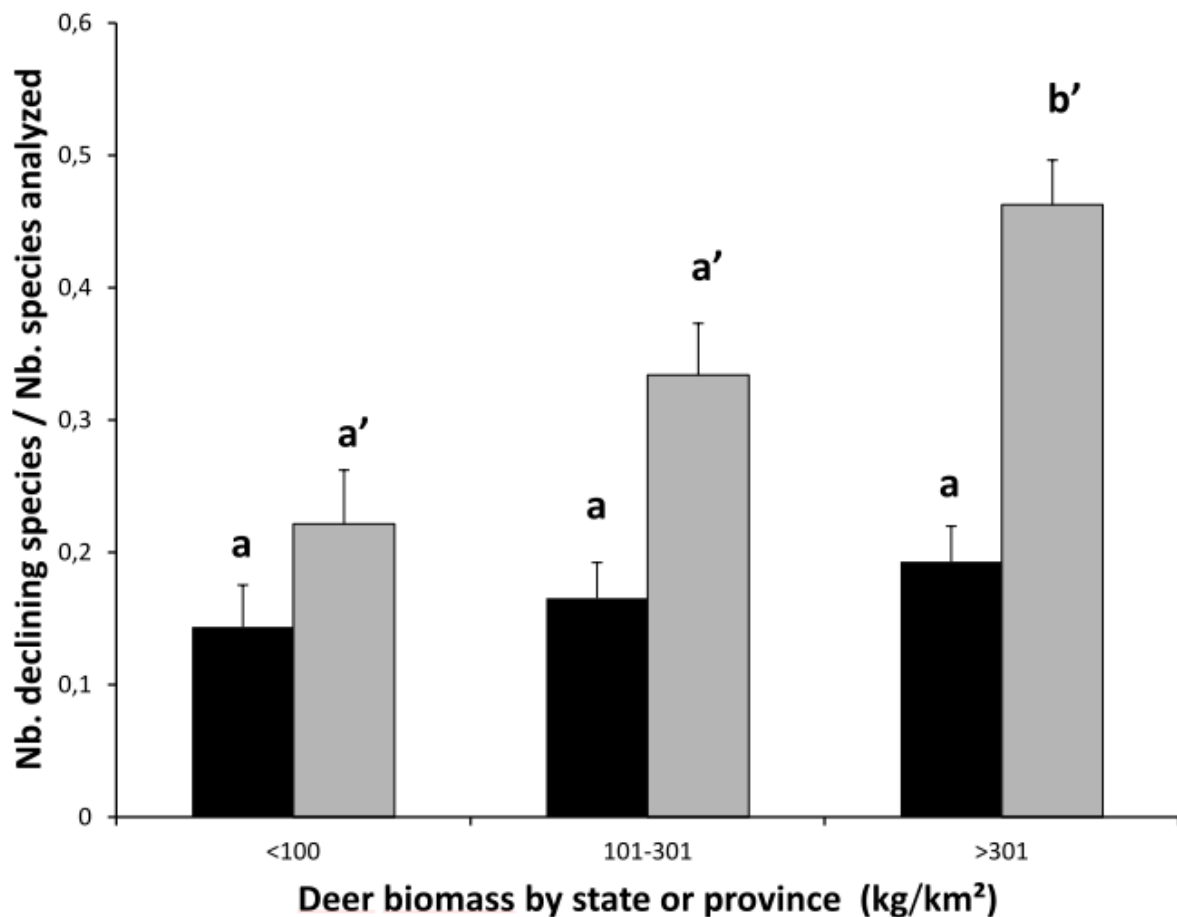
We quantified recent spatial variation in deer abundance with an index of deer biomass/km² calculated at the scale of each of the 63 North American states and provinces (Crête 1999). The index varied from fewer than 100 to more than 300kg/km². We retained 49 states and provinces (77%) in which local population trends could be estimated for at least 11 deer-sensitive songbirds. We analyzed how the proportion of declining species in the deer-sensitive and not-deer-sensitive categories varied with deer biomass/km². In the not-deer-sensitive category, the proportion of declining species did not vary significantly across deer biomass categories and ranged between 15 and 19%. In the deer-sensitive category, the proportion of declining species always exceeded 20% and significantly increased to 46% with increasing deer biomass (Fig.1). The 17 states or provinces with highest biomass were in the eastern United States. Those with the lowest biomass were in the North and West, areas where deer live with their predators, gray wolves (*Canis lupus*) and/or cougar (*Felis concolor*) (Crête 1999). Among the 17 states with the highest deer biomass (>301 kg/km²), the proportion of deer-sensitive songbirds that declined exceeded 35% in all but two (Michigan & Mississippi). Overall, the proportion of deer-sensitive species that declined was highest in Alabama (67%; 10 out of its 15 deer-sensitive species declined) and lowest in Utah (0%; 12 deer-sensitive species analyzed).

Our results indicate that bird species for which local studies have shown an impact of deer decline more strongly in states where deer populations are higher. On the other hand, bird species that were not previously found to be deer-sensitive did not show any trend correlated with ungulate density. In the absence of predators, hunting is recognized as an important factor controlling deer populations (Côté et al. 2004). However, for various reasons the number of hunters is declining in the northern hemisphere, and we suspect that this trend will continue with the propagation of chronic wasting disease (CWD). In consequence, deer populations will continue to increase in North America and Europe in the years to come.

Of the 310 forest-breeding species in the US, 22% are declining. Over the past 40 years declines occurred mainly in eastern forests (<http://www.stateofthebirds.org/2009/>). Here we have shown that deer herd expansion could be an important player in this decline. Our essay is based on correlation between deer abundance and the decline of forest-birds since the 1960s. We are aware of the limits of this simple approach, particularly because it does not include the other factors generally recognized as related to bird population declines, such as fragmentation of breeding habitat, anthropogenic habitat change, resource use, and invasive species (Robbins et al. 1989, Robinson et al. 1995). In addition, in our study many of the deer-sensitive species are neotropical migrants that are also exposed to the destruction of their wintering habitats (Robbins et al. 1989, Terborgh 1989). However, the contrast in response of our two a-priori established species groups

(sensitive or not to deer) is striking enough to suggest a role of deer in continent- scale song-bird distributions and to encourage further attention to the question. Deer alone may not threaten any species with extinction but could locally be the straw breaking the camel's back for many songbird populations when acting in concert with other stresses. With respect to species diversity in forest bird communities, another concern is the extent to which deer have already caused continent-wide shifts in forest-bird community structures through a reduction in the prevalence of understory species.

Fig. 1. Ratio of number of bird species declining and number of species analyzed in 49 North American States or Provinces for deer-sensitive (grey) and non-sensitive (black) species in relation to deer biomass (<100 kg/km²: 11 states, 101-301 kg/km²: 21 states, >301 kg/km²: 17 states). We tested differences with a post-hoc Tukey HSD test. Different letters refer to statistically significant differences (P<0.05). The error bars correspond to standard error.



Acknowledgments This work is part of the RGIS project (<http://rgis.cefe.cnrs.fr/>). S.C. benefited from a PhD grant from the French Ministry of Research and Education. The manuscript benefited from the insights of Daniel Simberloff, Tony Gaston, Peter Blancher, and 2 anonymous reviewers. We thank the BBS staff and the volunteers who made it possible to have access to information on songbird trends in North America.

References

- Allombert, S., Gaston A.J. & Martin, J-L. (2005) A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation*, **126**, 1-13.
- Cardinal E., Martin J.L & Côté S. (2012) Large herbivore effects on songbirds in boreal forests: lessons from deer introduction on Anticosti Island. *Ecoscience*, **19**, 38-47.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J-P., Dussault, C. & D.M. Waller (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 113-147.
- Crête, M (1999) The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation ecosystems. *Ecology Letters*, **2**, 223-227.
- deCalesta, D. S. (1994) Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management*, **58**, 711-718.
- Gill, R.M.A. & Fuller R.J. (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis*, **149**, 119-127.
- Leopold, A., Sows, L.K. & Spencer D.L. (1947) A survey of over-populated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management*, **11**, 162-177.
- Martin, J-L., Stockton, S.A., Allombert, S. & Gaston, A.J. (2010) Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biological Invasions*, **12**, 353-371.
- Martin, T.G., Arcese, P. & Scheerder N. (2011) Browsing down our natural heritage: Deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. *Biological Conservation*, **144**, 459-469.
- McCabe, T.R. & McCabe R.E. (1997) Recounting whitetails past. *The Science of Overabundance: Deer Ecology and Population Management* (ed. by W.J. McShea, H.B. Underwood and J.H. Rappole. pp 11-26. Washington, DC: Smithsonian. Inst. Press.
- McShea, W.J. & J.H. Rappole. (2000) Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. *Conservation Biology*, **14**, 1161-1170.
- Newson, S.E., Johnston, A., Renwick, A.R., Baillie, S.R. & Fuller R.J. (2012) Modeling large-scale relationships between changes in woodland deer and bird populations. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 278-286.
- Robbins, C. S., Sauer, J.R., Greenberg, R.S. & Droege S. (1989) Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **86**, 7658-7662.

- Robinson, S. K., Thompson III, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R. & Faaborg, J. (1995) Regional Forest Fragmentation and the Nesting Success of Migratory Birds. *Science*, **267**, 1987-1990.
- Sauer, J.R., Hines, J.E., Fallon, J.E., Pardieck, K.L., Ziolkowski, D.J., & Link W.A. (2011) The North American Breeding Bird Survey, Results and Analysis 1966 - 2009. Version 3.23.2011 USGS Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD.
- Terborgh, T. (1989) *Where have all the birds gone? Essays on the biology and conservation of birds that migrate to the American tropics*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Supporting Information Table of the bird species used in the analyses (Appendix S1) and context information (Appendix S2) on the seven local studies is available online. The authors are solely responsible for the content and functionality of these materials. Queries (other than absence of the material) should be directed to the corresponding author.

Biosketches

Simon Chollet is PhD student at the CEFE (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive) in Montpellier, France. His research focuses on the impacts of overabundant ungulates on plants and bird communities.

Jean-Louis Martin is senior scientist at CNRS and his base at CEFE. His research focuses on how species and communities adjust to change, in particular change induced by humans (species introduction, land-use abandonment or intensification) and the lessons for conservation. He is a founder of RGIS (<http://rgis.cefe.cnrs.fr>) a research consortium that has worked for over fifteen years on the ecological consequences of the current increase in deer populations. Most of the work by RGIS takes place on Haida Gwaii in British Columbia, Canada.

Author Contributions: S.C. compiled the data and performed the analysis. Both authors contributed equally to initial design and ideas and to writing of the paper.

Annexe 5 : Restaurer les réseaux trophiques modifiés par le sur-abrutissement : leçons pour les forêts tempérées

Simon Chollet, Sophie Padié, Steeve Stockton, Sylvain Allombert, Anthony J. Gaston et Jean-Louis Martin

En préparation

Restoring food webs depleted by excessive browsing: lessons for temperate-forest

Simon Chollet^{1,2*}, Sophie Padié^{1,2}, Steeve Stockton³, Sylvain Allombert¹, Anthony J. Gaston⁴,
Jean-Louis Martin¹

¹ CEFE/CNRS-UMR 5175, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex, France

² University Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 5, France

³ Department of Biology, University of Ottawa, Ottawa, ON K1N 6N5, Canada

⁴ National Wildlife Research Centre, Environment Canada, Carleton University, Raven Road, Ottawa K1A 0H3, Canada

* Corresponding author: simon.chollet@cefe.cnrs.fr

Keywords: trophic cascades, cervids, overabundance, top-down control, plant and bird community, temperate forest

Introduction

Who controls food webs?

For over 80 years the relative importance of top-down or bottom-up control of food-webs has been a recurring debate in ecology (Chapin et al. 2002). In the assessment of the function of herbivory in ecosystem dynamics, the bottom-up hypothesis stipulates that plant abundance and diversity result from the combined effects of local abiotic factors and from the ability of plants to produce defense/tolerance mechanisms preventing their consumption by herbivores (Huston 1979; Polis 1999). Conversely, the top-down hypothesis stipulates that it is the top-down control exerted by carnivores on herbivores that mitigates the pressure herbivores are able to put on plant populations (Hairston et al. 1960; Pace et al. 1999).

Even if the debate is ongoing, evidence has accumulated that herbivores can dramatically affect the dynamics, structure and composition of plant communities (Huntly 1991, Hester et al. 2006 (in Danell et al. book) despite the defenses plants have put in place, this especially in the case of large mammalian herbivores in the absence of their predators (e.g. Martin et al. 2010). In presence of predation risk the abundance and diversity of the vegetation exposed to these large herbivores results from the interplay between their selective foraging (Augustine and McNaughton 1998), their behavioral adjustments to the existence and level of predation risk, and the avoidance/tolerance

mechanism of plants (Milchunas et al. 1988, Milchunas and Noy-Meir 2002). Thus, under the top-down hypothesis plant defenses would only be effective in presence of top-down control on the herbivore, and the absence of such control should result in over-browsing.

Consequences of deer overabundance on food webs

In temperate and boreal ecosystems, Cervids (family Cervidae, call after deer) have strongly increased during the 20th century (Fuller & Gill 2001, Côté et al. 2004, Takatsuki 2009). In North America for example, white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) populations were very low at the end of the nineteenth century, and wildlife managers were concerned by the future of the species (Woolf & Roseberry 1998). Measures of protection (buck hunting only) in addition to the eradication of predators and changes in land uses favorable to ungulates (forest clear-cutting, shifts in farming practices) allowed deer recovery to historical population levels in the sixties (McCabe & McCabe 1984). Since, deer populations have continued to increase, resulting in densities way above historical levels (McCabe and McCabe 1997, Crête and Daigle 1999).

Aldo Leopold was among the first to point out that the large scale eradication of predators could result in an increase in deer populations such that it would become detrimental to plant communities (Leopold 1943, Leopold et al. 1947). Since that first call, evidences of negative impacts of overabundant (*sensu* Caughley 1981) deer populations on forest ecosystems are growing worldwide (see recent reviews in North America: Côté et al. 2004; Japan: Takatsuki 2009; Europe: Gill and Fuller 2001; South America: Flueck 2009; New Zealand: Coomes et al. 2003). Tree regeneration is reduced or prevented (e.g. Anderson and Loucks 1979), cover of understory shrubs and forbs dramatically depleted (e.g. Webster et al. 2005) leading to profound changes in understory plant communities (e.g. Stockton et al. 2005) and to their biotic homogenization (Rooney et al. 2004, Rooney 2009). Overabundant ungulates also directly or indirectly modify nutrient cycling and soil properties (e.g. Wardle et al. 2001). These changes trigger cascading effects on insects (e.g. Allombert et al. 2005a), small mammals (e.g. Bush et al. 2012) and birds (e.g. deCalesta 1994, Martin et al. 2010, Newson et al. 2012, Chollet and Martin 2012).

Restoring food webs in severely browsed forest ecosystems

In several parts of the world attempts have been made to restore over-browsed forest understories through long term reductions in browsing pressure. To re-instate some level of top-down control on overabundant deer these attempts relied on the restoration of predator populations (Ripple & Bechta 2012) or on an increase in hunting pressure (Hothorn and Muller, 2010). However, few studies have actually studied the reversibility of the modifications triggered by deer overabundance (but see Virtanen et al. 2002, Tanentzap et al. 2009, 2011, Royo et al. 2010, Wright et al. 2012) or

analyzed the broader lessons that can be drawn from such restoration efforts for our understanding of the dynamics of forest ecosystems.

Such restoration attempts face several serious challenges. First, through their impact on understory plant populations, ungulates will reduce plant reproduction (e.g. Allison 1990) and can extirpate locally some species (e.g. McGraw et al. 2005). The resulting modification of the propagule rain can limit the potential of the vegetation to respond to a reduction in browsing intensity.

Second, some studies suggested that modifications of forest ecosystems by large herbivores could lead to alternative stable states (ASS) that limit the resilience of these systems when herbivore pressure is reduced (Stromayer & Warren 1997, Augustine et al. 1998, Tanentzap et al. 2012). Such herbivore driven dramatic shifts towards ASS (Scheffer et al. 2001) have been proposed to explain changes in forest succession pathways (Kramer et al. 2003), the formation of recalcitrant understories (Royo & Carson 2006) and the response of wildflower to grazing (Augustine et al. 2003). In addition, food webs affected by top-down modifications have been identified as particularly sensitive to dramatic shifts (e.g. Carsini et al. 2009) which, as shown by experimental and observational studies, hinder restoration efforts (see Suding et al. 2004 for a review).

We used the unique opportunity offered by the deliberate introduction, at the end of the 19th century, of Sitka black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) to the Haida Gwaii islands (British-Columbia, Canada) to experimentally study the response of the vegetation and songbirds to a severe reduction in deer densities. After black-tailed deer, native to similar forests on the adjacent mainland, were introduced to the archipelago, from which predators were missing, they colonized all but a few islands. Unconstrained by predators or abiotic factors (e.g. cold winter), they reached high population density (from 13 to >30 deer/km², Martin & Baltzinger 2002). Over the years they affected tree regeneration (Martin & Baltzinger 2002, Stroh et al. 2008), modified understory vegetation structure and diversity (Stockton et al. 2005, Chollet et al. in press) and depleted insect and bird communities (Allombert et al. 2005a & b, Martin et al. 2010, Chollet et al. in prep).

We used the unique combination of having side by side islands with a long history of severe browsing and reference islands that had never been colonized by deer to launch an experiment that involved the severe culling of deer on two medium sized islands to compare, during a 13 year study, the changes in the plant and bird communities with those observed on two control islands (without hunting) and to those of the reference communities present on the small islands never colonized by deer. We used the theoretical considerations mentioned above and the results of our long term study of the deer – forest interactions on these islands (e.g. Martin et al. 2010) to test the following predictions: (1) Under the top-down hypothesis we predicted a positive response of the understory plant and bird communities. On the islands on which we culled deer, we expected species cover or abundance and species density (α diversity) to increase with time and to stay similar or to decline on

the control islands; (2) to observe, over the course of the study, a shift from increasing homogenisation of the understory vegetation to increasing spatial heterogeneity (β diversity) in understory vegetation structure and songbirds; (3) We predicted that this shift would be influenced by the legacy left by deer impact on the vegetation at the moment of the cull. This included expectations of a faster and more effective response of plants able to sustain browsing, or to get established despite of browsing, or of plants able to maintain a seed bank. (5) We anticipated that, on the treated islands, refuges from browsing would locally boost the rain of propagules for the plants that grow on them and trigger, in their vicinity, a faster response of the vegetation to reduced browsing intensity. For the songbird community we predicted (6) that the temporal and spatial heterogeneity of the recovery of the understory vegetation would determine the temporal and spatial response of songbirds that depend on the understory. We used the results provided by testing these predictions to assess how far the post cull trajectories of the plant and songbird communities approached those observed on the islands that were never colonized by deer.

Study area and methods

Study area

Haida Gwaii, the largest and most isolated archipelago on the west coast of Canada, is situated 80 km west of mainland British Columbia. It falls within the perhumid temperate forest zone of the coastal temperate rainforest. Except for an extinct relict caribou population (the last individual was killed in 1908), there were no ungulates and none of their major non-human predators present on the archipelago (McTaggart-Cowan 1989). We selected the islands of Reef (250ha), situated in Laskeek Bay on the east coast of Haida Gwaii, and SGang-Gwaii (140ha) situated on the south west coast (Fig. 1) for the culling experiment. We selected them because of their relative isolation which would minimize the probability of deer immigration from other islands (but see Reimchen et al. 2008). We selected as controls the islands of East Limestone (40ha) and Kunga (400ha) on which deer populations remained unregulated by culling. Both are situated in Laskeek Bay. We used two small islands of Laskeek Bay, Lost (5,3ha) and Low (9,6ha) islands, that had never been colonized by deer, to collect reference data on plant and bird communities in the absence of deer (Table 1).

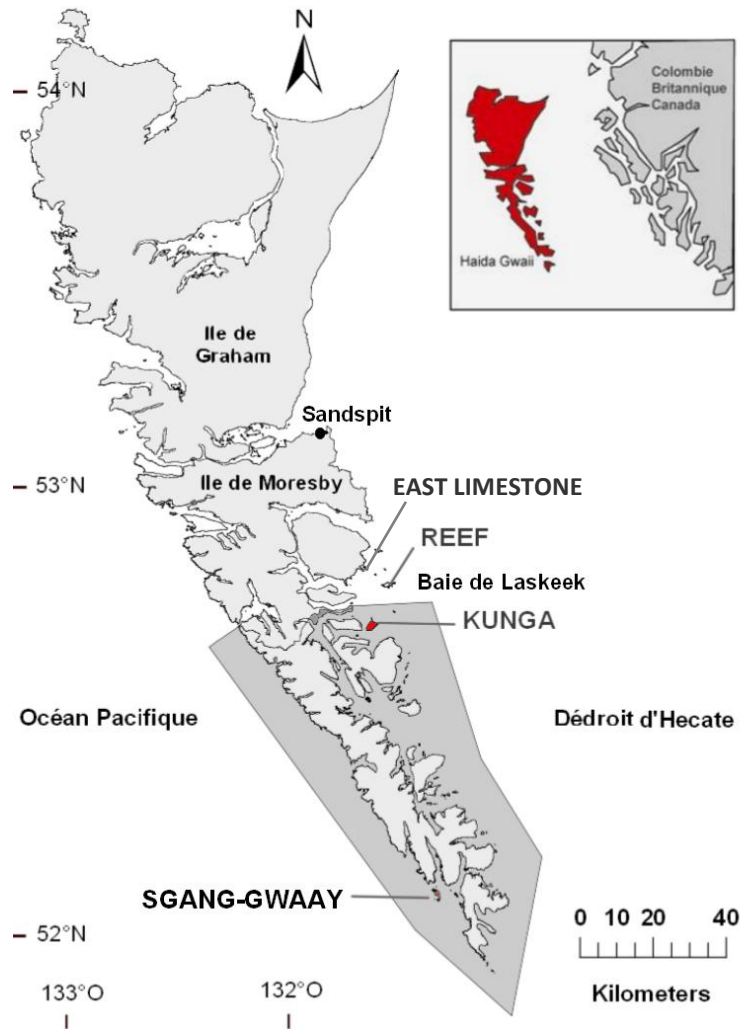


Figure 1. Map of the sampling location with culled islands (Reef, SGang Gwaay) and control islands (Kunga and East Limestone).

All islands were mostly covered by temperate rainforests dominated by western hemlock (*Tsuga heterophylla*), Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and western red cedar (*Thuja plicata*) (Calder & Taylor 1968, Pojar et al. 1980). The analysis of age and frequency of rub scars caused by deer as well as historical surveys indicated that these islands had been occupied by deer for at least fifty years (Table 1, Vila et al. 2004, Golumbia et al. 2008).

Table 1: Characteristics of each islands studied in the Haida Gwaii archipelago and sampling effort of vegetation (total number of plots plus number of interior and shoreline plots respectively between parentheses) and songbird data. We placed permanent songbird plots at the same location than permanent interior vegetation plots. Name, area (in ha), isolation (in m, distance to the nearest large reference island, both from Martin et al. (1995)), time since colonization by deer from Vila et al. (2004).

		Islands without deer	Reef	SGang- Gwaii	Kunga	East Limestone
Area (ha)		9.6 and 7.3	249	135	395	40
Isolation (km)		5.4 and 7	6	1.5	0.5	0.5
Time colonization (year)		no deer	> 50	> 50	> 50	> 50
Hunting history		reference	since 1997	since 1998	no hunting	no hunting
Number veg plots		20 (10+10)	37 (23+14)	17 (12+5)	30 (20+10)	18 (10+8)
Years monitoring	veg	2010	1997-2002, 2010	1997, 1999-2001, 2010	1997, 2001, 2010	1997, 2001, 2010
Number plots	bird	8	22	12	30	0
Years monitoring	bird	2007	1995, 1999, 2001, 2007	1997, 1999, 2001, 2007	1997, 1999, 2001, 2007	-

We started to cull deer on Reef in 1997 and on SGang-Gwaii in 1998 (Table 1). Deer density on such islands had been estimated to be about 30/km² (Daufresne & Martin 1997, Stockton et al. 2005). The culls reduced it by as much as 70% over the next three years (Fig. S1). To limit population recovery, we organized regular hunts every one or two years.

Plant cover and composition

Plant assemblages

On the islands studied we distinguished between two main plant assemblages: those of the forest interior and those of the forest-edge along the shorelines (Stockton et al. 2005, Gaston et al. 2006). On all islands, we established permanent sampling plots prior to the culls in both types of vegetation assemblages. The number of plots on each island varied according to the size of the island (Table 1).

Sampling protocol

Before the first hunts we sampled the vegetation at 23 interior and 14 forest-edge permanent plots on Reef Island and at 12 interior and 5 forest-edge plots on SGang-Gwaii, the two islands selected for culling deer. On the control islands we sampled the vegetation at 30 permanent plots on Kunga and 18 on East-Limestone (see Table 1). We surveyed these plots regularly along the study (Table 1). We focused on the first years after the cull to track any initial change in the vegetation. On the control islands we surveyed the vegetation in 2001 and 2010. On the two reference islands that had never been colonized by deer, we collected vegetation data in 2010. On each of these reference islands we had five interior and five forest-edge permanent plots. We surveyed the vegetation in June and July during the period of maximum cover of the herbaceous vegetation. Vascular plants were identified according to Pojar and MacKinnon (1994), and verified with Douglas et al. (2002).

Forest interior plots consisted of 25 meter radius circles (1963m²) in which we recorded every plant species present, the cover of moss and bare ground, and estimated canopy cover. In each plot, we placed two sub-plots of 3.6 meter in radius (40m²) centered at 15 m North and 10m South from the plot's center to estimate the individual cover of each plant species. Forest-edge plots were circles of 10m in radius (314m²) containing only one 3.6m radius sub-plot centered at the plot's center. We recorded the same information in these plots than in the 3,6m forest interior plots. We used a standard spot chart (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) to estimate species cover in each of the following vegetation strata: 0-5, 5-15, 15-25, 25-50, 50-100, 100-150, 150-200 and 200-400 cm. On islands that had deer, a browse line had been identified at 150cm above the ground (Martin and Daufresne 1999, Vila et al. 2001). The first six vegetation layers we had identified fell therefore below the browse line.

To analyze the response of plant cover to a reduction in deer population we followed Pojar and MacKinnon (1994) and grouped individual vegetation cover into five guilds: tree, shrub, forbs, fern, graminoid. To analyze the recovery of individual species we classified species according to the preference of deer as defined in earlier studies (Pojar et al. 1980, Coates et al. 1985, Daufresne & Martin 1997).

We defined species density per plot (Gotelli & Colwell 2001) as the number of vascular species recorded per unit area within each 25m radius plot for the forest interior samples and within each 10m radius plot for forest-edge. We defined and estimated habitat species richness for each island as the total number of plant species recorded in all plots of that habitat class (forest interior or forest-edge) on each island. Finally, island species richness was defined as the total number of species encountered in all the surveys made on that island. To estimate how species richness and turnover increased with increasing sample size we generated species accumulation curves using the EstimateS 8.2.0 software (Colwell et al. 2012). Species accumulation curves were generated from 500 random combinations of the n samples (n= 1,2,...i plot per island).

Plant propagule limitation

Role of refuges from browsing

To evaluate the role that a lack of propagules could play in recovery dynamics we analyzed two indirect measures. First, in a previous study Chollet et al. (accepted) have shown that in these forest interior and forest-edge habitats, plant refuges from browsing could host a significant proportion of the field-layer plant communities present in the absence of deer. Fruiting and seed dispersal of plants in these refuges have been documented by Chollet et al. (accepted). To evaluate the role of such refuges in the response of the vegetation to deer population reduction we sampled the number of individuals of five species (*Gaultheria shallon*, *Rubus spectabilis*, *Polystichum munitum*, *Vaccinium parvifolium* and *Menziesia ferruginea*) at fixed distances (1m, 4m, 8m, 16m and 32m) from 21 rocky refuges on Reef Island. The hypothesis was that if propagule abundance were limited, the number of individuals sampled per square meter should decrease with increasing distance to a refuge. We counted the number of individuals of each species in plots of increasing size (1m², 4m², 8m², 16m² and 32m²) at five distances from refuges (1m, 4m, 8m, 16m and 32m). Results were transformed into number of individuals per square meter. We applied the same protocol to control plots situated at least 60m from any refuge.

Species colonization/extinction events

We analysed histories of the presence - absence of each species from 1997 to 2010 within each plots on the culled islands to determine if reduction from deer browsing had favoured species colonisation of a plot or reduced extinction from a plot. We looked at changes in the presence - absence patterns in each species within each plot in 1997, 2001 and 2010 (dates for which data are accessible for all islands): when a species was observed at least once, we analysed its temporal pattern of occurrence.

We defined 5 standard scenarios:

- Persists (P): the species is seen each year from 1997 to 2010
- Appears and stays (AS): the species is not present initially but appears and remains so until 2010.
- Appears and disappears (AD): the species is not present initially, then appears but does not remain present until 2010.
- Appears last year only (A): the species is only seen the last year of sampling (2010).
- Disappears (D): the species is seen initially but is not observed the following years.

The objective was to determine if the increase of plant richness on islands culled is due to a better colonization (less propagule limitation), a better installation of plants, or both.

Lessons from exclosures

To confirm that deer density reduction was really the main factor explaining plant community changes we established six 225m² (15*15m) exclosures on the control islands: East Limestone (3 exclosures) and Kunga (3 exclosures). These exclosures were 2.5m high and were built in 1997. For each exclosure, vegetation cover and plant species density have been recorded in 1997, 2001 and 2010 following the same protocol as described for the permanent vegetation plots.

Songbird density and abundance

Protocols

We used standard 20 minute point-counts with limited distance (Bibby et al. 1992) to assess songbird α diversity (species density at the scale of a point-count) and abundance (Hamel 1984, Bibby et al. 1992). An asset of 20 min point-counts is their low sensitivity to sampling artifacts and detectability biases (Gonzalo-Turpin et al. 2008). At each permanent census point we recorded during the 20 min period all bird species heard or seen within a 50m fixed-radius. The 20 minutes period was divided in four 5 min sequences. Within each of these four segments we estimated for each species recorded the number of individuals present (Bibby et al. 1992). For a given species, we retained the highest number of individuals identified in the 5 min sequences as the estimate of its local abundance.

We used 30 point-counts on Kunga Island as our standardized control for the cull islands. On Reef and SGang-Gwail, point-counts were centered at the center of the forest interior plots. On Kunga 20 of the 30 point-counts were located at the 20 permanent vegetation plots and the 10 additional plots were established on this larger island to increase sample size in what we expected would remain a depauperate community. We surveyed songbirds once before hunting began: in 1995 at Reef and in 1997 on SGang-Gwail and Kunga. We resurveyed all plots three times after the initial cull: in 1999, 2001 and 2007. We complemented earlier surveys of the songbirds on the reference islands (without deer) (e.g. Allombert et al. 2005b) by an additional survey in 2007 (Table 1).

We limited our analysis to songbirds, woodpeckers and hummingbirds, and excluded raptors and corvids. For flocking species (pine siskin - *Carduelis pinus* and red crossbill - *Loxia curvirostra*), we transformed data in presence/absence to avoid the biases inherent in flock size estimates. We excluded from the analysis the species observed less than ten times in the entire sample during the period considered here. These species were either poorly censused by the methods used (Drapeau et al. 1999) and/or have life histories characteristics that make them irrelevant for the question addressed.

Bird response groups

We scored species based on their use of understory vegetation for foraging and/or nesting, and used these scores to group them in two categories: birds that depended on understory vegetation and those that did not. This approach had been successfully used to assess deer impact on songbird on Haida Gwaii (Allombert et al. 2005a), on the Gulf Islands (Martin et al. 2011) and on Anticosti Island (Cardinal et al. 2012). We used the scores defined by Allombert et al. (2005a) for the same bird communities we studied after their critical evaluation against the literature (Godfrey, 1986; Poole and Gill, 2002) and our own observations (Table 2). The scores used ranged from zero (no use of understory vegetation) to three (exclusive use of understory vegetation) for both nesting and foraging. These two scores were given equal weight and summed to score overall bird species dependence on understory vegetation. Bird species were then split into two groups: those with a strong dependence on the understory vegetation (total score of two or above, see Table 2), and those with a lower or no dependence on understory vegetation (total scores of 1 or 0).

Table 2. Species dependence on understory vegetation (after Allombert et al. 2005a). We considered species with scores of 2 or more as dependent on understory vegetation and species with scores of 1 or 0 as not depending on understory vegetation.

Species name	Foraging	Nesting	Dependence score
Rufous hummingbird <i>Selasphorus rufus</i>	3	1	4
Orange-crowned warbler <i>Vermivora celata</i>	2	2	4
Winter wren <i>Troglodytes troglodytes</i>	2	1	3
Fox sparrow <i>Passerella iliaca</i>	1	2	3
Song sparrow <i>Melospiza melodia</i>	1	2	3
Swainson's thrush <i>Catharus ustulatus</i>	1	2	3
Hermit thrush <i>Catharus guttatus</i>	1	1	2
Varied thrush <i>Ixoreus naevius</i>	1	1	2
Golden-crowned kinglet <i>Regulus satrapa</i>	1	0	1
Pacific Slope flycatcher <i>Empidonax difficilis</i>	0	1	1
Brown creeper <i>Certhia americana</i>	0	0	0
Chestnut-backed chickadee <i>Parus rufescens</i>	0	0	0
Hairy woodpecker <i>Picoides villosus</i>	0	0	0
Pine siskin <i>Carduelis pinus</i>	0	0	0
Red-breasted sapsucker <i>Sphyrapicus ruber</i>	0	0	0
Red crossbill <i>Loxia curvirostra</i>	0	0	0
Townsend's warbler <i>Dendroica townsendi</i>	0	0	0

Data analysis

We used the R software version 2. 12. 1 (R Development Core Team, 2011) for all statistical procedures. We transformed plant cover, bird total abundance and species (plants and birds) density data by a $\log(y + 1)$ function since variances typically increased with increasing means and because null values were not uncommon (Sokal and Rohlf, 1995).

For all four islands, we used three variables at the plot scale: transformed plant/bird total cover/abundance, species density, and Shannon index. We used a linear mixed model (LMM) procedure with Maximum Likelihood estimation method (Pinheiro et al. 2011) to analyze the response of these variables to treatment. “Year” was used as a class explanatory variable (fixed effect). To analyze possible variation coming from differences among plots, “plot” was used as a random explanatory variable (random effect). In these LMM, we took into account temporal pseudo replication due to repetitive measures between years on the permanent plots. We performed a log likelihood ratio test on nested models to test for fixed “year” effects. We did not test the random “plot” effect. Finally, we tested the effect of multiple comparisons of means between years by using the Tukey contrast method (Hothorn et al. 2008).

We analyzed changes in plant cover/bird abundance and species density for all species combined as well as separately for each group of species (plant guilds, bird categories relative to dependence on understory vegetation). For each group we tested differences between years by a Tukey contrast test.

To track the link between vegetation and songbirds post-cull trends we performed linear regression analysis between change in two understory vegetation parameters [cover change, species density change (Δ cover/density = Cover/density in 2010 – Cover/density in 1997)] and change bird abundance (Δ Abundance = Abundance in 2007 - Abundance in 1997).

To assess the link between the changes we documented in plant and songbird communities on the islands where we culled deer and the characteristics of these communities on the “reference” islands without deer, we used a multivariate analysis on species cover/abundance data (plants and birds). We first transformed the data by a Principal Component Analysis on centered and weighted coordinates. Point weights were transformed in order to give the same weight to each island regardless of the number of plots/point counts sampled. These new coordinates were analyzed through a between class analysis, each island at each year being a class. We pooled the data from “islands without deer” in one class. The central coordinates of each class were plotted on the two first axes of the final referential. We used a Monte Carlo random permutation test on variance ratio (1000 iterations) to test if the ratio observed was significantly different to a simulated one, indicating that between-class differences obtained were pertinent.

Results

Changes in the vegetation

Cover and composition

On the islands where deer were culled, the cover of trees, shrubs, forbs and ferns in the forest interior increased significantly between 1997 and 2010 in the lower strata (Table 3). The strata in which these guilds increased differed slightly between the two islands (Table 3). The cover of graminoids did not change on Reef islands but decreased on Sgang Gwaii. On the control islands (without deer regulation) the cover of each plant guild in the interior of the forest did not vary significantly between 1997 and 2010 except for shrubs which declined in the four first strata on Kunga Island and in the two first on East Limestone Island (Table 3).

Table 3. Changes in the cover of understory plant on islands where deer were culled (Reef, S \bar{G} ang Gwaii) and on control islands (Kunga, Limestone). Changes have been tested with a linear mixed model in each of the 8 strata (0-5cm; 5-15cm; 15-25cm; 25-50cm; 50-100cm; 100-150cm; 150-200cm; 200-400cm). Significance levels at 5% are indicated by a * and strata where significant change occur are indicated under parenthesis.

	Reef	S \bar{G} ang Gwaii	Kunga	East Limestone
<i>Forest interior</i>				
Trees	↗* (5 to 200cm)	↗* (15 to 200cm)	=	=
Shrubs	↗* (0 to 200cm)	↗* (0 to 200cm)	↘* (0 to 50cm)	↘* (0 to 15cm)
Forbs	↗* (0 to 5cm)	↗* (0 to 25cm)	=	=
Ferns	↗* (0 to 100cm)	↗* (0 to 25cm)	=	=
Graminoids	=	↘* (5 to 50cm)	=	=
<i>Forest edge</i>				
Trees	↗* (5 to 400cm)	↗* (15 to 150cm)	=	=
Shrubs	↗* (0 to 150cm)	↗* (0 to 100cm)	↘* (0 to 25cm)	↘* (0 to 15cm)
Forbs	↗* (0 to 50cm)	↗* (0 to 15cm)	=	=
Ferns	↗* (0 to 100cm)	=	=	=
Grasses	=	↘* (15 to 50cm)	↘* (0 to 5cm)	=

In the forest-edge habitat (shoreline) the pattern of change in plant cover was similar to the one we observed in the forest interior (Table 3). On the islands where we culled deer we observed a general increase in cover in all plant categories except graminoids. On the control islands we observed a decline in the cover of shrubs and grasses, (Table 3).

In keeping with the above results, on the islands where deer were culled, we observed a dramatic reduction between 1997 and 2010 in the cover of bare-soil and moss (forest interior and edge combined) (bare soil: 25% and 10% respectively, $p < 0.0001$; moss: 34.2% and 13.7% respectively, $p < 0.0001$). On the control islands, the total cover of both were similar in 1997 and 2010 (bare soil: 34.9% and 31.8% respectively, $p = 0.58$; moss: 49.1% and 50.1% respectively, $p = 0.9$).

Among the 65 plant species we recorded in the forest interior and/or edge habitat of culled islands, the cover of 27 species increased significantly throughout the study period (Table S1). One of these species (*Vaccinium parvifolium*) began to significantly increase in the first two years after the cull and seven between two and four years after the cull (Table S1). Finally, 19 species showed a significant increase only after 13 years of deer regulations (Table S1). The cover of 37 species did not change significantly during the study period and the cover of one species, *Cirsium vulgare*, significantly decreased (Table S1).

Twenty seven species have had more than 1% cover at least at one date of the survey on the islands where we culled deer. Among these species, the cover of 20 increased significantly, the cover of 6 did not change and for one it decreased (Fig. 2). Preference by deer does not seem to affect the trends we observed. Both preferred and non-preferred species increased significantly when deer populations were regulated (Fig. 2).

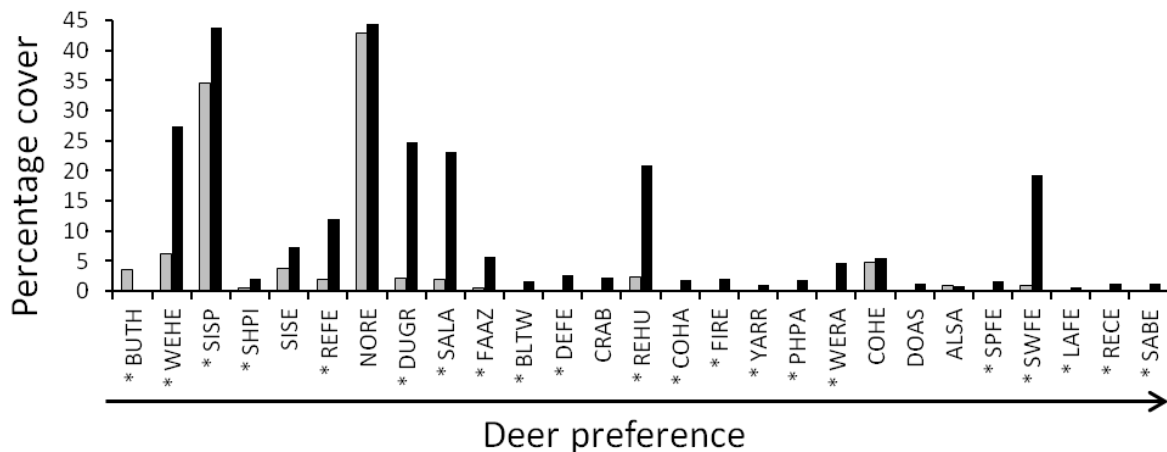


Figure 2. Average percentage of plant species cover in 1997 (grey) and 2010 (black) on islands where deer were culled (Reef and SGang Gwaay) for dominant species (>1% cover). Plant species are classified according to deer preference (starting with the species most avoided by deer on the left and ending with the species most preferred by deer on the right) based on literature (Pojar et al. 1980, Daufresne & Martin 1997) and personal observation. Stars indicate the significance levels at 5% of the differences by species between years test by a paired Wilcoxon test. Acronyms of the species names are given in the supplementary Table S1.

Species density

At the plot scale on the islands where we culled deer, species densities of each guild dramatically increased in the two habitats except fern and grass in forest edge habitat (Fig. 3 and 4). On the control islands, species density of each guild in forest interior and forest-edge remained similar at the three dates (Fig. 3 and 4). On Kunga island, shrub species density increased slightly in the forest interior over the period whereas grass species density increased slightly on both control islands (Fig. 3). In the forest-edge habitat, grass species density also increased on the two control islands. On East

Limestone Island, species density of shrubs and forbs, which were higher than on all other islands in 1997, decreased significantly over the period (Fig. 4).

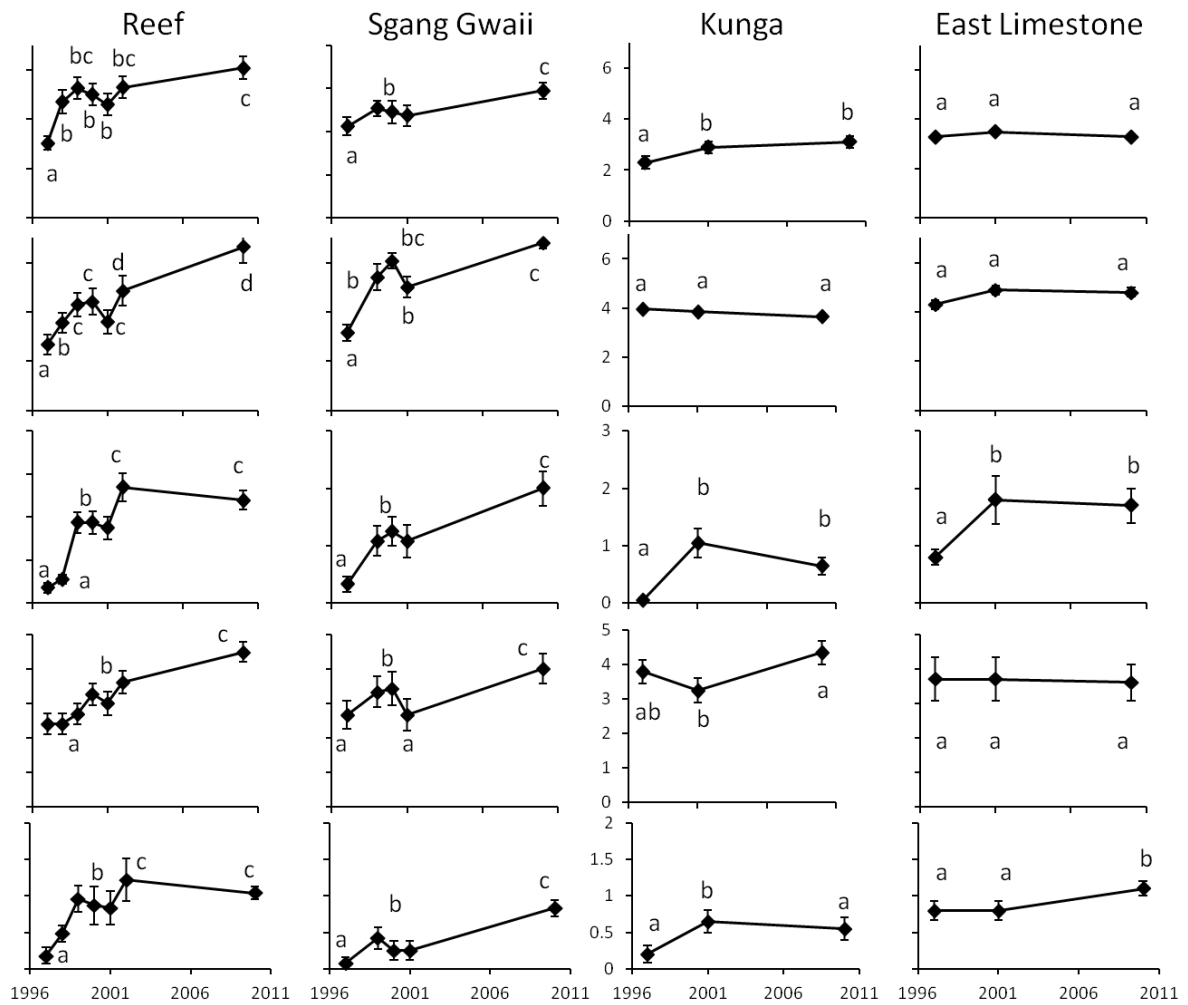


Figure 3. Forest interior plant species density classified by guilds on islands where deer were culled (Reef and Sgong Gwaii) and on control islands (Kunga and East Limestone). Letters indicate the significance of the differences in post-hoc Tukey test on a linear mixed model.

Species density of introduced species increased on all islands throughout the study period, either in the forest-edge habitat as on Kunga Island or in the forest interior on the other three islands (Fig. 3 and 4).

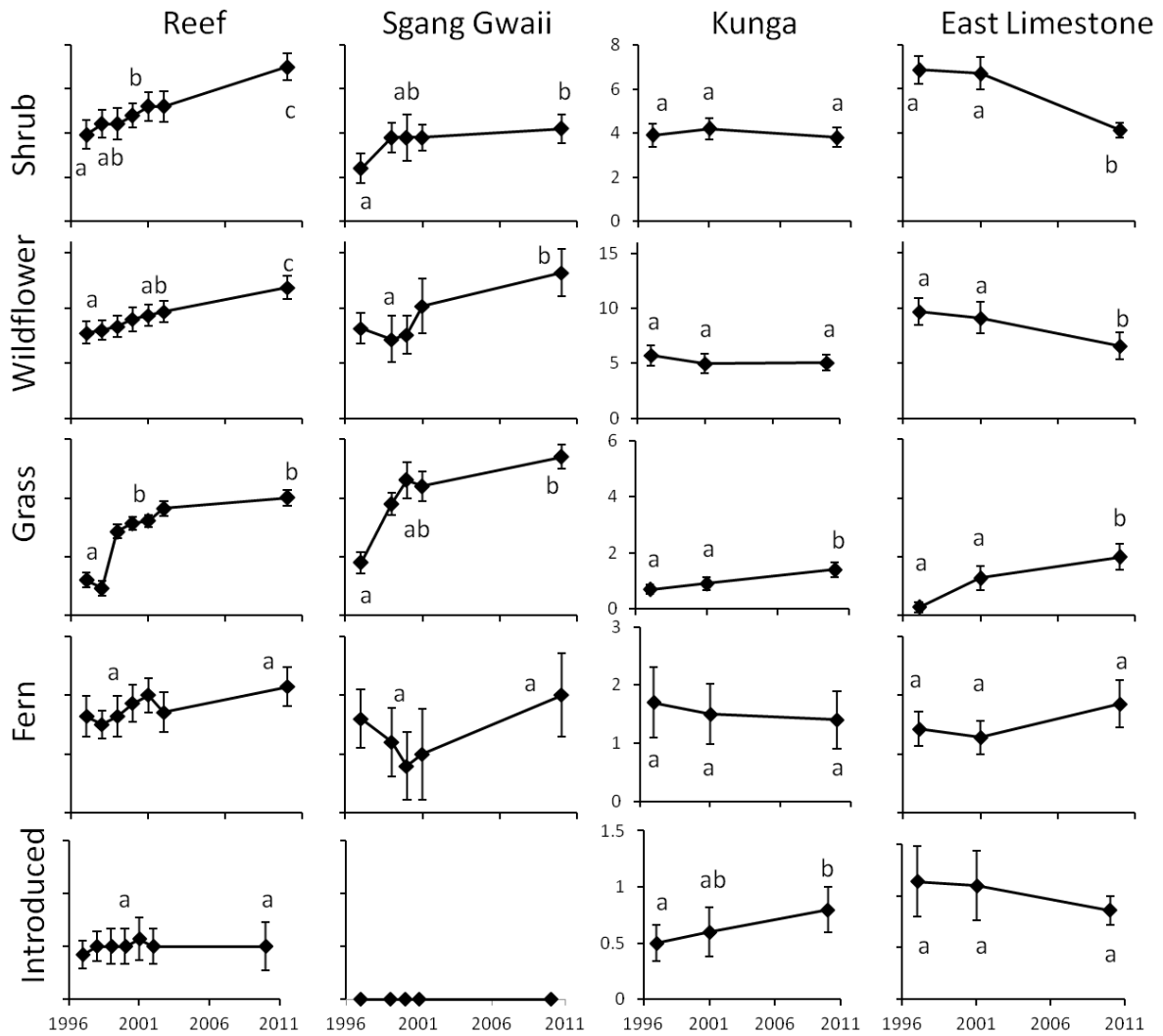


Figure 4. Forest edge (shoreline) plant species density classified by guilds on islands where deer were culled (Reef and Sgong Gwaii) and control islands (Kunga and East Limestone). Letters indicate the significance of the differences in post-hoc Tukey test on a linear mixed model.

At the island scale, species accumulation curves (Fig. 5) indicated that at the beginning of the experiment (in 1997) island species richness was similar among islands. Through time, species richness of islands where we culled deer tended to be higher than on control islands (but only significant on Reef, Fig. 5).

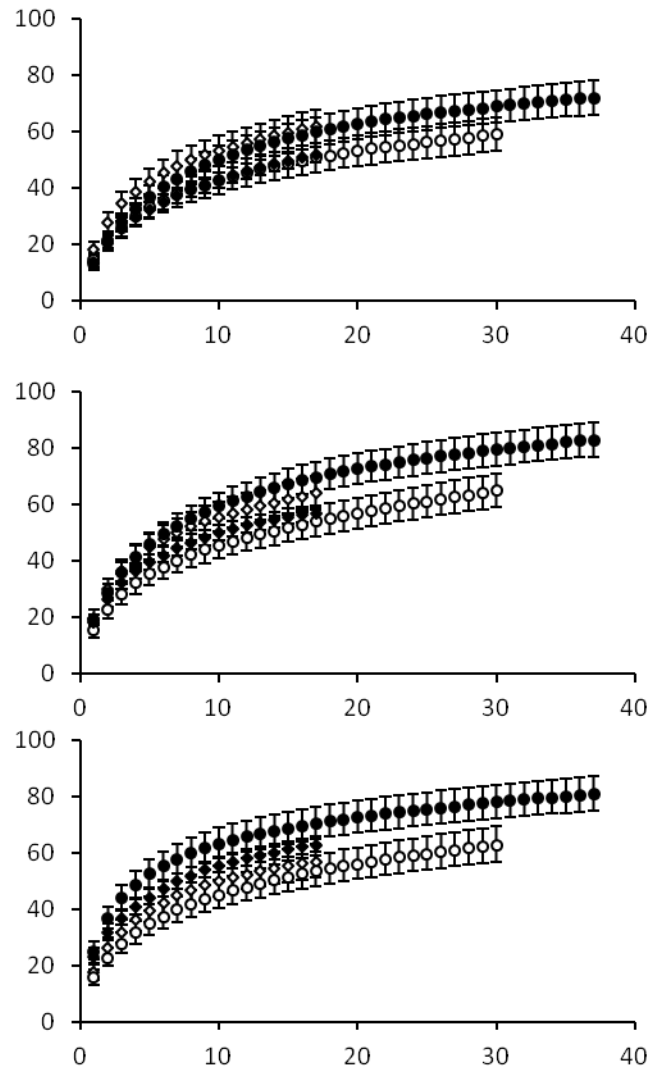


Figure 5. Species accumulation curves in forest interior and forest edge in 1997, 2001 and 2010. Islands where deer were culled in black (circle: Reef, lozenge: SGang Gwaay) and control islands in white (circles: Kunga, lozenges: East Limestone). Vertical lines indicate the 95 confidence interval.

Refuges and colonization/extinction events

The number of individuals we observed in relation to distance from refuges (1, 4, 8, 16 and 32m) varied for four of the five species studied (Fig. 6). The number of individuals per unit area was highest at 1m from the refuge for two species (Salal-Gaultheria shallon, Salmonberry-Rubus spectabilis) and highest at 4m for two other species (Sword fern-Polystichum munitum, false azalea-Menziesia ferruginea). For red huckleberry (Vaccinium parvifolium) we observed the same number of individuals per unit area at all distances. In the control plot (at >60m from any refuge) the number of individuals per unit area of every species remained similar at all distances from the selected control point (Fig. 6). For all species but huckleberry, individual density in control plots matched their density at the farthest distance from the refuges. For huckleberry individual density was always higher than values we observed in the vicinity of refuges.

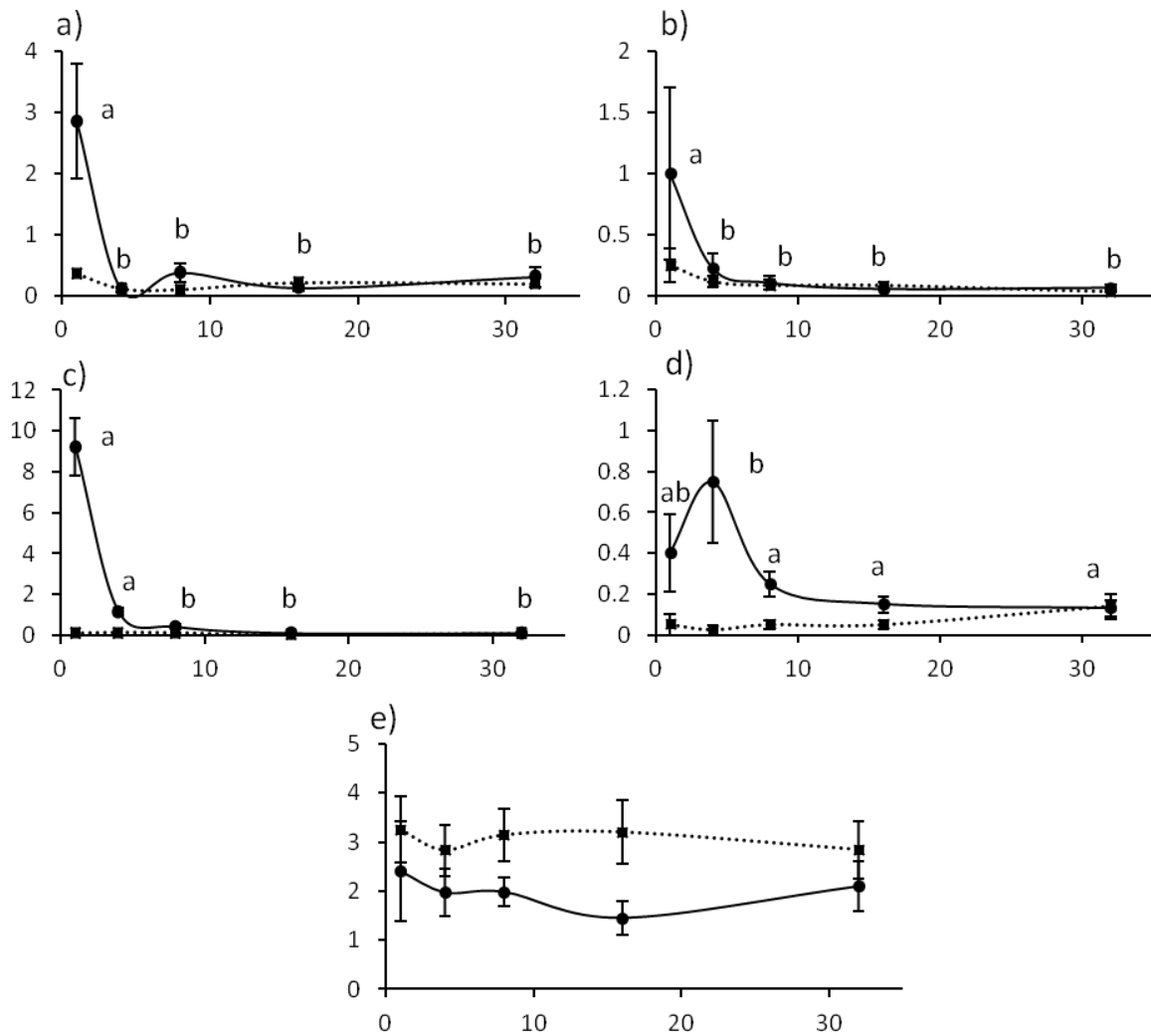


Figure 6. Number of individual of Salal - *Gaultheria shallon* (a), Salmonberry - *Rubus spectabilis* (b), Sword fern - *Polystichum munitum* (c), false azalea - *Menziesia ferruginea* (d) and red huckleberry - *Vaccinium parvifolium* (e) at various distances from refuges (solid lines) and control (dotted lines). Significance of differences is indicated by letters and corresponds to the results of a post-hoc Tukey test.

The analyses of appearance/disappearance events indicated that on the culled islands the most common scenario was “appear and stay” (AS) (Fig. 7). On control islands, the most common scenario was “appear and disappear” (AP) or “local disappearance” (D) (Fig. 7). The number of apparition events in the last year of the study (2010) was the same among control and culled islands (Fig. 7).

On the islands where we culled deer, all but one of the 65 plant species recorded (*Cirsium vulgare*) were present in more plots at the end of the study than at its beginning (Table S1), with some present in up to 50% more plots (Table S1).

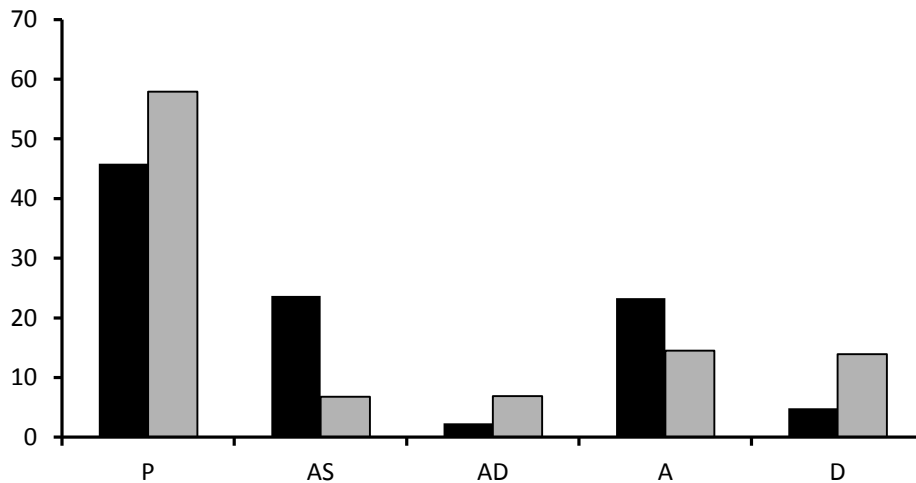


Figure 7. Proportion of scenarios of presence/absence on islands where deer were culled (black) and on control islands (grey). Persists (P): the species is seen each year from 1997 until 2010; Appears and stays (AS): the species is not present initially but appears and remains present until 2010; Appears and disappears (AD): the species is not present initially, then appears but does not remain present until 2010; Appears last year only (A): the species is only seen the last year of sampling (2005); Disappears (D): the species is seen initially but is not observed the following years.

Exclosure

In the 6 exclosures established on the controls islands, vegetation changed throughout the 13 years of the study. Plant cover below 150cm and species density increased significantly (Table S2). However the level of recovery is dramatically heterogeneous among exclosures, in some plant cover increased dramatically, in others change was limited.

Changes in songbirds

Abundance, species density and diversity

On Reef Island mean songbird abundance per plot (in 2001 and 2007) and species density (in 2007) were both higher 10 years before the initial cull. On Sgang-Gwaii, abundance was not significantly higher after deer were culled, but species density per plot (2007) and diversity (Shannon index in 2001 and 2007) were (Fig. 8). On Kunga (control island for the songbirds), the mean plot abundance of all species summed was significantly lower from 1999 to 2007 than it was in 1997 (Fig. 8). Species density per plot and Shannon index oscillated during the period (Fig. 8).

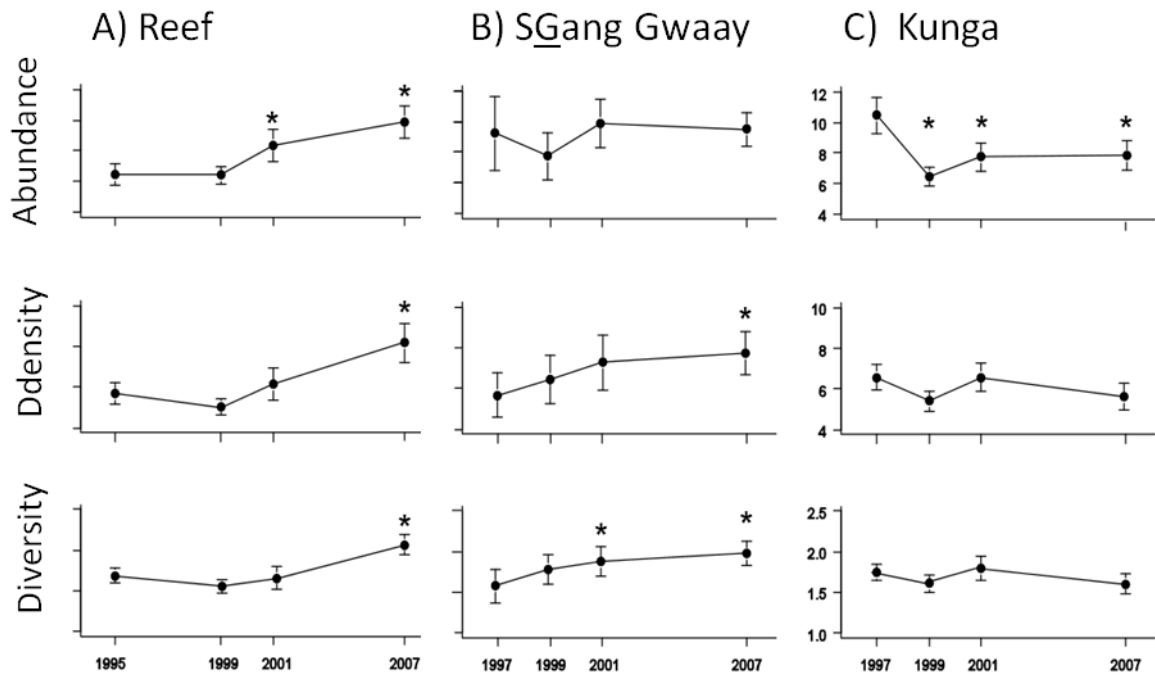


Figure 8. Variations over time in: plot abundance (Abundance), plot species density and plot Shannon diversity index (Shannon) for (a) Kunga control island, (b and c) Reef and SGang-Gwaii islands, where deer have been culled since 1997. Vertical bars denote 0.95 confidence intervals; stars denote a significant difference with initial year (1995/1997), post-hoc lmm test.

Change in abundance and habitat preference

On islands where deer were culled, there was a significant increase in both abundance and species density of species dependent on understory vegetation (Fig. 9). For species independent of understory vegetation, no clear trend was apparent over the study period on any of the islands (Fig. 9). For birds dependent on understory vegetation on the control island (Kunga) there was no clear trend but some year to year variation. Throughout the study period, on Kunga Island, five species decreased and three increased significantly (Table S3). On Reef Island all the species dependent to understory increased significantly but Winter wren *Troglodytes troglodytes* and Song sparrow *Melospiza melodia* (Table S3). On the other culled island, Sgang Gwaay, any of the dependent species has a significant trend throughout time.

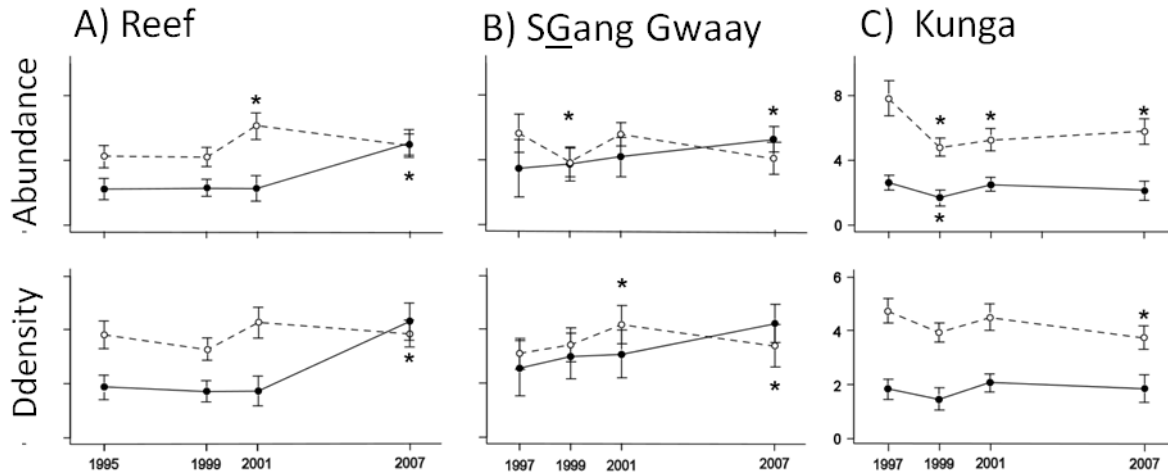


Figure 9. Variations over time in: plot abundance (Abundance) and plot specific density (Species density) for Kunga (a, control island), Reef and SGang-Gwaii (b, c islands where deer were culled). Birds were divided in two groups, those depending on understory vegetation (full circles, full line) and those independent from understory vegetation (open circles, dotted line). Vertical bars show 0.95 confidence intervals; stars refer to a significant difference in the comparison to the initial year (1995/1997) (stars below the curves refer to the species that depend on the understory, stars above the curves refer to the species that do not depend on the understory, * $p < 0.05$), post hoc, post Imm.

Table 4. Link between change in plant community parameters (cover and species density) and change in bird community parameters (Abundance, species density and diversity) tested by linear regressions. Birds are divided according to their dependence to the understory: independent or dependent. Stars indicate the level of significance, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

Bird parameters	Plant parameters	F statistic	R ²
Abundance total	Cover	0.41	0.01
	Species density	8.43**	0.21
Abundance independent	Cover	0.18	0.005
	Species density	0.46	0.01
Abundance dependent	Cover	0.21	0.006
	Species density	9.12**	0.22
Species density total	Cover	0.77	0.02
	Species density	5.86*	0.15
Species density independent	Cover	1.24	0.04
	Species density	0.34	0.01
Species density dependent	Cover	0.12	0.003
	Species density	7.08*	0.18
Species diversity total	Cover	1.03	0.03
	Species density	5*	0.13
Species diversity independent	Cover	1.39	0.04
	Species density	0.22	0.006
Species diversity dependent	Cover	0.68	0.02
	Species density	4.4*	0.12

Relation between change in vegetation and songbirds

Regression models indicated that the recovery of understory plant species density positively influenced the changes in abundance, species density and diversity for bird species that depend on the understory (Table 4). Plant species density change had no effect on change in species density, abundance or diversity of species independent of the understory. The change in understory cover (below 4m) was correlated with any of the three bird community parameters we analyzed for the songbirds (Table 4).

Recovery of plants as well as birds that depend on the understory for nesting and/or foraging was heterogeneous among plots on the islands culled (Fig. 10). Indeed if in some plot vegetation cover increased dramatically, others show little variation throughout the study period. These differences among plots could be partly attributed to light availability in the understory as the result of a regression between change in vegetation and canopy cover suggests (linear regression $R^2=0.16$, $p<0.05$, Table S4). This spatial heterogeneity in plant recovery could explain partly the spatial heterogeneity observed in temporal changes in bird abundance (Fig. 10).

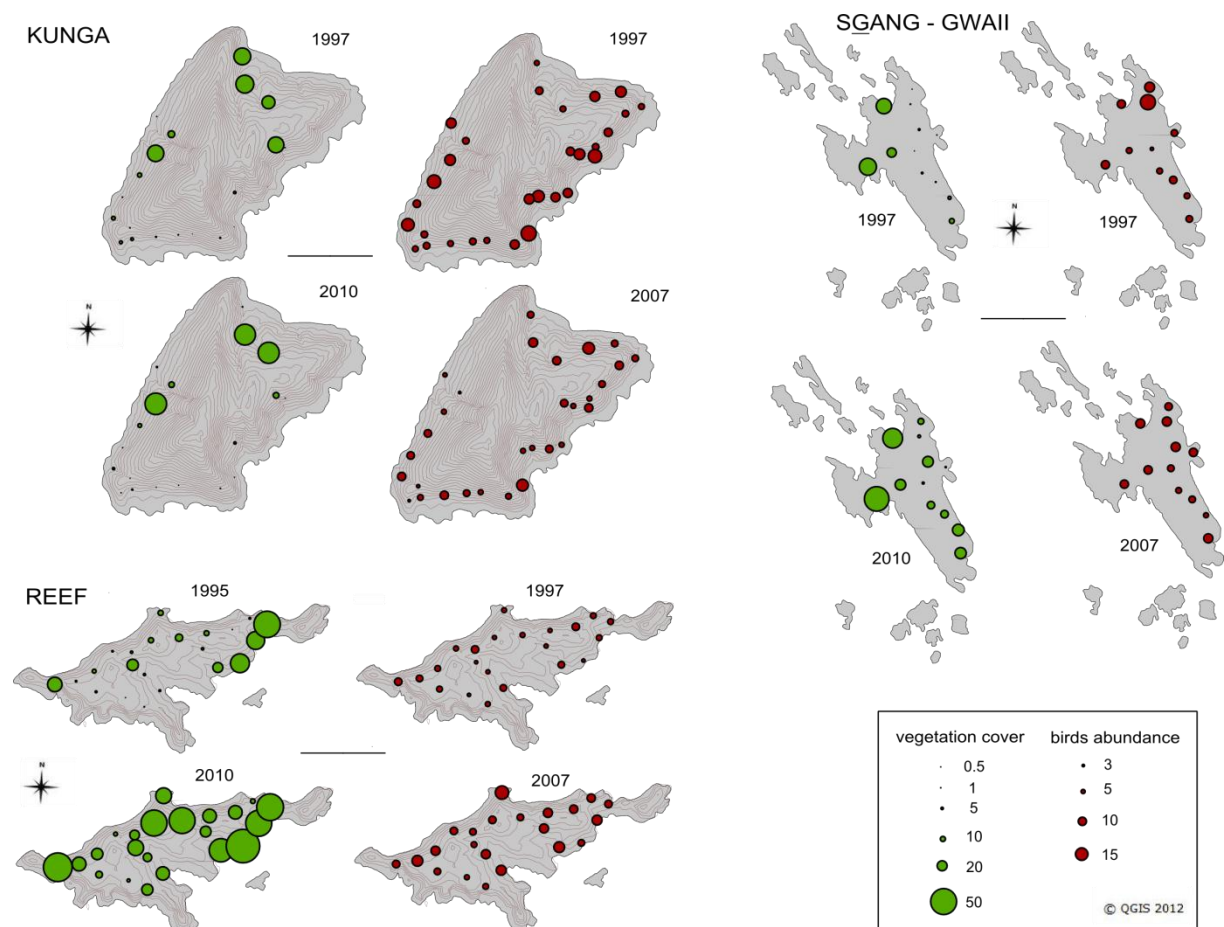


Figure 10. Map of the plant cover (a) and bird abundance (b) at each permanent study plot on the three islands studied: Kunga (control island), Reef and SGang-Gwaii (deer culled) at the beginning and the end of the experiment.

Direction of change relative to reference islands

Plants

For the forest-edge plant community the multivariate analysis identified two main components describing the relationships among islands in the space of their forest-edge plant species. The first Axis is defined by variation in the abundance of six species, one shrub (SALA - *Gaultheria shallon*), one grass (DUGR - *Leymus mollis*) and four forbs (PHPA - *Conioselinum pacificum*, CLEA - *Galium aparine*, RECO - *Aquilegia formosa*, COPA - *Heracleum lanatum*, Fig. 11a). Axis 2 is essentially defined by the variation in abundance of two species, NORE - *Calamagrostis nutkaensis* (grass) and WERA - *Prenanthes alata* (forbs). The trajectories of the composition of the forest-edge plant communities on the different islands in the course of the study indicate that, although these plant communities have changed quite significantly on Reef and Sgang Gwaay, they have not changed in a way that reduced the distance from their score on the Axi1 – Axis2 plane from the score of the reference island (+2 on Axis 1; 0 on Axis 2) (Fig. 11a). The average score of the samples from the two control islands varied little during over the period studied.

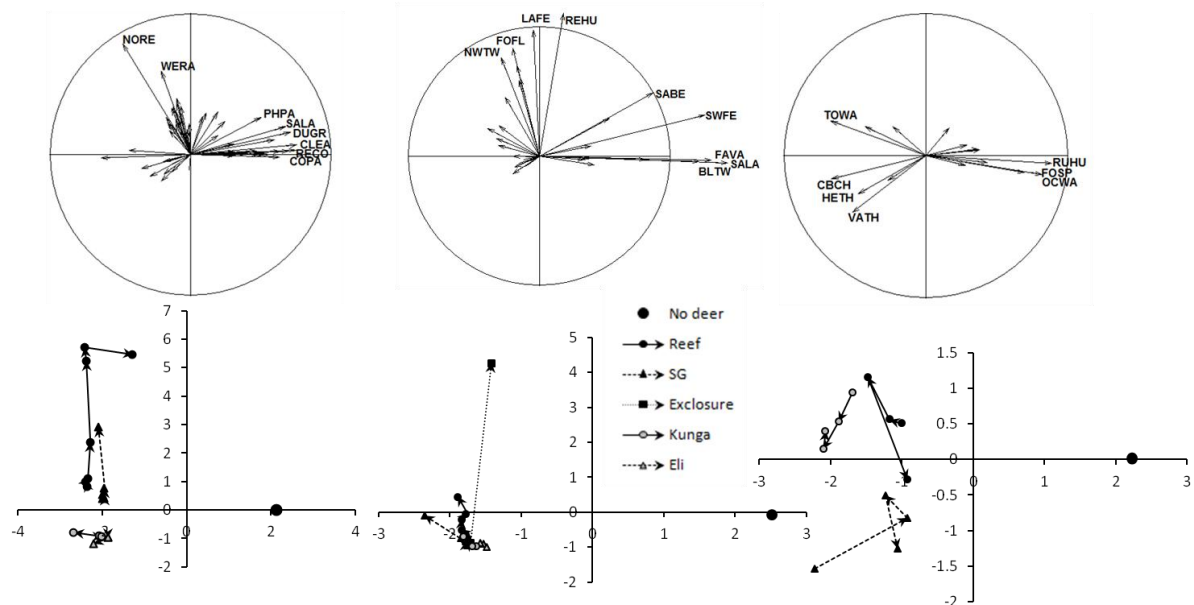


Figure 11. Multivariate analysis for forest edge plants (a), forest interior plants (b) and bird communities (c). Coordinates of each plot for each year were transformed by a principal component analysis (weighted per island) and used in a between class analysis, with all point counts of an island for a year pooled in the same class. Top: Correlations circle with plants or birds species as variables (species acronym could be found in Table S1 for plant and Table 2 for bird). Bottom: Factorial map with points representing class weighted centers. Analysis for reference islands (no deer, big black dot), islands with deer culled (Reef: black circle, SGang Gwaay: black triangle), control islands (Kunga: white circles, East Limestone: white triangle) and exclosure (black square).

In the forest interior the overall change in vegetation composition on the islands where deer were culled (Fig. 11b) was less dramatic than for the forest-edge samples (Fig. 11a). On the control islands

the interior plant communities shifted little. The overall differentiation between the treatment and the control plots remained small especially when compared to the dramatic shift observed in the samples from the 6 exclosures. The change in the exclosures resulted from a marked increase in the cover of one shrub (REHU- *Vaccinium parvifolium*), one fern (LAFE- *Anthyrium filix-femina*) and two forbs (NWTW- *Listera caurina*, FOFL- *Tiarella trifoliata*). However, all these samples markedly differed from the interior plant communities observed on the reference islands without deer. The latter were characterized by three shrubs (BLTW - *Lonicera involucrata*, SALA - *Gaultheria shallon*, SABE - *Rubus spectabilis*) one forb (FAVA - *Maianthemum dilatatum*) and one fern (SWFE - *Polystichum munitum*) on the Axis 1.

Songbirds

On the Axis 1 – Axis 2 plane of the PCA, most species classified as understory-dependent scored positively on Axis1 (e.g. OCWA - *Oreothlypis celata*, FOSP - *Passerella iliaca*, RUHU - *Selasphorus rufus*), while most of those independent of the understory scored negatively (e.g., CBCH - *Poecile rufescens*, VATH - *Ixoreus naevius*, TOWA - *Dendroica townsendi* ; Fig 11c).

Over the period considered, the scores of the samples from the two islands where deer were culled appeared to converge and to somewhat shift closer to the scores of the reference islands without deer in contrast to the scores of the control island (Fig. 11c).

Discussion

Top-down control in temperate forests

To our knowledge this study is the first to investigate simultaneously large scale response trajectories of vegetation and avian communities to a prolonged reduction in deer abundance in temperate forests heavily affected by deer browsing. In accord with the top-down control hypothesis our results indicate that a strong and prolonged reduction in deer population leads, over time, to an increase in vegetation cover and species density as well as to an increase in songbird population in species that depend on the understory vegetation.

The reduction of deer abundance on two experimental islands resulted in a dramatic increase in vascular plant cover in the two habitat categories studied, forest interior and forest-edge. During the same period, vegetation cover on the control islands either did not change or decreased, demonstrating that changes on the islands where deer were culled had to be directly attributed to deer population reduction.

We found similar trends for plant species densities per plot. On the islands where deer were culled species density per plot increased in the two habitats while it declined or remained unchanged on control islands. On the latter, the main change that occurred was an increase in the number of

graminoid species, an increase that could possibly be attributed to an observer effect as the identification of these species is particularly difficult in sites exposed to browsing leading to underestimation of their occurrence.

On the islands where we culled deer, species density per plot increased dramatically in all species guilds and in the two habitat categories. In the forest interior, the increase in the number of species per plot on the two islands treated does not confirm earlier conclusions suggesting that, because of the small number of species present in the forest interior the potential effect of deer on species richness was limited (Stockton et al. 2005, Gaston et al. 2006, Chollet et al. accepted).

In the forest-edge sample, the more dramatic increase in vegetation cover can be explained by the characteristics of the species growing in this habitat. Most are typically fast growing and relatively shade intolerant (Gaston et al. 2006). Unsurprisingly the only species guild to change little were the ferns, species generally associated to the forest interior and with only a limited number of species common at the forest-edge (e.g. SWFE - *Polystichum munitum*).

Most of previous studies on the consequence of overabundant deer on species richness (or density) found no effects (e.g. McInnes et al. 1992, Holladay et al. 2006, Casabon & Potier 2008, Collard et al. 2010). The difference in conclusion we find between our study and most of the literature could be due to the limited size of most of the studies which used small fenced plots over a relatively short term, reducing the possibility to detect an effect on species richness (or density). Only three other experiments of deer limitations studied effects on species richness (or density). They did not document any change after a deer population reduction (Virtanen et al. 2002, Tanentzap et al. 2009, Royo et al. 2010). However, in two of them the length of the study was relatively short (4 and 6 years respectively). The remaining study (Tanentzap et al. 2009), evaluated the recovery of three plant communities forty years after the strong reduction of introduced red deer (*Cervus elaphus*) in New-Zealand. They attributed the lack of change in species richness to the slow growth rate of plants and to the change in foraging behaviour of animals.

The increase in species density we found in this study supports the idea that deer strongly reduced local species richness in forest understory, and that exclosure studies (the most commonly used tool to study deer impact) are of limited value to demonstrate this effect of deer browsing.

Factors affecting vegetation recovery

We identify three main factors likely to affect the trajectories of the vegetation following a reduction in deer browsing: the ghost of herbivory past (sensu Carson et al. 2005), seed limitation and refuges, and the change in deer foraging behaviour.

Ghost of herbivory past

This term encompasses all the effects plant characteristics can have on vegetation response to reduced browsing pressure. The presence in the plant community of species that deer avoid or of species that can tolerate severe browsing can have a marked effect on how the vegetation will respond to deer population reduction. Both types of species are potentially widespread before deer populations are culled and able to respond rapidly and strongly as soon as browsing pressure is reduced. By doing so, they could potentially limit the recovery potential of species that are less tolerant or more preferred by deer (Coomes et al. 2003, Tanentzap et al. 2012). In our study both type of species occur on the islands treated but there is no evidence that their occurrence significantly limits the recovery of the other species. In bryophytes, which are almost entirely avoided by deer, we actually observe a significant reduction in cover over time on the islands where deer were culled, while their cover remained high on the control islands. This counter-intuitive result is probably the consequence of the dramatic increase in the cover of vascular plants that follows the reduction in deer populations. Bryophytes are known to be negatively affected by the competition for light with vascular plants (Makipaa 1998, Bergamini and Pauli 2001). In the Park Grass Experiment, Virtanen et al. (2000) showed that bryophytes biomass and species richness were negatively correlated with vascular plant cover. A recent study on the Haida Gwaii archipelago, comparing islands with and without deer, showed that bryophyte cover and diversity were dramatically lower on islands never colonized by deer (Chollet et al. submitted).

Twenty-seven of the 65 species found in the forest interior and/or edge habitat of the islands treated increased significantly after we had reduced the deer population. Among these increasing species, 8 showed significant signs of recovery already during the first five years after the cull. These species include two trees (SISP, WEHE), three shrubs (REHU, SALA, FAAZ) and two ferns (SWFE, SPFE). Their ability to tolerate browsing could explain their rapid response to a reduction in herbivory pressure. Previous studies on the archipelago have shown that these two trees and the *Vaccinium*, could survive intensive browsing during a long time as either single stems with foliage above the browse line or “bonsais” for the shrub and as “bonsais” for the trees (Vila et al. 2001, 2002, 2003, Chollet et al. in press). On average these 8 species were present in 67% of the plots at the beginning of the experiment (1997). For comparison, the 19 species that were showing significant signs of recovery only in 2010 were initially present in 29% of the plots, and the species for which recovery was not yet statistically significant in 2010 were initially present in only 12% of the plots. Although tolerant species clearly take advantage of deer cull, the spatial heterogeneity of their distribution at the onset of the experiment does seem to prevent a general limitation of the recovery of the remainder of the species.

All species but one actually expanded their spatial distribution in the plots on the islands where cull took place. The only species that did not show an increase in the number of plots

colonized was *Cirsium vulgare*. Interestingly, this introduced species is also the only one to show a decline in cover. We suggest that the increase in native vegetation cover that resulted from deer population reduction has negatively impacted this species through an increase in competition for resources. This result is consistent with previous studies that have shown that overabundant herbivores (introduced or native) had a positive effect on the abundance and distribution of introduced plants (Vavra et al. 2007, Eschtruth & Battles 2009, Knight et al. 2009). This positive effect of overabundant cervids on these species has been explained by low (or lack of) consumption of the introduced plants by the herbivore and by facilitation of their dispersal and establishment.

Seed limitation and the role of refuges

The analyses of the number of individuals at various distances of refuges indicated that, at least for four of the five species studied, limitation in propagule dissemination existed on islands with deer. Short distance dispersal was about 4m. However this did not take into account the long distance dispersal provided by wind or frugivory. Despite this potential for limitation in propagule dispersal, our data on colonisation/extinction events at the plot scale on the islands where we culled deer show that all native species are present in more plots 13 years after the initial cull than at the beginning of the experiment. This indicates that dispersal is not a limiting factor over time. Furthermore this high general pattern of increasing spatial distribution in plants strongly suggests that species that have not significantly increased their cover yet may do so in the coming years if deer populations continue to be controlled. Beyond these results that highlight the role refuges play in the recovery trajectory of over-browsed communities, we have to emphasize their value for plant conservation on islands or areas where deer continue to be overabundant (Carson et al. 2005, Chollet et al. Accepted).

Change in deer foraging behaviour

When we compared the recovery of dominant plant species ranked according to deer preference we observed that preferred as well as less preferred species recovered. This result contradicts the hypothesis that stipulates that after a reduction of their density, ungulates will reduce their consumption of less preferred species but maintain or increase their relative pressure on preferred species (Coomes et al. 2003, Tanentzap et al. 2012). On Haida Gwaii, as well as in New-Zeeland (Nugent et al. 2001) or in Japan (Takahashi & Kaji 2001) overabundant deer have indeed been forced to change their foraging habits to be able to survive after the depletion of their preferred species. But, if we have evidence that, after the cull, deer focused more on preferred shrub and forbs (LeSaout 2009), this was not to the point to prevent these species to recover.

Determinants of songbird recovery

On Reef and Sgang Gwaay islands, where deer were culled, bird species density, abundance and Shannon diversity increased throughout the study period. The lack of any positive trend on the

control island Kunga, confirmed that deer culling was the main factor explaining the changes observed on the islands culled. Evenmore, on Kunga, the abundance of songbirds declined significantly during the same period, while species density and diversity showed no clear trend. The positive response of bird species that depend on the understory confirms the hypothesis that the sensitivity of species to deer impact can be predicted from their habitat preferences (Allombert et al. 2005a, Martin et al. 2011, Cardinal et al. 2012). Our results indicate that such species will respond positively to deer reduction and confirm our ability to predict which species would increase in response to a reduction of deer population.

Despite the overall positive response to deer reduction of birds dependent on the understory we found that songbird community recovery after 13 years remained heterogeneous, with changes remaining highly variable among plots. This heterogeneity is linked to the heterogeneity we observed in vegetation restoration at the plot scale.

Studies on the impact of overabundant deer on the forests of Haida Gwaii (Allombert et al. 2005a & b, Chollet et al. in prep), on other forest types (e.g. Hino 2006, Cardinal et al. 2012) or even at a continental scale (Chollet and Martin 2012) have shown the far reaching trophic cascades overabundant deer populations could trigger causing decline in insects, birds and small mammals. Our results show that, by reducing strongly the herbivore population, such cascading effects are reversible. Similar results have been suggested as following the recovery of predators in North American ecosystems (see Ripple et al. 2010 for a synthesis) but remain discussed (Mech 2012).

Homogenization, alternate state, reference state and time lags

While previous studies have shown that overabundant deer populations were responsible of biotic homogenization (Rooney et al. 2004, Rooney 2009) our experimental results suggest that such a modification also is reversible. One unique aspect of our study site is the availability of a “reference state”, the islands without deer. These small and isolated islands are expected to house impoverished communities when compared to larger less isolated islands (MacArthur & Wilson 1967). However, previous studies (Allombert et al. 2005, Stockton et al. 2005, Gaston et al. 2006, Chollet et al. In prep) have shown that these small isolated islands without deer had communities with higher plant and bird species densities than less isolated adjacent islands exposed to deer browsing.

In the forest interior, the most dramatic changes in the vegetation have been observed in the exclosures we had established on the control islands. This results from two factors. First, in exclosure, deer browsing has been completely eliminated, favouring a potentially more rapid and complete recovery of the vegetation. The small size (15*15m) and the choice of possibly more favourable localisation of the exclosures could explain part of the differences.

Outside of these exclosures, our multivariate analyses indicated that after a decade of deer culling, the two plants communities (forest interior and edge) and songbird communities have changed in comparison to control islands. As predicted by abiotic conditions and species pools, the forest edge communities have responded particularly quickly to the reduction of deer densities. But the islands where deer were culled are still closer in terms of vegetation and songbirds to the islands colonized by deer for more than 50 years before the study than to islands without deer. Two hypotheses could explain this result, the existence of an alternative stable state or the time lag before recovery. In the first case the prediction is that communities will recover but that species composition and relative abundance will be totally different from the community present prior to deer introduction (Suding et al. 2004). As Carson et al. (2005) suggested, the ghost of herbivory past can limit or suppress the possibility of recovery even in the event of a strong reduction of deer density. Based on our results the existence of such an alternative stable state seems highly unlikely. In fact, if plants and bird communities have not converged to what we defined as the reference state, we neither observe the taking over by a few dominant species or a lack of recovery of some species groups.

Finally, the most likely explanation to the remaining contrast between the communities on the islands where deer were culled and those of islands without deer is the time necessary to overcome the initial bias in plant and animal community structure caused by decades of uncontrolled deer browsing. Previous studies based on the control of deer populations (Royo et al. 2010, Tanentzap et al. 2009, 2012) proposed that the response of the vegetation can take a long time (>50 years). In the case of birds, the predicted time lag is even longer. The response of songbirds negatively affected by deer impacts on the vegetation, will indeed have to wait for the restoration of nesting cover and of food availability (seeds, fruits and insects) that will follow a significant recovery of the understory vegetation.

Acknowledgment

This is a publication from the Research Group on Introduced Species (RGIS-<http://rgis.cefe.cnrs.fr/>). S.C. benefited from a PhD grant from the French Ministry of Research and Education. Funding was also provided by the ANR —BAMBI (2010 BLAN 1718 01), the International Research Group (GDRI) Dynamics of Biodiversity and Life-History traits and the French Ecological Society (SFE). The Canadian Wildlife Service of Environment Canada and the Laskeek Bay Conservation Society (LBCS) provided logistical support. The Archipelago Joint Management Board provided the necessary permits to work in Gwaii Haanas. Special thanks to Malcolm Hyatt, Flore Saint-André and Barb Rowsell our project coordinator, for help in the field.

References

- Allison, T. D. 1992. The influence of deer browsing on the reproductive-biology of Canada yew (*Taxus canadensis* Marsh.). *Oecologia* 89:223-228.
- Allombert, S., A. J. Gaston, and J. L. Martin. 2005a. A natural experiment on the impact of overabundant deer on songbird populations. *Biological Conservation* 126:1-13.
- Allombert, S., S. Stockton, and J. L. Martin. 2005b. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology* 19:1917-1929.
- Anderson, R. C., and O. L. Loucks. 1979. White-tail deer (*Odocoileus virginianus*) influence on structure and composition of *Tsuga canadensis* forests. *Journal of Applied Ecology* 16:855-861.
- Augustine, D. J., L. E. Frelich, and P. A. Jordan. 1998. Evidence for two alternate stable states in an ungulate crazing system. *Ecological Applications* 8:1260-1269.
- Augustine, D. J., and S. J. McNaughton. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62:1165-1183.
- Bergamini, A., and D. Pauli. 2001. Effects of increased nutrient supply on bryophytes in montane calcareous fens. *Journal of Bryology* 23:331-339.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, and D. A. Hill. 1992. *Bird census techniques*. Academic Press, London.
- Bush, E. R., C. D. Buesching, E. M. Slade, and D. W. Macdonald. 2012. Woodland Recovery after Suppression of Deer: Cascade effects for Small Mammals, Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank Voles (*Myodes glareolus*). *Plos One* 7.
- Calder, J. A., and R. L. Taylor. 1968. *Flora of the Queen Charlotte Islands, Part 1: Systematics of the Vascular Plants*. Department of Agriculture Monograph 4, part 1, Ottawa.
- Cardinal, E., J. L. Martin, and S. D. Cote. 2012. Large herbivore effects on songbirds in boreal forests: lessons from deer introduction on Anticosti Island. *Ecoscience* 19:38-47.
- Casabon, C., and D. Pothier. 2008. Impact of deer browsing on plant communities in cutover sites on Anticosti Island. *Ecoscience* 15:389-397.
- Casini, M., J. Hjelm, J. C. Molinero, J. Lovgren, M. Cardinale, V. Bartolino, A. Belgrano, and G. Kornilovs. 2009. Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:197-202.
- Caughley, G. 1981. Overpopulation. in P. A. Jewell and S. Holt, editors. *Problems in Management of Locally Abundant Wild Mammals*. Academic press, New York
- Chapin, F. S. I., P. A. Matson, and M. H. A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York.

- Coates, K. D., J. C. Pollack, and J. E. Parker. 1985. The effect of deer browsing on the early growth of three conifer species in the Queen Charlotte Islands, B.C., Ministry of Forests, Victoria, B.C.
- Collard, A., L. Lapointe, J. P. Ouellet, M. Crete, A. Lussier, C. Daigle, and S. D. Cote. 2010. Slow responses of understory plants of maple-dominated forests to white-tailed deer experimental exclusion. *Forest Ecology and Management* 260:649-662.
- Coomes, D. A., R. B. Allen, D. M. Forsyth, and W. G. Lee. 2003. Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. *Conservation Biology* 17:450-459.
- Crete, M., and C. Daigle. 1999. Management of indigenous North American deer at the end of the 20th century in relation to large predators and primary production. *Acta Veterinaria Hungarica* 47:1-16.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J. P. Tremblay, C. Dussault, and D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:113-147.
- Daufresne, T., and J.-L. Martin. 1997. Changes in vegetation structure and diversity in relation to the presence of a large herbivore: the impact of introduced black-tailed deer on old growth forests in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). *Laskeek Research* 7:2-26.
- deCalesta, D. S. 1994. Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management* 58:711-718.
- Douglas, G. W., G. B. Straley, D. V. Meidinger, and P. J. 1998. *Illustrated Flora of British Columbia*. B.C. Min. Environ., Lands and Parks, and B.C. Min. For., Victoria.
- Eschtruth, A. K., and J. J. Battles. 2009. Acceleration of Exotic Plant Invasion in a Forested Ecosystem by a Generalist Herbivore. *Conservation Biology* 23:388-399.
- Estes, J. A., and D. O. Duggins. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska - generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs* 65:75-100.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pickett, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soule, R. Virtanen, and D. A. Wardle. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333:301-306.
- Flueck, W. T. 2010. Exotic deer in southern Latin America: what do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions* 12:1909-1922.
- Fuller, R. J., and R. M. A. Gill. 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74:193-199.
- Gaston, A. J., S. A. Stockton, and J. L. Smith. 2006. Species-area relationships and the impact of deer-browse in the complex phytogeography of the Haida Gwaii archipelago (Queen Charlotte Islands), British Columbia. *Ecoscience* 13:511-522.

- Godfrey, W. E. 1986. *The Birds of Canada*, Revised ed. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- Golumbia, T. E., L. Bland, K. Moore, and P. M. Bartier. 2008. History and current status of introduced vertebrates on Haida Gwaii. Pages 8-31 in A. J. Gaston, T. E. Golumbia, J. L. Martin, and S. T. Sharpe, editors. *Lessons from the Islands - Introduced species and what they tell us about how ecosystems work*. Canadian Wildlife Service - Environment Canada, Ottawa.
- Gonzalo-Turpin, H., C. Sirami, L. Brotons, L. Gonzalo, and J. L. Martin. 2008. Teasing out biological effects and sampling artifacts when using occupancy rate in monitoring programs. *Journal of Field Ornithology* 79:159-169.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94:421-425.
- Hester, A. J., M. Bergman, G. R. Iason, and J. Moen. 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. in K. Danell, P. Duncan, R. Bergström, and J. Pastor, editors. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hino, T. 2006. The impact of herbivory by deer on forest bird communities in Japan. *Acta Zoologica Sinica* 52: 684-686.
- Holladay, C. A., C. Kwit, and B. Collins. 2006. Woody regeneration in and around aging southern bottomland hardwood forest gaps: Effects of herbivory and gap size. *Forest Ecology and Management* 223:218-225.
- Hothorn, T., F. Bretz, and P. Westfall. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50:346-363.
- Hothorn, T., and J. Muller. 2010. Large-scale reduction of ungulate browsing by managed sport hunting. *Forest Ecology and Management* 260:1416-1423.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113:81-101.
- Knight, T. M., J. L. Dunn, L. A. Smith, J. Davis, and S. Kalisz. 2009. Deer Facilitate Invasive Plant Success in a Pennsylvania Forest Understory. *Natural Areas Journal* 29:110-116.
- Kramer, K., T. A. Groen, and S. E. van Wieren. 2003. The interacting effects of ungulates and fire on forest dynamics: an analysis using the model FORSPACE. *Forest Ecology and Management* 181:205-222.
- Leopold, A. 1943. Deer irruptions. *Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters* 35:351-366.

- Leopold, A., L. K. Sows, and D. L. Spencer. 1947. A survey of over-populated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management* 11:162-183.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Makipaa, R. 1998. Sensitivity of understorey vegetation to nitrogen and sulphur deposition in a spruce stand. *Ecological Engineering* 10:87-95.
- Martin, J. L., and C. Baltzinger. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32:1254-1264.
- Martin, J. L., A. J. Gaston, and S. Hitier. 1995. The effect of island size and isolation on old-growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands, Canada). *Oikos* 72:115-131.
- Martin, J. L., S. A. Stockton, S. Allombert, and A. J. Gaston. 2010. Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biological Invasions* 12:353-371.
- Martin, T. G., P. Arcese, and N. Scheerder. 2011. Browsing down our natural heritage: Deer impacts on vegetation structure and songbird populations across an island archipelago. *Biological Conservation* 144:459-469.
- McCabe, T. R., and R. E. McCabe. 1997. Recounting whitetails past. Pages 11-26 in W. J. McShea, H. B. Underwood, and J. H. Rappole, editors. *The Science of Overabundance: Deer Ecology and Population Management*. Smithsonian Inst. Press., Washington DC.
- McGraw, J. B., and M. A. Furedi. 2005. Deer browsing and population viability of a forest understory plant. *Science* 307:920-922.
- McInnes, P. F., R. J. Naiman, J. Pastor, and Y. Cohen. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73:2059-2075.
- McTaggart Cowan, I. 1989. Birds and mammals on the Queen Charlotte islands. Pages 175-186 in G. E. Scudder and N. Gessler, editors. *The Outer Shores*. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate.
- Mech, L. D. 2012. Is science in danger of sanctifying the wolf? *Biological Conservation* 150:143-149.
- Milchunas, D. G., and I. Noy-Meir. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113-130.
- Milchunas, D. G., O. E. Sala, and W. K. Lauenroth. 1988. A generalized-model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.

- Mladenoff, D. J., and F. Stearns. 2003. Eastern hemlock regeneration and deer browsing in the northern great-lakes region - a reexamination and model simulation. *Conservation Biology* 7:889-900.
- Newson, S. E., A. Johnston, A. R. Renwick, S. R. Baillie, and R. J. Fuller. 2012. Modelling large-scale relationships between changes in woodland deer and bird populations. *Journal of Applied Ecology* 49:278-286.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:483-488.
- Pojar, J., T. Lewis, H. Roemer, and D. J. Wilford. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life in the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Ministry of Forests.
- Pojar, J., and A. MacKinnon. 1994. *Plants of Coastal British Columbia; Including Washington, Oregon and Alaska*. Lone Pine, Vancouver.
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3-15.
- Reimchen, T. E., R. J. Nelson, and C. T. Smith. 2008. Estimating deer colonization rates to offshore islands of Haida Gwaii using microsatellite markers. Pages 117-120 in A. J. Gaston, T. E. Golumbia, J. L. Martin, and S. T. Sharpe, editors. *Lessons from the Islands - Introduced species and what they tell us about how ecosystems work*. Canadian Wildlife Service - Environment Canada, Ottawa.
- Ripple, W. J., and R. L. Beschta. 2012. Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *European Journal of Wildlife Research* 58:733-742.
- Ripple, W. J., T. P. Rooney, and R. L. Beschta. 2010. Large predators, deer and trophic cascades in boreal and temperate ecosystems. in J. Terborgh and J. A. Estes, editors. *Trophic cascades - Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington.
- Rooney, T. P. 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology* 202:103-111.
- Rooney, T. P., S. M. Wiegmann, D. A. Rogers, and D. M. Waller. 2004. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology* 18:787-798.
- Royo, A. A., and W. P. Carson. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 36:1345-1362.

- Royo, A. A., S. L. Stout, D. S. deCalesta, and T. G. Pierson. 2010. Restoring forest herb communities through landscape-level deer herd reductions: Is recovery limited by legacy effects? *Biological Conservation* 143:2425-2434.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596.
- Stockton, S. A., S. Allombert, A. J. Gaston, and J. L. Martin. 2005. A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation* 126:118-128.
- Stromayer, K. A. K., and R. J. Warren. 1997. Are overabundant deer herds in the eastern United States creating alternate stable states in forest plant communities? *Wildlife Society Bulletin* 25:227-234.
- Suding, K. N., K. L. Gross, and G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19:46-53.
- Takatsuki, S. 2009. Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation* 142:1922-1929.
- Tanentzap, A. J., D. R. Bazely, S. Koh, M. Timciska, E. G. Haggith, T. J. Carleton, and D. A. Coomes. 2011. Seeing the forest for the deer: Do reductions in deer-disturbance lead to forest recovery? *Biological Conservation* 144:376-382.
- Tanentzap, A. J., L. E. Burrows, W. G. Lee, G. Nugent, J. M. Maxwell, and D. A. Coomes. 2009. Landscape-level vegetation recovery from herbivory: progress after four decades of invasive red deer control. *Journal of Applied Ecology* 46:1064-1072.
- Tanentzap, A. J., K. J. Kirby, and E. Goldberg. 2012. Slow responses of ecosystems to reductions in deer (Cervidae) populations and strategies for achieving recovery. *Forest Ecology and Management* 264:159-166.
- Vavra, M., C. G. Parks, and M. J. Wisdom. 2007. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management* 246:66-72.
- Vila, B., and F. Guibal. 2001. Assessing browsing influence in forest understory using dendrochronology on Haida Gwaii archipelago (British Columbia, Canada). *Dendrochronologia* 19:139-151.
- Vila, B., F. Guibal, F. Torre, and J. L. Martin. 2004. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. *Journal of Biogeography* 31:987-995.
- Vila, B., F. Torre, F. Guibal, and J. L. Martin. 2003a. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. *Forest Ecology and Management* 180:413-424.

- Vila, B., F. Torre, J. L. Martin, and F. Guibal. 2003b. Response of young *Tsuga heterophylla* to deer browsing: developing tools to assess deer impact on forest dynamics. *Trees-Structure and Function* 17:547-553.
- Vila, B., G. Vourc'h, D. Gillon, J. L. Martin, and F. Guibal. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. *Trees-Structure and Function* 16:488-496.
- Virtanen, R., G. R. Edwards, and M. J. Crawley. 2002. Red deer management and vegetation on the Isle of Rum. *Journal of Applied Ecology* 39:572-583.
- Virtanen, R., A. E. Johnston, M. J. Crawley, and G. R. Edwards. 2000. Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology* 151:129-141.
- Webster, C. R., M. A. Jenkins, and J. H. Rock. 2005. Long-term response of spring flora to chronic herbivory and deer exclusion in Great Smoky Mountains National Park, USA. *Biological Conservation* 125:297-307.
- Wolf, A., and J. L. Roseberry. 1998. Deer management: our profession's symbol of success or failure? *Wildlife Society Bulletin* 26:515-521.
- Wright, D. M., A. J. Tanentzap, O. Flores, S. W. Husheer, R. P. Duncan, S. K. Wiser, and D. A. Coomes. 2012. Impacts of culling and exclusion of browsers on vegetation recovery across New Zealand forests. *Biological Conservation* 153:64-71.

Supplementary materials

Table S1. Individuals species cover change throughout time on culled islands (Reef and SGang Gwaay).

Species	Habitat	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2010	1997	2010
Trees										
REAL- <i>Alnus rubra</i>	Both	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	28% (15)	50% (27)
SISP- <i>Picea sitchensis</i>	Both	35a	35a	41a	52b	64b	78b	55b	98% (53)	100% (54)
RECE- <i>Thuja plicata</i>	Both	<1a	<1a	<1a	<1a	<1a	<1a	1b	20% (11)	54% (29)
WEHE- <i>Tsuga heterophylla</i>	Both	6a	9a	7a	8a	10a	17b	27c	74% (40)	89% (48)
SHPI- <i>Pinus contorta</i>	Edge	<1	1	1	2	2	3	2	5% (1)	10% (2)
Shrubs										
SIAL- <i>Alnus crispa</i>	Both	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	11% (6)	33% (18)
SALA- <i>Gaultheria shallon</i>	Both	2a	1a	2a	4ab	6ab	7b	23c	63% (34)	98% (53)
BLTW- <i>Lonicera involucrata</i>	Both	<1a	<1a	<1a	<1a	<1ab	1ab	2b	43% (23)	78% (42)
THBE- <i>Rubus parviflorus</i>	Both	0	0	0	0	<1	<1	<1	6% (3)	17% (9)
TBCU- <i>Ribes laxiflorum</i>	Both	0	0	0	<1	<1	<1	<1	6% (3)	20% (11)
REEL- <i>Sambucus racemosa</i>	Both	0a	<1a	<1a	<1ab	<1ab	<1ab	<1b	11% (6)	37% (20)
REHU- <i>Vaccinium parvifolium</i>	Both	2a	3a	4a	8b	13b	20c	21c	78% (42)	96% (52)
BUBE- <i>Cornus canadensis</i>	Int	0	0	0	0	0	0	<1	6% (2)	9% (3)
FAAZ- <i>Menziesia ferruginea</i>	Int	<1a	<1a	<1a	1ab	2b	2b	6c	74% (26)	86% (30)
BLGO- <i>Ribes lacustre</i>	Int	0	0	0	<1	<1	<1	<1	0% (0)	31% (11)
SABE- <i>Rubus spectabilis</i>	Int	<1a	<1a	<1a	<1a	<1a	<1ab	1b	37% (13)	94% (33)
CRAB- <i>Malus fusca</i>	Edge	<1	0	0	<1	<1	<1	2	32% (6)	53% (10)
Forbs										
FAVA- <i>Maianthemum dilatatum</i>	Both	<1a	0a	<1a	<1a	<1ab	<1ab	<1b	24% (13)	67% (36)
CAOR- <i>Calypso bulbosa</i>	Int	0	0	0	0	0	0	<1	3% (1)	37% (13)
BCFF- <i>Cardamine oligosperma</i>	Int	0	0	0	0	<1	0	<1	3% (1)	17% (6)
SSBE- <i>Galium triflorum</i>	Int	0	0	0	0	0	<1a	<1b	11% (4)	31% (11)
COPA- <i>Heracleum lanatum</i>	Int	0	0	0	0	0	0	<1	0% (0)	6% (2)
NWTW- <i>Listera caurina</i>	Int	<1a	<1a	<1a	<1a	<1a	<1a	<1b	34% (12)	77% (27)
HLTW- <i>Listera cordata</i>	Int	0	<1a	0a	<1a	<1a	<1a	<1b	46% (16)	63% (22)
SKCA- <i>Lysichiton americanus</i>	Int	0	0	0	0	0	0	<1	3% (1)	26% (9)
SIDE- <i>Moneses uniflora</i>	Int	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	71% (25)	91% (32)
CRSA- <i>Stellaria crispa</i>	Int	0	<1	<1	<1	<1	<1	<1	20% (7)	46% (16)
CLTW- <i>Streptopus amplexifolius</i>	Int	0	0	0	0	0	0	<1b	14% (5)	37% (13)
FOFL- <i>Tiarella trifoliata</i>	Int	0	0	0	0	0	0	<1	11% (4)	51% (18)
FRCU- <i>Tellima grandiflora</i>	Int	0	0	0	<1	<1	<1	0	0% (0)	17% (6)
YARR- <i>Achillea millefolium</i>	Edge	<1a	0a	<1a	<1a	<1a	<1a	1b	37% (7)	53% (10)
RECO- <i>Aquilegia formosa</i>	Edge	0	0	0	0	<1	<1	<1	5% (1)	26% (5)
DOAS- <i>Aster subspicatus</i>	Edge	0	<1	<1	<1	1	2	1	21% (4)	47% (9)
COHA- <i>Campanula rotundifolia</i>	Edge	<1a	<1a	<1a	<1a	2ab	2ab	2b	26% (5)	84% (16)
CATH- <i>Cirsium arvense</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	<1	0% (0)	5% (1)
BUTH- <i>Cirsium vulgare</i>	Edge	3a	4a	2a	<1ab	<1ab	<1ab	<1b	32% (6)	21% (4)
PHPA- <i>Conioselinum pacificum</i>	Edge	<1a	0a	<1a	<1a	<1a	<1ab	2b	58% (11)	84% (16)

FIRE- <i>Epilobium angustifolium</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	2b	5% (1)	10% (2)
BLLI- <i>Fritillaria camschatcensi</i>	Edge	0	0	0	<1	<1	<1	<1	21% (4)	63% (12)
CLEA- <i>Galium aparine</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	<1	16% (3)	26% (5)
YEMO- <i>Mimulus guttatus</i>	Edge	0	0	0	0	<1	<1	<1	21% (4)	53% (10)
WERA- <i>Prenanthes alata</i>	Edge	<1a	0a	<1a	<1a	3a	4ab	5b	79% (15)	89% (17)
WEBU- <i>Ranunculus occidentalis</i>	Edge	0	0	0	<1	<1	<1	<1	0% (0)	32% (6)
SFBU- <i>Ranunculus uncinatus</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	<1	10% (2)	10% (2)
ALSA- <i>Saxifraga ferruginea</i>	Edge	<1	<1	<1	1	1	1	<1	11% (6)	17% (9)
SPST- <i>Sedum divergens</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	<1	16% (3)	26% (5)
WOGR- <i>Senecio sylvaticus</i>	Edge	<1	<1	<1	<1	<1	<1	0	26% (5)	10% (2)
BEGR- <i>Sisyrinchium littorale</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	<1	21% (4)	21% (4)
COHE- <i>Stachys cooleyae</i>	Edge	5	7	4	4	4	6	5	5% (1)	26% (5)
Ferns										
MAFE- <i>Adiantum pedatum</i>	Both	0	0	0	0	0	0	<1	2% (1)	7% (4)
LAFE- <i>Anthyrium filix-femina</i>	Both	0a	<1ab	<1ab	<1ab	<1ab	<1ab	1b	28% (15)	57% (31)
DEFE- <i>Blechnum spicant</i>	Both	<1a	<1a	<1a	1a	2ab	2ab	3b	43% (23)	63% (34)
LIFE- <i>Polypodium glycyrrhiza</i>	Both	<1a	<1a	<1a	<1ab	<1ab	<1b	<1b	39% (21)	76% (41)
SWFE- <i>Polystichum munitum</i>	Both	<1a	1a	1a	4ab	8b	18c	19c	65% (35)	87% (47)
SPFE- <i>Dryopteris expansa</i>	Int	<1a	<1a	<1a	<1a	<1a	5b	2b	43% (15)	80% (28)
Grasses										
NORE- <i>Calamagrostis nutkaensis</i>	Both	61	89	66	65	67	81	54	22% (12)	89% (48)
SISE- <i>Carex sitchensis</i>	Both	4	3	4	4	4	3	7	18% (10)	30% (16)
DESE- <i>Carex deweyana</i>	Int	0	0	0	<1	<1	<1	<1	0% (0)	20% (7)
WORU- <i>Luzula parviflora</i>	Int	0a	0a	<1a	Va	<1a	<1ab	<1b	11% (4)	89% (31)
DUGR- <i>Elymus mollis</i>	Edge	2a	0a	3a	5a	15ab	8ab	25b	26% (5)	84% (16)
REFE- <i>Festuca rubra</i>	Edge	1a	<1a	8ab	9ab	11b	8ab	12b	5% (1)	95% (18)
HORD- <i>Hordeum brachyantherum</i>	Edge	0	0	0	0	<1	<1	0	0% (0)	10% (2)
ARRU- <i>Juncus arcticus</i>	Edge	0	0	0	0	0	0	<1	0% (0)	16% (3)

Table S2. Exclosure vegetation cover and species density in 1998 and 2010. Differences between the two dates are tested by Wilcoxon paired test. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

	1998	2010	W value	P-value
Cover 0-50cm	26.16 (12.26)	39.26 (6.11)	4	0.026*
Cover 50-150cm	4.97 (4.05)	44.89 (11.18)	1	0.008**
Cover 150-400cm	18.33 (6.15)	35.03 (11.26)	13	0.48
Cover >400cm	59.66 (23.72)	31.33 (5.97)	22	0.52
Species density	3 (0.57)	12.83 (0.87)	0	0.004**

Table S3. Bird individual species trends on the three islands studied (Reef and Sgang Gwaay: culled, Kunga: control). Bird are classified according to their dependence to understory vegetation, above a score of 2, strong dependence, below, few or no dependence. Trends are tested with a Kruskal-Wallis test. * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001.

Species name	score	Reef	Sgang Gwaay	Kunga
Rufous hummingbird <i>Selasphorus rufus</i>	4	↗*	-	-
Orange-crowned warbler <i>Vermivora celata</i>	4	↗*	-	-
Winter wren <i>Troglodytes troglodytes</i>	3	-	-	-
Fox sparrow <i>Passerella iliaca</i>	3	↗***	-	-
Song sparrow <i>Melospiza melodia</i>	3	-	-	↘ (*)
Swainson's thrush <i>Catharus ustulatus</i>	3	↗***	-	↗*
Hermit thrush <i>Catharus guttatus</i>	2	↗*	-	-
Varied thrush <i>Ixoreus naevius</i>	2	↗**	-	-
Golden-crowned kinglet <i>Regulus satrapa</i>	1	-	↗*	↘***
Pacific Slope flycatcher <i>Empidonax difficilis</i>	1	↗*	-	↗**
Brown creeper <i>Certhia americana</i>	0	↗ (*)	↗*	-
Chestnut-backed chickadee <i>Parus rufescens</i>	0	-	↘*	-
Hairy woodpecker <i>Picoides villosus</i>	0	-	-	-
Pine siskin <i>Carduelis pinus</i>	0	-	-	↘***
Red-breasted sapsucker <i>Sphyrapicus ruber</i>	0	-	-	↘***
Red crossbill <i>Loxia curvirostra</i>	0	↗***	-	↘***
Townsend's warbler <i>Dendroica townsendi</i>	0	↗***	↗*	↗***

Table S4. Relationship between the change in understory plant community parameters (cover and species density) and canopy cover evaluated by linear regression. * p<0.05.

	F	R ²
<i>Forest Interior</i>		
Cover	6.4*	0.16
Species density	0.39	0.01
<i>Forest Edge</i>		
Cover	0.002	0.001
Species density	0.09	0.005

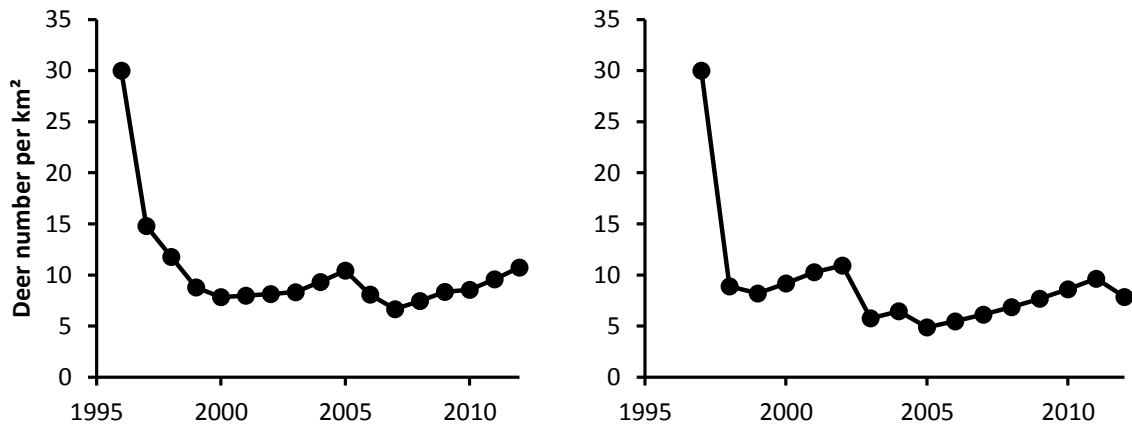


Figure S1. Estimated deer density on Reef (left) and Sgang Gwaay (right).

Annexe 6 : Espèces de plantes répertoriées dans la baie de Laskeek et sur

SGang Gwaay

Non scientifique	Reef	ELI	Has	W Li	W Ske	S Ske	S Low	Low	Lost	Kunga	SGang Gwaii
<i>Achillea millefolium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Adiantum pedatum</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
* <i>Aira caryophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
* <i>Aira praecox</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Alnus crispa ssp. sinuata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Alnus rubra</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ambrosia chamissonis</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Amelanchier alnifolia</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Anaphalis margaritacea</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Anemone multifida</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Angelica lucida</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Aquilegia formosa</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Arabis hirsuta</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Arceuthobium campylopodum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Aruncus dioicus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Asplenium trichomanes</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Aster subspicatus</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Barbarea orthoceras</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
* <i>Bellis perenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Blechnum spicant</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Boschniakia hookeri</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Bromus sitchensis</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Cakile edentula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Calamagrostis nutkaensis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Calypso bulbosa</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cardamine occidentalis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cardamine oligosperma</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Carex deweyana</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Carex gmelinii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Carex laeviculmis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex lyngbyei</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Carex mertensii</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sitchensis</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Castilleja unalaschcensis</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Cerastium arvense</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Chamaecyparis nootkatensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chimaphila menziesii</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cinna latifolia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Non scientifique	Reef	ELI	Has	W Li	W Ske	S Ske	S Low	Low	Lost	Kunga	SGang Gwaii
<i>*Cirsium arvense</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cirsium edule</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>*Cirsium vulgare</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>Claytonia sibirica</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Clintonia uniflora</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cochlearia officinalis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Collinsia parviflora</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Conioselinum pacificum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Corallorhiza maculata</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cornus canadensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cornus stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cryptogramma crispa</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Danthonia californica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deschampsia elongata</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dodecatheon pulchellum</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Draba hyperborea</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Dryopteris expansa</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Elymus glaucus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Elymus mollis</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Empetrum nigrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Epilobium ciliatum</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
<i>Fauria crista-galli</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Festuca occidentalis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Festuca rubra</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Festuca subulata</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Fragaria chiloensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Fritillaria camschatcensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Galium aparine</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Galium trifidum</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Galium triflorum</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Gaultheria shallon</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Gentiana platypetala</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium richardsonii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>*Gnaphalium uliginosum</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Goodyera oblongifolia</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Grindelia integrifolia</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Heracleum lanatum</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Heuchera chlorantha</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hieracium triste</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>*Holcus lanatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>*Hypochaeris radicata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Honckenya peploides</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Hordeum brachyantherum</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0

Non scientifique	Reef	ELI	Has	W Li	W Ske	S Ske	S Low	Low	Lost	Kunga	SGang Gwaii
<i>Monotropa hypopitys</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Isopyrum savilei</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus arcticus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Juncus effusus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Juncus falcatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
* <i>Lactuca muralis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lathyrus japonicus</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Ligusticum scoticum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Listera caurina</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Listera cordata</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lonicera involucrata</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lupinus nootkatensis</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Luzula multiflora</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Luzula parviflora</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>Luzula piperi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lycopodium annotinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lycopodium clavatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lycopodium selago</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lysichiton americanum</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Maianthemum dilatatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Malus fusca</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Melica subulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Mentha arvensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Menziesia ferruginea</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Mimulus guttatus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Minuartia tenella</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Moneses uniflora</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Montia parvifolia</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Oenanthe sarmentosa</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oplopanax horridus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Picea sitchensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pinus contorta</i> var. <i>contorta</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Plantago maritima</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Plectritis congesta</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Polemonium pulcherrimum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polypodium glycyrrhiza</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Polypodium scolieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Polystichum munitum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Potentilla anserina</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Potentilla villosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Prenanthes alata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Prunella vulgaris</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
* <i>Prunus emarginata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Ranunculus occidentalis</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1

<i>*Ranunculus repens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus uncinatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ribes bracteosum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ribes lacustre</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Ribes laxiflorum</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rosa nutkana</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Rubus parviflorus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Rubus spectabilis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>*Rumex crispus</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Rumex occidentalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sagina maxima</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Salicornia virginica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Salix scouleriana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Salix sitchensis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sambucus racemosa</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Saxifraga caespitosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Saxifraga ferruginea</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1
<i>Sedum divergens</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sedum integrifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Selaginella wallacei</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Senecio sylvaticus</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Sisyrinchium littorale</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1
<i>*Solanum tuberosum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solidago canadensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>*Sonchus asper</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Sorbus sitchensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Stachys cooleyae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Stellaria crispa</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Streptopus amplexifolius</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Symphoricarpos albus</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>*Taraxacum officinale</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>Taxus brevifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tellima grandiflora</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Thelypteris phegopteris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thuja plicata</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Tiarella trifoliata</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tsuga heterophylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>*Urtica dioica</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Vaccinium alaskaense</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Vaccinium parvifolium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Veronica beccabunga</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>*Vicia cracca</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Vicia gigantea</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Viola biflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
TOTAL	136	107	67	60	58	50	73	63	67	120	103

*Espèce introduite. Total de la baie de Laskeek : 169

Annexe 7 : Liste des îles sans cerf de l'archipel d'Haïda Gwaii

Non	Superficie (ha)	Végétation	Avifaune
Howay	20	Non	Non
Kawas	9,4	Non	Oui
Kerouards	7,4	Non	Non
Langtry	1,9	Non	Oui
Lost	5,3	Oui	Oui
Low	9,6	Oui	Oui
South Low	13,3	Oui	Oui
Slug	1	Non	Non
Tar	8,3	Non	Oui
Tuft	5,3	Non	Non

De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf : Leçons pratiques et théoriques fournies par l'introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii – Depuis le début du 20^{ième}

siècle, les changements d'usage des terres, la disparition des prédateurs et les régulations de la chasse ont provoqué une augmentation des populations de cervidés dans les forêts tempérées et boréales. Ce phénomène, qui est un grand succès de la conservation de ces espèces, a toutefois conduit à des surabondances qui ont entraîné des effets négatifs en cascades sur la végétation et les communautés animales qui en dépendent.

J'ai utilisé l'expérience naturelle qu'est l'introduction du cerf à queue noire sur l'archipel d'Haïda Gwaii pour étudier les conséquences de sa surabondance sur un écosystème tempéré peu perturbé par les activités anthropiques. J'ai ainsi pu mettre en évidence les contrôles descendants directs et indirects qu'exerce l'herbivore sur les Bryophytes (positifs), les plantes vasculaires (négatifs) et sur l'avifaune (négatifs) quand il n'est pas limité par les prédateurs ou la chasse.

J'ai complété ces résultats par une analyse régionale sur 20 ans pour montrer que la perte de biodiversité enclenchée par la surabondance de ces cerfs était un phénomène d'érosion continu se prolongeant bien au-delà de l'impact initial. A l'échelle de l'Amérique du Nord, j'ai ensuite pu montrer, conformément aux prédictions faites à partir des études locales, qu'il existait une relation entre surabondance des populations d'ongulés et déclin de l'avifaune du sous-bois du continent. Enfin, j'ai analysé les suivis d'une expérience de réduction des densités de cerfs entamée sur deux îles il y a 13 ans. La végétation et l'avifaune se sont partiellement reconstituées démontrant qu'il est possible (1) de restaurer les réseaux trophiques fortement modifiés et (2) qu'une telle restauration si elle est possible prendra du temps et ne convergera pas (rapidement) vers un état initial. Afin de limiter les conséquences dommageables provoquées par la surabondance des cervidés, la conservation des prédateurs et l'augmentation de la chasse doivent être favorisés.

Mots-clés : cervidés, surabondance, cascades trophiques, communautés végétales et avifaune, restauration écologique, conservation

From research to management of deer impacts: Practical and theoretical lessons learned from the introduction of black-tailed deer to Haida Gwaii – Since the past century land use changes, elimination of predators and hunting regulations triggered an increase of deer populations in temperate and boreal forests. This remarkable conservation success, led to deer overabundance and to a cascade of negative effects on vegetation and on animal communities depending on it.

I used the natural experiment provided by the introduction of black-tailed deer to Haida Gwaii to analyze the consequences of overabundant herbivore populations on temperate ecosystem only slightly modified by human activities. This unique situation allowed me to demonstrate the direct and indirect top-down effects that herbivores uncontrolled by predation or hunting exert on Bryophytes (positive) and Vascular plants (negative) as well as on songbirds (negative).

I used an analysis of regional trends spanning over 20 years to show that biodiversity erosion caused by overabundant deer extends far beyond the initial impact. At the North-American scale I was able to establish a relationship between expanding deer populations and continent wide declines in understory birds. Finally I analyzed the results of an experimental reduction in deer populations initiated 13 years ago on two islands. The understory plants and songbirds responded positively and we show that (1) it is possible to restore trophic networks even after their dramatic modification, (2) that such a restoration while possible takes time and does not (rapidly) converge towards an identified initial state. From a practical standpoint I recommend that to mitigate negative effects of overabundant deer, predator conservation and hunting have to be promoted.

Keywords: cervids, overabundance, trophic cascades, plant and bird communities, restoration ecology, conservation