

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

SÉLECTION D'ARBRES ET ORGANISATION DE LA COMMUNAUTÉ DE
VERTÉBRÉS UTILISATEURS DE CAVITÉS EN FORÊT TEMPÉRÉE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ALEXANDRE FOUILLET

FÉVRIER 2018

REMERCIEMENTS

C'est par envie de repousser les limites de ma compréhension des forêts québécoises et de la foule d'organismes qui les habite que j'ai entrepris cette maîtrise qui maintenant s'achève. Je voulais tenter d'étancher ma soif de connaissances en écologie. L'étude approfondie d'une communauté faunique fascinante comptant bon nombre d'espèces de vertébrés inter-reliées mais surtout d'espèces de la gante ailée m'interpellait grandement. De la recherche en forêt tempérée j'en voulais, et bien j'en ai eu.

Je commence par souligner la chance que j'ai eu de réaliser ma maîtrise auprès de Pierre Drapeau. Avec ta confiance et la latitude que tu m'as offert dans la réalisation de ce projet de recherche je n'en ressort que plus fort. Tu m'as permis d'ajouter plusieurs outils à mon coffre et de réaliser deux super saisons de terrain avec à chaque fois les ressources nécessaires et même plus. Je salue également ton dévouement pour la recherche en écologie forestière au Québec, ta générosité et ta classe. Je poursuis avec ma co-directrice Virginie A. Angers. Quelle heureuse et belle rencontre que la tienne à travers ce projet de recherche que tu m'as concocté et présenté sur un plateau d'argent. Tu m'as toujours offert l'accompagnement dont j'avais besoin et le simple sentiment de te savoir dans le coup avec nous me rassurait.

J'aurais passé deux belles saisons au cœur des érablières cathédrales du parc régional de la montagne du Diable accompagné de deux équipes de terrain dévouées; merci à Audrey-Maude Bastien, Brigitte Beaudry, Ariane Breault, Béatrice Carrier, Nicolas Coallier, Éliane Duchesne, Phillipe-Olivier Dumais, Fransisco Garcia-Bulle Bueno, grâce à vous tout allait comme sur des roulettes !

Je dois également souligner l'hospitalité de l'équipe du parc régional de la Montagne du Diable à Ferme-Neuve. Particulièrement M. Christian Parent, directeur du parc,

qui a cru au projet, nous a fait confiance et nous a accordé l'aide qu'il fallait pour nous recevoir dans les installations neuves du parc !

Je dois également remercier M. Paul-Émile Lafleur, biologiste au ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs pour son intérêt dans mon projet. Son enthousiasme, ses réflexions et commentaires à l'intention de mon projet étaient les bienvenues.

Je tiens à formuler un remerciement tout particulier à sieur Réjean Deschênes. Sans ta rencontre dans la boréale de 2012 je crois que je n'aurai pas autant croqué dans cette passion qu'est l'ornithologie et le travail sur le terrain. Je te remercie donc d'abord pour l'élan mais également pour ton épaulement lors des premiers pas de chaque saison passée à Ferme-Neuve.

Un gros merci à l'équipe de professionnels du Centre d'étude de la forêt, pôle Montréal (Mélanie Desrochers, Luc Lauzon et Daniel Lessieur). J'ai eu la chance de réaliser mes études dans le plus important centre de recherche sur la forêt au Québec et de pouvoir compter sur la crème de la crème pour le soutien technique. Je ne crois pas avoir été de tout repos et vous restiez toujours là pour m'apporter l'aide que je n'ai pas hésité à vous demander. Côté statistique, j'aurais épargné beaucoup de temps, d'essais et d'analyse grâce à l'écoute et l'aide qu'Alain Leduc à bien voulu m'accorder. Merci pour ton support, tu m'as apporté de nouvelles perspectives et références qui m'ont grandement aidées.

Je veux également saluer l'équipe d'étudiants du laboratoire de Pierre Drapeau à l'UQAM: Violette Bertrand, Carine Côté-Germain, Juliette Duranleau, Antoine Plouffe, Geneviève Potvin et Philippe Cadieux. Philippe, je crois que tu es l'auteur le plus cité de mon mémoire. Tu m'as ouvert la voie et ta rigueur et ta curiosité en recherche me suivront longtemps. Je te remercie pour le temps que tu m'as alloué dans les nombreuses discussions en personne et sur Skype pendant ce périple qu'a été ma maîtrise.

Je veux remercier tendrement ma compagne de vie Florence Bélanger. Tout un pèlerinage cette maîtrise et tu auras été d'un support inébranlable tout le long. Nous passerons dans les prochaines années des forêts aux champs et je suis convaincu que notre synergie continuera à opérer et à nous rendre heureux.

Finalement, je remercie les divers programmes de financement sans qui le présent projet de recherche ne serait resté qu'une idée embryonnaire. Les premiers pas du projet ont été supporté financièrement par le ministère de la Faune, des Forêts et des Parcs via le programme de financement de la recherche et développement en aménagement forestier (PFRDAF). Mon cheminement scolaire a été financé par le programmes de bourse de 2^e cycle du CRSNG et du FQRNT. J'ai également bénéficié du programme FONCER du CRSNG en modélisation de la complexité de la forêt pour réaliser un stage en Argentine.

Les deux chapitres écrits sous forme d'articles qui suivent dans les prochaines pages sont le fruit d'un travail collectif. Mon directeur Pierre Drapeau et ma co-directrice Virginie A. Angers sont donc deux co-auteurs des deux articles prenant place dans ce mémoire. Pour le premier chapitre, considérant le précieux support apporté par Alain Leduc pour la réalisation des analyses statistiques, ce chercheur associé au Centre d'étude de la forêt à l'UQAM est également co-auteur du premier chapitre.

À Flo et notre petite crevette

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	II
LISTE DES FIGURES.....	X
LISTE DES TABLEAUX.....	XII
RESUME.....	XIII
INTRODUCTION.....	1
0.1 Problématique	1
0.2 État des connaissances	2
0.2.1 L'écosystème forestier de la forêt feuillue tempérée.....	2
0.2.2 L'aménagement forestier en forêt tempérée nordique	3
0.2.3 La communauté cavicole, un réseau écologique important à étudier	5
0.2.4 Le réseau d'utilisateurs de cavités.....	8
0.2.5 L'état des connaissances sur les arbres à cavités et l'avifaune associée en forêt tempérée nordique	11
0.2.6 La formation des cavités non-excavées.....	13
0.3 Objectifs	14
0.4 Méthodes	15
0.4.1 Localisation du site à l'étude.....	15
0.4.2 Méthodes de recherche active de cavités	16
0.4.3 Inventaire de l'avifaune.....	18
0.4.4 Inventaires de la végétation.....	18
CHAPITRE I	
CAVITY SUPPLY PROCESSES AND CAVITY SELECTION BY FUNCTIONAL GROUPS OF CAVITY USERS IN A NORTHERN TEMPERATE FOREST IN EASTERN NORTH AMERICA	21
1.1 Abstract	22
1.2 Introduction	23
1.3 Materials and Methods.....	26
1.3.1 Study area.....	26

1.3.2 Design of cavity surveys	27
1.3.3 Cavity-bearing trees and tree availability	29
1.3.4 Statistical analyses	31
1.4 Results	33
1.4.1 General patterns of cavity formation and occupancy.....	33
1.4.2 Small cavity excavators tree selection	34
1.4.3 Pileated Woodpecker tree selection	35
1.4.4 Small non-excavators and large non-excavators tree selection.....	35
1.4.5 Non-excavated cavity tree occurrence	36
1.5 Discussion	37
1.5.1 Cavity production processes	37
1.5.2 Tree species.....	38
1.5.3 Tree DBH.....	38
1.5.4 Tree degradation stages.....	39
1.5.5 Decay agents	41
1.5.6 Size of tree cavity entrance	41
1.5.7 Conservation and management implications	42
1.6 Acknowledgments.....	42
1.7 References	54
1.7 Appendix A.....	63
CHAPITRE II	
NETWORK COMPLEXITY AND ROBUSTNESS OF THE CAVITY-USING	
COMMUNITY OF A NORTH AMERICAN TEMPERATE HARDWOOD	
FOREST: IMPLICATIONS FOR CONSERVATION AND MANAGEMENT	64
2.1 Abstract	65
2.2 Introduction.....	66
2.3 Methods.....	69
2.3.1 Study area.....	69
2.3.2 Study design.....	70

2.3.3 Cavity-bearing-trees parameters and stand characteristics	72
2.3.4 Statistical analyzes	72
2.4 Results	79
2.4.1 General characteristics of the nest web	79
2.4.2 Network complexity of the nest web	80
2.4.3 Network robustness to removal of specific cavity formation agents	80
2.4.4 Network robustness to management scenarios	81
2.5 Discussion	83
2.5.1 Structure and Network complexity of the nest web	83
2.5.2 Network robustness to removal of specific cavity formation agents	86
2.5.3 Network robustness to management scenarios	87
2.5.4 Conservation and management implications	88
2.6 Acknowledgments	90
2.7 References	98
CONCLUSION	103
Recommandations pour l'aménagement	104
Limites de l'étude et pistes de recherche	105
ANNEXE A LISTE DES PRINCIPALES ESPÈCES DE VERTÉBRÉS QUI UTILISENT LES CHICOTS, LES CAVITÉS D'ARBRES ET LES DÉBRIS LIGNEUX AU QUÉBEC. TIRÉ DE DARVEAU & DESROCHERS, 2001.....	109
ANNEXE B REPRESENTATION SCHEMATIQUE DE L'ORGANISATION DES PLACETTES DE RECHERCHE ACTIVE DE CAVITE ET DE LA LOCALISATION SYSTEMATIQUE DES PLACETTES DE VEGETATION ET DES POINTS D'ECOUTE/REPASSE DE CHANTS.....	111
ANNEXE C CLASSEMENT DES TAILLES D'OUVERTURE DES CAVITES EN FONCTION DES EXCAVATEURS ASSOCIES.....	112
ANNEXE D STADES DE DEGRADATION DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE A L'ETAT VIVANT JUSQU'A CELUI DE CHICOT, ADAPTE PAR OUELLET- LAPOINTE (2010) DE IMBEAU ET DESROCHERS (2002).....	113

ANNEXE E STADES DE DEGRADATION DE L'EPINETTE NOIRE DE L'ETAT VIVANT A CELUI DE CHICOT, TIREE DE IMBEAU ET DESROCHERS (2002).	114
ANNEXE F STADES DE DEGRADATION DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE A L'ETAT VIVANT JUSQU'A CELUI DE CHICOT ET SES EXPLICATIONS	115
ANNEXE G CLASSEMENT DU RECOUVREMENT DE L'ECORCE SUR LES TRONCS D'ARBRES	116
RÉFÉRENCES CITÉES DANS L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE.....	117

LISTE DES FIGURES

Figure		page
1.1 Study area at the northern limit of the hardwood temperate forest biome, Québec, Canada.		45
1.2 Percentage distribution of suitable excavated and non-excavated cavities, occupied excavated and non-excavated cavities and available trees as a function of tree species. Tree species acronyms correspond to: sugar maple (SMA), yellow birch (YBI), American beech (ABE), quaking aspen (ASP) and balsam fir (BFI).		46
1.3 Mean DBH of unoccupied and occupied, non-excavated and excavated cavity-bearing trees in relation to available trees surveyed. Group of trees not connected by the same letters are significantly different (Kruskal-Wallis non-parametric test [df=4, p < 0.001] and post-hoc Dunn test [α =0.05] with Bonferroni adjustment for multiple comparisons).		46
1.4 Proportions of suitable or occupied excavated and non-excavated cavities as a function of tree degradation stage in a northern temperate forest in Québec, Canada. Dotted line divides living from dead trees.		47
1.5 Bar plots presenting univariate Freeman-Tukey tests ($[df \chi^2_{[df, \alpha]} / (\text{no.cells})]^{1/2} ([1*7.879 / (2)]^{1/2} = 1.98)$ (Legendre and Legendre, 2012), comparing frequency distributions of occupied cavity trees with available trees. Significant differences are highlighted by an (*).		48
2.1. Study area at the northern limit of the hardwood temperate forest biome, Québec, Canada.		91
2.2. Nets-web showing links between nest trees, cavity formation agents (excavators in brown and decay in blue) and non-excavator users of a temperate hardwood forest of North eastern America. Lower rows are showing proportions of cavity-bearing tree species as compared to their availability in stands. Diameters of circles are weighted by respective proportion of each tree species. Line thickness relates to the frequency of interactions, i.e. the number of times an interaction occurred between two species: 1-2 (thin), 3-10 (medium) or 11 to 37 (thick). Number between parentheses refers to the number of observed nesters or roosting families found per species.		92

- 2.3. Barplot presenting mean and 95 % confidence intervals of the proportion of non-excavator users that goes extinct when removing a given cavity formation agent. Capital letters indicate significant differences between cavity formation agents removal when the 95 % confidence intervals do not overlap. 93
- 2.4. Influence of different harvesting scenarios on the total number of users and functional groups of cavity excavators and non-excavators remaining whether they occupy small or large cavities. 94

LISTE DES TABLEAUX

Table.....	Page
1.1 Cavity entrance size category and dimensions with their associated cavity producers in the study plots of a northern temperate forest, Québec, Canada.....	50
1.2 List of cavity users grouped by size and function. Body size, cavity's production mode and degradation of tree's part hosting the occupied cavity are also listed. Data from the study sites of a northern temperate forest, Québec, Canada.	51
1.3 List of tree condition variables tested in univariate analyzes associated to cavity users functional groups.....	52
1.4 Explanatory variables of saturated matched case-controls (1:3) conditional logistic models for each functional group of cavity users. Mean bootstrapped odd ratio values with their bias corrected and 95% confidence intervals are presented. The tree cavity characteristics selected are in [square brackets]. Bold values represent explanatory variables with a significant effect in the prediction of the response variable.	53
2.1. Number of tree cavities occupied as a nesting, roosting or denning sites by non-excavators.	95
2.2. Species strength index values measured for a) tree species interactions with cavity formation agents (excavators and decay) and b) cavity formation agents' interactions with non-excavators.	96
2.3. Indices measuring network complexity of the present study compared with other nest webs from North and South America.....	97

RÉSUMÉ

Depuis une quinzaine d'années, un intérêt grandissant pour l'importance du bois mort et sénescents dans les écosystèmes forestiers concorde avec le constat inquiétant que la persistance et le recrutement des arbres morts et vivants de grande taille sont mis à mal par les pratiques forestières en forêt aménagée depuis les dernières décennies. Ces attributs des forêts sont associés à la survie d'une foule d'organismes et leur raréfaction dans les forêts aménagées est connue pour grandement affecter la biodiversité. La communauté cavicole est un assemblage d'espèces de vertébrés qui utilisent les cavités d'arbres et dont les interactions sont hiérarchiquement organisées. C'est dans le contexte d'un manque de connaissances quant à l'utilisation par la faune des cavités d'arbres en forêt tempérée que s'inscrit la présente étude réalisée en 2015 et 2016 dans le Parc régional de la montagne du Diable, dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune (Saucier et al. 1998). Répondant tant à des besoins identifiés dans la littérature qu'à des enjeux soulevés par des intervenants en foresterie, le présent mémoire de maîtrise dressera le portrait complexe de cette communauté dépendante des arbres sains, sénescents et morts arborant des cavités, en évaluant les caractéristiques des arbres sélectionnées par les utilisateurs ainsi qu'en présentant la structure d'interactions qui relie les diverses espèces végétales et fauniques au sein de cette communauté. La recherche active de cavités non-excavées (issue de la dégradation naturelle d'une blessure d'arbre) et excavées (par les espèces excavatrices de la communauté) a été menée au moyen d'inventaires systématiques dans 165 ha de forêts feuillues et mixtes où toutes les cavités trouvées ont fait l'objet de visites à l'aide de caméras. Ce mémoire est présenté sous la forme de deux chapitres. Le premier aborde la question de la sélection des arbres par la faune. La découverte de 210 utilisateurs de cavité d'arbres a permis de confirmer l'utilisation à la fois de cavités issues de la dégradation naturelle ainsi qu'excavées par les oiseaux excavateurs. Subséquemment, des analyses statistiques ont permis d'évaluer la sélection des caractéristiques des arbres à cavités par l'ensemble de la communauté utilisatrice de cavité (excavateurs et non-excavateurs). Ces résultats, en plus de souligner l'importance des arbres aux forts diamètres dans la sélection des arbres à cavités par les espèces caviholes, révèlent également l'importance de conserver l'ensemble du spectre de dégradation des arbres à cavités lorsque la conservation de l'ensemble de la communauté cavicole est visée. Le deuxième chapitre illustre et explique la structure des interactions liant les diverses espèces végétales et fauniques de la communauté cavicole, sous forme d'un réseau écologique. Nos résultats montrent un réseau cavicole supporté par une forte diversité de liens associant les essences d'arbres aux producteurs de cavités. Aidé de divers indices issus de la théorie des réseaux écologiques et d'analyses de suppression des agents producteurs de cavités nous présentons la structure d'une communauté cavicole en forêt feuillue. Finalement, nous soulignons la fragilité de la communauté cavicole de ces forêts à

différents scénarios d'aménagement forestier au moyen de simulations portant sur le prélèvement de divers arbres à cavités.

Mots-clés : Communauté de vertébrés utilisateurs de cavités, arbres à cavité, réseau cavicole, forêt tempérée, pics, faune non-excavatrice, cavités excavées, cavités dégradées naturellement, forêt tempérée nordique.

INTRODUCTION

0.1 Problématique

Avec de nouveaux engagements pour un aménagement durable des forêts, le gouvernement québécois affiche un intérêt d'harmonisation des divers rôles que joue la forêt (RLRQ, 2015). Par l'aménagement écosystémique, les interventions de l'industrie doivent être réalisées selon des pratiques forestières visant à réduire les écarts entre la forêt aménagée et la forêt naturelle afin de maintenir viabilité et biodiversité (Art. 4, RLRQ, 2015). Depuis que l'on associe la persistance dans les écosystèmes forestiers de bon nombre d'espèces à la présence du bois mort (Raphaël & White, 1984; Berg et al., 1994; Darveau & Desrochers, 2001; Saint-Germain, 2004), une attention toute particulière doit être dévouée à la conservation de cet attribut dans les stratégies d'aménagement futures (Jetté et al., 2013).

L'humain a entretenu dans ses relations avec la forêt tempérée depuis la colonisation un long historique de coupes forestières. Maintenant, à l'aube d'une nouvelle approche en foresterie, il faut apprendre de l'étude des coupes forestières dites «modernes». La comparaison des forêts aménagées sous diverses formes de coupes pratiquées au cours des dernières décennies avec des forêts relativement peu perturbées sous-tend notamment l'altération du recrutement à long terme de formes diversifiées de bois mort ainsi qu'une diminution de tiges mortes et vivantes de gros diamètre (Goodburn & Lorimer, 1998; McGee et al., 1999; Angers et al., 2005; Doyon et al., 2005; Bavrlic, 2009). Rappelant la dépendance au bois mort d'une part non négligeable de la biodiversité forestière, les changements dans la structure forestière des territoires aménagés soulèvent une certaine inquiétude quant au maintien des espèces associées aux vieux arbres et au bois mort dans ces écosystèmes.

C'est donc dans ce contexte que la présente étude examinera l'importance de certains attributs de vieilles forêts pour une communauté faunique complexe. Bien que des activités de récoltes forestières (Boulet et Pin, 2015) et de martelage permettent d'identifier et de conserver des arbres à valeur faunique dans ces forêts, trop peu de travaux se sont intéressés à l'utilisation par la faune des arbres à cavités arboricoles et

aux diverses interactions inter-espèces qui relient les membres de cette communauté de la forêt tempérée nordique au Québec comme d'ailleurs dans tout l'est de l'Amérique du Nord (Martin et Wesolowski 2016). Le présent projet de maîtrise se penchera donc sur l'organisation en réseau de la faune utilisatrice de cavités arboricoles associée aux arbres sains, morts et sénescents des vieilles forêts feuillues tempérées nordiques peu perturbées. La présence de plusieurs processus parallèles impliqués dans la création de cavités de ces forêts force également l'interrogation; cette redondance pourrait-elle influencer la résilience de la communauté cavicole face aux perturbations? Alors que plusieurs études soulignent le besoin de recherches supplémentaires sur l'utilisation des cavités en forêt feuillue tempérée (Doyon et al., 1999; Kenefic & Nyland, 2007), d'autres mentionnent que la diminution des écarts entre la forêt aménagée et la forêt naturelle devra passer par l'élaboration de nouvelles lignes directrices plus précises quant à la rétention des arbres à importance faunique dans les pratiques de martelage et de coupes de la forêt feuillue (James, 1984; Goodburn & Lorimer, 1998; Doyon et al., 1999; McGee et al., 1999; Kenefic & Nyland, 2007; Straus et al., 2011). Ceci souligne l'importance de l'avancée des connaissances qui sera proposée par nos travaux de recherche.

0.2 État des connaissances

0.2.1 L'écosystème forestier de la forêt feuillue tempérée

Originellement, dans la forêt feuillue tempérée précoloniale du nord-est de l'Amérique du Nord, plus du trois quart du territoire forestier était couvert de peuplements divers âgés et inéquiens (Frelich & Lorimer, 1991). On y observait la dominance des essences tolérantes à l'ombre, l'érable à sucre (*Acer saccharum*), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*) et le hêtre à grande feuilles (*Fagus grandifolia*) et la sous-dominance du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) et du pin blanc (*Pinus strobus*) (White & Mladenoff, 1994). La distribution de la forêt feuillue tempérée en Amérique du Nord recouvre à sa limite nordique tout le Québec méridional, mais s'étend bien plus en territoire américain (Majcen, 1994). Au Québec, quatre domaines bioclimatiques occupent la forêt tempérée nordique: l'érablière à caryer, l'érablière à tilleul, l'érablière à bouleau jaune et à sa limite septentrionale, la sapinière à bouleau jaune (MFFP, 2003). Outre les perturbations

réalisées par les communautés amérindiennes (Foster & Aber, 2004), les agents perturbateurs du paysage forestier étaient nombreux: vent, insectes, maladies, feux, verglas, inondations et brout par les herbivores (Castor du Canada, *Castor canadensis* et le cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus*) (North & Keeton, 2008). Parmi ces perturbations diverses, le vent est celui le plus souvent associé au régime de trouées (North & Keeton, 2008). Touchant de faibles superficies de forêt (Seymour & White, 2002), se manifestant le plus souvent par la chute d'un arbre ou d'une partie d'arbre (Barden, 1989), le régime des trouées en forêt feuillue tempérée est aujourd'hui encore la perturbation naturelle la plus fréquente (Runkle, 1982). Dans une moindre mesure, s'ajoutent les chablis catastrophiques et les feux de forêts, des perturbations beaucoup plus rares qui peuvent affecter de grandes superficies (Seymour & White, 2002). Ces perturbations s'avèrent être les éléments majeurs à la création et au maintien de l'hétérogénéité du paysage forestier (Foster & Aber, 2004).

Dans la forêt feuillue tempérée nordique d'aujourd'hui, il s'ajoute aux perturbations naturelles énoncées plus haut, les perturbations anthropiques passées et présentes (White & Mladenoff, 1994; Lorimer & White, 2003; Boulet & Pin, 2015). Depuis l'an 2000, ce sont 22% des peuplements de feuillus tolérants qui perdureraient au Québec sans perturbation de l'industrie forestière ou naturelles majeures selon un document d'information récent du Bureau du forestier en chef (Boulet & Pin, 2015). Le reste des peuplements seraient, quant à eux, issus de récolte par coupe à diamètre limite (35%), de jardinage (23%), totale (6%) et une partie serait la conséquence du passage de la tordeuse de bourgeon d'épinette (13%) (Boulet & Pin, 2015). Parmi les legs remarquables des pratiques forestières appliquées au siècle dernier dans l'aménagement du territoire forestier tempéré nord américain, certaines études soulèvent une raréfaction de différentes formes de bois mort (Goodburn & Lorimer, 1998; Doyon et al., 1999; McGee et al., 1999; Angers et al., 2005).

0.2.2 L'aménagement forestier en forêt tempérée nordique

Malgré une diminution des activités de coupes forestières depuis une quinzaine d'années en forêt feuillue tempérée, la tendance demeure; il y a augmentation de l'intensité de coupe depuis 50 ans (Boulet & Pin, 2015). Depuis 2010, la loi A-18.1 sur l'aménagement durable du territoire forestier (RLRQ, 2015) passe par

l'application de l'approche d'aménagement écosystémique. Cette nouvelle stratégie, vise à limiter les écarts entre les forêts aménagées et les forêts naturelles assurant ainsi le maintien de la biodiversité et de la viabilité des forêts. L'hypothèse est qu'en s'inspirant des perturbations naturelles dynamisant naturellement les systèmes, les récoltes de matières ligneuses se verront moins perturbantes et permettront de ce fait, d'assurer une meilleure pérennité aux rôles multiples que l'on attribue à la forêt québécoise (RLRQ, 2015).

Les fondements de l'aménagement écosystémique impliquent une grande connaissance du fonctionnement des écosystèmes naturels, de leurs perturbations naturelles et de leurs variations historiques. Ainsi, il faut souligner l'importance des études historiques tant au niveau du passé pré-colonial de ces forêts (Canham & Loucks, 1984; Frelich & Lorimer, 1991; White & Mladenoff, 1994), que celui du passé colonial (Foster al., 1998; Foster, 2001; Cogbill et al., 2002; Lorimer & White, 2003). Les études des quelques sites peu ou pas perturbés des forêts tempérées du nord-est américain sont également d'une utilité non-négligeable, et ce, en facilitant les comparaisons (Brisson et al., 1992; Goodburn & Lorimer, 1998; Doyon et al., 1999; Angers et al., 2005; Kenefic & Nyland, 2007).

En forêt feuillue et plus précisément dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, plusieurs types de pratiques forestières se sont succédées au cours des dernières décennies, passant des coupes partielles à diamètre limite, aux coupes totales par bandes, aux coupes de jardinage, et finalement aux coupes progressives irrégulières (Boulet & Pin, 2015). L'étude des forêts aménagées selon certaines de ces pratiques a fait état du sort de certains de leurs attributs forestiers. Ces recherches, comparant les forêts aménagées à des sites de références non-perturbés, ont pu démontrer une perte d'effectif d'arbres vivants et morts de gros diamètres (Goodburn & Lorimer, 1998; Doyon et al., 1999; McGee et al., 1999; Angers et al., 2005). De plus, Angers et al. (2005) avancent qu'avec des cycles de révolution de coupe aussi courts que ceux pratiqués en coupe de jardinage, sans mesure de marquage particulière, le recrutement du bois mort et sénescent sera compromis. Ces résultats concordent avec l'éveil du rôle joué par le bois mort et sénescent dans la conservation de la biodiversité forestière qui a émergé il y a une quinzaine d'années au Québec

(Angers, 2009) et représente des pistes utiles pour l'orientation future des pratiques forestières en contexte de gestion durable des forêts.

0.2.3 La communauté cavicole, un réseau écologique important à étudier

Dans la stratégie de gestion durable des forêts, le maintien de la biodiversité en territoire aménagé est un des objectifs primaires (RLRQ, 2015). En Scandinavie, Berg et al. (1994) estiment à la moitié le nombre d'espèces forestières menacées, tous règnes confondus, associées directement au bois mort. Le bois mort regorge de vie et est utilisé par plusieurs organismes comme gîte, ressource alimentaire ou habitat: incluant l'entomofaune (Saint-Germain, 2004), l'herpétofaune, les mammifères, et l'avifaune (Darveau & Desrochers, 2001). Ce serait 25% des vertébrés des forêts de Nouvelle-Angleterre qui dépendraient du bois mort pour compléter leur cycle de vie (DeGraaf et al., 1992) et au Québec, cela représenterait environ soixante espèces de vertébrés (Darveau & Desrochers, 2001). En forêt tempérée nordique québécoise, ce sont 49 espèces de vertébrés qui sont susceptibles d'utiliser à un moment ou un autre de leur cycle de vie une cavité arboricole (voir liste des espèces en annexe A). Les oiseaux sont le groupe de vertébrés le plus souvent étudié au regard de cette relation «arbres à cavités-faune», puisqu'ils comptent dans leur rang la majeure partie de la communauté utilisatrice de cavités ou dite «cavicole» (Darveau & Desrochers, 2001).

Le rapport étroit que les pics, et dans une moindre mesure les autres espèces membres de la communauté cavicole, entretiennent avec le bois sénescant et mort dans leurs activités de quête de nourriture, de reproduction et de repos (Gauthier & Aubry, 1995) font d'eux des espèces clefs indicatrices. Leur étude permet une évaluation plus directe du rôle fonctionnel que peuvent jouer dans le maintien de la biodiversité forestière les aménagements écosystémiques forestiers et la conservation d'attributs des forêts de fin de succession comme le bois sénescant et mort (Drapeau et al., 2008; Drapeau et al., 2009).

En se basant sur la relation que les espèces de la communauté cavicole entretiennent avec la ressource «cavité», nous pouvons les départager en trois groupes. (1) D'abord, supportant l'ensemble des autres espèces animales, on retrouve les diverses essences d'arbres qui accueillent les cavités. (2) Ensuite viennent les agents producteurs de

cavités; les pics, qui sont les excavateurs forts de cavités, les mésanges et les sittelles, des excavateurs facultatifs de cavités dans des arbres déjà dégradés. Les pics excavent eux-mêmes leur cavité chaque année (Gauthier & Aubry, 1995; Aubry & Raley, 2002). Les mésanges et les sittelles, elles, ayant une plus faible capacité d'excavation, peuvent construire leur cavité elles-mêmes, mais selon le cas, peuvent réutiliser une cavité déjà formée complètement ou partiellement (Martin & Eadie, 1999; Martin et al., 2004). La dégradation naturelle du bois est également un processus de production de cavité qui implique plusieurs éléments au fil du temps et de la croissance de l'arbre. Ainsi le vieillissement, les blessures, les champignons et divers autres macro et micro-organismes participent au creusage lent d'une chambre à l'intérieur d'un tronc ou d'une branche d'arbre (Shigo & Marx, 1977; DeGraaf & Shigo, 1985; Basham, 1991; McComb and Lindemayer, 1999). (3) Le troisième groupe d'utilisateurs est constitué des espèces cavicoles qui ne peuvent creuser elles-mêmes leur cavités. Ces utilisateurs secondaires de cavités forment une guildes riche en espèces d'oiseaux et de mammifères, qui sont dépendants des excavateurs primaires et des cavités non-excavées pour leur approvisionnement en cavités (Martin & Eadie, 1999; Darveau & Desrochers, 2001; Aitken et al., 2002). La création de cavités dans les systèmes forestiers du monde implique plusieurs processus (Cockle et al., 2011a). En Amérique du Nord, l'importance des pics comme pourvoyeurs de cavités en forêts (77 à 99% des cavités utilisées par des utilisateurs secondaires), fait d'eux un groupe fonctionnel incontournable (Cockle et al., 2011a; Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe et al., 2012; Simard et al., 2013). L'assemblage des substrats d'excavation (espèces d'arbres morts, sénescents ou arborant une partie morte ou sénescente) et des facilitateurs d'excavation (champignons et espèces aviaires excavatrices) menant à la mise en disponibilité de cavités dans les forêts peut par contre, dans d'autres régions du monde, être beaucoup plus diversifiée (Gibbon et Lindenmayer, 2002; Wesolowski, 2007; Cockle et al., 2012).

Le réseau des utilisateurs de cavités «*nest-web*» est un concept dérivé de celui de réseau trophique «*food-web*». Il permet le positionnement hiérarchique des trois groupes d'espèces végétales et animales présentées plus haut en trois niveaux autour de l'accessibilité d'une ressource, ici les cavités (Martin & Eadie, 1999). Ce réseau complexe, en plus de permettre l'identification et la mesure des interactions possibles

(directes et indirectes) entre les espèces (Blanc & Walters, 2007), représente une opportunité pour pousser plus loin notre compréhension de la communauté d'utilisateurs de cavités. Ce sont les connaissances sur les interactions entre les membres de la communauté cavicole qui permettent d'en mesurer la complexité. D'autre part, la disponibilité de cavités dans les forêts, leur taille et les interactions entre les différentes espèces de la communauté influencent les populations de ces utilisateurs de cavités (Simard et al., 2013). Depuis peu, la théorie des réseaux, un concept développé dans diverses disciplines, permet d'envisager une analyse plus approfondie de ces interactions dans les réseaux en écologie. Des indices tel que la « connectance » (nombre de liens observés/nombre de liens possibles), la « distribution des degrés » (distribution de fréquence du nombre de lien par espèces pour tous les membres d'une communauté), la longueur et la force des interactions, pour ne nommer que ceux-là, permettent de quantifier la structure d'un réseau, ce qui facilite ensuite leur comparaison (Blanc & Walters, 2007; Gilbert, 2009 et Dunne et al., 2002). La suppression d'espèces interreliées composant le réseau est également une manière pertinente d'analyser la robustesse d'une communauté. La mise en lumière d'espèces clefs, de cascades d'extinction, ainsi que des dépendances des espèces les unes par rapport aux autres sont des éléments inhérents aux réseaux écologiques qui peuvent en favoriser la compréhension (Memmott et al., 2004) comme les « nest webs » (Ruggera et al., 2016).

Dans un contexte d'aménagement écosystémique, l'étude de la communauté des utilisateurs de cavités est des plus pertinente (Drapeau et al., 2008). L'évaluation des impacts possibles d'une perturbation sur un assemblage complexe d'espèces organisées en un réseau donne une perspective intéressante permettant de mieux saisir la robustesse d'une communauté (Martin et Eadie, 1999). La robustesse d'une communauté à la perte d'éléments ou d'interactions est fonction de la structure des interactions maintenant les diverses espèces liées les unes aux autres. Empruntant des réflexions similaires à l'évaluation de la résilience des écosystèmes, il serait attendu qu'un système (ou communauté) comportant une certaine forme de redondance parmi ses éléments constituants et interactions offrirait une « assurance » au maintien d'un certain service ou d'une certaine fonction (Olivier et al., 2015). Ainsi, il serait attendu qu'un réseau écologique ayant des interactions en parallèle qui remplissent des

fonctions similaires a une plus grande robustesse (Borrvall et al., 2000; Oliver et al., 2015). La simulation d'exercices de perte d'espèces végétales ou animales (Ruggera et al., 2016; Cadieux, 2017) ou bien de scénarios de coupe forestière sur le réseau écologique qu'est la communauté cavicole est un outil fort intéressant lorsque vient le temps de mesurer cette possible redondance fonctionnelle et d'évaluer les répercussions possibles sur la biodiversité forestière.

0.2.4 Le réseau d'utilisateurs de cavités

Les travaux portant sur l'étude de l'ensemble du réseau d'utilisateurs de cavités dans la forêt tempérée de l'est de l'Amérique du Nord sont peu nombreux (Bavrlie 2009) et ceux portant sur la forêt tempérée nordique sont quant à eux inexistantes. Afin d'avoir une meilleure idée du réseau d'utilisateurs de cavités de la région d'étude, il importe de caractériser brièvement les réseaux la bordant. Ainsi, un résumé des connaissances acquises pour les réseaux la cernant au nord et au sud suit.

Suite à des efforts considérables, concentrés en forêt boréale mixte, les connaissances sur l'organisation du réseau d'utilisateurs de cavité de cette région ont grandement avancé au Québec. Comptant jusqu'à une quinzaine d'espèces fauniques et 5 essences d'arbres (Ouellet-Lapointe, 2010; Cadieux, 2011), le réseau est cependant moins diversifié que celui observé dans les forêts de l'Ouest canadien (Martin et al., 2004). Dans ce système forestier le peuplier faux-tremble est l'arbre accueillant la majorité si ce n'est pas la presque totalité des utilisateurs de cavités et ce malgré une faible disponibilité dans le couvert forestier (29%). Le bouleau à papier quant à lui ne compterait que pour 3% des arbres à cavité (Cadieux, 2011). Les essences résineuses dans ce système ne sont, quant à elles, que très faiblement utilisées pour l'excavation, mais sont par contre utilisées lors du comportement d'alimentation des pics (Nappi, 2009). Les cavités disponibles sont principalement issues de la création de cavités par les excavateurs primaires (les pics) et sont presque toujours positionnées sur les troncs des peupliers (Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe et al., 2012). De plus, il est possible d'observer la couverture d'un large éventail d'états de dégradation des tiges de peuplier par les excavateurs, toutes espèces confondues (Cadieux, 2011). Puis, lorsqu'observées en regard de la capacité d'excavation des espèces, ce sont celles ayant une forte capacité d'excavation (Pic chevelu, *Picoides villosus*; Pic maculé,

Sphyrapicus varius et Grand Pic, *Dryocopus pileatus*) qui se retrouvent à utiliser une grande proportion d'arbres vivants pour la nidification, alors que les excavateurs aux capacités d'excavation plus faibles (Pic mineur, *Picoides pubescens*; Sittelle à poitrine rousse, *Sitta canadensis*; Pic flamboyant, *Colaptes auratus*) excavent plutôt dans des arbres au substrat plus mou (Cadieux, 2011). L'étude du réseau des utilisateurs de cavités a permis, dans cette région du Québec, d'en identifier les espèces clefs. Le Pic maculé s'avère être une espèce excavatrice clef excavant la plus grande majorité des cavités qui peuvent abriter des utilisateurs secondaires de petite taille (Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe, 2010; Ouellet-Lapointe et al., 2012). Le Grand Pic, l'autre espèce clef importante de la communauté, est quant à lui le pourvoyeur des plus grandes cavités. Son importance est cruciale pour les utilisateurs secondaires de grande taille (Gasse, 2007), il est l'excavateur avec le plus haut taux de réutilisation de ses cavités par les utilisateurs secondaires par rapport à son abondance relative faible (Cadieux, 2011). Les travaux sur le réseau d'utilisateurs de cavités ont également permis de tracer les liens forts unissant les peupliers faux-tremble de gros diamètres, le champignon de la carie blanche du tremble (*Phellinus tremulae*) et les espèces excavatrices clefs, éclaircissant du même coup l'orientation des aménagements forestiers futurs de cette région (Cadieux, 2011).

Dernièrement, l'avancée des connaissances sur l'organisation du réseau de la communauté cavicole en pessière du nord-ouest québécois a amené une contribution importante au portrait québécois de cette communauté. La diversification des essences d'arbres supportant le réseau rajoute de la complexité au réseau de cette partie septentrionale de la forêt boréale (Cadieux, 2017). À ces latitudes, deux excavateurs primaires se rajoutent : le Pic à dos noir (*Picoides articus*) et le Pic à dos rayé (*Picoides dorsalis*). La raréfaction des peuplements de peupliers faux-tremble et le nombre important d'utilisateurs de cavités détectés en milieux ouverts humides sont des particularités de ce réseau qu'il faut également souligner (Cadieux, 2017). Les espèces clefs de voûte du sud de la forêt boréale sont également d'importants acteurs dans le réseau du nord. D'autant plus qu'avec la nordicité du paysage forestier, les peupliers faux-tremble se font rares et les grands utilisateurs secondaires, dépendant toujours autant des grandes cavités du Grand Pic, y sont contraints. Le Pic flamboyant, souvent associé aux milieux ouverts (Ouellet-Lapointe, 2010; Cadieux,

2011) donc beaucoup moins dépendant aux peuplements de feuillus intolérants continus que le Grand Pic et le Pic maculé, semble trouver son compte pour sa reproduction dans l'excavation de divers essences d'arbres pourvu qu'elles lui soient adéquates (Cadieux, 2017). Le grand nombre de cavités et d'utilisateurs secondaires associés à cet excavateur fait de lui l'espèce excavatrice clef dans ce contexte forestier nordique (Cadieux, 2017).

Pour le réseau d'utilisateurs de cavités de la forêt feuillue tempérée, la seule étude dont nous disposons est celle réalisée dans le sud de l'Ontario par Bavrlic (2009) qui a caractérisé la communauté cavicole de la forêt Carolinienne. Le paysage agroforestier de la région compte encore quelques étendues forestières dominées par la forêt carolinienne (Bavrlic, 2009). Dans son étude du réseau de la communauté cavicole, Bavrlic (2009) s'intéresse à l'influence de certaines pratiques forestières sur l'organisation du réseau des utilisateurs de cavités. Dans ce contexte forestier plus méridional, les cavités non-excavées créées par des processus de dégradation naturelle des arbres peuvent compter pour la moitié des cavités utilisées par les utilisateurs secondaires (Bavrlic, 2009). La sitelle à poitrine blanche (*Sitta carolinensis*), par exemple, est une espèce qui s'avère entretenir un lien très fort avec les cavités non-excavées présentes sur les arbres vivants de grand diamètre (>38 cm de diamètre hauteur poitrine (DHP)). L'importance de ces cavités non-excavées, ici, contraste avec les résultats des autres études du réseau d'utilisateurs en Amérique du Nord (Martin & Eadie, 1999; Aitken & Martin, 2007; Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe et al., 2012) mais trouve écho dans les observations d'autres travaux réalisés dans des forêts tempérées de Pologne (Wesołowski, 2007) et subtropicales d'Argentine (Cockle et al., 2011a, 2011b). Un nombre important d'essences d'arbres sont à la base de l'organisation du réseau cavicole du sud de l'Ontario, les érables «mous» (*Acer rubra*, *A. saccharinum* et *A. freemani*) sont les plus souvent utilisés, suivi des essences suivantes: l'érable à sucre, le frêne blanc (*Fraxinus americana*), le hêtre à grandes feuilles et le bouleau jaune (Bavrlic, 2009). Tout comme pour les réseaux ailleurs en Amérique du Nord (Martin et al., 2004; Drapeau et al., 2009; Cadieux, 2011), les excavateurs de la communauté cavicole sud-ontarienne utilisent une riche variété de stades de dégradation des arbres comme substrats d'excavation (Bavrlic, 2009). Les cavités de ce réseau sont distribuées sur les troncs mais aussi en

proportion importante dans les branches. Dans les peuplements de forêts feuillues «témoins» (non-perturbés depuis 25 ans des travaux de Bavrlic (2009)), une densité de 25,4 arbres à cavités par hectare a été dénombrée. Par contre, le manque de précision quant à la définition du terme «cavité» utilisée pour le calcul de cette densité, oblige à considérer avec prudence cette valeur. Or, malgré cette forte densité d'arbres à cavités, Bavrlic (2009) croit sous-estimer le nombre de cavités non-excavées dans le système en raison des méthodes de localisation des cavités concentrées sur les indices audibles et visibles des activités des excavateurs de la communauté. Le Pic chevelu est l'excavateur clef du réseau avec la plus grande diversité d'utilisateurs secondaires réutilisant ses cavités. Cependant, malgré un plus petit nombre de cavités de Pic flamboyant et de Grand Pic dans le système, leur importance pour les utilisateurs secondaires de gros format fait de ces deux excavateurs des joueurs clefs du réseau (Bavrlic, 2009). La relation excavateur-champignon du cœur des arbres est également présente dans le secteur ontarien de la forêt Carolinienne mais dans une minime mesure. Seulement 8% des arbres à cavité portait des signes d'infection de champignons (Bavrlic, 2009). Cependant, il faut mentionner que bien souvent les signes d'infection d'un champignon affectant le cœur de l'arbre se manifestent bien des années après cette infection (Jackson & Jackson, 2004). Il est donc d'intérêt de mentionner qu'un arbre n'arborant pas de signe d'infection par un champignon, lorsqu'observé à l'œil nu, peut en fait être infecté et propice à l'excavation. Finalement, les faibles effectifs de peuplier faux-tremble limitant les relations peuplier faux-tremble - *Phellinus tremulae* – espèces excavatrices, suggèreraient plutôt un remplacement dans ce système d'une utilisation plus importante des essences d'érable mou et des chicots comme substrat mou par les excavateurs (Bavrlic, 2009).

0.2.5 L'état des connaissances sur les arbres à cavités et l'avifaune associée en forêt tempérée nordique

Les travaux réalisés à ce jour en région forestière tempérée nordique concernant la relation arbres à cavités-faune cavicole ont plutôt orienté leurs efforts sur l'identification, la caractérisation et le dénombrement des arbres arborant des indices de nidification (Goodburn & Lorimer, 1998; Kenefic & Nyland, 2007). À l'exception des travaux de Runde et Capen (1987) et Tozer et al. (2009), se penchant sur l'activité

de nidification de quelques espèces en forêt de feuillus tolérants, les recherches intégrant directement la faune, et plus précisément la communauté faunique utilisatrice des arbres à cavités sont à ce jour encore trop peu nombreuses pour permettre une bonne compréhension des interactions entre les espèces cavicoles impliquées. D'ailleurs, un manque d'uniformité dans les méthodes d'identification des cavités des travaux précédents, où entre autres l'activité des utilisateurs est peu mesurée lors de la cueillette des données nuit à l'évaluation de l'abondance et des caractéristiques relatives aux cavités arboricoles en forêt feuillue tempérée d'Amérique du Nord. Certaines informations utiles peuvent tout de même être dégagées des résultats concernant les cavités arboricoles de ces forêts non aménagées. Dans ce contexte forestier, une forte proportion de cavités non-excavées est à prévoir (Goodburn & Lorimer, 1998) et les chances de trouver une cavité augmentent avec le DHP des tiges (Runde & Capen, 1987; Goodburn & Lorimer, 1998). Par ailleurs, plusieurs soulignent une importance plus marquée des arbres vivants, au profit des chicots, comme arbres à cavités (Runde & Capen, 1987; Goodburn & Lorimer, 1998; Kenefic & Nyland, 2007 mais voir Tozer et al., 2009). Le fait que l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles vivants accueillent bon nombre de cavités dans ces systèmes (Kenefic & Nyland, 2007; Tozer et al., 2009), ne serait pas étranger à la présence de signes de dégradation typiques du vieillissement de ces arbres (Jackson & Jackson, 2004). La maladie corticale du hêtre et l'infection de cette essence par la carie du cœur de l'arbre (*Phellinus igniarius*) sont, pour certains, des éléments à intégrer dans cette relation d'excavation qu'entretiennent les excavateurs avec le hêtre à grandes feuilles (Kenefic & Nyland, 2007; Tozer et al., 2009). L'érable à sucre semblerait par contre être plus lentement affecté par *Phellinus igniarius* (Silvervorg, 1959). Les résultats de Goodburn et Lorimer (1998) révèlent quant à eux une utilisation de cette dernière essence comme arbre d'excavation sous forme de chicots mais, plus fréquemment encore, dans les parties mortes des arbres vivants. Au Vermont, Runde et Capen (1987) relèvent qu'avec la dominance dans le paysage des feuillus tolérants, les quelques peuplements de peupliers faux-tremble qui y poussent sont suffisants pour abriter la majeure partie des cavités creusées par quatre espèces d'oiseaux excavatrices (Mésange à tête noire, Pic mineur, Pic maculé et Pic chevelu). Par contre, en plein peuplement dominé par l'érable à sucre et le hêtre à grandes

feuilles, l'abondance réduite des tiges de peuplier faux-tremble semble être proportionnelle à son utilisation pour l'excavation par le Pic maculé dans les forêts du parc Algonquin en Ontario (Tozer et al., 2009). Aussi, Savignac et al. (2000) étudiant l'habitat du Grand Pic en sapinière à bouleau jaune dans la Mauricie, relèvent un évitement des secteurs mixtes et résineux comptant également des essences feuillues intolérantes à l'ombre lors de la réalisation de points de repasses de chant de l'espèce. Alors que les essences résineuses sont utilisées pour l'alimentation de plusieurs pics (Doyon et al., 1999; Flemming et al., 1999, Nappi et al. 2015), elles semblent vraisemblablement moins utilisées pour l'excavation dans ce système forestier également (Runde & Capen, 1987).

0.2.6 La formation des cavités non-excavées

À la présence de cavités excavées par les pics dans les forêts de feuillus tolérants à l'ombre de l'Amérique du Nord s'ajoute celle de cavités non-excavées. Leur création, incorporée dans les processus de vieillissement des arbres, peut être à l'origine tant de blessures au tronc que de la mort ou du bris d'une branche ou d'une racine. Il s'ensuit la colonisation des tissus altérés par une succession de micro-organismes (bactéries et champignons impliqués ou non dans la dégradation des tissus ligneux; DeGraaf & Shigo, 1985). Ces attaques chez l'arbre, enclenchent un processus de défense appelé compartimentation (Shigo & Marx, 1977). La création de frontières autour de la blessure ou de la zones infectée par l'arbre crée ainsi un environnement propice à la décomposition plus intense des tissus infectés où se succèdent ensuite insectes et nématodes. Avec le temps, l'activité des organismes vivants et la croissance continue de l'arbre se forme une cavité naturelle (DeGraaf & Shigo, 1985) maintenant disponible pour la faune qui en dépend pour accomplir un moment ou un autre de son cycle de vie.

Il est donc important de souligner le lien entre la présence de cavités excavées ou non-excavées et celle d'attributs relatifs au vieillissement en forêt tempérée nordique. D'en apprendre plus sur les utilisateurs de cavités dans ce système dans le contexte forestier actuel, où l'aménagement affecte négativement la présence et le

renouvellement dans le temps de ces attributs de vieilles forêts, est de ce fait tout à fait justifié.

0.3 Objectifs

L'harmonisation des pratiques de coupes avec le maintien de la biodiversité en forêt aménagée, un objectif au cœur des politiques gouvernementales de gestion durable des forêts actuelles, doit passer par l'acquisition de connaissances sur les liens qui unissent cette biodiversité aux attributs des forêts que proposent les recherches en écologie forestière comme celle-ci.

En forêt tempérée nordique, l'utilisation des arbres à cavités par les organismes fauniques est mal connue. Le premier chapitre vise donc, dans un premier temps, à mesurer cette utilisation des arbres à cavités excavées et non-excavées par l'ensemble de la communauté cavicole de ces forêts. En regroupant les utilisateurs de cavités selon leur fonction (excavateur, non-excavateur) et leur taille (petit, gros) nous évaluons la sélection des diverses caractéristiques d'arbres à cavité utilisés par ces quatre groupes d'espèces fauniques utilisatrices de cavités (petits et gros excavateurs et non-excavateurs). Excepté pour quelques espèces, des pics pour la plupart, les connaissances sur la sélection des arbres à cavités pour l'ensemble des utilisateurs de la communauté cavicole de la forêt tempérée demeurent manquantes (Bavrlic, 2009).

Vu le manque de connaissances concernant l'organisation du réseau d'interactions qui lie les espèces végétales et animales de l'ensemble de la communauté utilisatrice de cavités en forêt tempérée, le deuxième chapitre aura pour objectif de présenter et documenter la structure du réseau d'utilisateurs de cavités. L'analyse quantitative d'un réseau d'utilisateurs de cavités, «nest web», sera menée au moyen de divers indices de complexité des réseaux écologiques développés dans la théorie des réseaux ainsi que d'un exercice de simulation de suppression d'agents de formation de cavités en lien avec des activités d'aménagement forestier pour évaluer la robustesse du réseau d'utilisateurs de cavités à la récolte ligneuse. Ces scénarios de coupes forestières seront inspirés des pratiques sylvicoles ayant cours dans l'aménagement actuel des forêts feuillues inéquiennes (abatage des chicots pour la sécurité des travailleurs forestiers et évincement des arbres au gros diamètre, peu vigoureux ou

possédant des défauts majeurs).

De plus, mentionnons que le présent projet de recherche est réalisé dans un secteur où la forêt feuillue tempérée est mature peu perturbée. Devant le manque de connaissances concernant l'utilisation des arbres à cavité par la faune dans cet écosystème forestier, il est des plus pertinent de comprendre le fonctionnement et l'organisation d'une communauté comptant des espèces végétales et fauniques dans un environnement préservé ou peu perturbé pour avoir un référentiel naturel par rapport à la situation qui caractérise les forêts aménagées. De ce fait, ces mesures et analyses constitueront un témoin et seront des outils de référence forts utiles pour les aménagistes qui doivent harmoniser le maintien de la biodiversité et le prélèvement de matière ligneuse en territoire forestier aménagé.

0.4 Méthodes

0.4.1 Localisation du site à l'étude

La présente étude a été principalement menée sur le territoire du parc régional de la Montagne du Diable sous juridiction de la municipalité de Ferme-Neuve dans la région administrative des Hautes-Laurentides (PRMD, 2015). Le terrain de l'étude s'étend entre les latitudes 46°41' N et 46°47' N et longitudes 75°44' O et 75°31' O. Le parc, d'une superficie de 100 km², est presque à la limite septentrionale du sous-domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune de l'Ouest (MFFP, 2015). Dans le parc, la montagne du Diable (783 m d'altitude) couverte de peuplements plutôt résineux se retrouve en plein paysage de forêt continue plutôt dominée par des peuplements de feuillus tolérants à l'ombre, dont un bon nombre se retrouvent classés, en regard de leur structure, comme des «Vieux Inéquien» et «Vieux Irrégulier» sur les cartes écoforestières (MRN, 2008), correspondant à des peuplements âgés. Un écosystème forestier exceptionnel (EFE) est compris dans le territoire du parc régional de la Montagne du Diable. Séparée en deux secteurs de 80 et 120 ha, cette forêt ancienne a plus de 150 ans. Elle est dominée par les essences feuillues tolérantes à la lumière comme l'érable à sucre et le bouleau jaune et compte des arbres pouvant atteindre 60 cm de DHP, 25 m de hauteur et 275 ans d'âge (MFFP, 2015). Parmi les divers peuplements composant cette matrice de forêt

continue, il est possible de discriminer trois groupes de peuplements différant par la composition de leur couvert, soit les peuplements à dominance de feuillus tolérants, les peuplements de feuillus tolérants sous-dominés par les feuillus intolérants (25 à 50% de surface terrière en bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*)) et finalement ceux sous-dominés par les résineux comme le sapin baumier (*Abies balsamea*), le pin blanc (*Pinus strobus*) et la Pruche du Canada (*Tsuga canadensis*).

0.4.2 Méthodes de recherche active de cavités

Les excavateurs de cavités de la communauté cavicole présents sur le territoire d'étude, au nombre de sept, sont la Sittelle à poitrine rousse, la Mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*), le Pic mineur, le Pic maculé, le Pic chevelu, le Pic flamboyant ainsi que le Grand Pic. La majeure partie des espèces du réseau cavicole de la région d'étude défendent des territoires couvrant moins de 15 ha de superficie. Les grandes espèces comme le Grand Pic et le Pic flamboyant ainsi que la Petite nyctale voient quant à elles, leur territoire s'étendre sur plus de 100 ha (Gauthier & Aubry, 1995; voir les valeurs de superficie des territoires en annexe A). Le présent protocole d'échantillonnage comptait 10 placettes de 15 ha et quelque autres de plus petites surfaces pour un total de 165 ha qui ont fait l'objet d'un échantillonnage systématique de cavités (excavées et non-excavées).

Pour être sélectionnées, 75% de la surface des placettes d'échantillonnage devaient être couvertes par des peuplements forestiers de structure inéquienne ou irrégulière, de composition semblables (respectivement pour les trois types de peuplement forestiers visés; Nappi, 2009) et n'ayant subi aucun aménagement forestier ou le cas échéant un dernier aménagement (coupe partielle) il y a plus de trente ans. Ces placettes étaient composées de 6 bandes-transects de 500 m de long et de 50 m de large (voir schéma en Annexe B). Lors de la réalisation des inventaires systématiques chaque observateur a couvert 25 m de large de part et d'autre d'une ligne imaginaire centrée dans la bande-transect.

Les battues ont été réalisées du lever du soleil à 14h00 (Cadieux, 2011), sous des conditions de pluie et de vent permettant la détection des espèces (Bibby et al., 1992).

Conduites à deux reprises, une première battue a été réalisée avant le débourrement des feuilles (mai), facilitant la localisation visuelle des cavités (Ouellet-Lapointe, 2010), et une deuxième en pleine période de soins parentaux des jeunes au nid (juin, mi-juillet). Chaque observateur marchant sa bande-transect devait demeurer à l'affût de tout indice auditif et visuel permettant la localisation des cavités naturelles, excavées et utilisées par la faune. Les activités d'excavations des espèces excavatrices, les copeaux de bois frais au sol, les va-et-vient des adultes au nid, les cris de quémande des oisillons au nid et la réaction des utilisateurs (notamment la faune qui n'excave pas de cavités) à quelques coups assésés à la base de l'arbre sont tous des indices aidant à la localisation des cavités actives (Martin & Eadie, 1999; Aitken et al., 2002; Ouellet-Lapointe, 2010; Cadieux, 2011). Pour ce qui est des cavités potentielles sans activités apparentes, seule leur localisation à l'œil permet leur considération rappelant l'importance des inventaires printaniers sans feuilles dans les arbres. Par la technique de cartographie du territoire «spot-mapping», les observateurs faisaient le rapport des activités et déplacements des espèces aviaires et mammaliennes cavicoles observées au moment des inventaires (Bibby et al., 1992). Chaque cavité potentielle était géoréférencée et marquée d'une étiquette d'aluminium facilitant sa relocalisation (Martin & Eadie, 1999).

Dans un deuxième temps, une fois toutes les cavités potentielles détectées, chacune d'elle était inspectée à l'aide d'une caméra installée à l'extrémité d'une perche télescopique (TreeTop Peeper TM, Sandpiper Technologies, Manteca, California) afin de déterminer le statut de la cavité: inadéquate (trou d'essais, chambre incomplète, blessure sans chambre), adéquate (diamètre du trou de plus de 2 cm, chambre de plus de 10 cm de profondeur pouvant accueillir une espèce de mammifère ou d'oiseau nichant dans les cavités), apicale (chambre ouverte aux intempéries), tronc creux (ayant ou non plus d'une ouverture, avec un plancher détectable ou non), occupée (contenant des œufs ou des oisillons pour les oiseaux et des jeunes ou bien l'adulte lui-même pour les mammifères ; Martin et al., 2004; Bavrlic, 2009; Ouellet-Lapointe et al., 2012). Les cavités à moins d'un mètre de hauteur sur l'arbre, celles excédant la hauteur d'accessibilité à la perche télescopique (15 m) et celles ayant un diamètre trop petit pour permettre l'entrée de la caméra ne montrant pas de signes d'utilisations ont été ignorées, alors que celles s'avérant actives ont vu leur statut

confirmé à l'aide de l'observation d'indice de nidification, comme le comportement typique d'individus nicheurs adultes (Cadieux, 2011).

0.4.3 Inventaire de l'avifaune

À titre d'outil complémentaire de caractérisation de la communauté cavicole des forêts de cette région, la réalisation de repasses de chants, cris et tambourinages des espèces d'oiseaux cavicoles (pics, sittelles et mésanges, Tyran huppé (*Myiarchus crinitus*)) et corticoles (Grimpereau brun (*Certhia americana*)), réputés réagir à la repasse de chants, ont été réalisés dans les placettes de recherche de cavités. Préalablement à l'utilisation d'un haut-parleur sans-fil à synchronisation USB pour produire les appels, la portée de diffusion du son projeté (détectable à l'oreille humaine) a été ajustée pour une distance maximale de 150 m à travers la forêt. Les chants et cris des espèces, avec 1 minute de silence entre chaque espèce, ont suivi dans l'ordre suivant: la Sittelle à poitrine rousse, le Grimpereau brun, la Sittelle à poitrine blanche, la Mésange à tête noire, le Tyran huppé ainsi que le Pic mineur, le Pic maculé, le Pic chevelu, le Pic flamboyant et le Grand Pic. La réalisation de chaque point a donc pris 20 minutes. Pendant cette repasse, l'abondance des écureuils roux entendus a également été notée. Chaque placette comprenait trois points d'écoute-repasse, distancés les uns des autres d'au moins 300 mètres (voir explication schématique, annexe B) afin de minimiser les chances d'inclure deux fois le même individu dans les inventaires (Kosiński et al., 2004; Nappi, 2009). Les points de repasse de chants ont été réalisés à deux reprises entre le début mai et la fin juin, du lever du jour à 11h en matinée, sous des conditions de vent et de pluie permettant la détection des espèces (Bibby et al., 1992). Les individus des espèces concernées entendues et/ou vues pendant l'échantillonnage, à l'intérieur d'un rayon de 75 m, ont été notés.

0.4.4 Inventaires de la végétation

Les caractéristiques de l'habitat ont été mesurées à quatre échelles: la cavité, l'arbre à cavité, le site de nidification (placette de 400 m² donc de 11,28 m de rayon autour de l'arbre à cavité) et enfin à l'échelle du peuplement de manière systématique dans chacune des 15 placettes de recherche de cavités.

Les cavités ont été caractérisées selon leur classe de taille (Annexe C), l'excavateur (lorsque possible), l'âge si excavée (jeune ou vieille, selon l'allure générale de l'entrée de la cavité), l'orientation, la hauteur ainsi que la localisation sur l'arbre (tronc, branche) (Martin et al., 2004; Bavrlic, 2009).

À l'échelle de l'arbre à cavités, les variables étudiées étaient: l'essence de l'arbre, le DHP, la hauteur de l'arbre (la perche télescopique graduée utilisée pour les inspections à la caméra ne faisant que 15 mètres de haut, les arbres excédant cette taille ont vu leur taille estimée), la classe de dégradation basée sur Ouellet-Lapointe, 2010 (Annexe D, E et F), la présence de signes de dégradation (fente de gel, nombre de champignons du cœur de l'arbre et de l'aubier de l'arbre, excroissance ligneuse, branche morte maîtresse sur un arbre vivant (>25 cm de diamètre), cicatrice de branche maîtresse arrachée, marques d'alimentation par les pics), le recouvrement de l'écorce sur le tronc (Annexe G), le nombre de cavités et finalement l'intégrité structurelle de la tête de l'arbre, tronquée ou non (Ouellet-Lapointe, 2010; Cadieux, 2011).

À l'échelle locale du site de nidification, tous les arbres de plus de 9,1 cm de DHP inclus dans la placette de 400m² ont été inventoriés selon les mêmes variables que l'arbre à cavité excepté la hauteur (Martin et al., 2004; Cadieux, 2011).

Afin de comparer ces caractérisations de sites de nidification et d'arbres de nidification avec ce qui est disponible dans le système, la caractérisation de 15 placettes de végétation de 400 m² par placette de recherche active (1 placette de végétation/ha de placette-échantillon) a permis de décrire les trois types de peuplements à l'étude et de construire les analyses identifiant les variables influençant la sélection d'un arbre à cavités par un utilisateur. Afin de bien couvrir les placettes-échantillons par la caractérisation de la végétation, les placettes de végétation ont été positionnées systématiquement à tous les 83,33 mètres sur trois bandes-transects espacées de 100 mètres les unes des autres (voir explication schématique en annexe B). Ces placettes également de 400m², ont été caractérisées au moyen de la même méthode que l'étude locale des sites autour des arbres à cavité (voir explication plus haut).

Les détails concernant le traitements et l'analyses des données sont présentés dans les sections « Matériel et méthodes » des chapitres suivants.

Les détails concernant le traitements et l'analyses des données sont présentés les sections matériels et méthodes des chapitres suivants.

CHAPITRE I

CAVITY SUPPLY PROCESSES AND CAVITY SELECTION BY FUNCTIONAL
GROUPS OF CAVITY USERS IN A NORTHERN TEMPERATE FOREST IN
EASTERN NORTH AMERICA

1.1 Abstract

The vertebrate forest fauna associated to tree cavities represent a significant portion of worldwide forest's biodiversity. Precedent studies of North American mixed-wood, boreal and coniferous forest ecosystems on the cavity-using community have emphasized the structuring key role of woodpeckers as main tree cavity providers for other faunal users (Aitken & Martin, 2004; Martin et al., 2004; Cadieux, 2011, Cooke & Hannon, 2012). In temperate hardwood forests, most tree species forming the forest cover are long-lived shade-tolerant species. In this forest ecosystem, decay formed cavity resulting from broken branches or any tree wounds added to the cascade of biological processes implying fungi, arthropods and microorganisms is also a tree cavity provider mechanism to consider. Several studies have documented cavity formation, nest tree or cavity selection by single species in temperate forests of North America (Runde & Capen, 1987; Kahler and Anderson 2006, Tozer et al., 2011) but we lack a community-wide perspective providing a quantitative analysis of the relative contribution of avian excavators and natural decay processes in cavity production and cavity selection in this forest ecosystem. In this study we first quantified the tree cavity use and tree characteristics selected by functional groups of species; small and large excavators (woodpeckers, nuthatches and chickadees) and non-excavators (ducks, owls, mammals) of the cavity-using community. We then assessed the tree characteristics that were more likely to harbour non-excavated cavities. Systematic tree cavity surveys followed by camera visits were conducted in 165 ha of low-to-not disturbed hardwood temperate forests in Quebec (Canada). We used univariate and multivariate conditional logistic models to compare unselected trees to cavity trees selected by cavity users found over two field work seasons. Trees with larger DBH than 37.5 cm were more likely to be selected by excavators (small and large) and to bear a non-excavated cavity. The selection for dying and dead trees was observed for small excavators but, for large cavity users and excavators, the entire range of degradation stages of trees (from live to dead trees) was involved in the composition of the cavity tree reservoir. For managed forests, we recommend marking practices to include conservation of large trees covering the entire range of decay stages.

Key words : cavity-using community, cavity-bearing tree selection, woodpeckers, non-excavators, wildlife trees

1.2 Introduction

Vertebrates that use cavities in trees for nesting or roosting represent a significant number of species that cover a wide range of taxonomic groups in forest ecosystems throughout the world (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Cockle et al. 2011; Wesolowski and Martin, in press). Tree cavities can be considered as limiting resources (Newton et al. 1994) for which interactions among species are hierarchically structured in assemblages of cavity users where links exist between tree species, cavity producers (woodpeckers and weak excavators, such as chickadees and nuthatches or natural decay processes generated by fungi colonisation), and secondary users that cannot excavate holes but that depend on tree cavities to reproduce and roost (Martin and Eadie, 1999, Martin et al. 2004, Cockle et al. 2011, 2012).

In North America, studies on cavity-using assemblages have emphasized the structuring keystone role of woodpeckers as main cavity providers (Martin et al., 2004; Blanc & Walters, 2007; Cadieux, 2011; but see Bavrlic, 2009). Understanding habitat requirements of these keystone species has indeed proved to be important in the context of sustainable forest management with regards to the conservation of biodiversity (Simberloff, 1999; Martin et al., 2004; Mikusiński, 2006; Drapeau et al., 2008, 2009).

Woodpeckers as a focal group excavate each year cavities in trees for their nesting requirements (Gauthier and Aubry, 1995; Aubry & Raley, 2002), and provide key habitat conditions to other cavity users (Martin et al. 2004). As woodpeckers cover a wide range of body sizes, they generate cavities from different entrance size that become available to other users (Cockle et al., 2011). This is particularly the case for large cavities, where large excavators such as the Pileated woodpecker (*Dryocopus pileatus*) and Northern Flicker (*Colaptes auratus*) are essential for the maintenance of a diverse group of large body size non-excavators (Martin et al., 2004; Cooke &

Hannon, 2011; Cadieux, 2011, 2016). Woodpecker species tree selection is based on multiple criteria that have been investigated in many parts of the world. Tree size and tree species, among others (Gutzwiller and Anderson, 1987; Bonar, 2001; Martin et al. 2004; Nappi and Drapeau, 2011), have been highlighted as important factors whereas many authors have emphasised the key role of decay agents in decreasing wood density, thus facilitating excavation by excavating species (Rude and Capen 1987; McComb and Lindenmayer, 1999; Martin et al., 2004; Jackson & Jackson, 2004; Drapeau et al., 2009, Cadieux, 2011).

The natural decay of trees through heart-rot fungi is considered a key cavity production process in the provisioning of cavities for non-excavators in many ecosystems including temperate and tropical forests (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Wesolowski, 2007; Koch et al., 2008, Bavrlic, 2009; Cockle et al., 2011). The contribution of cavities that origin from natural decay processes (hereafter non-excavated cavities) varies from being marginal in North American northern ecosystems, both mixed-wood and coniferous forests (Martin et al. 2004; Aitken & Martin, 2007; Cadieux, 2011) and southeastern pine forests (Blanc and Walters 2008), to essential in tropical forests where non-excavators rely mostly (Cockle et al., 2011) if not exclusively on natural decay process (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Koch et al., 2008). This gradient in the contribution of non-excavated cavities to the cavity-using community is explained by the interaction of different ecological processes that affect trees in these ecosystems. In contrast to boreal forests where broadleaf tree species are mostly short-lived, tree composition in temperate and tropical forests include long-lived species that allow accumulation of trunk wounds or broken branches (Basham, 1991) which enable natural decay through time and cavity creation in aging trees (DeGraaf & Shigo, 1985; Lindenmayer et al., 1993). As the tree ages, compartmentation of tree's woody defense tissues and action of bacteria, fungi, insects and nematodes provide a variety of non-excavated tree cavities and hollow trunks of varying entrance sizes (Shigo & Marx, 1977; DeGraaf & Shigo,

1985). Consequently, inventories of cavity trees in temperate forests of North eastern USA have emphasized the importance of large diameter at breast height (DBH ~40 cm) living trees as potential non-excavated cavity hosts (Goodburn & Lorimer, 1998; Kenefic & Nyland, 2007).

Whereas ecological knowledge on cavity production processes and cavity users' tree selection in North American forests mostly comes from studies in northern mixed-wood and coniferous forest ecosystems (Aitken & Martin, 2004; Martin et al., 2004; Cadieux, 2011, Cooke & Hannon, 2012), apart from Bavrlic (2009) study in a Carolinian forest, much less is known on cavity use and tree-bearing trees selection by the cavity-using community of temperate hardwood forests on this continent. Hence, although several studies have documented cavity formation, nest tree or cavity selection by single species in temperate forests of North America (Runde & Capen, 1987; Kahler and Anderson 2006, Tozer et al., 2011), we lack a community-wide study providing a quantitative analysis of the relative contribution of avian excavators and natural decay processes in cavity production and cavity selection in this forest ecosystem. Such study is critical for determining if excavators' strong contribution in the production of cavities in boreal forests is maintained in North American temperate forests or if, on the contrary, non-excavated cavities have the upper-hand as they do in Europe temperate forests (Wesolowski et al. 2007).

In this study, we take a community perspective to analyse cavity formation and utilisation by cavity users in a northern temperate forest landscape. More specifically we (1) measure the availability of non-excavated and excavated cavities, (2) quantify the use of cavity-bearing trees, (3) identify key tree characteristics associated with nesting or denning site selection by functional groups of cavity users and (4) identify specific tree characteristics associated with trees bearing non-excavated cavities. We define our functional groups based on their capacity to excavate holes (excavators and non-excavators) and their size (small and large). We predict that the availability

and use of non-excavated cavities by the cavity-using community will increase with regards to those found in the boreal and temperate mixedwood forests of North America (Martin et al. 2004, Cooke and Hannon 2012, Cadieux 2011). We also predict that large non-excavators will more likely use non-excavated cavities than small non-excavators given the expected lower availability of large excavated cavities in our study sites due to the wide home range and low abundance of large woodpeckers (Bull et al. 1997, Bonar 2001).

1.3 Materials and Methods

1.3.1 Study area

Field work was carried out from May to mid-July (2015 and 2016) in the Montagne du Diable Regional Park (46°41 – 46°49N ; 75°30 – 75°43W), a conservation area of 100 km² located at fifteen kilometers North of Mont-Laurier, province of Québec, Canada (Figure 1.1). Elevation ranges from 300 to 400 meters above sea level. Annual temperatures vary between 2.5 and 5°C and annual precipitations average 950 mm, with 28% as snow (Robitaille and Saucier, 1998).

Located at the northern limit of the hardwood temperate forest, our studied landscape is composed of mature and old forest stands dominated by sugar maple (*Acer saccharum*) with yellow birch (*Betula alleghaniensis*) and American beech (*Fagus grandifolia*) as common co-dominant species. Besides these shade-tolerant species, the forest cover was also characterized by mixed-wood stands composed of coniferous tree species such as balsam fir (*Abies balsamea*), white pine (*Pinus strobus*), and eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) with deciduous mid-to shade-tolerant (sugar maple, yellow birch, American beech) or shade-intolerant species such as quaking aspen (*Populus tremuloides*) and white birch (*Betula papyrifera*).

We sampled the cavity-using community in both shade-tolerant and mixed-wood stands. Some of our study stands are conservation areas that have only weakly been

disturbed by human-induced perturbations in a recent historic period (MFFP, 2015a) and were preserved for their old-growth attributes: large diameter living trees, snags, downed coarse woody debris and old trees. We also sampled stands of similar forest structure ($32.47 \pm 9.34 \text{ m}^2/\text{ha}$) and logging history (no reported logging activity or of partial cuts of 1989; MFFP, 2015b). Based on their lifespan, ecology and position in the successional gradient, we selected mixed-wood stands harbouring short-lived shade intolerant tree species older than 70 years old with similar forest structure ($28.44 \pm 9.36 \text{ m}^2/\text{ha}$) and with the presence of trees at different degradation stages (Basham, 1991) regarded to the landscape availability and the other selected sites. Overall, our study design included 5 deciduous shade-tolerant stands (75 ha), 4 mixed-wood shade-tolerant stands (60 ha) and 6 shade-intolerant mixed-wood stands (30 ha) for a total of 165 ha. For more details on forest structure of different study sites, see appendix A.

1.3.2 Design of cavity surveys

Most of our cavity surveys were conducted in sampling sites of 15 ha (300 x 500 m). However, the mixed-wood shade-intolerant stands were smaller (1.5 to 15 ha) and more dispersed in the forest matrix, leading to a smaller sampled area. In each study site, five observers walked along 50 x 300-500 m linear transects (1 to 6 by study site), and conducted active searches of cavities on every tree (DBH > 10 cm) that intercepted line transects by visually inspecting from the ground with binoculars to record potential cavities originating from excavation or decay. The observers walked systematically each study site once in early springtime when leafless trees facilitate observation and cavity detection and a second time after leaves sprouted, at the peak of the breeding season for birds (Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe et al., 2012). Walking directions and transects were interchanged between observers and passages. Observers were trained for spotting cavities but we also used auditory and visual cues of cavity users' presence in our study sites to locate potential cavities. Each cavity tree was marked with an aluminum tag and georeferenced (Ouellet-Lapointe, 2010;

Cadieux 2011). Surveys were conducted from sunrise to 14h. A minimum effort of 1 hour/ha of cavity search was spent in all study sites throughout the 2015 fieldwork season but the average sampling effort was 7 hours/ha. Overall, 165 ha were systematically surveyed for cavities throughout a study area of 800 ha.

All cavities found were visited with a camera mounted on a 15-meter long telescopic pole (TreeTop Peeper™, Sandpiper Technologies, Manteca, California) to determine whether the cavity was suitable (with a chamber) for occupancy by mammalian or avian users, or unsuitable such as trial holes, incomplete excavations or a decay wound without a chamber (Aitken and Martin, 2007; Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe et al., 2012). We consider a suitable cavity to be a chamber deeper than 10 cm (Ouellet-Lapointe et al., 2012), with an entrance wider than 2 cm of diameter and a detectable cavity floor. Cavities apically opened meeting those requirements were considered suitable cavities. Cavities without detectable floor were called hollow trunk and were taken into consideration because faunal use (bats, swifts) of those are known from the literature (Bull et al., 1997). A cavity was considered active by a bird species when eggs, nestlings (Martin et al., 2004) or a behaviour indicating ongoing reproduction (food transportation, fecal bag outlet) was observed (Cadieux, 2011). For mammals, the individual had to be in the cavity when visited. Woodpeckers and other excavator bird species detected while excavating their cavity facilitated excavator's identification. The color and freshness of entrance holes also facilitated the detection of occupied cavities. As for old cavities, observers inferred cavity creation processes, whether created by an excavator species or by decay processes based on cavity entrance size, form and position on tree.

Arboreal cavities are reused by cavity users for multiple years (Aitken et al., 2002), thus in 2016 we concentrated on revisiting suitable and occupied cavities detected in 2015 with special consideration to species movements and manifestations for finding

new cavity excavation and utilisation in our sampling sites. An average survey effort of 7 hours/ha was spent in achieving the 2016 survey in our study sites.

1.3.3 Cavity-bearing trees and tree availability

For suitable and occupied cavities we noted tree species, diameter at breast height (DBH), and degradation stage, hole entrance size classe (1 to 5, see Table 1.1), height of the cavity from the ground, orientation and position of the cavity on the tree (Martin et al., 2004; Bavrlic, 2009). Tree degradation of cavity-bearing trees was classified based on visual appearance in five categories modified from Ouellet-Lapointe (2010); 1) healthy living tree with no signs of decay 2) unhealthy living tree with occurrence of decay signs such as heart rot fungal conks (> 20% of foliage), 3) dying alive tree (<20% of foliage), 4) recently dead, still bearing branches 5) mid-to highly degraded dead tree, no branch left (Figure 1.4). Moreover, since most of the trees in our study area were shade-tolerant long-lived species which are prone to accumulation of decay signs (Basham, 1991), we noted the presence of the following decay signs on cavity-bearing trees: tree outgrowth, freezing slot, sugar maple borer scar (*Glycobius speciosus*), dead broken main branches (>25 cm of diameter) or scars of broken main branches and tree fungal conks (Bavrlic, 2009). Tree fungi identification was done using Boulet (2003). Only tree fungi species identified with confidence were considered in our analyses.

To compare characteristics of cavity-bearing trees with available trees, we collected vegetation data in 400 m² circular plots centered on active cavity-bearing trees (186 plots), unused cavity-bearing trees (60 plots; 30 centered on excavated and 30 centered on non-excavated cavities) and in circular plots without cavity trees that were distributed systematically (100 m apart) in a grid covering each study site (~ 1 plot/ha, n=168). Within each plot, all stems of DBH \geq 9.1 cm were identified to tree species and DBH, degradation stage and presence of decay signs were noted.

Nest-tree selection for the entire cavity-using community was examined by grouping species by their size and function as depicted in the ecological networks that hierarchically characterise this vertebrate community (Martin et Eadie, 1999, 2004; Cadieux, 2011; Chap 2). Therefore, nest tree selection by excavators and non-excavator users was investigated for four functional groups of species (see Table 1.2).

For small cavity excavators (SCE), our goal was to compare nest trees and available trees within the home range of a nesting bird (i.e., third-order selection; *sensu* Johnson, 1980). We thus used woodpeckers, chickadees and nuthatches known home range (2-5 ha) as a reference (Ghalambor et al., 1999, Jackson et al., 2002a, Jackson et al., 2002b, Walters et al., 2002, Foote et al., 2010,) to include all systematic vegetation plots that were within 2 to 5 ha within a vegetation plot centered on a cavity-bearing tree. We used Geospatial Information Software (ArcGIS™) to determine which vegetation plots felled within this 2-5 ha breeding range.

For large cavity excavators (LCE), the Pileated Woodpecker (PIWO) represented the sole large cavity producer in our study area. Three active Northern Flicker nests were found within sampling sites during our study but they were all but one in Pileated woodpeckers' excavations (Table 1.2). Because of the low number of active PIWO nest trees found, old excavated PIWO's cavity trees were merged with active nest trees to examine nest tree selection by large cavity excavators. We thus compared active and old PIWO cavity-bearing trees with available trees from our systematic circular plots at the scale of the entire study area given its large home range (Bull et al. 1997, Bonar 2001).

Cavity-bearing tree selection by small non-excavators (SNE) was assessed through comparisons of active cavities with unused small cavities (entrance size 1-2, see Table 1.1) within the same area (at the scale of 15 ha). The same procedure was taken for large non-excavators (LNE) cavity selection for trees bearing large cavities (entrance size 3-4-5, see Table 1.1).

Finally, we assessed tree conditions of cavity formation for non-excavated cavities (NECT) by comparing trees bearing suitable non-excavated cavities with available trees sampled in our systematic vegetation plots within each study site (1,5 to 15 ha).

1.3.4 Statistical analyses

We conducted univariate and multivariate analyzes to determine which tree characteristics were associated with cavity formation processes (natural decay) and cavity occupancy by the cavity-using community (our four functional groups of species; Table 1.3).

Our approach included three steps. First, we used a procedure to partition continuous (tree DBH, cavity height) and multilevel categorical (tree species and tree degradation stages, cavity type, cavity entrance orientation) explanatory variables that depict tree characteristics (adapted from Legendre and Legendre 1983) into a two group partition which maximized the deviance when looking at the frequency distribution of multilevel categorical variables for available (available trees with no cavities) vs. used data sets (cavity trees for excavators and cavities for secondary users). The same approach was used to examine distribution curves for continuous variables (DBH, cavity height) of used and available trees to find the value allowing for maximized bivariate frequency comparisons.

In a second step, we conducted univariate analyzes for each of the four functional groups and the explanatory tree characteristics, opposing used trees to available trees within our study sites. With regards to a given tree characteristic, the frequency of used trees was compared to relative frequencies of available trees with Wilks chi-square tests. Statistical significance of either preference or avoidance of a given tree characteristic was assessed using Freeman-Tukey deviates comparison with the criterion ($[\text{df } \chi^2_{[\text{df}, \epsilon]} / (\text{no.cells})]^{1/2}$). All expected frequency values were greater than 5 (see Legendre and Legendre, 2012).

In a third step, for each functional group of the cavity-using community, conditional logistic regression models (Cox proportional hazard regressions) were used to evaluate which tree characteristics increased the likelihood of a tree being used by members of a given functional group or by natural decay process, by maximizing the exact conditional likelihood (R Development Core Team 2009). Prior to conducting conditional regressions, we ensured the independence of explanatory variables among tree characteristics integrated to the model with the intention of eliminating collinearity in further steps of the data analysis. Analyzes were performed with R “Survival” package (Therneau, 2016). Previous univariate analyses were used to build saturated models containing explanatory variables (categorical and continuous) that were likely to influence the use of a cavity-tree for each functional group. Conditional logistic regression models for excavators (SCE, PIWO) and secondary users (SNE, LNE) were adjusted considering matched case-control (1:3) structure where cases are used cavity-nest trees and controls are respectively 1) available trees (excavators) and 2) unused suitable cavity trees randomly drawn with replacement within the species group’s breeding range (Keating and Cherry, 2004). Incorporating this adjusted matched case-controls *clogit* procedure of used and available trees into a routine of 20 000 replications in R allowed to consider in the broader context the variation of available trees while providing mean estimate values. To prevent the confidence intervals to be altered by the possible skewness of the distribution of bootstrapped estimates, bias corrected and accelerated (bca) 95% confidence intervals were calculated from the 20 000 bootstrap replicated models with “boot” Package in R (Canty and Ripley, 2016).

Finally, we assessed if the natural decay process that generates non-excavated cavities occurs under specific tree characteristics and conditions. Since 79% of non-excavated cavities were located on living deciduous trees (259/327) we conducted the same univariate and multivariate regression models as for the four functional groups of cavity users. Thus, for univariate and multivariate analyzes, non-excavated cavity

trees (NECT) were considered cases and living available deciduous trees surveyed in systematic circular vegetation samplings, controls (see table 3 for more details). As previously, bootstrapped routine involving multiple adjustment of matched case-control (1:3) *clogit* involving random draw with replacement of control stems was realized with 10 000 replications for each case. As the 10 000 estimate values were distributed in centralized normal bell-shaped curves for NECT's bootstrapped model, normal confidence intervals were calculated (Canty and Ripley, 2016).

Through all study modeling analyzes, odd ratios confidence intervals (CI) not including 1 value were considered to be an explanatory variable having significant effect on tree selection (odds ratio of the continuous explanatory variable "DBH" being multiplied by ten to emphasize effect of DBH augmentation by 10 cm steps, CIs not including 10 value were rather considered having a significant effect).

1.4 Results

1.4.1 General patterns of cavity formation and occupancy

Of the 2995 tree holes visited in 2015 and 2016 (1279 cavity-bearing trees), 746 cavities (in 601 trees) were suitable for cavity users (Table 1.2). Excavated cavities represented 47.6% (n= 355) of the suitable cavities whereas 52.4% originated from natural decay processes with 29% non-excavated cavities (n=214) and 24% (n=177) bottomless hollow trunks. Overall, when excluding hollow trunks, only 17 and 19% of the cavities (excavated and non-excavated) visited in 2015 and 2016 were occupied by a species for nesting, resting or denning. We thus found 186 occupied cavities in 161 trees for the two years of this study throughout our sites. Of those occupied cavities, 40% were located on dead trees, 32% were in dead parts of living trees, 24% were in trunks of living trees and finally 4% were in living branches. The six excavating species (woodpeckers, nuthatches and chickadees) represented the majority of cavity users (75%), whereas non-excavator species (including the

Northern flicker which in our study nested mostly in Pileated woodpecker cavities) made up 68% of the species richness of the cavity-using community (Table 1.2).

When considering all functional groups of cavity users (excavating and non-excavating species) and types of cavities (excavated and non-excavated), tree species were not always used as a function of their availability in stands. For instance, suitable and occupied non-excavated cavities were found more often on sugar maple and yellow birch than suggested by these two tree species availability in our stands (Figure 1.2). Quaking aspen (6%) and American beech (5%), were both substantially more selected by cavity excavators than their relative availability suggested (respectively 17 and 14% of occupied excavated cavity-bearing trees; see Figure 1.2). On the other hand, Balsam fir and other coniferous species marginally contributed to cavity formation and were marginally used by the cavity-nesting community.

1.4.2 Small cavity excavators tree selection

SCE, which made up a large proportion of the occupied cavities in our study area, preferred quaking aspen and American beech whereas the availability of these two tree species was less than that of other tree species, as for instance sugar maple (Figure 1.5). Cavities were also significantly created in trees with a DBH larger than 37.5 cm, even though these excavated cavities are of small dimension (Table 1.1). Univariate analyses show the use of both living unhealthy trees and dying or dead trees as substrate for SCE to excavate their nest, but also reveal that they selected significantly more often dying and dead trees (60% of excavations) than their availability suggested (16%, Figure 1.5). Cavities excavated in living unhealthy trees were, however, on trees that were significantly affected by heart rot or sapwood fungal conks (Figure 1.5). Our conditional logistic regression model on this functional group confirms that there is an increased likelihood that a tree will be selected by a small excavator if it is an American beech or quaking aspen, with a

large DBH, which is showing signs of decay and has heart or sapwood rot fungal conk (see Table 1.4).

1.4.3 Pileated Woodpecker tree selection

Even though only 3 active nests of Pileated woodpeckers (PIWO) were found in the two years of our study, 30 trees bearing old PIWO cavities excavated by this large excavator (including the 3 cavities used by the Northern flicker and other non-excavator species) were added in the univariate and multivariate analyses. However, since most of these trees were old PIWO cavities we did not include trees' degradation stage and heart rot or sapwood rot fungal conks occurrence since we could not determine the state of those variables at the time of excavation. Univariate tests on tree characteristics indicate by the comparison of Freeman-Tukey deviates to the criterion (see Materials and methods for more details and Figure 1.5) a marginal trend ($1,85_{\text{Freeman-Tukey deviate}} < 1,98_{\text{criterion}}$) towards the selection for quaking aspen tree for cavity formation even though more than half (55%) of the cavities were excavated in quaking aspen bearing fungal conks. There was, however, a significant relationship for PIWO to select trees with DBH larger than 37.5 cm (Figure 1.5). The increase of DBH and the quaking aspen both came out as significant predictors of PIWO cavity formation in the conditional logistic model (Table 1.4).

1.4.4 Small non-excavators and large non-excavators tree selection

With 13 of the 23 cavities occupied by SNE, the Northern flying squirrel was the most common SNE (Table 1.2). Cavities used by SNE for nesting or denning needs were found as much in living unhealthy trees as in dying trees or dead trees, mostly for cavities excavated by woodpeckers (65%, Table 1.2). SNE did not select cavities on the basis of tree species nor DBH or height even though there was a marginal trend to use cavities in trees located above 10 m ($1,30_{\text{Freeman-Tukey deviate}} < 1,98_{\text{criterion}}$; Figure 1.5).

LNE occupied cavities in large (> 37.5 cm DBH) shade-tolerant tree species with no particular selection for cavity height or cavity formation origin (Figure 1.5). However, our results reveal a slightly more important use of non-excavated cavities by LNE (52%) than SNE (Figure 1.5). In addition, seven cavities hosting LNE had cavity entrance exceeding PIWO's excavated cavity size (Tables 1.1 and 1.2).

Overall, when we consider all non-excavators, 80% of occupied cavities were located in unhealthy living trees where 43% originated from natural decay process (Table 1.2, Figure 1.5). The low number of cavities used by non-excavators of any size in our present study precluded conducting multivariate selection models.

1.4.5 Non-excavated cavity tree occurrence

Overall, 279 cavities and hollow trunks created by natural decay were found in 259 living deciduous trees in our study sites. Univariate analyzes showed occurrence of aging tree decay signs (i.e. main dead broken branches, scars of main broken branches, tree outgrowth, freezing or wind cracks) and heart rot fungal conks significantly more often on suitable non-excavated cavity bearing-trees than observed on available trees (Figure 1.5). Non-excavated cavities were significantly more often on larger trees (DBH > 37.5 cm) than the mean DBH of available trees in our study sites (Figure 1.5). Furthermore, apart from sugar maple borer marks, which were sparsely represented, the occurrence of decay signs on non-excavated cavity trees was significantly more present than on excavated cavity trees (Figure 1.5). Twenty-five percent of trees bearing non-excavated cavities showed visible signs of infection by heart rot fungi, which was significantly more than the proportion observed on available trees (Figure 1.5). Heart rot fungi most commonly observed on non-excavated cavity trees were *Fomes fomentarius* (27%), *Kretzchmaria deusta* (16%), *Phellinus ignarius* (14%), *Phellinus cinereus* (13%), *Piptoporus betulinus* (13%), *Ganoderma applanatum* (9%). The multivariate conditional logistic model predicting the occurrence of non-excavated cavities and hollow trunks was significantly

associated with an increased DBH, the presence of decay signs and heart-rot fungal conks (Table 1.4).

1.5 Discussion

1.5.1 Cavity production processes

To our knowledge this is the first study to examine the relative contribution of non-excavated and excavated cavities on the cavity-using community of northern temperate forests in North America, a gap in our knowledge that was highlighted in recent reviews of hole-nesting vertebrate communities in forest ecosystems (Cockle et al. 2011, Wesolowski and Martin in press). It is important to note, however, that Bavrlic (2009) found similar patterns as ours in a study conducted in the Carolinian forest, which is a temperate forest cover type located, however, further south, and where non-excavating users relied equally on excavated and non-excavated cavities. Temperate forests cavity-using vertebrate communities in North America are thus likely to rely much more on wood-decaying processes for cavity provisioning than they do in the boreal forest. In our study both excavated and non-excavated cavities were important hole suppliers for the cavity-using community in the northern temperate forest of Québec, Canada. Cavity occupancy rates for both modes of cavity production were however low, suggesting that suitable cavities were not in limited supply in our system (but see Aitken and Martin, 2008, 2012 for manipulation experiments on nesting holes quality).

Contrary to northern mixedwood and boreal forest ecosystems in North America, for which cavity occupancy and selection by cavity users has mainly been observed in cavities formed by woodpeckers (Martin and Eadie 1999, Martin et al. 2004, Cooke and Hannon 2012, Cadieux 2011, 2017), we found that non-excavated holes made up an important proportion of suitable cavities (52.4%) in our northern temperate forest study site. Hence, even though our study area is located just next to the boreal

mixedwood biome, the northern temperate forest definitely provides a larger set of options for cavity users than does the boreal forest by combining shade-tolerant deciduous tree species natural decay processes which are used by 47% of cavity users and woodpeckers excavated cavities. However, our results are far from those obtained by Cockle et al. (2012) in Atlantic tropical forests in Argentina where most cavity users occupied non-excavated cavities (83%) with only 17% of used cavities being excavated; a result similar to that of Wesolowski's (2007) long-term study of cavity-users of the Bialowieza temperate forest in Poland where 84% of non-excavating users relied on non-excavated cavities. The cavity-using community in our forest system is thus dependant quite evenly on both cavity formation processes.

1.5.2 Tree species

Cavity formation for both excavated and non-excavated cavities was assessed over a wider spectrum of tree species than what has been documented up to now in North American studies of cavity-using communities where one or two tree species usually represent the majority of nesting substrates (Martin et al. 2004, Blanc and Walters 2008, Cadieux 2011, Hannon and Cooke 2012). Whereas quaking aspen and American beech were preferred tree species for the excavation of cavities by woodpeckers, sugar maple and yellow birch harboured a significantly higher proportion of non-excavated cavities than their availability in our study sites. Overall, however, given its high availability the sugar maple was highly used as a nesting substrate for the cavity-using community of this forest system.

1.5.3 Tree DBH

Cavities were significantly more often formed in large trees (DBH > 37.5 cm) for both non-excavated and excavated cavities. The probability of a tree to be selected by cavity excavators increased approximately ten times when tree DBH increase of 10 cm, a size effect reported by several studies on cavity-using vertebrate communities

(Martin et al. 2004, Cadieux 2011, Cooke and Hannon 2012). This result is not surprising for species such as the PIWO, our largest excavator given its nesting tree requirements reported in the literature (Bonar 2001, Bavrlic, 2009; Bush et al., 2009; Cadieux, 2011) and the fact that larger living trees are more likely to harbor heart-rot infections facilitating cavity excavation by the PIWO (Savignac and Machtans 2006). However, this association is generalized for the entire cavity-using community while active nests of small excavators and small non-excavators were significantly located more often in trees with a DBH larger than 37.5 cm. Moreover, large tree DBH is a proxy of older trees with increased probability of heart-rot fungal infection for some tree species (Hiratsuka & Loman, 1984). Aged trees are also prone to the accumulation of wounds or broken branches, followed by tree growth protective woody tissue development (Stuewer, 1943; Degraaf and Shigo, 1985; Lindenmayer et al., 1993) which concurs with the formation of non-excavated cavities. Our results indeed show that living trees bearing non-excavated suitable and occupied cavities are of significantly higher DBH (Figure 1.3) and are significantly associated with the presence of decay signs and heart rot fungi (Figure 1.5, Table 1.4).

1.5.4 Tree degradation stages

Our results confirm that cavity formation in this temperate forest of eastern North America is strongly linked to the full range of tree degradation stages in the forest and reiterate the overarching importance of maintaining key processes of tree senescence dynamics' in forest systems for the sustainable supply of cavities (Drapeau et al. 2009, Wesolowski and Martin in press). Small excavators strongly selected decaying and dead trees whereas large excavators and large non-excavators relied more often on unhealthy live trees. Overall 72 % of the active nests found in our study were on either dead branches or dead trees emphasizing the importance of wood decay processes and tree aging in the provisioning of high quality nesting substrates for this cavity-using community (Drapeau et al. 2009, Wesolowski 2011,

Wesolowski and Martin in press). This interest for deadwood by the cavity-using community in our system was noticeable given that the mean basal area of standing dead trees in our study site was 7 times less than that of live trees (Appendix A), representing 13% of sampled trees, the same proportion to the one observed by Holloway et al. (2007) in deciduous forests of central and southern Ontario. Small excavated cavities in dead parts of living trees (i.e. branches and trunks) were also observed in the Carolinian forest (Bavrlic, 2009). The preference for dead trees by species such as Black-capped Chickadees, Red-breasted Nuthatches and Downy Woodpeckers (Table 1.2) in our temperate forest study system corroborates nesting tree selection observed in other forest cover types (Martin et al., 2004; Cadieux, 2011; Cooke and Hannon, 2012). The low capacity for wood excavation by these weak excavators may easily explain such selection for highly degraded trees. Moreover, as shown Ruden and Capen (1987), the occurrence of sapwood rot conks on selected nesting trees by small excavators in our study is another indication for the preference of highly degraded trees by this functional group of species. Conversely, the important use of dead substrates by Yellow-bellied Sapsuckers and Hairy Woodpeckers is contrasting with other results on these two species nesting tree conditions which are more often associated to unhealthy live trees for northern mixed-wood forests of North America (Martin et al., 2004; Cooke, 2009; Cadieux, 2011; Blanc & Martin, 2012). Indeed, living quaking aspen infected with *Phellinus tremulae* (Hart and Hart 2001) is commonly the fungi-tree complex preferred for excavation by these two small woodpecker species (Runde and Capen, 1987; Cadieux, 2011; Blanc and Martin, 2012, Cooke and Hannon 2012). With an overall availability of 5%, quaking aspen is a rare tree species in our study area, and in this context, both the Yellow-bellied and Hairy woodpeckers shifted their substrate selection to dead trees or dead branches, a result similar to Bavrlic (2009) for the Carolinian forest where aspen is also relatively scarce.

1.5.5 Decay agents

Decaying processes are important in the creation of both excavated and non-excavated cavities in living cavity-bearing trees. In the present study, 65% of excavated cavities (both occupied and unused suitable cavities) were found in living trees infected by heart-rot fungal conks. For non-excavated cavities 93 % of them were located on living trees showing heart-rot fungi conks or aging decay signs. Decaying processes occurrence was especially noticeable for large cavity bearing-trees. Most large cavities were on live trees (Table 1.2), these were all unhealthy showing either decay signs (presence of wounds, broken branches) or heart rot fungi that are known to increase in large old trees (DeGraaf and Shigo, 1985; Basham, 1991; Lindenmayer et al., 1993). For instance, a majority of PIWO's excavated cavities (19/33) were on quaking aspens infected by *Phellinus tremulae* (Hart and Hart 2001), whereas half of the active cavities found on American beech were infected by *Phellinus igniarius*, a result similar to what Tozer et al. (2009) observed for woodpeckers nesting in Algonquin Park of Ontario. Since fungi may persist for many years without fruiting (Jackson and Jackson, 2004), our results are conservative with regards to the importance of these decay agents in the formation of excavated cavities through facilitation of excavation by woodpeckers and other excavators.

1.5.6 Size of tree cavity entrance

Of the 46 cavities occupied by non-excavators in the present study, almost half were not excavated by woodpeckers. Consistent with our second prediction, large non-excavators used more frequently non-excavated cavities than did small non-excavators (Table 1.2). The supply of large non-excavated cavities has not only provided increased denning or breeding opportunities for many large non-excavators but also allowed species unlikely to use PIWO's cavities, that require larger hole entrances and large cavity dimensions such as the Northern raccoon (*Procyon lotor*),

the common merganser (*Mergus merganser*) or the barred owl (*Strix varia*), to contribute to the cavity-using community of this forest system. These large body-mass non-excavators are critically dependant on the slow natural decay process involved in the production of natural cavities that take place in large old hardwood deciduous trees (Stuewer, 1943; Postupalsky et al. 1997).

1.5.7 Conservation and management implications

Northern temperate forest landscapes in North America have been heavily managed in the last two centuries. Their composition and structure somehow differs from the historical dynamics of these forests (Frelich and Lorimer 1991, Angers et al. 2005, Fraver et al. 2009). In our study area, however, in addition to the fact that some stands are old forests that have been lightly affected by timber harvesting, most of the area has not been managed for several decades (MFFP, 2015a). Stand structure is thus evolving towards old-growth stages and the cavity-using community that lives in this forest system is likely to be more representative of those occurring in forests under a natural disturbance regime. However, it may differ from stands undergoing uneven-aged management approaches commonly used in these forests, that aim to improve timber quality, reduce mortality as well as trees with defects, wounds or pathogens and indirectly reduce availability of large-diameter trees. Such harvesting practices are likely to reduce the availability of cavity-bearing trees (Naylor, 1998a & 1998b) and, hence, affect the cavity-using community analyzed.

Whereas wildlife tree retention practices are applied in managed northern hardwood temperate forests in Québec, they mostly encourage the selection of large DBH snags harbouring woodpeckers feeding marks and fungal conks for the preservation of wildlife trees in managed forests (Jetté et al., 2013). Our results indicate that dead trees provided an important part of the cavity-tree reservoir but we also found that unhealthy living trees, bearing heartwood fungal conks or wounds and broken branches, are also important suppliers of cavities (non-excavated and excavated) in

northern temperate forests. We thus reiterate Desroches and Jaccard (2010) recommendation that living unhealthy trees that show decay signs and heartwood fungal conks should be considered in wildlife trees retention guidelines as the same level as large snags for temperate forests.

In addition, for large cavity users, particular attention should be devoted to large living deciduous trees bearing large non-excavated cavities. They represent in these forests critical resources for denning and resting sites of large vertebrates (i.e. Barred Owl, Common Merganser and Northern Raccoon). Moreover, since the life span of non-excavated cavities in living trees is longer than cavities in standing dead trees (Angers et al. 2010, Edworthy et al. 2013 but see Yamasaki and Leak 2006 for hardwood species), and the longevity of cavities, particularly non-excavated cavities is also longer (Cockle et al., 2011, 2012) retention of large living trees bearing non-excavated cavities directly address a solution to long-term recruitment of cavity trees in hardwood managed forests (Goodburn & Lorimer, 1998; McGee et al., 1999; Doyon et al., 1999; Angers et al., 2005; Angers, 2009; Bavrlic, 2009). Paradoxically, large trees bearing non-excavated cavities that are generally located on the main trunk of living deciduous trees in hardwood forests are the kind of tree default easily noticeable by foresters that will likely be marked for harvesting (pers. com. S. Buonocore, forest engineer). Moreover, maintaining living decaying trees in forests managed with selective cutting practices is going somehow against the management philosophy of such forestry practice that aims to evict low-vigor and low valuable timber hardwood quality (Naylor 1998a, 1998b). However, as shown in our study, the high ecological value of those trees for large cavity users outweighs their low economic value, in a context of sustainable forest management aimed at reducing the gaps between biodiversity in managed and unmanaged forests.

1.6 Acknowledgments

We first thank the two field crews of assistants that contributed to data collection for their relentless energy and devotion during the two field seasons of this project: A-M. Bastien, B. Beaudry, A. Breault, B. Carrier, N. Coallier, R. Deschênes, É. Duchesne, P-O. Dumais, F. Garcia Bulle Bueno. We are also grateful to the Centre for forest research (CFR) professionals for their technical support throughout this project, more particularly during the field planning, data base conception and statistical analysis steps of the project (M. Desrochers, L. Lauzon and D. Lesieur). We acknowledge P. Drapeau's lab graduate students, particularly P. Cadieux for the rich scientific discussions, inspiring debates and great support throughout this project. Financial support was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) through a Discovery grant to P. Drapeau and scholarships to A. Fouillet by NSERC and the Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT). UQAT-UQAM NSERC Industrial Research Chair in Sustainable Forest Management and Québec's ministry of Forest, Wildlife and Parks grant from Programme de financement de la recherche et développement en aménagement forestier (PFRDAF) (to V. Angers and P. Drapeau) also provided financial support to this study. Finally, we are indebted to the Forest Complexity Modeling of FONCER-NSERC program for providing a internship grant to A. Fouillet in Argentina.

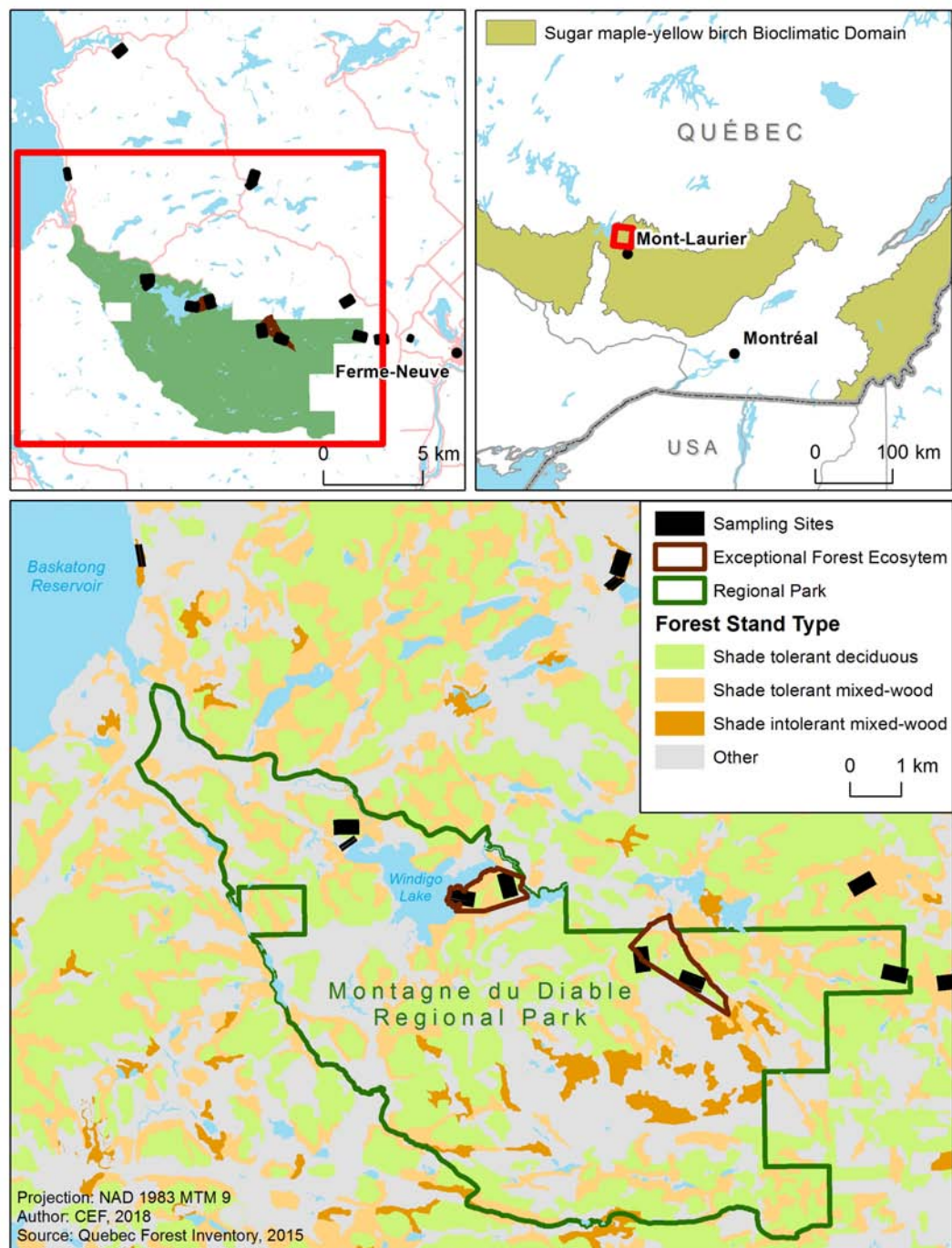


Figure 1.1 Study area at the northern limit of the hardwood temperate forest biome, Québec, Canada.

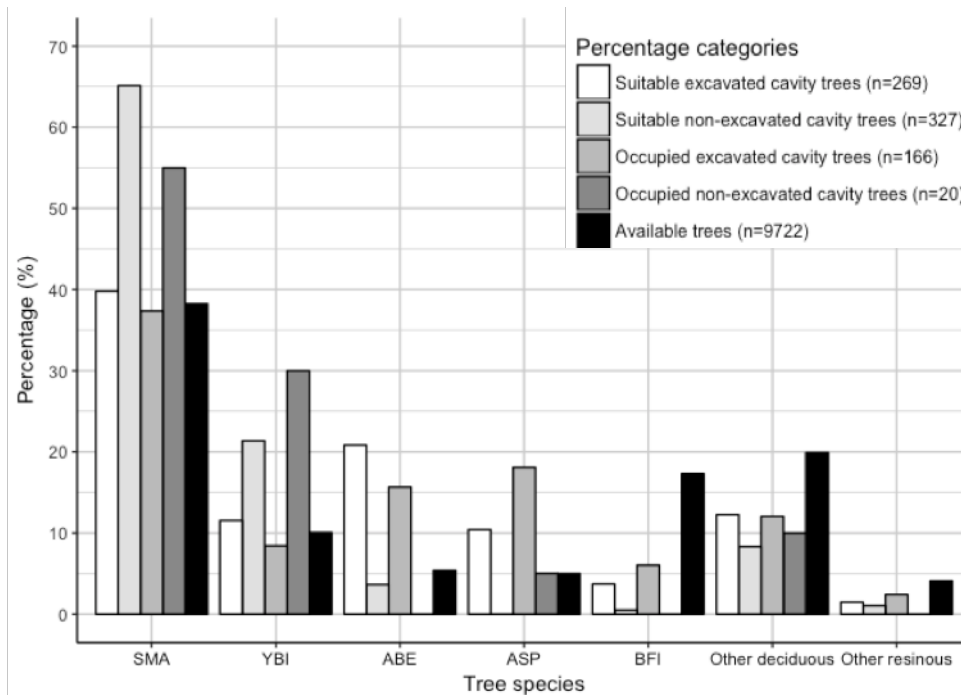


Figure 1.2 Percentage of suitable excavated and non-excavated cavities, occupied excavated and non-excavated cavities and available trees as a function of tree species. Tree species acronyms correspond to: sugar maple (SMA), yellow birch (YBI), American beech (ABE), quaking aspen (ASP) and balsam fir (BFI).

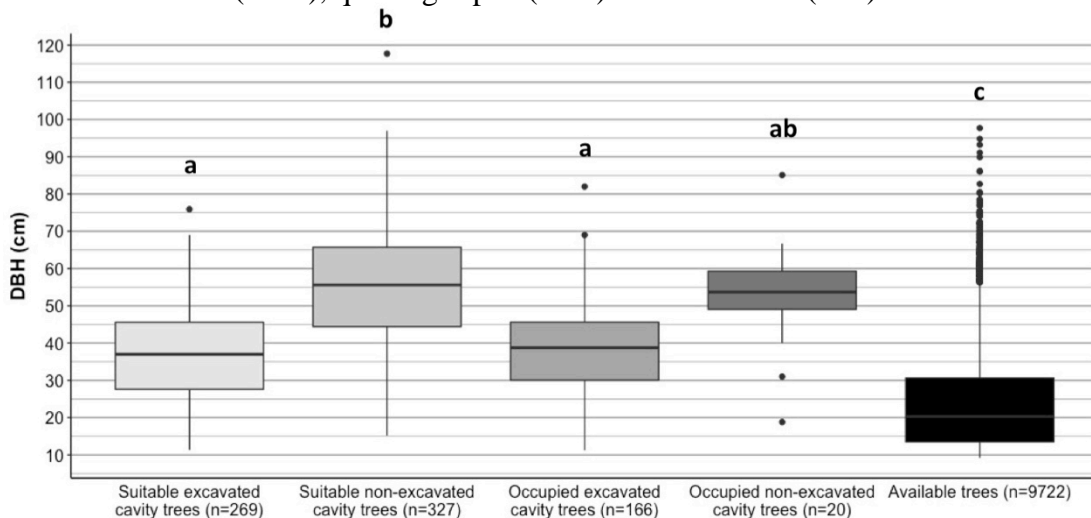


Figure 1.3 Mean DBH of unoccupied and occupied, non-excavated and excavated cavity-bearing trees in relation to available trees surveyed. Group of trees not connected by the same letters are significantly different (Kruskal-Wallis non-parametric test [df=4, $p < 0.001$] and post-hoc Dunn test [$\alpha = 0.05$] with Bonferroni adjustment for multiple comparisons).

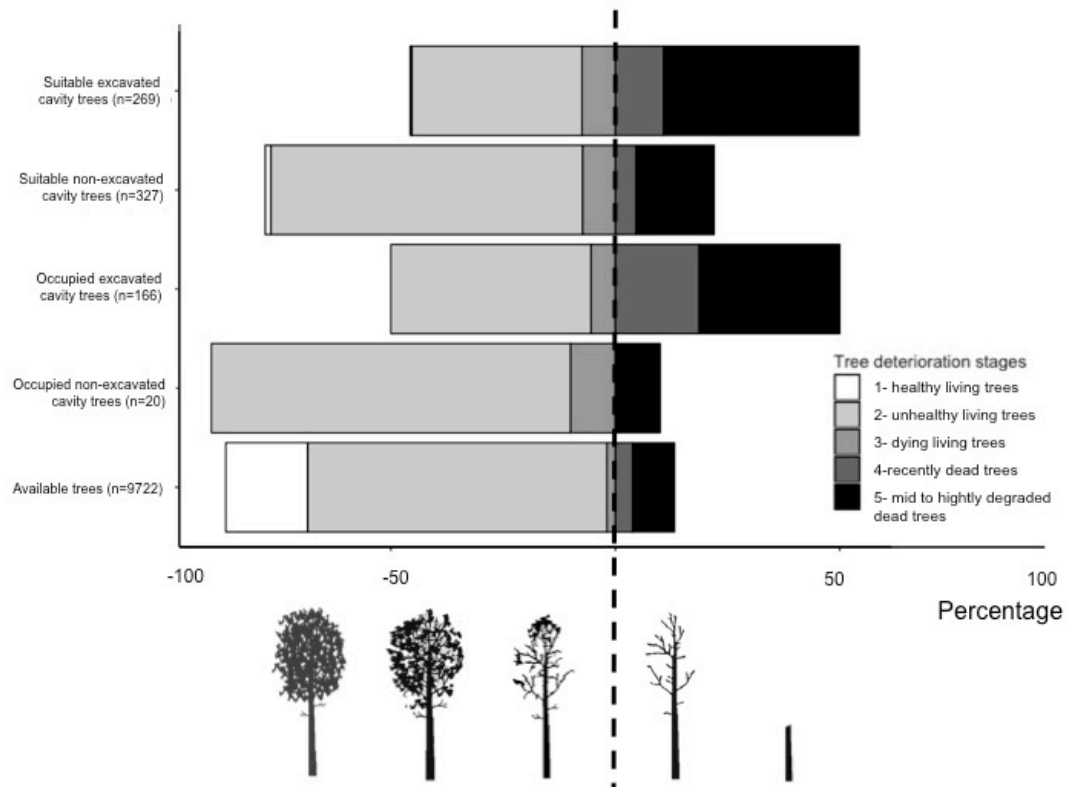


Figure 1.4 Proportions of suitable or occupied excavated and non-excavated cavities as a function of tree degradation stage in a northern temperate forest in Québec, Canada. Dotted line divides living from dead trees.

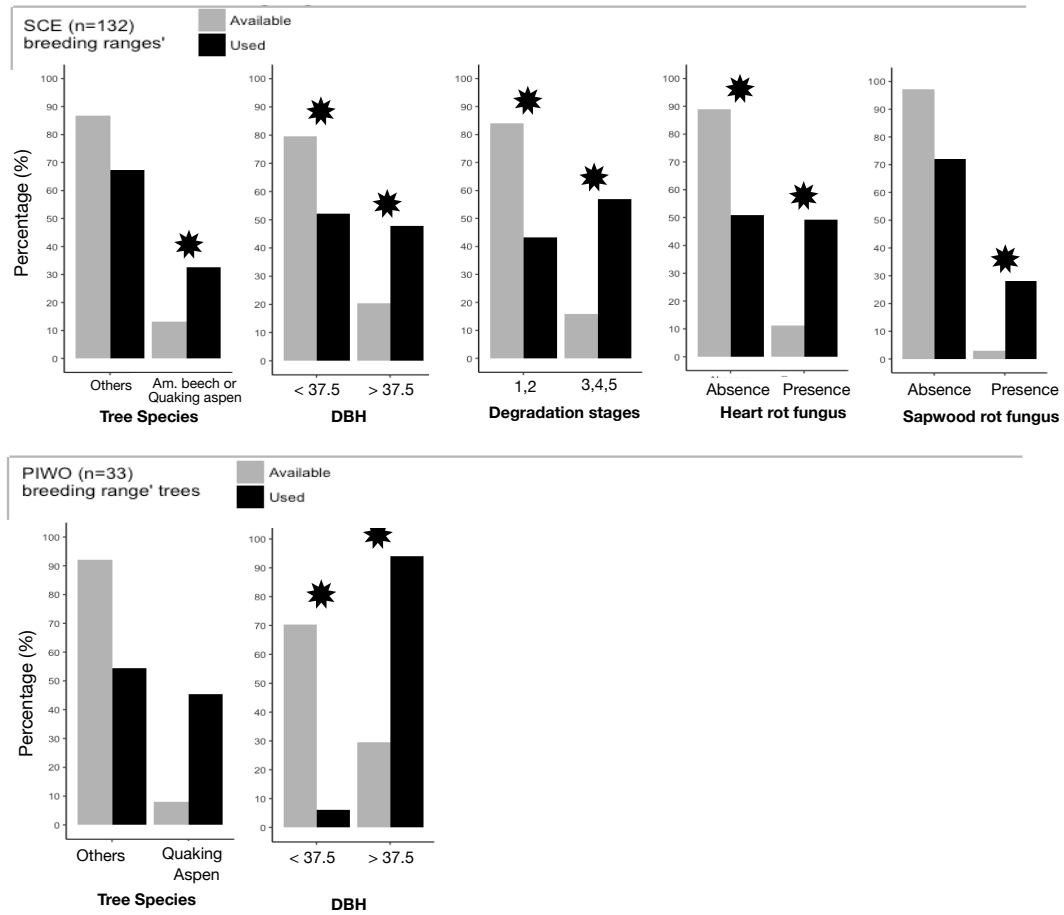


Figure 1.5 (1/2) Bar plots presenting univariate Freeman-Tukey tests ($[(df \chi^2_{[df, n]} / (\text{no. cells}))^{1/2}]$ ($[1 * 7.879 / (2)]^{1/2} = 1.98$) (Legendre and Legendre, 2012), comparing frequency distributions of occupied cavity trees with available trees. Significant differences are highlighted by an (*).

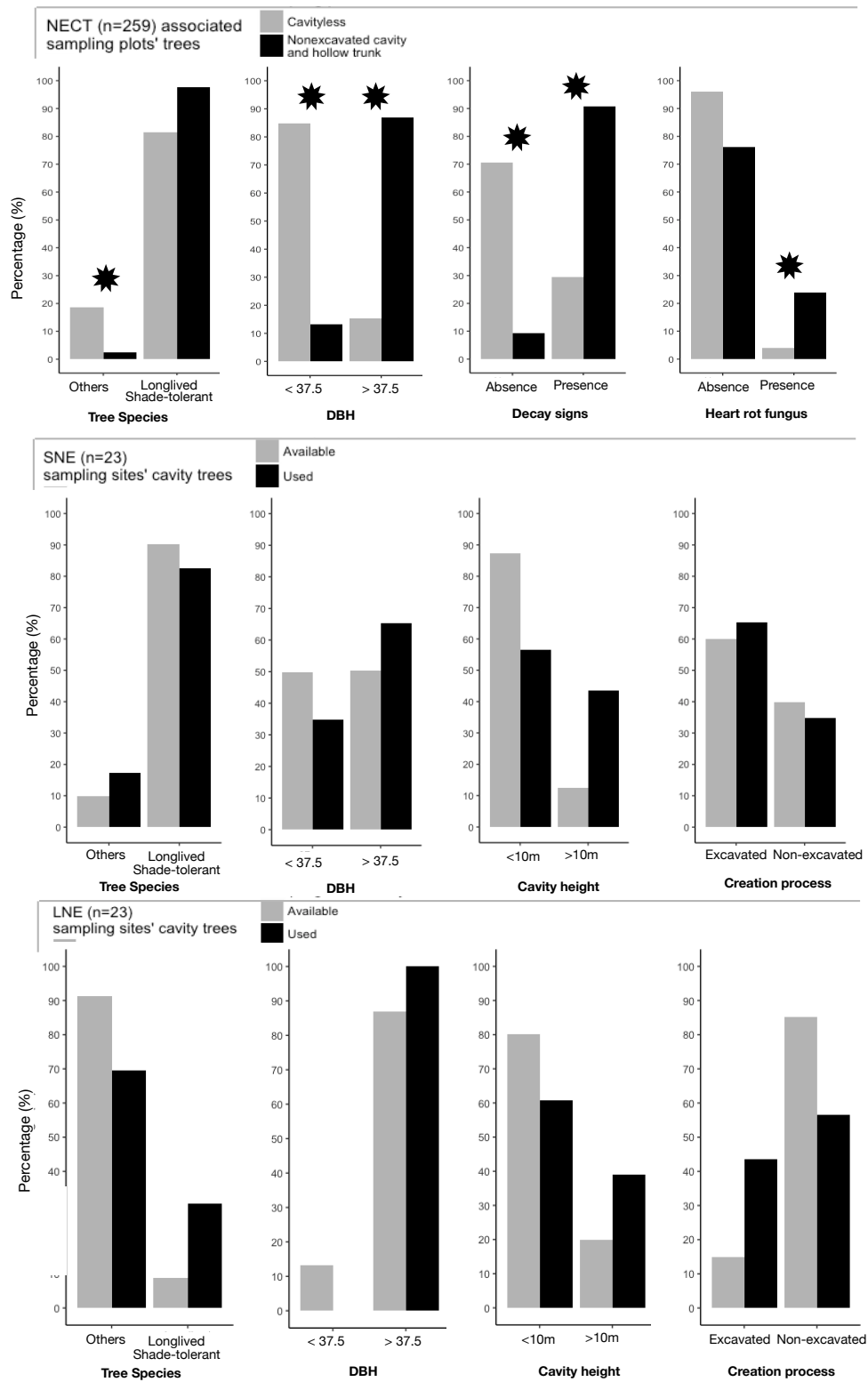


Figure 1.5 (2/2) Bar plots presenting univariate Freeman-Tukey tests ($[(df \chi^2_{[df, n]} / (no.cells))^{1/2} ((1*7.879 / (2))^{1/2} = 1.98)$ (Legendre and Legendre, 2012), comparing frequency distributions of occupied cavity trees with available trees. Significant differences are highlighted by an (*).

Table 1.1 Cavity entrance size category and dimensions with their associated cavity producers in the study plots of a northern temperate forest, Québec, Canada.

Cavity entrance size category	Hole Entrance Dimension (width x height in cm)	Associated bird excavators
1	3.2 x 3.3*	Red-breasted nuthatch
	3.5 x 3.5*	Downy woodpecker
	variable	Black-capped chickadee
	(2 to 3.5) x (2 to 3.5)	Natural decay cavity creator
2	4.1 x 3.9*	Yellow-bellied sapsucker
	4.7 x 4.5*	Hairy woodpecker
	(4 to 5) x (4 to 5)	Natural decay cavity creator
3	6.8 x 6.6*	Northern flicker
	(5.5 to 9) x (5.5 to 9)	Natural decay cavity creator
4	10.5 x 9.1*	Pileated woodpecker
	(9 to 11) x (9 to 11)	Natural decay cavity creator
5	> 11 x 11	Natural decay cavity creator

*dimensions of cavity size are based on cavity-bearing trees measured in boreal mixedwood forests in Québec from Drapeau's lab data base on vertebrates cavity users.

Table 1.2 List of cavity users grouped by size and function. Body size, cavity's production mode and degradation of tree's part hosting the occupied cavity are also listed. Data from the study sites of a northern temperate forest, Québec, Canada.

	Latin name	Common name	Body size (g)	n	Mode of cavity production (number)		Degradation of tree's part hosting an occupied cavity (number)		
					Non-excavated	Excavated	Dead tree	Dead part of a live tree	Live tree or live part
Birds	Small cavity excavators (SCE)								
	<i>Sitta canadensis</i>	Red-breasted nuthatch	~10	28	0	28	23	5	0
	<i>Poecile atricapillus</i>	Black-capped chickadee	~12	4	0	4	4	0	0
	<i>Picoides villosus</i>	Downy woodpecker	~24.5	27	0	27	9	18	0
	<i>Sphyrapicus varius</i>	Yellow-bellied sapsucker	~49	63	0	63	30	15	18
	<i>Picoides pubescens</i>	Hairy woodpecker	~60	10	0	10	4	4	2
	Large tree cavity excavators (PIWO)								
	<i>Colaptes auratus</i>	Northern flicker	~143	(3)*	0	3	1	0	2
	<i>Dryocopus pileatus</i>	Pileated woodpecker	~300	3	0	3	1	2	0
	Small non-excavators (SNE)								
	<i>Sitta carolinensis</i>	White-breasted nuthatch	~21 ¹	5	5	0	1	0	4
Amp.	<i>Hyla versicolor</i>	Gray tree frog		1	0	1	1	0	0
Mamm.	<i>Sciurus vulgaris</i>	Red squirrel	~185 ²	3	2	1	0	0	3
	<i>Glaucomys sabrinus</i>	Northern flying squirrel	~100 ²	14	1	13	7	5	2
Birds	Large non-excavators (LNE)								
	<i>Aegolius acadicus</i>	Northern saw-wet owl	~87 ³	3	0	3	1	0	2
	<i>Lophodytes cucullatus</i>	Hooded merganser	~620 ⁴	6	1	5	0	0	6
	<i>Aix sponsa</i>	Wood-duck	~645 ⁵	3	2	1	1	0	2
	<i>Bucephala clangula</i>	Common goldeneye	~900 ⁶	1	0	1	0	0	1
	<i>Mergus merganser</i>	Common merganser	~1465 ⁷	1	1	0	0	0	1
	<i>Strix varia</i>	Barred owl	~760 ⁴	3	3	0	0	0	3
Mamm.	<i>Sciurus carolinensis</i>	Gray squirrel	~500 ²	2	2	0	0	0	2
	<i>Procyon lotor</i>	Northern raccoon	~10000 ²	4	3	1	1	0	3

* Even though they can excavate large cavities, 2/3 of Northern flickers in our study nested in old Pileated Woodpecker cavities.

¹ Grubb and Pravosudov (2008), ² Hurt and Grossenheider (1952), ³ Rasmussen et al. (2008), ⁴ Sibley (2006), ⁵ Hepp and Bellrose (2013), ⁶ Eadie et al. (1995), ⁷ Pearce et al. (2015), ⁸ Mazur and James (2000)

Table 1.3 List of tree condition variables tested in univariate analyzes associated to cavity users functional groups.

Cavity user functional groups	Variable		
	Name	Original type	Final type
Small cavity excavators (SCE)	Tree species	Categorical (26 levels)	Categorical (others vs American beech or quaking aspen)
	Degradation stage	Categorical (5 levels)	Categorical (1, 2 vs 3, 4, 5)
	DBH (cm)	Continuous	Categorical (< 37.5 cm vs >37.5 cm)
	Heart rot fungal conk occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)
	Sapwood fungal conk occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)
Decay sign occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)	
Large cavity excavators (PTWO)	Tree species	Categorical (26 levels)	Categorical (others vs quaking aspen)
	DBH (cm)	Continuous	Categorical (< 37.5 cm vs >37.5 cm)
Small non-excavators (SNE) and Large non-excavators (LINE)	Tree species	Categorical (26 levels)	Categorical (others vs quaking aspen)
	Degradation stage	Categorical (5 levels)	Categorical (1, 2 vs 3, 4, 5)
	DBH (cm)	Continuous	Categorical (< 37.5 cm vs >37.5 cm)
	Cavity height (m)	Continuous	Categorical (<10 m vs >10 m)
	Cavity entrance orientation	Categorical (4 levels)	Categorical (others vs north)
	Number of cavity entrance	Continuous (Integer)	Categorical (1 vs >1)
	Cavity entrance size	Categorical (2 levels)	Categorical (1 vs 2)
	Cavity creation process	Categorical (2 levels)	Categorical (excavated vs non-excavated)
	Cavity type	Categorical (3 levels)	Categorical (apical cavity or hollow trunk vs cavity)
	Tree substrate harbouring the cavity	Categorical (2 levels)	Categorical (alive vs dead)
	Tree position of the cavity	Categorical (2 levels)	Categorical (trunk vs branch)
	Heart rot fungal conk occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)
	Sapwood fungal conk occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)
Decay sign occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)	
Non-excavated cavity-bearing trees	Tree species	Categorical (26 levels)	Categorical (Others vs long-lived shade tolerant)
	DBH (cm)	Continuous	Categorical (< 37.5 cm vs >37.5 cm)
	Heart rot fungal conk occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)
	Sapwood fungal conk occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)
Decay sign occurrence	Categorical (2 levels)	Categorical (present vs absent)	

Table 1.4 Explanatory variables of saturated matched case-controls (1:3) conditional logistic models for each functional group of cavity users. Mean bootstrap odd ratio values with their bias corrected and 95% confidence intervals are presented. The tree cavity characteristics selected are in [square brackets]. Bold values represent explanatory variables with a significant effect in the prediction of the response variable.

Models	Explanatory variables	Odd ratio	CI (upper)	CI (lower)
SCE (n=132)	Tree species (Other vs [preferred])	5.07	2.85	11.38
	Tree decay stage (1, 2 vs [3, 4, 5])	4.35	2.84	7.69
	DBH (continuous)	10.58	10.39	10.84
	Sapwood fungal conk (Absence vs [Presence])	8.02	3.66	35.21
	Heart rot fungal conk (Absence vs [Presence])	3.31	2.12	5.89
PIWO (n=33)	DBH (continuous)	10.84	10.61	10.94
	Tree species (Other vs [quaking aspen])	63.86	4.38	1.21x10⁸
NECT (n=259)	Tree species (Other vs [longlived shade tolerant])	0.73	0.39 †	1.39 †
	DBH (continuous)	11.09	10.89 †	11.28 †
	Decay signs (Absence vs [Presence])	5.80	3.90 †	8.63 †
	Heart rot fungal conk (Absence vs [Presence])	2.89	1.70 †	4.93 †

† Normal confidence intervals instead of bca confidence intervals

1.7 References

- Aitken, K. E. H. & Martin, K. (2012). Experimental test of nest-site limitation in mature mixed forests of central British Columbia. *Canadian Journal Wildlife Management*, 76, 557-565.
- Aitken, K.E.H. & Martin, K. (2008). Resource selection plasticity and community responses to experimental reduction of a critical resource. *Ecology*, 89, 971-980.
- Aitken, K. E. H., & Martin, K. (2007). The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 425–434. doi:10.1007/s10336-007-0166-9
- Aitken, K., Wiebe, K., Martin, K., & Blem, C. (2002). Nest-Site Reuse Patterns for a Cavity-Nesting Bird Community in Interior British Columbia. *The Auk*, 119(2), 391–402.
- Angers, V. A., Messier, C., Beaudet, M., & Leduc, A. (2005). Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 217, 275–293. doi:10.1016/j.foreco.2005.06.008
- Angers, V. (2009). L'enjeu écologique du bois mort - Complément au Guide pour la description des principaux enjeux écologiques dans les plans régionaux de développement intégré des ressources et du territoire. Québec pour le ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, 45 p.
- Aubry, K., & Raley, C. (2002). The pileated woodpecker as a keystone habitat modifier in the Pacific Northwest. USDA Forest Service General Technical Report, 98512, 257–274. Retrieved from http://gis.fs.fed.us/psw/publications/documents/psw_gtr181/023_AubryRaley.pdf
- Basham, J.T. (1991). Stem decay in living trees in Ontario's forests: a user's compendium and guide. Forestry Canada, Ontario Region, Sault-Ste-Marie, Ont. 64 p.
- Bavrljic, K. (2009). The effects of partial harvesting on cavity-nesting birds in the Carolinian forests of southwestern Ontario: habitat response and species interactions. Mémoire de maîtrise. Trent University.
- Berg, Å., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M., & Weslien, J. (1994). Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8, 718–731.

- Bibby, C. J., Burgess, N. D., & Hill, D. A. (1992). *Birds Census Techniques* (Academic P.). London: ACADEMIC PRESS, Harcourt Brace & Company.
- Blanc, L. A., & Martin, K. (2012). Identifying suitable woodpecker nest trees using decay selection profiles in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Forest Ecology and Management*, 286, 192–202. doi:10.1016/j.foreco.2012.08.021
- Blanc, L. a., & Walters, J. R. (2007). Cavity-nesting community webs as predictive tools: where do we go from here? *Journal of Ornithology*, 148(S2), 417–423. doi:10.1007/s10336-007-0232-3
- Blanc, L., & Walters, J. (2008). Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem. *The Condor*, 110(1), 80–92. doi:10.1525/cond.2008.110.1.80.80
- Boulet, Bruno. (2003). *Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord*. Publication du Québec. Sainte-Foy, Québec. 727pages.
- Boulet, B., & Pin, D. (2015). *Le portrait de la forêt feuillue et mixte à feuillus durs au Québec -- Les perturbations et leur effet sur la dynamique forestière*. Document d'information, Bureau du forestier en chef. Québec, Qc. 31p.
- Bull, E. L., C.G. Parks, T.R. Torgersen. (1997). *Trees and logs important to wildlife in the Interior Columbia River Basin*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-391. Portland, OR: Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture; 55 p
- Bull, Evelyn L. and Jerome A. Jackson. (2011). *Pileated Woodpecker (Dryocopus pileatus)*, *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/pilwoo>. doi: 10.2173/bna.148
- Bush, P. G., Naylor, B. J., & Duinker, P. N. (2009). Characteristics of habitat used by pileated woodpeckers in Great Lakes–St. Lawrence forest region of Ontario. *Prairie Perspectives*, 12, 97–114.
- Cadioux, P. (2011). *Dynamique de la faune cavicole le long d'un gradient d'âge en forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du nord*. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal. 85 p.
- Cadioux, P. (2017). *Diversité et fonction de la faune cavicole à la transition de la forêt boréale mixte et résineuse de l'est du Canada*. Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal. 168 p.
- Canty, A. and Ripley, B. (2016). *Bootstrap Functions (Originally by Angelo Canty for S)*. R Package Version 1.3-18. < <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf>>

- Cockle, K., Martin, K., & Wiebe, K. (2011). Selection of Nest Trees by Cavity-nesting Birds in the Neotropical Atlantic Forest. *Biotropica*, 43(2), 228–236.
- Cockle, K. L., Martin, K. & Robledo, G. (2012). Linking fungi, trees and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and management* 264: 210-219.
- Conner, R. N., Orson K. Miller Jr., & Adkisson, C. S. (1976). Woodpecker dependence on trees infected by fungal heart rots. *The Wilson Bulletin*, 88(4), 575–581.
- Cooke, H., & Hannon, S. J. (2011). Do aggregated harvests with structural retention conserve the cavity web of old upland forest in the boreal plains? *Forest Ecology and Management*, 261(3), 662–674.
doi:10.1016/j.foreco.2010.11.023
- Cooke, H., & Hannon, S. J. (2012). Nest-site selection by old boreal forest cavity excavators as a basis for structural retention guidelines in spatially-aggregated harvests. *Forest Ecology and Management*, 269, 37–51.
doi:10.1016/j.foreco.2011.12.042
- Darveau, M., & Desrochers, A. (2001). Le bois mort et la faune vertébrée - État des connaissances au Québec. Pour Le ministère des Ressources naturelles, Direction de L'environnement Forestier, 50. Retrieved from http://www2.sbf.ulaval.ca/darveaum/Selection_rapports_PDF/rap-chicots_MRN-DEF-0199.pdf
- DeGraaf, R. M., & Shigo, L. (1985). Managing cavity trees for wildlife in the Northeast. USFS GTR NE 101.
- Desroches, C. et É. Jaccard (2010) Développement et adaptation d'indicateurs fauniques dans le cadre d'un projet pilote de gestion par objectifs et résultats (GPOR) des forêts publique aménagées du territoire des Laurentides. *Document Interne, Version préliminaire*. Ministère des Ressources naturelles et de la faune. Gouvernement du Québec. 48p.
- Doyon, F., Savard, J. L., Gagnon, D., Giroux, J., Denton, F., & Recherche, G. De. (1999). Snag characteristics and use as woodpecker drilling sites in harvested and non-harvested northern hardwood forests. *Society of Canadian Ornithologists Special Publication*, 1, 103–114.
- Drapeau, P., Leduc, A., Kneeshaw, D. et Gauthier S. (2008). Paramètres à considérer pour le suivi de l'approche écosystémique dans une perspective d'aménagement adaptatif en pessières à mousse. Chapitre 14 pp 361-391 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, L., De Grandpré, L., Kneeshaw,

- Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presse de l'université du Québec, Québec.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., & Saint-Germain, M. (2009). Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *Forestry Chronicle*, 85(2), 227–234. doi:10.5558/tfc85227-2
- Edworthy, A.B. & K. Martin. (2013) Persistence of Tree Cavities Used by Cavity-Nesting Vertebrates Declines in Harvested Forests. *Journal of Wildlife Management*. 77(4), 770-776. doi: 10.1002/jwmg.526.
- Fisher, R. J., & Wiebe, K. L. (2005). Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: Effects of predation and competition. *Oecologia*, 147(4), 744–753. doi:10.1007/s00442-005-0310-2
- Foote, Jennifer R., Daniel J. Mennill, Laurene M. Ratcliffe & Susan M. Smith. (2010). Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the *Birds of North America*: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/bkcchi>. DOI: 10.2173/bna.39
- Fraver, S., White, A.S. & Seymour, R.S. (2009) Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA. *Journal of Ecology*, 97, 289–298.
- Frelich, L.E. & Lorimer, C.G. (1991) Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monographs*, 61, 145–164.
- Gauthier, J., & Aubry, Y. (1995). *Les Oiseaux nicheurs Québec méridional: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional* (Association québécoise des Groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Région du Québec). Montréal. 1295 p.
- Ghalambor, Cameron K. & Thomas E. Martin (1999). Red-breasted Nuthatch (*Sitta canadensis*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the *Birds of North America*: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/rebnut>. DOI: 10.2173/bna.459
- Goodburn, J. M., & Lorimer, C. G. (1998). Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 427–438. doi:10.1139/x98-014
- Goodman, R.M., Yawney, H.W., & Tubb, C.H. (1990). Sugar maple (*Acer saccharum*). In *Silvics of North America, Hardwoods*. Vol. 2. Agric. Handb.

- No. 654. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. U.S. Forest Service, Washington, D.C.
- Hart, J. H., & Hart, D. L. (2001). Heartrot fungi's role in creating picid nesting sites in living aspen. *Proceedings - Rocky Mountain Research Station, USDA Forest Service, (RMRS-P-18)*, 207–213.
- Hiratsuka, Y., & Loman, A. A. (1984). Decay of aspen and balsam poplar in Alberta. *Information Report, Northern Forest Research Centre, Canada, (R-X-262)*, v + 19 pp.
- Holloway, G. L., Caspersen, J. P., Vanderwel, M. C., & Naylor, B. J. (2007). Cavity tree occurrence in hardwood forests of central Ontario. *Forest Ecology and Management*, 239, 191–199. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.004
- Jackson, Jerome A. & Henri R. Ouellet. (2002a). Downy Woodpecker (*Picoides pubescens*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/dowwoo>. DOI: 10.2173/bna.613
- Jackson, Jerome A., Henri R. Ouellet & Bette J. Jackson. (2002b). Hairy Woodpecker (*Picoides villosus*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/haiwoo>. DOI: 10.2173/bna.702
- Jackson, J., & Jackson, B. (2004). Ecological Relationships Between Fungi and Woodpeckers Cavity Sites. *The Condor*, 106(1), 37–49.
- Jetté, J.-P., et autres (2013). *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré, Partie II – Élaboration de solutions aux enjeux*, Québec, gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers, 159 p.
- Johnson, D.H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*. 61(1) 65–71.
- Kenefic, L. S., & Nyland, R. D. (2007). Cavity Trees, Snags, and Selection Cutting: A Northern Hardwood Case Study. *Northern Journal of Applied Forestry*, 24(3), 192–196.
- Kilham, L. (1971). Reproductive behavior of Yellow-bellied Sapsuckers I. Preference for nesting in fomes-infected aspens and nest hole interrelations with flying squirrels raccoons and other animals. *The Wilson Bulletin*, 83(2), 159–171.

- Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier, Oxford, UK.
- Li, P., & Martin, T. E. (1991). Nest-Site Selection and Nesting Success of Cavity-Nesting Birds in High Elevation. *The Auk*, 108(2), 405–418.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Tanton, M. T., & Nix, H. A. (1993). The abundance and development of cavities in Eucalyptus trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 60(1-2), 77–104. doi:10.1016/0378-1127(93)90024-H
- Lindenmayer, D. B., Margules, C. R., & Botkin, D. B. (2000). Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14(4), 941–950. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.98533.x
- Mahon, C. L., & Martin, K. (2006). Nest survival of chickadees in managed forests: habitat, predator, and year effects. *Journal of Wildlife Management*, 70(5), 1257–1265. doi:10.2193/0022-541X(2006)70[1257:NSOCIM]2.0.CO;2
- Majcen, Z., Y. Richard, M. Ménard et Y. Grenier (1990). Choix des tiges à marquer pour le jardinage d'érablières inéquiennes. Guide technique. Gouv. du Québec, ministère de l'Énergie et des Ressources naturelles, Service de la recherche Mémoire de recherche n° 96. 94 p.
- Martin, K., Aitken, K. E. H., & Wiebe, K. L. (2004). Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *The Condor*, 106(October 2003), 5–19. doi:10.1650/7482
- Martin, K., & Eadie, J. M. (1999). Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*, 115, 243–257. doi:10.1016/S0378-1127(98)00403-4
- Matsuoka, S. (2008). Wood hardness in nest trees of the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. *Ornithological Science*, 7(1), 59–66. doi:10.2326/1347-0558(2008)7[59:WHINTO]2.0.CO;2
- McGee, G., Leopold, D., & Nyland, R. (1999). Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications*, 9(4), 1316–1329.
- McComb, W., & Lindenmayer, D. (1999). In *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, M.L. Hunter jr. editor. Chapter 10 (pp 335-372). *Dying, dead and down trees*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Méthot, S., et autres (2014). Guide d'inventaire et d'échantillonnage en milieu forestier, Québec, gouvernement du Québec, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers, 237 p.

- MFFP, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. (2015a). Écosystèmes forestiers exceptionnels classés depuis 2002. Page internet consulté le 01/04/15. URL: <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-ecosystemes.jsp>
- MFFP, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. (2015b). Norme de stratification écoforestière, Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional. Gouvernement du Québec. Dépôt légal - Bibliothèque et archives nationales du Québec 2015. ISBN PDF : 978-2-550-73857-2
- Mikusiński, G. (2006). Woodpeckers: distribution, conservation, and research in a global perspective. *Fennici — Annales Zoologici Fennici*, 43(43), 86–95.
- Nappi, A., Drapeau, P., & Leduc, A. (2015). How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 346, 10–21. doi:10.1016/j.foreco.2015.02.028
- Naylor, B. (1998a). Habitat management guidelines. 31p. In *A silvicultural guide for the tolerant hardwood forest in Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources. Queen's Printer for Ontario, Toronto. 500 p.
- Naylor, B. (1998b). Integrating timber and wildlife habitat management. 37p. In *A silvicultural guide for the Great Lakes–St. Lawrence conifer forest in Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources. Queen's Printer for Ontario, Toronto. 424 p.
- Newton, I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological conservation*. 70, 265–276. doi: 10.1016/0006-3207(94)90172-4
- Nyland, R.D. (2002). *Silviculture : concept and applications*. 2nd édition. New York, McGraw-Hill, 682 p.
- OMNR (2004). *Ontario Tree Marking Guide, Version 1.1*. Ontario Minister of Natural Resources Queen's Printer for Ontario. Toronto. 252 p.
- Ouellet-Lapointe, U., Drapeau, P., Cadieux, P., & Imbeau, L. (2012). Woodpecker Excavations Suitability for and Occupancy by Cavity Users in the Boreal Mixedwood Forest of Eastern Canada. *Ecoscience*, 19(4), 391–397. doi:10.2980/19-4-3582
- Ouellet-Lapointe, U. (2010). Le maintien des espèces cavicoles dans les paysages aménagés en forêt boréale mixte de l'est du Canada. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal. 79p.

- Perala, D.A. (1990). Quaking Aspen (*Populus tremuloides*). In *Silvics of North America, Hardwoods*. Vol. 2. Agric. Handb. No. 654. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. U.S. Forest Service, Washington, D.C.
- Postupalsky, S., Papp, J. M., & Scheller, L. (1997). Nest Sites and Reproductive Success of the Barred Owls (*Strix varia*) in Michigan. In *2nd Owl Symposium* (pp. 325–337).
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2009). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3– 900051-07-0. <<http://www.R-project.org>>.
- Raphael, M., & White, M. (1984). Use of snags by cavity-nesting birds in the sierra nevada. *Wildlife Monographs*, (86), 3–66.
- Runde, D. E., & Capen, D. E. (1987). Characteristics of Northern Hardwood Trees Used Characteristics by Cavity-Nesting Birds. *The Journal of Wildlife Management*, 51(1), 217–223.
- Savignac, C., & Machtans, C. S. (2006). Habitat requirements of the Yellow-bellied Sapsucker, *Sphyrapicus*, in boreal mixedwood forests of northwestern Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 1230–1239. doi:10.1139/z06-112
- Safford, L.O., Bjorkbom & J.C., Zasada, J.C. (1990). Paper Birch (*Betula papyrifera*). In *Silvics of North America, Hardwoods*. Vol. 2. Agric. Handb. No. 654. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. U.S. Forest Service, Washington, D.C.
- Shigo, A. L., & Marx, H. G. (1977). Compartmentalization of Decay in Trees. *Scientific American*. doi:10.1038/scientificamerican0485-96
- Silvervorg, S. (1959). Rate of decay in Northern Hardwoods Following Artificial Inoculation with Some Common Heartrot fungi. *Forest Science*, 5(3), 223–228. Retrieved from http://digitalcommons.usu.edu/aspens_bib/6242/
- Simberloff, D. (1999). The role of science in the preservation of forest biodiversity, *Forest Ecology and Management*, 115, 101–111.
- Stuewer, F. (1943). Raccoons: their habits and management in Michigan. *Ecological Monographs*, 13(2), 203–257. Retrieved from AZTNC
- Therneau, T. and original R port by T. Lumley (2016). *Survival: survival analysis*. R Package Version 2.40-1. <<https://cran.r-project.org/web/packages/survival/survival.pdf>>
- Tozer, D. C., Nol, E., Burke, D. M., Elliott, K. a., & Falk, K. J. (2009). Predation by Bears on Woodpecker Nests: Are Nestling Begging and Habitat Choice Risky Business? *The Auk*, 126(2), 300–309. doi:10.1525/auk.2009.07204

- Tubbs, C.H., Houston, D.R. (1990). American Beech (*Fagus grandifolia*). In *Silvics of North America, Hardwoods*. Vol. 2. Agric. Handb. No. 654. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. U.S. Forest Service, Washington, D.C.
- Walters, Eric L., Edward H. Miller and Peter E. Lowther. (2002). Yellow-bellied Sapsucker (*Sphyrapicus varius*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/yebesap>. DOI: 10.2173/bna.662
- Wesołowski, T. (2007). Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 395–405. doi:10.1007/s10336-007-0198-1
- Wesołowski, T. (2011). “Lifespan” of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: a thirty year study. *Forest Ecology and Management*, 262,1846-1852.
- Wesołowski, T. & Martin, K. (in press). Tree holes and hole nesting birds in European and North American forests. In *Ecology and Conservation of European forest birds*. Mikusinski, G., Roberge, J. M. and R. J. Fuller (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wiebe, K. L. (2001). Microclimate of tree cavity nests: Is it important for reproductive success in northern flickers? *The Auk*, 118(2), 412–421. doi:10.1642/0004-8038(2001)118[0412:MOTCNI]2.0.CO;2
- Wiebe, K. L. (2011). Nest sites as limiting resources for cavity-nesting birds in mature forest ecosystems: A review of the evidence. *Journal of Field Ornithology*, 82(3), 239–248. doi:10.1111/j.1557-9263.2011.00327.x
- Yamasaki, M., & Leak, W. B. (2006). Snag longevity in managed northern hardwoods. *Northern Journal of Applied Forestry*, 23(3), 215–217.

Appendix A: Descriptive statistics of vegetation sampling and cavity surveys conducted in a northern hardwood temperate forests in Québec, Canada.

Characteristics	Stand types based on tree composition			Study area
	Shade-tolerant	Shade-tolerant mixed-wood	Shade-intolerant mixed-wood	
Forest area searched (ha)	75	60	30	165
Living tree basal area (m ² /ha)	28.50 ± 7.88	28.25 ± 9.08	25.00 ± 8.99	27.72 ± 8.60
Satanding dead tree basal area (m ² /ha)	4.46 ± 3.85	5.16 ± 4.80	3.44 ± 2.38	4.50 ± 4.01
No. of potential cavity trees found	662	442	175	1279
No. of cavity trees found	333	208	60	601
No. of cavity found	361	270	115	746
No. of used cavity trees found	71	50	40	161
No. of used cavities found	79	55	52	186
Number of study sites	5	4	5	14
Stem density (no./ha)				
Alive total (> 9.1 cm DBH)	391.7 ± 32.7	543.8 ± 29.4	721.2 ± 191.4	552.8 ± 180.9
Alive (>37.5 cm DBH)	85.0 ± 9.2	67.1 ± 17.7	43.8 ± 34.8	65.2 ± 28.3
Alive (>60 cm DBH)	11.3 ± 9.4	7.1 ± 3.7	8.6 ± 7.0	9.2 ± 7.0
Dead total (> 9.1 cm DBH)	37.0 ± 6.8	83.3 ± 33.0	106.8 ± 52.3	75.2 ± 46.2
Dead (>37.5 cm DBH)	11.7 ± 5.4	10.4 ± 5.5	5.0 ± 3.3	9.6 ± 5.4
Dead (>60 cm DBH)	3.3 ± 1.4	2.2 ± 1.0	0	2.9 ± 1.3
Basal area of available wildlife tree (m ² /ha)	0.80 ± 0.09	0.77 ± 0.13	0.49 ± 0.32	0.68 ± 0.24
Available wildlife tree density (no./ha)*				
Total (> 9.1 cm DBH)	3.8 ± 0.2	3.7 ± 0.9	4.4 ± 3.0	4.0 ± 1.7
>37.5 cm DBH	3.0 ± 0.4	2.6 ± 0.6	1.9 ± 1.7	2.5 ± 1.1
>60 cm DBH	0.9 ± 0.3	0.9 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.7 ± 0.4
Used wildlife tree density (no./ha)*				
Total (> 9.1 cm DBH)	1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.3	2.3 ± 2.6	1.4 ± 1.6
>37.5 cm DBH	0.5 ± 0.2	0.6 ± 0.3	1.1 ± 1.1	0.7 ± 0.7
>60 cm DBH	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0	0.1 ± 0.1
Available excavated cavity tree density (no./ha)				
Total (> 9.1 cm DBH)	1.6 ± 0.5	1.2 ± 0.3	3.8 ± 3.1	2.3 ± 2.1
>37.5 cm DBH	0.9 ± 0.4	0.7 ± 0.3	1.5 ± 1.6	1.0 ± 1.0
>60 cm DBH	0.2 ± 0.1	0.1	0	0.2 ± 0.1
Used excavated cavity tree density (no./ha)				
Total (> 9.1 cm DBH)	0.9 ± 0.2	0.7 ± 0.3	2.3 ± 2.6	1.3 ± 1.7
>37.5 cm DBH	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.3	1.0 ± 1.1	0.6 ± 0.7
>60 cm DBH	0.1 ± 0.1	0.1	0	0.1 ± 0.1
Available non-excavated cavity tree density (no./ha)				
Total (> 9.1 cm DBH)	2.2 ± 0.4	2.37 ± 0.56	0.73 ± 0.38	1.81 ± 0.86
>37.5 cm DBH	2.1 ± 0.4	1.8 ± 0.3	0.6 ± 0.3	1.5 ± 0.7
>60 cm DBH	0.8 ± 0.3	0.9 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.4
Used non-excavated cavity tree density (no./ha)				
Total (> 9.1 cm DBH)	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.03	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1
>37.5 cm DBH	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.04	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
>60 cm DBH	0.1	0.1	0	0.01 ± 0.03

CHAPITRE II

NETWORK COMPLEXITY AND ROBUSTNESS OF THE CAVITY-USING COMMUNITY OF A NORTH AMERICAN TEMPERATE HARDWOOD FOREST: IMPLICATIONS FOR CONSERVATION AND MANAGEMENT

2.1 Abstract

The network of interactions linking cavity trees, cavity formation agents (bird excavators and decay process) and non-excavator cavity users can be outlined through a “nest web”. In a context of sustainable forest management, understanding how the cavity-using community is structured, the strength of interactions among its members with regards to how cavity resources are shared turns out to be of high interest for conservation planning of biodiversity. This is particularly important for the northern temperate hardwood forest in North America which, regardless of its long history of management, has a surprisingly far less comprehensive knowledge of its cavity-using community than other forest ecosystems on this continent. Here we provide, what is to our knowledge a first assessment of the network interactions of the cavity-using vertebrate community of a northern hardwood forest in North America. We searched for occupied cavities in 2015-2016 and determined the species of trees, the cavity formation agents (avian excavators and natural decay fungi) and the non-excavating vertebrate species that used them. We draw on the theoretical background of the nest web concept and bridge it with numerical tools of ecological networks to determine the network complexity of this nest web. We also examined with simulations the robustness to extinction of cavity formation agents by timber harvesting with different theoretical management scenarios impacting the studied community. Our nest web of 19 vertebrate species shows a cavity-using community structured by redundant pathways of tree cavity production agents where avian excavators (55%) and woody decay processes (45%) play a similar role. This is even more the case for large cavity users that rely as much on natural decayed holes as on Pileated woodpecker cavities. The network structure of this temperate hardwood forest relies on a higher number of tree species, a higher number of weak links between nodes (species) and thus higher functional equivalence compared with current North American nest webs analysed so far. Extinction simulations of cavity formation agents and simulated harvesting scenarios in hardwood temperate forests suggest that while this nest web is robust to the extinction of specific cavity formation agents (high number of weak links between species and high level of functional equivalence among cavity substrates), it is, however, sensitive to the reduction of large live old trees which provide most of the large woody decayed cavities. We urge forest managers in temperate hardwood forests to prioritize the retention of large old trees (DBH > 37.5 cm) with major defects, broken branches or fungi for maintaining the integrity this critical ecological network of the forest biodiversity in North American temperate hardwood forests.

Key words: Nest web, ecological network, complexity, robustness, cavity-using community, temperate hardwood forest, timber management, biodiversity conservation

2.2 Introduction

An important issue with biodiversity conservation planning in managed forest landscapes concerns the maintenance of forest habitat conditions appropriate to a wide range of organisms (from fungi to invascular plants, arthropods and vertebrates) associated with decaying trees and dead wood (Harmon et al. 1986; Berg et al., 1994; Imbeau et al., 2001; Franklin et al. 2002; Grove 2002; Saint-Germain et al., 2007; Stokland et al. 2012). Among organisms associated with these habitat structural features, the vertebrate community of tree cavity users appears to be a relevant indicator group for assessing the sustainability of forest management practices for biodiversity maintenance (Lindenmayer and Franklin, 2002; Martin et al. 2004; Mikusiński, 2006; Drapeau et al., 2009a,b). To do so, Martin and Eadie (1999) proposed the concept of nest web, in analogy with food webs, to assess the interactions between vertebrate species and tree cavities. Instead of energy flow, tree cavity is the resource that ties tree species, cavity producers (avian excavators and natural decay processes) and cavity users (non-excavator species) in a hierarchical network. The analysis of cavity-using communities with the nest web approach not only allows determining the diversity of species that use cavity resources in a given forest habitat but also provides baseline knowledge about the functional diversity and the complexity of species interactions generated by cavity formation processes.

Recent developments in nest web studies all over the world's forests (Cockle et al., 2011) have shown that nest webs in temperate conifer-dominated, temperate mixed-wood and boreal mixed-wood forests in North America are strongly dependent on avian excavators which supply most of the tree cavities in these forests (Martin et al. 2004; Aitken & Martin, 2007; Blanc & Walters, 2008; Cadieux, 2011, Cooke and Hannon 2011). In these well studied nest webs, the cavity-using community is characterized by a rather simple network of species interactions structured around few tree species (often one tree species) and a limited number of excavator species (one or two woodpecker species) that act as main providers of cavities for most cavity-using

species in the community. At the opposite, in tropical and sub-tropical forests, pathways of cavity production and use by non-excavator species strongly rely (Cockle et al., 2012) or are exclusively dependent on natural decay agents (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Koch et al. 2008). This strong association with natural decay agents leads to cavity-using communities that form complex networks of increased complexity structured by many species interactions between cavity producing agents (either fungi or avian excavators) and cavity users.

Hardwood temperate ecosystems harbour, as tropical forests, long-lived species that allow accumulation of trunk wounds or broken branches (Basham, 1991; McComb and Lindenmayer, 1999) which with time enable natural decay of woody tissues to create cavities in aging trees (DeGraaf & Shigo, 1985; Lindenmayer et al., 1993). As previously found (Chapter 1) non-excavated cavities are commonly used as a resource for the cavity-using community of hardwood temperate forests of North eastern America.

In a recent review of hole nesting birds in European and North American forests, Wesolowski and Martin (in press) emphasized the gap in knowledge on cavity-using communities and nest webs in temperate hardwood forest ecosystems. In Europe, Wesolowski (2007) found that the cavity-using community in the Bialowieza temperate hardwood forest (Poland) mostly depended on the supply of cavities by natural decay agents whereas woodpeckers excavations were rarely used by non-excavators. He did not, however, investigate how the prevalence of cavities created by natural decay drives the structure of the network of interactions of the cavity-using community. In North America, apart from Bavrlic's (2009) study in a Carolinian hardwood forest that shows a similar contribution of cavity formation agents (avian excavators and natural decay), to our knowledge, there is no nest web quantitative analysis of the interspecific network that links tree species, cavity producing agents and cavity users (Cockle et al. 2011, Martin and Wesolowski *in press*). Such analysis

is critical for improving management decisions for the cavity-using community in temperate hardwood forests, particularly with regards for the retention of cavity-bearing trees in the provision of wildlife trees management guidelines. Moreover, determining how and where the network complexity of nest webs is structured is a key for assessing the robustness of the ecological network with regards to changes in the availability of cavity-bearing trees induced by forestry practices in temperate hardwood forests. To this end, recent developments in ecological network theory (Bascompte & Jordano, 2007) offer novel perspectives for analysing more in depth (Memmott et al., 2004; Ruggera et al., 2016) how forest management affects the network structure of nest webs, and hence, the functional diversity driven by living, decaying trees and dead wood in temperate hardwood forests.

In this paper we construct the hierarchical nest web of cavity-bearing trees, cavity formation agents and cavity users in a northern temperate hardwood forest of eastern North America. We analyze the network structure and test its robustness to changes in habitat structure and composition through extinction simulations of cavity formation agents (either excavators or natural decay) according to forest management scenarios with different harvesting options of cavity-bearing trees relevant to hardwood uneven-aged forestry practices.

We hypothesize that the North American temperate hardwood forest nest web will show a more complex network structure (H1) and higher robustness to extinction (H2) of cavity formation agents for different forest harvesting scenarios than the other nest webs analysed so far (Martin et al. 2004; Aitken & Martin, 2007; Blanc & Walters, 2008; Cadieux, 2011, Cooke and Hannon 2011), provided that wider range of cavity formation agents on deciduous tree species of this forest ecosystem.

2.3 Methods

2.3.1 Study area

Field work was carried out from May to mid-July (2015 and 2016) at the Montagne du Diable Regional Park (46°41 – 46°49N ; 75°30 – 75°43W), located fifteen kilometers North of Mont-Laurier, province of Québec, Canada. Elevation ranges from 300 to 400 meters above sea level. The annual temperature varies between 2.5 and 5°C and the average annual precipitation is 950 mm, of which 28% falls as snow (Robitaille and Saucier, 1998).

Located at the northern range of the hardwood temperate forest biome, the studied landscape is mostly composed of mature and old forest stands dominated by sugar maple (*Acer saccharum*) with yellow birch (*Betula alleghaniensis*) and American beech (*Fagus grandifolia*) as common co-dominant species. Interspersed among these mid-to shade-tolerant stands are mixed-wood stands composed of coniferous tree species such as balsam fir (*Abies balsamea*), white pine (*Pinus strobus*), and eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) as well as deciduous mid-to shade-tolerant or shade-intolerant species such as quaking aspen (*Populus tremuloides*) and white birch (*Betula papyrifera*).

We sampled the cavity-using community in both shade-tolerant and mixed-wood stands. Some of our study stands are conservation areas that have only weakly been disturbed by human-induced perturbations in a recent historic period (MFFP, 2015a) and were preserved for their old-growth attributes: large diameter living trees, snags, downed coarse woody debris and old trees. We also sampled stands of similar forest structure (32.47 +/- 9.34 m²/ha) and logging history (no reported logging activity or of partial cuts of 1989; MFFP, 2015b). Based on their lifespan, ecology and position in the successional gradient, we selected mixed-wood stands harbouring short-lived shade intolerant tree species older than 70 years old with similar forest structure (28.44 +/- 9.36 m²/ha) and with the presence of trees at different degradation stages

(Basham, 1991) regarded to the landscape availability and the other selected sites. Overall, our study design included 5 deciduous shade-tolerant stands (75 ha), 4 mixed-wood shade-tolerant stands (60 ha) and 6 shade-intolerant mixed-wood stands (30 ha) for a total of 165 ha. For more details on forest structure of the different study sites, see appendix A of chapter 1.

2.3.2 Study design

Most of our cavity surveys occurred in sampling plots of 15 ha (300 x 500 m). However, the mixed-wood shade-intolerant stands were smaller (1.5 ha to 15 ha) and more dispersed in the forest matrix, leading to a smaller sampled area. In each study site, five observers walked along 50 m wide linear transects (6 by study site), and conducted searches of cavities on every tree (diameter at breast high (DBH) > 10 cm) that intercepted their line transects. Each tree was visually inspected from the ground with binoculars to record potential cavities originating from excavation or decay. The observers walked systematically each study plot once in early springtime when leafless trees facilitate cavity detection and a second time after leaves sprouted, at the peak of bird's breeding season (Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe, et al., 2012). Walking directions and transects were interchanged between observers and passages. Observers were trained for spotting cavities but also used auditory and visual cues of cavity users' presence on study sites to locate potential cavities. Each cavity tree was marked with an aluminum tag and georeferenced (Ouellet-Lapointe, 2010; Cadieux 2011). Surveys were conducted from sunrise to 14h. At least 1 hour/ha of cavity search was ensured in all study plots through 2015 fieldwork season but the average sampling effort was 7 hours/ha. Additionally, nests of cavity users found occasionally during travelling throughout the study area (hiking trails, forest road and the camp) were included.

In a second step, all potential cavities were visited with a camera mounted on a 15 m long telescopic pole (TreeTop Peeper™, Sandpiper Technologies, Manteca,

California) to determine if the cavity was suitable to be occupied by mammalian or avian cavity users (a chamber deeper than 10 cm (Ouellet-Lapointe et al., 2012), with an entrance wider than 2 cm of diameter and a detectable cavity floor). Cavities apically opened meeting those requirements were also considered suitable. Unsuitable cavities were trial holes, incomplete excavations or a decay wound without a chamber (Aitken & Martin, 2007; Cadieux, 2011; Ouellet-Lapointe et al., 2012). Cavities without detectable floor were called hollow trunk and were taken into consideration because faunal use (bats, swifts) of those are known from the literature (Bull et al., 1997). A cavity was considered active by a bird species when eggs, nestlings (Martin et al., 2004) or a behaviour indicating ongoing reproduction (food transportation, fecal bag outlet) was observed (Cadieux, 2011). As for mammals, the individual had to be in the cavity when visited. Woodpeckers and other excavator bird species detected while excavating their cavity simplified excavator's identification. The color and freshness of holes' entrance also facilitated the detection of new cavities. As for old cavities, observers inferred cavity creation processes (whether created by an excavator species or non-excavated) based on cavity entrance size, form and position on tree. Hairy woodpeckers (*Picoides pubescens*) and Yellow-bellied sapsuckers (*Sphyrapicus varius*) excavate cavities of similar entrance size, limiting the accuracy of excavator identification. However, abundance of those two bird excavators as nesters in our study plots (10 Hairy woodpeckers nest found vs. 63 Yellow-bellied sapsuckers nests), suggest that most excavated cavities of this size were likely to result from Yellow-bellied sapsuckers excavations.

Arboreal cavities can be reused by cavity users for multiple years (Aitken et al., 2002), therefore our 2016 surveys were concentrated in visiting suitable and occupied cavities identified in 2015 with special attention paid to species movements and breeding behavior for new cavity excavation and use in the same sampling plots. An average survey effort of 7 hours/ha was spent during the 2016 survey in study sites.

2.3.3 Cavity-bearing-trees parameters and stand characteristics

Suitable and occupied cavities were characterized as follows: tree species, DBH, hole entrance size classes (1 to 5, see Table 1.1, Chapter 1 for a description of size range for each class). In uneven-aged forest management context, tree health and log quality are important parameter. Therefore in the present study, trees were classified according to their degradation stage with a 5 category classification (modified from Ouellet-Lapointe, 2010); 1) healthy living tree with no signs of decay 2) unhealthy living tree with occurrence of decay signs such as heart rot fungal conks (> 20% of foliage), 3) dying alive tree (<20% of foliage), 4) recently dead, still bearing branches 5) mid to highly degraded dead tree, no branch left (Fig. 1.4, Chapter 1). Moreover, tree fungi known to be implied in non-excavated and excavated cavity creation, the presence of tree fungal conks (Bavrlic, 2009) were noted. Tree fungi identification was done using Boulet (2003). Only tree fungi species identified with confidence were retained in our analyses.

Vegetation characteristics were measured within 400 m² circular plots systematically positioned in locations without cavity-bearing trees across our study sites to assess the availability of trees with regards to their use by cavity formation agents. Within each plot, all stems of DBH \geq 9.1 cm were identified to tree species whereas DBH, degradation stage following Ouellet-Lapointe (2010) and presence of decay signs were assessed using the same methodology as the one used above for cavity-bearing trees.

2.3.4 Statistical analyzes

The nest web as a network system was built for three hierarchical levels based on data collected in our study sites during fieldwork on: 1) cavity-bearing tree species, 2) cavity formation agents (bird excavators or natural decay) and 3) non-excavator users. In the network structure of this nest web, each species (tree or animal) is a node whereas links between nodes are lines connecting the species which depict their

interactions. The links connecting species in the network are weighted by the number of times these two species are connected. We used the “Guephi” software (Bastian et al., 2009) to produce the graphical representation of the nest web. The R-package “ggplot2” was used for other graphic representations (Wickham 2009).

We used five indices developed in network analysis (Dunne et al., 2002; Sabatino et al., 2010; Cockle et al., 2012; Ruggera et al., 2016; Cadieux, 2017) to characterize the network structure (diversity and complexity) of our temperate hardwood cavity-using community. Direct and indirect interactions between cavity-bearing trees, cavity formation agents and non-excavator users are presented.

First, using the “VEGAN” program in the R package (Oksanen et al., 2017), we computed a Shannon-Weaver *diversity index* (hereafter interaction H index) on the interspecific interactions (i.e. each unique tree species – cavity formation agent – cavity user combination) of the nest web. This parameter provided a measure of the overall diversity of nodes and links of the nest web (Cadieux, 2017).

Secondly, a *connectance index* was used to compute the fraction of all possible links that are realized in the cavity-using community which provides a first statistic on the complexity of the network (Dunne et al., 2002). Ranging from 0 (low connectance) to 1 (high connectance), the higher the connectance value of a network, the more this network will be characterized by numerous diverse interactions which increase its complexity (Dunne *et al.*, 2002; Martinez et al., 2005). While connectance in some ecological networks such as food webs, corresponds to all possible interspecific interactions (see Dunne et al., 2002), here we constrained our calculus by dividing the number of realized interactions between cavity users (cavity formation agents and non-excavator users) and tree species by the array of possible interactions (cavity users x tree species; Ruggera et al., 2016).

For the sake of comparison with the literature the next two network complexity indexes depicting the evenness and the dominance of interactions were calculated by considering more precisely the links relying plant species (cavity-bearing trees) to animal species (bird excavators and non-excavators users). Consequently, next index calculates leaning on a two-levels simplified network instead of the three levels network presented so far (cavity-bearing trees – cavity formation agents – non-excavators). So third, we computed the Hulbert's PIE (Probability of Interspecific Encounter), an *evenness index* among the different interactions:

Equation 1

$$PIE = \sum_{i=1}^S \left(\frac{N_i}{N} \right) (N - N_i / N - 1)$$

where S is the total number of links in the simplified network, N is the total number of interactions in the simplified network, and N_i is the interaction frequency for link i . In this simplified two-levels nest web context, a value near 1 reveals an evenly distributed frequency of interactions among plant and animal species whereas a nest web with a value closer to 0 is mostly structured by one or few key interactions (Sabatino et al., 2010; Cockle et al., 2012; Ruggera et al., 2016).

Fourth, we calculated a *dominance index* that measures which interactions among plant and animal species were dominant in the network with regards to the total number of interactions measured. This index was calculated by dividing the number of times the more frequent interaction between either a tree species and a bird excavator or a non-excavator was observed out of the total number of interactions observed in the simplified nest-web (Sabatino et al., 2010; Cockle et al., 2012; Ruggera et al., 2016). The more dominant are some interactions in a network, the higher the index value is.

Finally, for each tree species and cavity formation agent (excavating species or decay sources) we calculated a *species strength index* that seeks to determine if the network had keystone species within the nest web both for tree species and cavity formation agents. As defined in Ruggera et al. (2016), the following equation:

Equation 2

$$S_j = \sum_{i=1}^E d_{ij} \quad \text{and} \quad d_{ij} = f_{ij} / \sum_{m=1}^J f_{jm}$$

was calculated first to assess the sum of dependences that cavity formation agents can have with regards to specific cavity-bearing tree species. The E indicates the number of cavity formation agents (bird excavators or natural decay) that used cavity-bearing tree species j ; d_{ij} is the dependence of the cavity formation agents i on the cavity-bearing tree species j , and can be defined as the fraction of all the tree species with cavities formed by that cavity formation agent i , forming only cavities in the tree species j (Bascompte et al., 2006; Vázquez et al., 2007); f_{ij} correspond to the interaction frequency between the cavity formation agent i and the cavity-bearing tree species j ; J is the number of cavity-bearing tree species interacting with the cavity formation agent i .

The sum of dependences that non-excavator users can have with regards to specific cavity formation agent is also computed giving the following equation:

Equation 3

$$S_k = \sum_{i=1}^E d_{ik} \quad \text{and} \quad d_{ik} = f_{ik} / \sum_{m=1}^K f_{km}$$

where this time E indicates the number of non-excavator users that used cavity formation agents k ; d_{ik} is the dependence of the non-excavator user i on the cavity

formation agent k , and can be defined as the fraction of all the cavity formation agents forming cavities used by that non-excavator user i , going only in cavities formed by the cavity formation agent k (Bascompte et al., 2006; Vázquez et al., 2007); f_{ik} correspond to the interaction frequency between the non-excavator user i and the cavity formation agent k ; K is the number of cavity formation agents interacting with the non-excavator user i .

This *strength index* was based on Bascompte and others (2006) and realised by bipartite package in R (Dormann et al., 2016). It thus allows to assess which tree species or cavity formation agent has keystone role in the nest web (Bascompte et al., 2006; Ruggera et al., 2016). Divided whether by the number of cavity formation agent or non-excavator users species, the value varies from 0 (i.e. a negligible role of a given tree species or cavity formation agent in providing substrate for cavity excavation or a usable cavity for non-excavator users) to 1 (i.e. a high dependence of non-excavator users on the cavities supplied by a cavity formation agent or a high dependence of cavity formation agent on a certain tree species).

To determine the robustness of the nest web we performed extinction simulations on cavity formation agents by sequentially eliminating an excavating species or a decay-formed non-excavated cavity (small and large ones) and assess its effects on small and large non-excavator users of the community (Dunne et al., 2002, Ruggera et al. 2016). Non-excavator species in regard to their body size interacting uniquely or mainly with a given cavity formation agent (either an excavating species or a natural decay cavity type) are also likely to go “extinct” (secondary extinction *sensu* Memmot et al. 2004). For each extinction simulation, we used a resampling routine method of 1000 draws with replacement to obtain mean values and 95% confidence intervals for assessing the effects of cavity formation agent removal on non-excavating species. Sampling operations were computed with the R package “boot” (Canty and Ripley, 2016), and differences among cavity formation agents were

statistically assessed by comparing 95% confidence intervals of each extinction simulation. Cavity formation agents with confidence intervals that did not overlap and excluded 0 were considered significant.

Potential impacts of harvesting cavity-bearing trees and cavity formation agents on the cavity-using community were analyzed for fictive scenarios built from the uneven-aged management framework undergoing in temperate hardwood forests and that target on the removal of standing dead trees (snags), large live trees, trees with decay signs or major defects (Naylor, 1998a, 1998b). To do so, silvicultural principles were applied systematically. Five scenarios were examined. Scenario 1 is our control, i.e. our current unmanaged forest developing under a natural disturbance regime. It provides the benchmark value of the undisturbed cavity-using community under which comparisons will be held. Scenario 2 consists in the removing of all standing dead trees, which simulates a common practice to minimize security hazard for forest workers. Scenario 3 targets the removal of all living stems larger than 37.5 cm in DBH, a tree DBH threshold beyond which the cavity-users are selecting with preference their cavity tree (see Chapter 1). In hardwood forest management, managers consider stand quality and structure and tree vigour in the assessment of tree cutting diameter (Havreljuk et al., 2014; Guillemette, 2016). Where the scenario 3 represents here an extreme case, the 37.5cm tree DBH cutting limit prescribed here falls in the range of highest tree DBH economic values (lumber and pulpwood) for maple sugar and yellow birch (33 to 51 cm) assessed by studies from different hardwood forests of the North eastern America (Leak et al., 1987; Havreljuk et al., 2014; Guillemette, 2016). Scenario 4 is the removing of all declining and low vigour trees (i.e. living trees harbouring heart-rot fungal conks, living trees hosting large entrance size cavity on main stems and alive dying trees, i.e. degradation stages 3, see above). This scenario is inspired by single tree or group selection cutting in uneven-hardwood stands that aims at reducing mortality with the perspective of maximizing stem quality in the residual stand (Majcen et al., 1990;

Nyland, 2002, Naylor 1998a, 1998b). Finally, scenario 5 included the cumulative effects of scenarios 2, 3 and 4 on the cavity-using community which is likely to produce large-scale gaps in stand canopy virtually treated along such harvesting prescription.

2.4 Results

2.4.1 General characteristics of the nest web

We found 210 cavity users in 182 cavity trees over two years of fieldwork throughout our study sites and their surroundings. Supported by twelve tree species (out of 25 identified in the study area), the cavity-using community of this northeastern American temperate hardwood forest was composed of nineteen vertebrate species, i.e. seven bird species of excavators and twelve species of non-excavators (Figure 2.2), forming a nest web supporting 63 different interactions between cavity-bearing tree species and cavity users (avian excavators and non-excavating vertebrates). Woodpeckers and other excavating species (nuthatches and chickadees) represented the majority of cavity users in the nest web (78%), where the Yellow-bellied sapsucker was the most common nester representing 33% of used cavities. Non-excavating species (one amphibian, four mammals and seven bird species), used non-excavated (45%) and excavated cavities (55%) in similar proportions for nesting, roosting or denning (Table 2.1). However, large non-excavators such as Common merganser (*Mergus merganser*), Barred owl (*Strix varia*) and Raccoon (*Procyon lotor*) mainly relied on large natural decayed cavities found on large live but decaying trees.

The network of interactions of the cavity-using community illustrates key roles played by specific nodes in the nest web (Figure 2.2). The base of the nest web is organized around a high number of cavity-bearing tree species that are either utilized in proportion to their availability (*Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Betula papyrifera*, *Betula alleghaniensis*) or preferred (*Fagus grandifolia*, *Fraxinus nigra*, *Populus tremuloides*) by cavity formation agents (Figure 2.2., Table 2.2a). The two lower levels of the nest web are characterized by a high number of links with 46 different interactions between cavity-bearing trees and avian excavators or natural decay processes, whereas 22 links structure the relationships between cavity formation

agents (excavators and natural decay) and non-excavators. Among those links the Pileated woodpecker and natural decay agents are the main cavity producers for a diversified group of non-excavator users (Figure 2.2). These patterns corroborate species strength indices (Table 2.2) where small and large non-excavated cavities along with Pileated woodpecker cavities are keystone cavity providers for the entire group of non-excavators. The low strength index value for yellow-bellied sapsuckers holes (Table 2.2) is explained by the weak dependence of non-excavators to this excavator species provided the numerous possibilities for non-excavators of this size to use other cavity formation agents. In short, whereas several non-excavators used yellow-bellied sapsucker cavities (Figure 2.3) most relied also on other cavity formation agents (Table 2.2).

2.4.2 Network complexity of the nest web

With regards to other nest webs in forest ecosystems from Americas, our temperate hardwood forest cavity network showed a more complex structure than that of most other North American nest webs (Table 2.3). Values of the different complexity *indexes* calculated and presented in the Table 2.3 allow a relevant comparison across nest webs. Indeed, although close to their complexity, our nest web has higher *diversity index*, lower *dominance index* and higher *evenness index* (Hurlbert's PIE) than other nest webs documented so far in North American forest ecosystems. Those values all point in the direction of a more complex nest web structure for the temperate hardwood forest (Table 2.3). However, our nest web is a less diversified network than the South American sub-tropical Atlantic forest nest web, where values of dominance remain still high (Cockle et al. 2012, Table 2.3).

2.4.3 Network robustness to removal of specific cavity formation agents

The removal analysis shows that neither the loss of large or small cavities, regardless of cavity formation agents, has the upper hand on the network structure of this nest web (Figure 2.3). Moreover, there is functional equivalence or redundancy for large

cavities whereas the removal of either Pileated woodpecker cavities or large decay-formed cavities produces a similar response for the nest web (Figure 2.3). However, the Northern flicker cavities are significantly less important contributors for non-excavated users in our nest web as indicated by the significantly low number of non-excavators affected by this simulation (Figure 2.3). For small cavity users, there is also functional equivalence between Yellow-bellied sapsucker holes and natural decay cavities (Figure 2.3) that are significantly more important contributors of cavities for small non-excavators than the other small excavators that have a marginal contribution. These patterns corroborate species strength indices (Table 2.2) where small and large decay-formed cavities along with Pileated woodpecker cavities are keystone cavity providers for the entire group of non-excavators. The low strength index value for yellow-bellied sapsuckers holes (Table 2.2) is explained by the weak dependence of non-excavators to this excavator species provided the numerous possibilities for non-excavators of this size to use other cavity formation agents. In short, whereas several non-excavators used yellow-bellied sapsucker cavities (Figure 2.3) most relied also on other cavity formation agents (Table 2.2).

2.4.4 Network robustness to management scenarios

When examining each harvesting scenario, scenarios 2, 3 and 4 all contribute to moderately affect the cavity-using community, with 53 to 67 % of cavity users extinctions (Figure 2.4). Scenario 2 (dead tree removal) affects more the cavity users than the two other scenarios (Figure 2.4). However, the cumulative effect of simultaneously combining tree harvesting of the three scenarios (Scenario 5) exerts a devastating effect on cavity users reducing their numbers to less than 5% of their original abundance in the unmanaged forest (Figure 2.4). Decomposing the response of cavity users into functional groups by body size and cavity formation agents shows that harvesting dead trees (scenario 2) mostly affects small excavators and, to a lesser extent, small non-excavators (Figure 2.4). The removal of large live trees (scenario 3) and live trees with major defects (scenario 4) both strongly affect small and large

non-excavators whereas scenario 5 leads to the extinction all large cavity users (excavators and non-excavators) and the near extinction of small excavators and non-excavators (Figure 2.4).

2.5 Discussion

2.5.1 Structure and Network complexity of the nest web

Our results show that the northern temperate forest nest web shares some similarities with the other North American nest webs studied so far, but is more complex and, hence, more robust given its higher diversity and evenness of interactions among cavity-bearing trees, cavity formation agents and cavity users. This translates into weaker links among nest web elements leading to a structure that is somehow intermediate between North American northern forests and South American tropical Atlantic forests (Table 2.2). Cavity formation for both excavated and non-excavated cavities is spread over a wider spectrum of tree species (10 to 37 % of occupied cavities for single tree species) than what has been documented up to now in North American studies of cavity-using communities where 60 to 95% of the nest webs rely on one (often quaking aspen) or two tree species (Martin et al. 2004, Hannon and Cooke 2012, Blanc and Walters 2008, Cadieux 2011, 2017). Here quaking aspen, American beech, sugar maple, red maple and yellow birch and paper birch and even balsam fir were shared contributors in the provisioning of cavities for this nest web and this for both types of cavities (excavated and non-excavated). The active selection of quaking aspen and American beech by avian excavators with regards to the low availability of these two tree species is, however, worth noticing (Figure 2.2). This is likely due to their vulnerability to heart rot diseases whereas excavated cavities in these two tree species were all infected by fungi (*Phellinus tremulae* for aspen and *Phellinus ignarius* for beech, see Tozer et al. 2009, Chapter 1). Sugar maple and yellow birch being dominant in forest stand surveyed, those two long-lived tree species prone to non-excavated cavities formation (Basham, 1991) and excavated ones (mainly on dead parts of trees, see Chapter 1) are also dominant at the base of the nest web. Other nest webs relying strongly on cavities formed by avian excavators in quaking aspen have also shown this strong relationship between heart rot disease

and excavator-formed holes where heart rot fungi facilitate cavity excavation by avian excavators with a majority of excavated cavities in trees infected by *Phellinus tremulae* harbouring fungal conks (Jackson & Jackson, 2004, Martin et al. 2004, Cadieux 2011, Cooke and Hannon 2012).

One of the key difference between this nest web and those of other North American forests is the increased contribution of natural decay agents in the provisioning of cavities in this forest ecosystem, which drives the functional equivalence and redundancy of this network to a level closer to the one of more complex nest webs in South American tropical forests (Cockle et al. 2012, Ruggera et al. 2016). Hence, in northern hardwood temperate forests, cavities formed by natural decay are not marginal contributors to the cavity-using community as repeatedly documented in temperate and boreal mixed-wood and coniferous North American forests (Martin et al. 2004, Cockle et al. 2011, Blanc and Walters 2007, Cooke and Hannon 2012, Cadieux et al. 2017). However, the decay process in trees infected by heart-rot fungi which leads to the production of natural-decayed cavities is not as used by non-excavators as it is in the Atlantic tropical forest of Argentina where most cavity users occupied non-excavated cavities (83%) with only 17% of used cavities being excavated. Our nest web rather shows a similar proportion of excavated (55%) and non-excavated cavities (45%). This pattern also differs from Wesolowski's (2007) long-term study of cavity-users of the Bialowieza hardwood temperate forest in Poland who found that 84% of non-excavating users relied on non-excavated cavities. In North America, in a study conducted in the Carolinian forest of North America, a temperate hardwood forest cover type located further south, Bavrlic (2009) found that cavity-using community relied on both cavity formation agents. To our knowledge, our study is the first to present the nest web structure of the northern temperate forest of North America and how it relies on an equivalent contribution of non-excavated and excavated cavities, responding to a knowledge gap reported in recent reviews of

hole-nesting vertebrate communities in forest ecosystems (Cockle et al. 2011, Wesolowski and Martin in press).

North American cavity-using vertebrate communities in temperate hardwood forests are thus likely to depend much more on wood-decaying processes related to the aging of trees for cavity provisioning than they do in the temperate or boreal mixed-wood and coniferous forests (Chapter 1, this Chapter). Long-lived tree species in hardwood temperate ecosystems, such as sugar maple and yellow birch, allow the accumulation of broken branches or other wounds and are more prone to host non-excavated cavities since they live longer, (Basham, 1991; McComb and Lindenmayer, 1999), leading to the provisioning of a diversity of decay-formed holes (DeGraaf & Shigo, 1985; Lindenmayer et al., 1993). As trees grow and age, the combination of compartmentalization of tree's woody defense tissues and action of bacteria, fungi, insects and nematodes offers a variety of opportunities for non-excavated tree cavities and hollow trunks of varying entrance sizes to develop (Shigo & Marx, 1977; DeGraaf & Shigo, 1985, Jackson and Jackson 2004). Several studies in forests with a diversified tree species composition of long-lived tree species have found a major role for natural decay agents as cavity providers for cavity-using communities (Gibbon and Lindenmayer, 2002; Wesolowski, 2007; Koch et al., 2008; Bavrlic, 2009; Cockle et al., 2012, Chapter 1). Thus, our study corroborates the importance of natural decay cavity agents as important contributors in the network structure of temperate hardwood forests of North America as well.

The functional equivalence between cavity formation agents (avian excavators and non-excavated decay-formed cavities) in our nest web is different for small and large non-excavators. Small cavity users rely more on excavated cavities (65%) than on non-excavated holes (35%), whereas large cavity users are equally dependent on Pileated woodpecker cavities (48%) and large non-excavated cavities (52%). Hence, this hierarchical level of the cavity-using nest web is again distinctive from other

published cavity-using community studies in North America where large avian excavators (the Northern flicker and the Pileated woodpecker) are the unique providers of large cavities, which makes them keystone species (Martin et al., 2004; Cadieux 2011; Cooke & Hannon, 2011) .

Finally, the network analysis parameters used in this study are useful tools for interpreting the graphical outputs of nest webs graphs, providing a more in depth quantitative analysis of their structure and a standardized set of parameters for assessing the relative complexity of nest webs, particularly for network comparisons purposes. Recent studies that bridge nest webs and network analysis (Cockle et al., 2012; Ruggera et al., 2016; present study) is a step in the good direction for increasing understanding and predicting changes in community function likely to occur as expanding forest management progresses worldwide.

2.5.2 Network robustness to removal of specific cavity formation agents

Redundancy in either cavity formation processes or species in the cavity-using community is expected to represent a key strategy for ensuring the long-term persistence of that function when the network faces a perturbation (Naeem and Li, 1997; Memmott et al., 2004; Oliver et al., 2015). Our extinction simulations support our second hypothesis. The hardwood temperate nest web is robust to extinction of single cavity formation agents given that the level of functional equivalence shared by several cavity formation agents for both small and large tree cavities is well distributed in this nest web. This is particularly the case for small cavities where low proportions of non-excavators' species extinctions are observed when removing single small cavity agents. This shared functional equivalence by the cavity-using community translates into a lower vulnerability to extinction simulations, which suggests that our nest web is likely to be more robust for small cavity users (Table 2.2). This is less the case for large cavity users where extinction simulations of either large non-excavated or Pileated woodpecker excavated cavities lead to the highest

proportions of extinction of cavity users. Extinction simulations of cavity formation agents turn out to be a useful approach to quantify and assess their respective roles for non-excavator users (Ruggera et al., 2016).

2.5.3 Network robustness to management scenarios

Linking simulated extinctions to potential scenarios of industrial timber harvesting in managed forest ecosystems provides a more operational approach for evaluating the effects of forestry practices on the entire cavity-using community as all hierarchical levels of the nest web may be impacted. It thus allows to assess the global robustness of the nest web to environmental changes (Memmott et al., 2004; Ruggera et al., 2016). Consistent with our second hypothesis, the response of the cavity-using community to the different harvesting management scenarios suggest that the network structure of our nest web is more robust than nest webs relying on one tree species and one or two excavators as is the case for boreal mixedwood (Cadieux 2011) and temperate mixedwood forests (Martin et al. 2004). Hence, apart from scenario 5 (cumulative harvesting of all dead trees, large live trees (> 37.5 cm DBH) and live trees with major defects) which extirpates most functional groups of the nest web (6% of former cavity users remaining), the individual scenarios maintain between 33 to 47% of the cavity-using community. These scenarios affect differently excavators and non-excavators of either small or large-size. More specifically, anticipated changes in the organisation of our nest web following these four harvesting management scenarios allows to better understand and predict how harvesting trees with certain characteristics (dead, alive with large DBH, alive with major defects) affect the network structure and what specific elements of the nest web are more at risk. For instance strong removal of standing dead trees (scenario 2) in temperate hardwood forests undergoing uneven-aged management with current selection cutting is likely to strongly affect the amount of small excavated cavities created by small-sized excavators but in a lesser extent large cavities excavated by Pileated woodpeckers or created by natural decay. At the opposite, removing large

and old live trees (scenario 3) or trees with major defects (scenario 4) poses a threat to the availability of large cavities (either excavated or non-excavated), as they are more likely to be found on large old trees with decay signs (Lindenmayer et al., 1993; Bonar 2001; Bavrlic, 2010; Bush et al., 2009; Cadieux, 2011; Chapter 1). Interestingly, even though our study region is geographically close to the boreal forest, the robustness of the northern temperate hardwood nest web to these different harvesting scenarios shares several similarities with the South American tropical forest nest web where cavity excavators are strongly associated with dead trees and non-excavators, particularly those requiring a large cavity, to large old trees with natural decay cavities (Cockle et al, 2012; Ruggera et al., 2016).

2.5.4 Conservation and management implications

The keystone importance of woodpeckers as main providers of arboreal cavities for the diverse group of non-excavator users in North American nest webs has led support for conservation policies of the cavity-using community to be woodpecker-oriented. It is thus often focused on the conservation of tree species which are the main excavation substrates, such as the quaking aspen in temperate and boreal mixedwood forests (Martin et al. 2004, Drever et al. 2008, Cadieux, 2011, Edworthy et al. 2013). Hence, the conservation of the entire cavity-using community is likely to be ensured by single-tree or clumped retention of these tree species in harvested stands (Edworthy et al. 2013). Moreover, those conservation practices provided knowledge on the required density to maintain excavating activities by woodpeckers and other excavators (Drever and Martin, 2010). Likewise, woodpeckers' species richness in managed forest landscapes has been considered to be a good indicator of the richness of other forest bird species (Martin et al, 2004; Drever et al., 2008; Drapeau et al., 2009a).

The network structure of our nest web in this unmanaged forest, provides a first benchmark to develop management targets of either retention or restoration of the key

structural attributes to be maintained in selective cut stands of this forest ecosystem for its faunal cavity-using community. Our results clearly show that in the northern temperate hardwood forest, the conservation of the cavity-using community is unlikely to be maintained through policies solely oriented towards woodpeckers' habitat requirements. Non-excavated cavities resulting from natural decay processes of woody tissues are as important cavity suppliers for our cavity-using community than cavity excavated by woodpeckers. Moreover, for large cavity users, large live trees (> 37.5 cm DBH) with large naturally-decayed holes represent a critical resource that must be part of the conservation strategy to develop for maintaining the network structure of the cavity-using community in this forest ecosystem. Thus, we reiterate that the long-term recruitment of cavities relies on the entire range of trees from old living trees to standing dead trees in advanced decay (Drapeau et al. 2009b, Edworthy et al. 2013). Our viewpoint is in line with Desroches and Jaccard (2010) recommendation to include large old trees and large trees with major defects and natural decay holes in the retention of wildlife trees in selectively cut stands in Quebec's temperate forests. Such vision is, however, in contradiction with the timber management philosophy aimed at improving the productivity of a stand, where old trees with major defects are on the contrary likely to be first selected for harvesting while leaving younger and healthier trees for subsequent harvesting (Majcen et al., 1990).

2.6 Acknowledgments

We first thank the two field crews of assistants that contributed to data collection for their relentless energy and devotion during the two seasons of this project: A-M. Bastien, B. Beaudry, A. Breault, B. Carrier, N. Coallier, R. Deschênes, É. Duchesne, P-O. Dumais, F. Garcia Bulle Bueno. We are also grateful to the Center for forest research (CFR) professionals for their technical support throughout this project, more particularly during the field planning, data base conception and statistical analysis steps of the project (M. Desrochers, L. Lauzon and D. Lesieur). We acknowledge P. Drapeau's lab graduate students, particularly P. Cadieux for the rich scientific discussions, inspiring debates and great support throughout this project. Financial support was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) through a Discovery grant to P. Drapeau and scholarships to A. Fouillet and the Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT). UQAT-UQAM NSERC Industrial Research Chair in Sustainable Forest Management and a Québec's ministry of Forest, Wildlife and Parks grant from Programme de financement de la recherche et développement en aménagement forestier (PFRDAF) (to V. Angers and P. Drapeau) also provided financial support to this study. Finally, we are indebted to the Forest Complexity Modeling training program from FONCER-NSERC for providing an internship grant to A. Fouillet for a two-month stay in Dr. Kristina Cockle lab in Argentina. We are grateful to Dr. Cockle for this great field experience that allowed A. Fouillet to widen his knowledge and understanding of nest webs through direct contact with the cavity-using community of northern Argentina tropical forests.

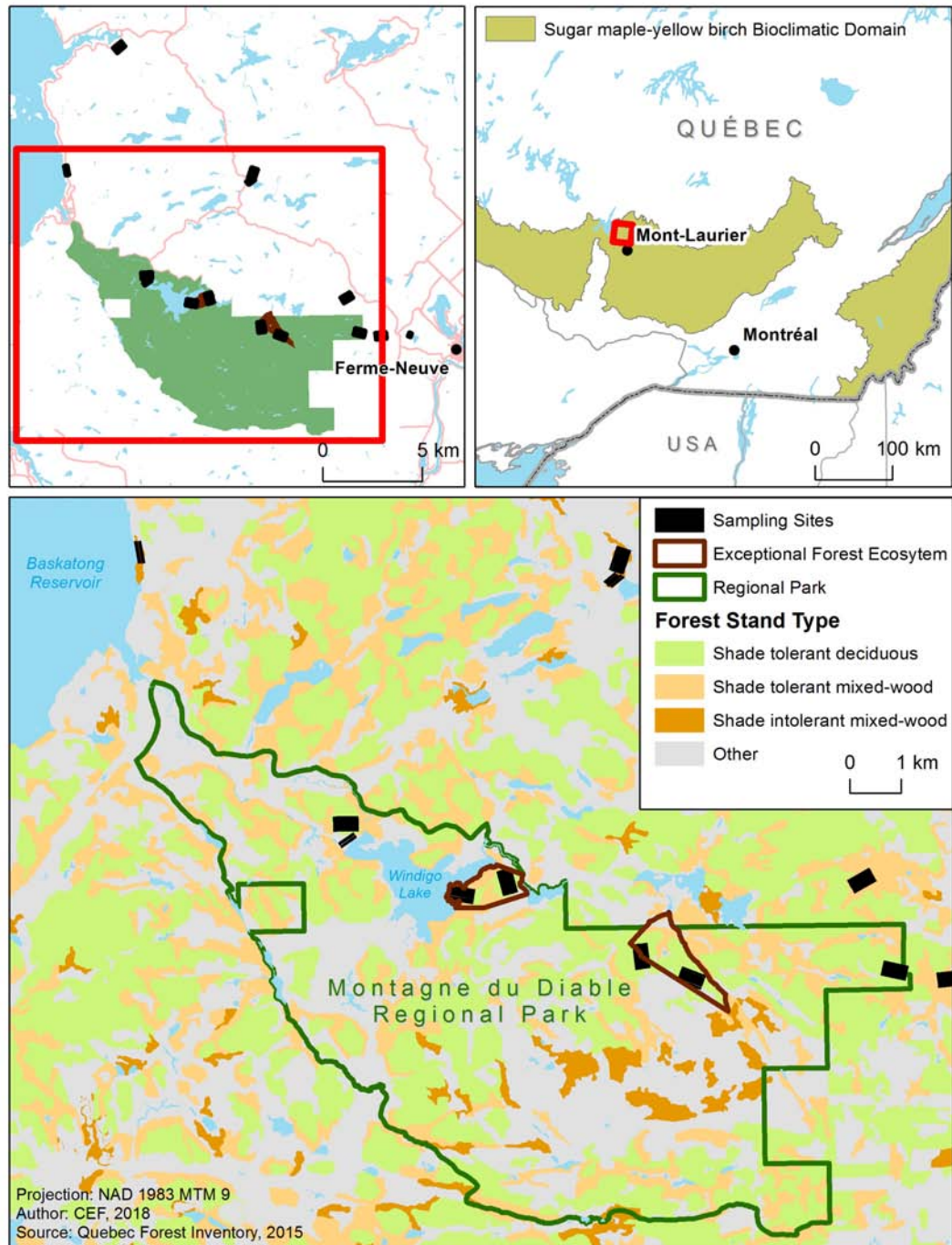


Figure 2.1. Study area at the northern limit of the hardwood temperate forest biome, Québec, Canada.

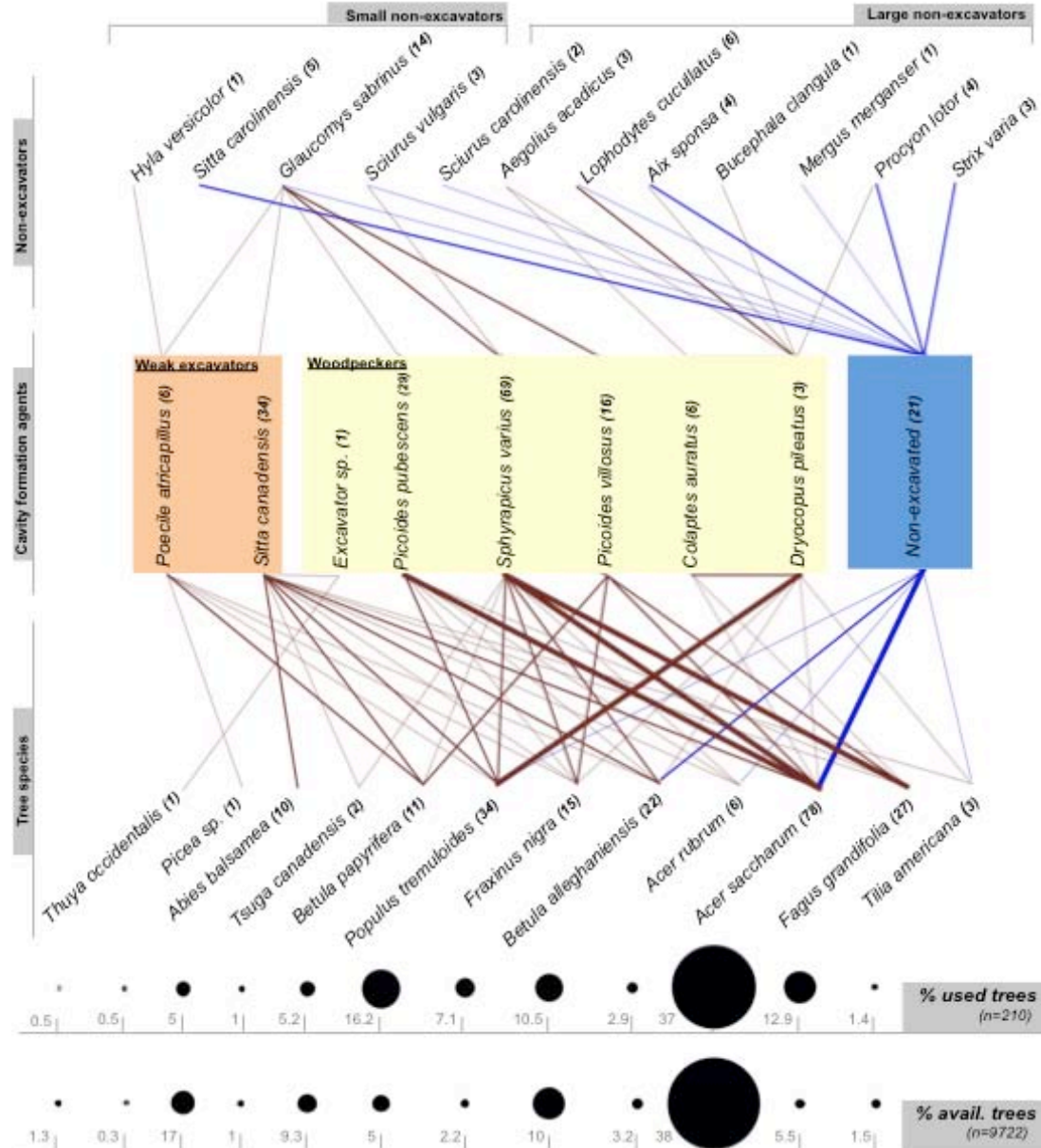


Figure 2.2. Nets-web showing links between nest trees, cavity formation agents (excavators in brown and decay in blue) and non-excavator users of a temperate hardwood forest of North eastern America. Lower rows are showing proportions of cavity-bearing tree species as compared to their availability in stands. Diameters of circles are weighted by respective proportion of each tree species. Line thickness relates to the frequency of interactions, i.e. the number of times an interaction occurred between two species: 1-2 (thin), 3-10 (medium) or 11 to 37 (thick). Number between parentheses refers to the number of observed nesters or roosting families found per species.

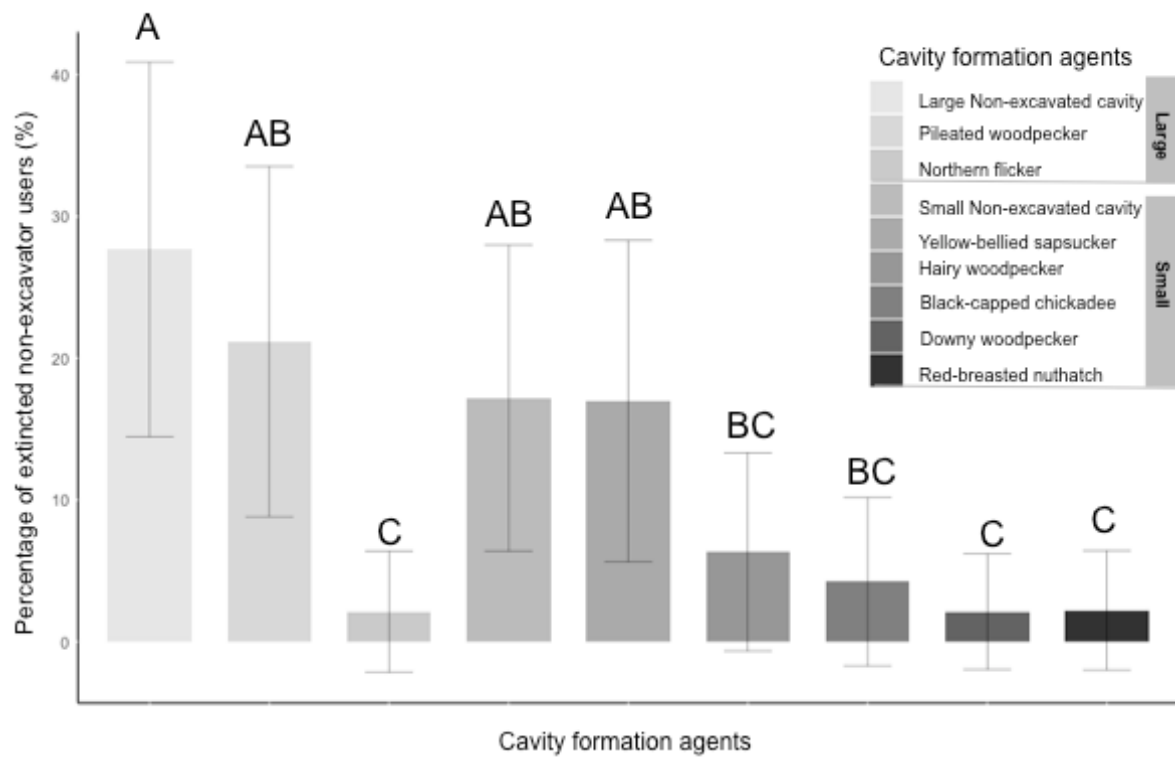


Figure 2.3. Barplot presenting mean and 95 % confidence intervals of the proportion of non-excavator users that becomes extinct when removing a given cavity formation agent. Capital letters indicate significant differences between cavity formation agents removal when the 95 % confidence intervals do not overlap.

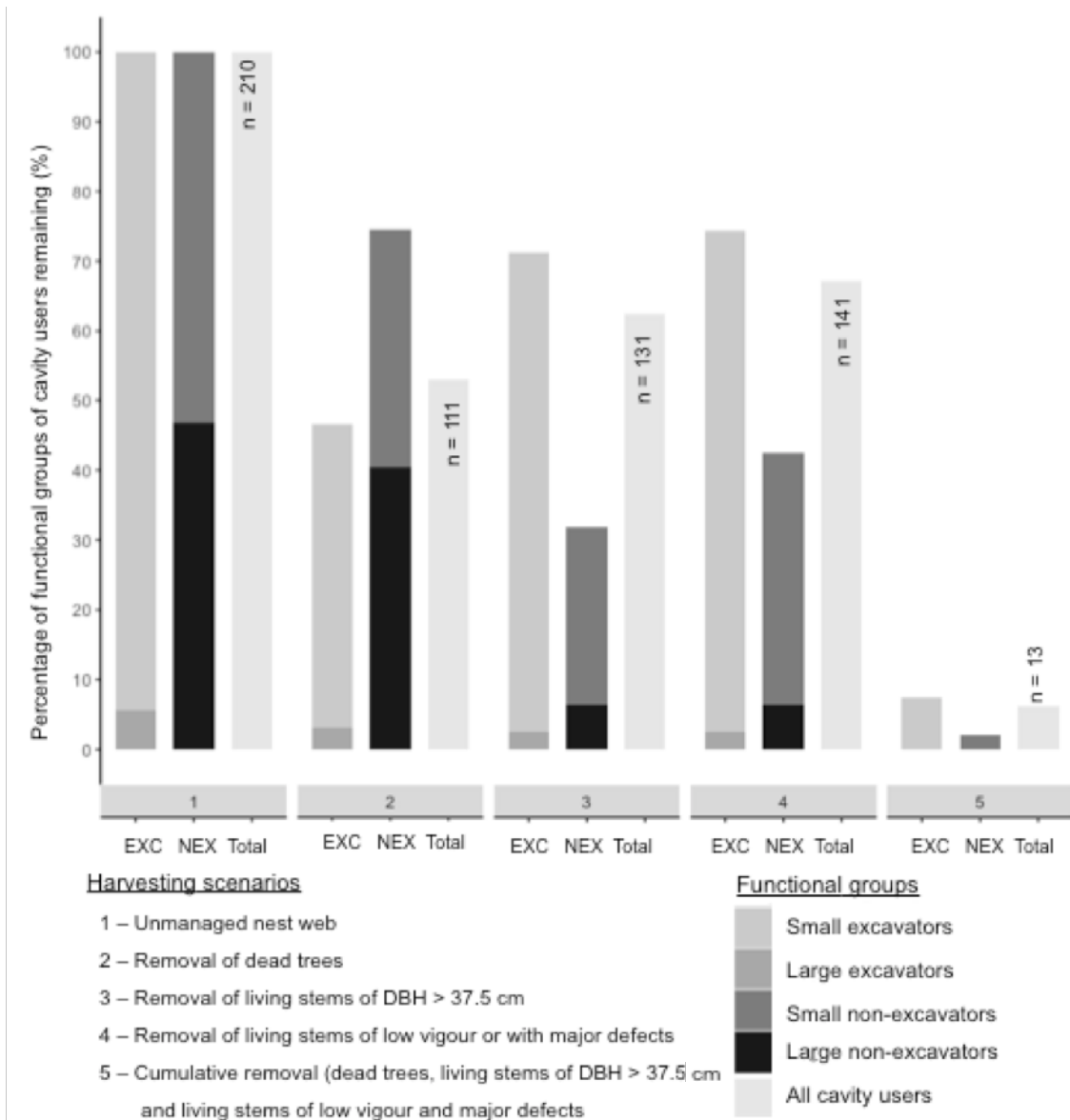


Figure 2.4. Influence of different harvesting scenarios on the total number of users and functional groups of cavity excavators and non-excavators remaining whether they occupy small or large cavities.

Table 2.1. Number of tree cavities occupied as a nesting, roosting or denning sites by

Cavity category	Cavity entrance size		Total
	Small* (~3.2 to 4.7 x 3.3 to 4.5 cm)	Large (from ~6.8 x 6.6 cm to bigger)	
Excavated	15	11	26 (55%)
Non-excavated	8	13	21 (45%)
Cavity tree			
living	14	21	35 (74%)
dead	9	3	12 (26%)

non-excavators.

*: Cavity entrance size was visually estimated in the field and categorized into small and large cavities which corresponds to measured cavity entrances by small and large-size cavity users in the boreal mixedwood forest of Québec, a region geographically close to our study area.

Table 2.2. Species strength index values measured for a) tree species interactions with cavity formation agents (excavators and decay) and b) cavity formation agents' interactions with non-excavators.

Species	Strength
a) Tree	
<i>Thuja occidentalis</i>	0.125
<i>Picea sp.</i>	0.016
<i>Abies balsamea</i>	0.036
<i>Tsuga canadensis</i>	0.005
<i>Betula papyrifera</i>	0.094
<i>Populus tremuloides</i>	0.169
<i>Fraxinus nigra</i>	0.066
<i>Betula alleghaniensis</i>	0.102
<i>Acer rubrum</i>	0.021
<i>Acer saccharum</i>	0.329
<i>Fagus grandifolia</i>	0.146
<i>Tilia americana</i>	0.016
b) Cavity formation agent	
<i>Poecile atricapillus</i>	0.089
<i>Sitta canadensis</i>	0.006
<i>Picoides pubescens</i>	0.006
<i>Sphyrapicus varius</i>	0.069
<i>Picoides villosus</i>	0.018
<i>Colaptes auratus</i>	0.028
<i>Dryocopus pileatus</i>	0.250
Small non-excavated cavities	0.212
Large non-excavated cavities	0.322

Table 2.3. Indices measuring network complexity of the present study compared with other nest webs from North and South America.

Index	Values by nest webs' forest type					
	Temperate hardwood <i>Present study</i>	Boreal mixedwood <i>Cadieux, 2017a</i>	Temperate mixedwood <i>Martin et al., 2004</i>	Temperate Coniferous <i>Blanc and Walter, 2007</i>	Sub-tropical Piedmont <i>Ruggera et al., 2016</i>	Sub-Tropical Atlantic <i>Cockle et al., 2012</i>
Nests found	210	800	1191	425	109	108
Richness						
Tree species	12	6	5	-	12	13
Excavators	7	9	10	9	4	9
Non-excavators	12	10	13	5	11	27
Interaction H index	3.85	2.44	-	-	-	-
Connectance	0.276	0.272	-	-	0,22	-
Dominance	0.152	0.400	0.160	0.350	0.119	0.028
Evenness (Hurlbert's PIE)	0.956	0.804	-	-	0.971	0.997

2.7 References

- Aitken, K. E. H., & Martin, K. (2007). The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 425–434. doi:10.1007/s10336-007-0166-9
- Aitken, K., Wiebe, K., Martin, K., & Blem, C. (2002). Nest-Site Reuse Patterns for a Cavity-Nesting Bird Community in Interior British Columbia. *The Auk*, 119(2), 391–402.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Mutualistic Networks : The Architecture of Biodiversity. *Annual Review*, 38, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(2006), 431–433. doi:10.1126/science.1123412
- Basham, J.T. 1991. Stem decay in living trees in Ontario's forests: a user's compendium and guide. Forestry Canada, Ontario Region, Sault Ste. Marie, Ontario.
- Bastian M., Heymann S., Jacomy M. (2009). Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. International AAAI Conference on Weblogs and Social Media.
- Bavrlic, K. (2009). The effects of partial harvesting on cavity-nesting birds in the Carolinian forests of southwestern Ontario: habitat response and species interactions. Mémoire de maîtrise. Trent University.
- Berg, Åke, Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M., & Weslien, J. (1994). Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8, 718–731.
- Blanc, L. A., & Walters, J. R. (2007). Cavity-nesting community webs as predictive tools: where do we go from here? *Journal of Ornithology*, 148(S2), 417–423.
- Blanc, L., & Walters, J. (2008). Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem. *The Condor*, 110(1), 80–92. doi:10.1525/cond.2008.110.1.80.80
- Boulet, Bruno. (2003). Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord. Publication du Québec. Sainte-Foy, Québec. 727pages.
- Bull, Evelyn L.; Parks, Catherine G.; Torgersen, Torolf R. 1997. Trees and logs important to wildlife in the Interior Columbia River Basin. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-391. Portland, OR: Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture; 55 p

- Cadieux, P. (2011). Dynamique de la faune cavicole le long d'un gradient d'âge en forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du nord. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal.
- Cadieux, P. (2016). Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal.
- Canty, A. and Ripley, B. 2016. Bootstrap Functions (Originally by Angelo Canty for S). R Package Version 1.3-18. < <https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf>>
- Cockle, K. L., Martin, K., & Wesolowski, T. (2011a). Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(7), 377–382. doi:10.1890/110013
- Cockle, K., Martin, K., & Wiebe, K. (2011b). Selection of Nest Trees by Cavity-nesting Birds in the Neotropical Atlantic Forest. *Biotropica*, 43(2), 228–236. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7429.2010.00661.x/full>
- Cockle, K., Martin, K. & Robledo, G. (2012). Linking fungi, trees, and hole-using birds in Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and Management*. 264: 210-219.
- Cooke, H. a., & Hannon, S. J. (2011). Do aggregated harvests with structural retention conserve the cavity web of old upland forest in the boreal plains? *Forest Ecology and Management*, 261(3), 662–674. doi:10.1016/j.foreco.2010.11.023
- DeGraaf, R. M., & Shigo, a L. (1985). Managing cavity trees for wildlife in the Northeast. *USFS GTR NE 101*. Retrieved from <http://www.srs.fs.usda.gov/pubs/viewpub.jsp?index=4138>
- Desroches, C. et É. Jaccard (2010) Développement et adaptation d'indicateurs fauniques dans le cadre d'un projet pilote de gestion par objectifs et résultats (GPOR) des forêts publique aménagées du territoire des Laurentides. Document Interne, Version préliminaire. Ministère des Ressources naturelles et de la faune. Gouvernement du Québec. 48p.
- Dormann, C. F., J. Fruend and B. Gruber, with additional code from M. Devoto, J. Iriondo, R. Strauss and D. Vazquez, also based on C-code developed by N. Bluethgen, A. Clauset/R. Strauss and M. Rodriguez-Girones. 2016. bipartite. Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices. R Package Version 2.07 < <https://CRAN.R-project.org/package=bipartite>>
- Drapeau, P., Leduc, A., Kneeshaw, D. et Gauthier S. (2009a). An adapted framework for monitoring ecosystem management of the boreal black spruce forest. Chapter 14 pp 343-372 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, L., De

- Grandpré, L., Kneeshaw, Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. Ecosystem management in the boreal forest. Presse de l'université du Québec, Québec.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., & Saint-Germain, M. (2009b). Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *Forestry Chronicle*, 85(2), 227–234. doi:10.5558/tfc85227-2
- Drever, M. C., Aitken, K. E. H., Norris, A. R., & Martin, K. (2008). Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological Conservation*, 141(3), 624–634. doi:10.1016/j.biocon.2007.12.004
- Dunne, J. a., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4), 558–567. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x
- Edworthy, A. B. and K. Martin. (2013). Persistence of Tree Cavities Used by Cavity-Nesting Vertebrates Declines in Harvested Forests. *Journal of Wildlife Management*, 77(4), 770–776. doi: 10.1002/jwmg.526.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., Van Pelt, R., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J., (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155: 399–423.
- Gibbons, P., and D. Lindenmayer. (2002). *Tree hollows and wildlife conservation in Australia*. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing.
- Gilbert, A. J. (2009). Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators*, 9(1), 72–80. doi:10.1016/j.ecolind.2008.01.010
- Goodburn, J. M., & Lorimer, C. G. (1998). Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 427–438. doi:10.1139/x98-014
- Grove, S. (2002) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33, 1–23
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack K.Jr., Cummins, K.W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15, 133–302.
- Havreljuk, F., A. Achim, D. Auty, S. Bédard et D. Pothier. (2014). Integrating standing value estimations into tree marking guidelines to meet wood supply objectives. *Canadian Journal of Forest Research* 44(7): 750–759.

- Imbeau, L., Mönkkönen, M., & Desrochers, a. (2001). Long-term affects of forestry on birds of the eastern canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology*, 15(4), 1151–1162.
- Jackson, J., & Jackson, B. (2004). Ecological Relationships Between Fungi and Woodpeckers Cavity Sites. *The Condor*, 106(1), 37–49. Retrieved from <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1650/7483>
- Koch, A. J., Munks, S. A., & Woehler, E. J. (2008). Hollow-using vertebrate fauna of Tasmania: Distribution, hollow requirements and conservation status. *Australian Journal of Zoology*, 56(5), 323–349. doi:10.1071/ZO08003
- Leak, W.B., D.S. Solomon et P.S. DeBald. (1987). *Silvicultural guide for northern hardwood types in the northeast (revised)*. U.S.D.A., Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. Broomall, PA (États-Unis). Research Paper NE-603. 36 p.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Tanton, M. T., & Nix, H. A. (1993). The abundance and development of cavities in Eucalyptus trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 60(1-2), 77–104. doi:10.1016/0378-1127(93)90024-H
- Lindenmayer, D.B. and J.F. Franklin (2002) *Conserving Forest Biodiversity: A comprehensive Approach*. Island Press, Washington, USA. 353 p.
- MacArthur, R.H. (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews*. 40(4): 510-533. doi: 10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x
- Majcen, Z., Y. Richard, M. Ménard et Y. Grenier 1990. Choix des tiges à marquer pour le jardinage d'érablières inéquiennes. Guide technique. Gouv. du Québec, min. Énergie et Ress., Serv. de la rech. Mémoire de recherche n° 96. 94 p.
- Martin, K., Aitken, K. E. H., & Wiebe, K. L. (2004). Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *The Condor*. 106: 5–19. doi:10.1650/7482
- Martin, K., & Eadie, J. M. (1999). Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*, 115: 243–257. doi:10.1016/S0378-1127(98)00403-4
- Martinez, N. D., Williams, R. J., Dunne, J. A., & Pascual, M. (2005). Diversity, Complexity, and Persistence in Large Model Ecosystems. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, 163–184.
- McComb, W., Lindenmayer, D., 1999. Dying, dead, and down trees. In: Hunter, Jr., M.L. (Ed.), *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, New York, pp. 335–372

- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1557), 2605–2611. doi:10.1098/rspb.2004.2909
- MFFP, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. (2015a). Écosystèmes forestiers exceptionnels classés depuis 2002. Page internet consulté le 01/04/15. URL: <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-ecosystemes.jsp>
- MFFP, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. (2015b). Norme de stratification écoforestière, Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional. Gouvernement du Québec. Dépôt légal - Bibliothèque et archives nationales du Québec 2015. ISBN PDF : 978-2-550-73857-2
- Mikusiński, G. (2006). Woodpeckers: distribution, conservation, and research in a global perspective. *Fennici — Annales Zoologici Fennici*, 43(43), 86–95.
- Nappi, A., & Drapeau, P. (2009). Reproductive success of the black-backed woodpecker (*Picoides arcticus*) in burned boreal forests: Are burns source habitats? *Biological Conservation*, 142(7), 1381–1391. doi:10.1016/j.biocon.2009.01.022
- Nappi, A., Drapeau, P., & Leduc, A. (2015). How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 346, 10–21. doi:10.1016/j.foreco.2015.02.028
- Naylor, B. 1998a. Habitat management guidelines. 31p. In *A silvicultural guide for the tolerant hardwood forest in Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources. Queen's Printer for Ontario, Toronto. 500 p.
- Naylor, B. 1998b. Integrating timber and wildlife habitat management. 37p. In *A silvicultural guide for the Great Lakes–St. Lawrence conifer forest in Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources. Queen's Printer for Ontario, Toronto. 424 p.
- Nyland, R.D., 2002. *Silviculture : concept and applications*. 2nd édition. New York, McGraw-Hill, 682 p.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P.R. Minchin, R. B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner. 2017. VEGAN: Community Ecology Package. R Package Version 2.40-2. <<https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>>

- Ouellet-Lapointe, U. (2010). Le maintien des espèces cavicoles dans les paysages aménagés en forêt boréale mixte de l'est du Canada. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal.
- Ouellet-Lapointe, U., Drapeau, P., Cadieux, P., & Imbeau, L. (2012). Woodpecker Excavations Suitability for and Occupancy by Cavity Users in the Boreal Mixedwood Forest of Eastern Canada. *Ecoscience*, 19(4), 391–397. doi:10.2980/19-4-3582
- Remm, J., & Lohmus, A. (2011). Tree cavities in forests - The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 262(4), 579–585. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.028
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Ste-Foy (in French).
- Ruggera, R. A., Schaaf, A. A., Vivanco, C. G., Politi, N., & Rivera, L. O. (2016). Exploring nest webs in more detail to improve forest management. *Forest Ecology and Management*, 372(April), 93–100. doi:10.1016/j.foreco.2016.04.010
- Sabatino, M., Maceira, N., & Aizen, M. A. (2010). Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications*, 20(6), 1491–1497. doi:10.1890/07-1650.1
- Saint-Germain, M., P. Drapeau, C.M. Buddle (2007). Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larva along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Echography*, 30, 737–748. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x
- Sandoval, L., & Barrantes, G. (2009). Relationship between species richness of excavator birds and cavity-adopters in seven tropical Forests in Costa Rica. *Wilson Journal of Ornithology*, 121(1), 75–81. doi:10.1676/07-165.1
- Shigo, A. L., & Marx, H. G. (1977). Compartmentalization of Decay in Trees. *Agriculture Information Bulletin* (No. 405). Forest service U.S. Department of Agriculture. doi:10.1038/scientificamerican0485-96
- Simberloff, D. (1999). The role of science in the preservation of forest biodiversity, *Forest Ecology and Management*. 115: 101–111.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. (2012). Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 509 p.
- Wesołowski, T. (2007). Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 395–405. doi:10.1007/s10336-007-0198-1

- Wickham, H. 2009. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer Science & Business Media, 213 p.
- Woodruff, D. S. (2001). Declines of biomes and biotas and the future of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), 5471–6. doi:10.1073/pnas.101093798

CONCLUSION

La présente étude avait pour but de comprendre quelle était l'utilisation réelle des arbres à cavités par la faune en forêt feuillue tempérée québécoise peu perturbée. Deux saisons de cueillette de données (mai à juillet 2015 et 2016) dans des forêts du domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune ont permis d'aborder des questions de sélection d'habitat, d'organisation en réseau écologique des espèces végétales et fauniques, de complexité des communautés écologiques ainsi que des effets de l'aménagement forestier (simulations) sur la diversité fonctionnelle associée aux cavités d'arbres.

Les résultats de la présente étude révèlent une utilisation de cavités d'arbres issues de l'activité des oiseaux excavateurs (pics, mésanges et sîtelles) mais également de la dégradation naturelle des arbres. Divisant la communauté cavicole en grands groupes selon leur fonction (i.e. excavateurs et utilisateurs secondaires) et de leur taille (i.e. gros et petits), il a été possible d'identifier les principales caractéristiques des arbres associées à leur utilisation par les organismes fauniques. Alors que le diamètre des arbres augmente dans la plupart des cas leurs chances d'être utilisé par la faune, les résultats de sélection d'habitat révèlent que l'entièreté du spectre de dégradation des arbres en forêt tempérée supporte les utilisateurs de cavités en forêt feuillue tempérée. Si les excavateurs ont montré une préférence pour les arbres dégradés et morts, les feuillus tolérants vivants montrant des signes de dégradation dont la présence de champignons s'avèrent être d'importants pourvoyeurs de cavités issues de la dégradation naturelle.

L'assemblage des liens qui unissent les arbres à cavités, les producteurs de cavités ainsi que les utilisateurs de cavités montre une communauté riche en interactions où une certaine équitabilité des rôles est maintenue. En effet, une forte diversité d'interactions lie les essences d'arbres aux producteurs de cavités soulignant l'émergence d'une redondance fonctionnelle des processus de mise en disponibilité des cavités d'arbres de petite et de grande taille en forêt feuillue tempérée. Nos résultats conduisent à des connaissances nouvelles (voir Bavrlic, 2009) par rapport

aux réseaux cavicoles étudiés jusqu'à maintenant dans les autres forêts d'Amérique du Nord. Principalement expliquée par la présence en forêt tempérée d'essences végétales longévives plus propices au développement de cavités non-excavées (Basham 1991, Lindemayer et al., 1993) cette particularité de la présente communauté cavicole trouve par contre écho dans la littérature auprès des autres communautés cavicoles étudiées ailleurs en forêts tempérées européennes ainsi que dans les forêts sub-tropicales de ce monde (Gibbon et Lindenmayer, 2002 ; Wesolowski, 2007 ; Koch et al., 2008; Cockle et al., 2012 ; Ruggera et al., 2016).

Recommandations pour l'aménagement

Au Québec les mesures de conservation de la faune associées au bois à cavités et au bois mort et sénescant passent par la réalisation du marquage des arbres à valeur faunique ou d'arbres refuges (Savard et al., 2005; Boulet, 2007). En effet, en forêt feuillue tempérée inéquienne les coupes partielles visent tout à la fois une récolte partielle de matière ligneuse et une éducation des peuplements éliminant via le martelage et l'abattage, les tiges les moins vigoureuses qui présentent des défauts majeurs. De plus, par mesure de sécurité pour les travailleurs forestiers, les chicots sont couramment des éléments qui doivent être éliminés des zones de travail (OMNR, 1998). De précédents travaux ont souligné la perte de gros arbres vivants et morts et les déficiences dans le recrutement des arbres morts sur pied générées par nos pratiques sylvicoles des dernières décennies en forêt feuillue tempérée (Angers et al., 2005; Doyon et al., 1999; Goodburn & Lorimer, 1998; McGee et al., 1999). Naylor (1998a, 1998b) s'est dit préoccupé par le risque que ces pratiques pourraient représenter pour la conservation de la biodiversité qui dépend du bois à cavités pour compléter à un moment ou un autre leur cycle de vie. Présentement au Québec lors du martelage des peuplements inéquiens, il est conseillé (i.e. et non requis par la loi) de marquer et de conserver $\sim 1\text{m}^2$ d'arbres à valeur faunique par hectare de peuplement (Jetté et al., 2013). Il existe également une échelle de priorisation des arbres à valeur faunique à sélectionner selon leur qualité pour la faune (Desroches et Jaccard, 2010), mais celle-ci ne demeure qu'une suggestion pour les aménagistes.

Il est important de souligner, parmi l'assemblage d'arbres qui soutient la communauté cavicole documentée dans la présente étude, la capacité des arbres

vivants de grand diamètre de ces forêts à fournir des cavités non-excavées issues de la dégradation naturelle ainsi que des substrats morts sous forme de grosses branches. Dernièrement parmi les recommandations d'aménagement émises concernant une gradation de la qualité des arbres à valeur faunique à conserver lors de la pratique du martelage il a été proposé de marquer les gros arbres feuillus vivants en priorité (Desroches et Jaccard, 2010). Nos travaux vont tout à fait dans le sens d'incorporer les arbres de fort diamètre dans les stratégies de conservation d'arbres à cavités dans les forêts tempérées aménagées afin d'assurer le recrutement et le maintien de ces attributs forestiers ainsi que la biodiversité forestière qui y est associée.

Limites de l'étude et pistes de recherche

Il faut être conscient que le portrait de la communauté cavicole de la forêt feuillue tempérée maintenant dressé pour des peuplements peu perturbés de forêts innéquiennes, l'a été sur deux saisons. Au prix de grands efforts d'échantillonnage, la première saison de travaux sur la terrain a permis une récolte de données importante pour les espèces aviaires vocalement actives et facilement observables sur le terrain comme les pics et la sittelle à poitrine rousse. Par contre lors de la deuxième saison, la connaissance préalable du réseau d'arbres à cavités de notre secteur d'étude, l'expérience et d'une meilleure connaissance de l'environnement, notre effort d'échantillonnage a permis de débusquer moins de nouveaux utilisateurs mais de trouver des espèces plus cryptiques et silencieuses comme la sittelle à poitrine blanche et plusieurs d'utilisateurs secondaires discrets (hiboux, canards, mammifères) qui utilisent les cavités d'arbres pour se reposer ou se reproduire mais demeuraient difficiles à détecter la première année. Il est probable que d'autres espèces aient pu s'ajouter au réseau si davantage de saisons d'échantillonnage avaient été conduites. Les autres travaux publiés dans la littérature couvrant l'organisation des communautés cavicoles découlent souvent de plusieurs saisons d'échantillonnage. Il faut donc considérer que la durée de collecte de données puisse être une limite pour la détection du réseau complet d'utilisateurs de cavités, mais également souligner la pertinence des travaux de longue haleine sur le terrain pour caractériser les communautés d'utilisateurs de cavités.

La présente étude n'a pas été conduite en forêt aménagée, mais plutôt dans des forêts

peu perturbées dont les caractéristiques structurales diffèrent de celles des peuplements aménagés, notamment en regard de la structure diamétrale et de la présence d'arbres vétérans, pour établir les conditions de référence du réseau d'utilisateurs de cavités dans les forêts tempérées naturelles. Considérant qu'à l'heure actuelle près de 65% des forêts de feuillus tolérants ont été aménagées par diverses pratiques forestières (Boulet et Pin, 2015), une évaluation de l'utilisation des arbres à cavités par la faune qui y est associée ainsi que de l'organisation de la communauté cavicole dans ce contexte de forêts aménagées pourraient faire l'objet de futurs travaux. Ces comparaisons seraient riches en apprentissages quant à l'efficacité des mesures de rétention de la biodiversité associée aux arbres à cavités des mesures de conservation qui sont appliquées lors de la planification de la récolte. De plus, une vaste étude comparant la quantité d'arbres à cavités réellement utilisés par la faune en paysage aménagé à celle présente en paysage peu perturbé offrirait des données de qualité afin d'évaluer avec justesse la densité d'arbres à valeur faunique à conserver afin d'atteindre les objectifs de l'aménagement durable de nos forêts.

ANNEXE B. LISTE DES PRINCIPALES ESPÈCES DE VERTÉBRÉS QUI UTILISENT LES CHICOTS, LES CAVITÉS D'ARBRES ET LES DÉBRIS LIGNEUX AU QUÉBEC. TIRÉ DE DARVEAU & DESROCHERS, 2001.

Espèces de vertébrés	Nidification ¹	Abri ²	Alimentation	Taille du territoire (ha) **	Espèces cavicoles d'intérêt pour la présente étude
Amphibiens*					
Triton vert bleu		D			
Salamandre à points		D			
Salamandre maculée		D			
Salamandre rayée	DD	DD	D		
Reptiles*					
Couleuvre à ventre rouge		D			
Couleuvre rayée		D			
Oiseaux**					
Canard Branchu	CC				X
Garrot à œil d'or	CC				X
Harle couronné	CC				X
Grand harle	CC				X
Crécerelle d'Amérique	CC	C		24	X
Petit-Duc maculé	CC	C		12-16	X
Chouette rayée	C	C			X
Nyctale de Tengmalm	CC	C		114-159	X
Petite nyctale	CC	C			X
Martinet ramoneur	CC	CC			
Pic maculé	EECC	C	C	0,7 à 4	X
Pic chevelu	EECC	C	C	0,1	X
Pic mineur	EECC	c	C	2 à 4,5	X
Pic flamboyant	EECC	C	CD	65	X
Grand Pic	EECC	C	CD	130-268	X
Espèces de vertébrés	Nidification¹	Abri²	Alimentation	Taille du territoire (ha) **	Espèces cavicoles d'intérêt pour la présente étude
Tyran huppé	CC	C		1,5 à 2,5	X
Hirondelle bicolore	CC	C			X
Mésange à tête noire	ECC	C		1,5 à 5,3	X

Sitelle à poitrine rousse	ECC	C		0,2 à 10	X
Sitelle à poitrine blanche	ECC	C		10 à 20	X
Grimpereau brun	C	C			
Troglodyte mignon	C	CD			
Troglodyte familial	CC	C		0,1 à 1,4	X
Merle bleu de l'Est	CC	C			X
Étourneau sansonnet	C	C			X
Moineau domestique	C	C			X
Mammifères***					
Vespertilion pygmée de l'Est	C	C			
Vespertilion brun	C	C			
Vespertilion nordique	C	C			
Chauve-souris argentée	C	C			
Chauve-souris rousse	C	C			
Chauve-souris cendrée	C	C			
Sérotine brune	C	C			
Tamias mineur	CD	CD			X
Écureuil gris	C	C			X
Écureuil roux	C	C			X
Petit polatouche	CC	CC			X
Grand polatouche	CC	CC			X
Raton laveur	C	C			X
Martre d'Amérique	CD	CD			X
Pékan	CD	CD			X

¹ Cette liste, établie d'après des livres de référence généraux (Ehrlich et al. 1988 ; Prescott et Richard 1996 ; Petranka 1998), n'inclut pas les mammifères qui creusent à l'occasion un terrier sous un arbre, puisque toutes les espèces terrestres peuvent le faire.

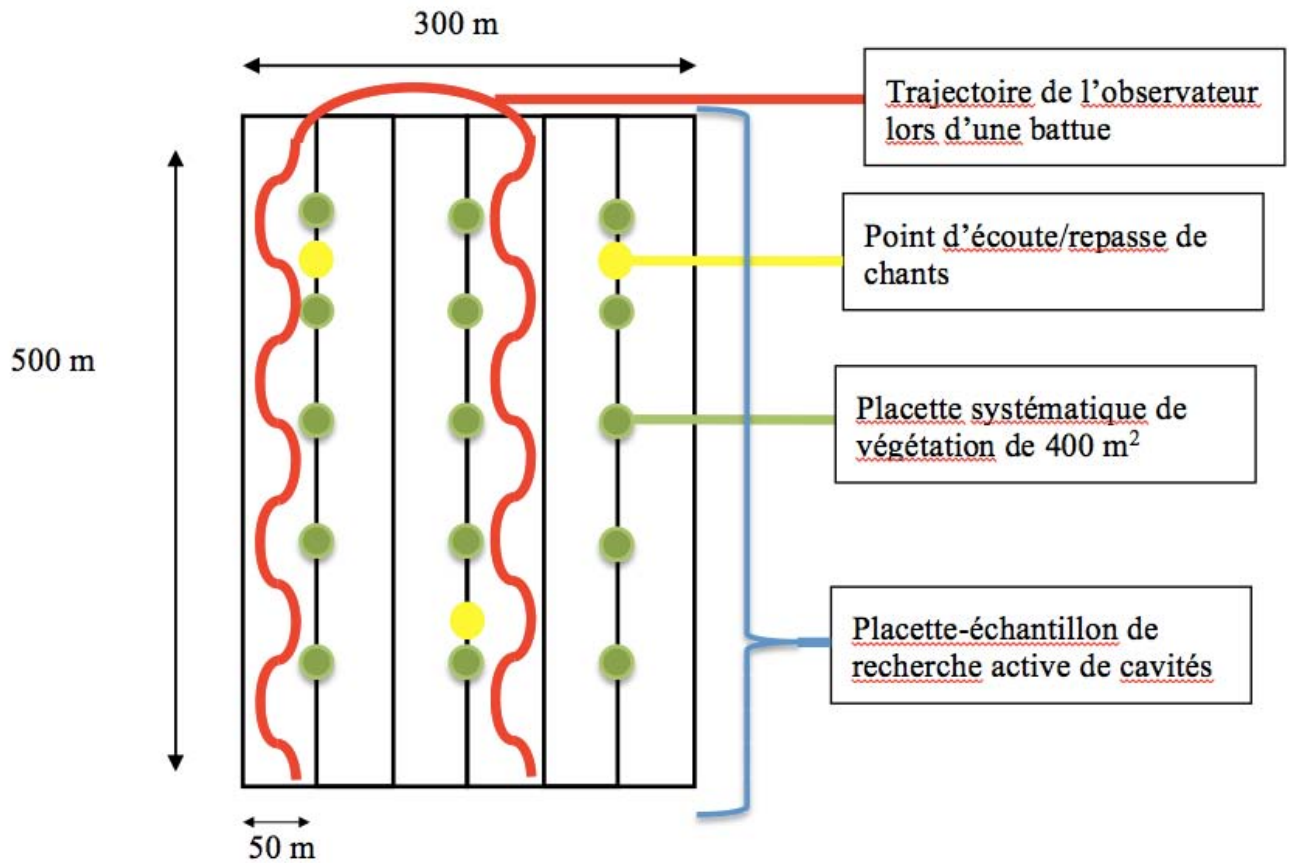
² EE = principalement excavateur, E = excave à l'occasion, CC = principalement dans un chicot, C = à l'occasion dans un chicot, DD = principalement dans ou sous des débris ligneux et D = à l'occasion dans ou sous des débris ligneux.

* Répartition des espèces d'amphibiens et reptiles présentes aux latitudes de l'étude confirmée par la consultation de l'Atlas des amphibiens et reptiles du Québec (AARQ, 2008)

** Répartition et superficie des territoires des espèces d'oiseaux présentes aux latitudes de l'étude confirmée par la consultation de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (Gauthier & Aubry, 1995)

*** Répartition des espèces de mammifères présentes aux latitudes de l'étude confirmées par la consultation du guide Peterson (Burt & Grossenheider, 1976).

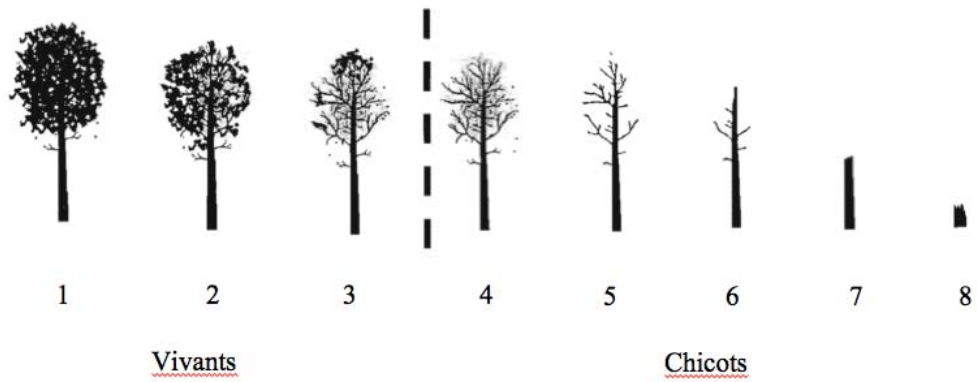
ANNEXE B REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DE L'ORGANISATION
DES PLACETTES DE RECHERCHE ACTIVE DE CAVITÉ ET DE LA
LOCALISATION SYSTEMÉMATIQUE DES PLACETTES DE VÉGÉTATION ET
DES POINTS D'ÉCOUTE/REPASSE DE CHANTS.



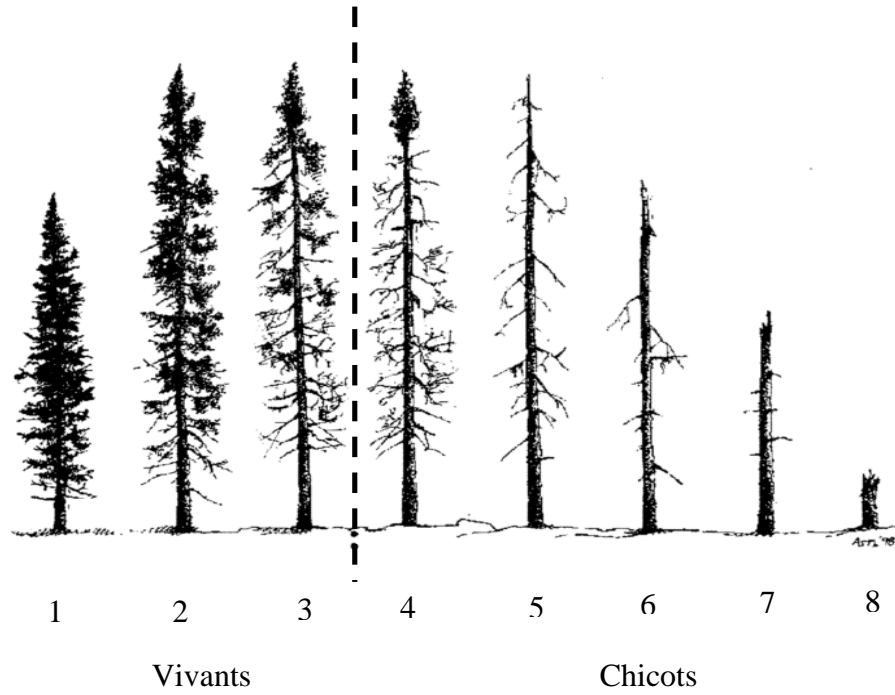
ANNEXE C CLASSEMENT DES TAILLES D'OUVERTURE DES CAVITÉS EN
FONCTION DES EXCAVATEURS ASSOCIÉS

Classes de cavité	Excavateurs
1	PIMI, SIPR
2	PIMA, PICH, PIDR, PIDN, METN
3	PIFL
4	GRPI
N	Naturelle

ANNEXE D STADES DE DÉGRADATION DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE À L'ÉTAT VIVANT JUSQU'À CELUI DE CHICOT, ADAPTÉ PAR OUELLET-LAPOINTE (2010) DE IMBEAU ET DESROCHERS (2002).



ANNEXE E STADES DE DÉGRADATION DE L'ÉPINETTE NOIRE DE
L'ÉTAT VIVANT À CELUI DE CHICOT, TIRÉE DE IMBEAU ET
DESROCHERS (2002).



ANNEXE F STADES DE DÉGRADATION DU PEUPLIER FAUX-TREMBLE À
L'ÉTAT VIVANT JUSQU'À CELUI DE CHICOT ET SES EXPLICATIONS

Classe de dégradation	Dégradation de l'arbre
1	Vivant et en santé, aucun signe de détérioration (aucun champignon)
2	Vivant mais en déclin (i.e.: champignon, carie, entre 95% et 20% du feuillage avec signes de détérioration)
3	Sénescent, <20% du feuillage
4	Mort récente. Branches principales présentes, non tronqué
5	Mort, absence complète du feuillage, absence complète de petites branches, non tronqué
6	Mort, poteau/chicot avec >50% de sa taille initiale
7	Mort, poteau/chicot avec <50% de sa hauteur initiale
8	Moins de deux mètres, tout dégradé

ANNEXE G CLASSEMENT DU RECOUVREMENT DE L'ÉCORCE SUR LES
TRONCS D'ARBRES

Classes d'écorce	% d'écorce
1	100
2	75 à 100
3	75 à 95
4	50 à 75
5	25 à 50
6	1 à 25
7	0

REFERENCES CITEES DANS L'INTRODUCTION

ET LA CONCLUSION GENERALE

- AARQ. (2008). Atlas des Amphibiens et des Reptiles du Québec. Retrieved from <http://www.atlasamphibiensreptiles.qc.ca/>
- Aitken, K. E. H., & Martin, K. (2007). The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 425–434.
- Aitken, K., Wiebe, K., Martin, K., & Blem, C. (2002). Nest-Site Reuse Patterns for a Cavity- Nesting Bird Community in Interior British Columbia. *The Auk*, 119(2), 391–402.
- Angers, V. (2009). L'enjeu écologie du bois mort - Complément au Guide pour la description des principaux enjeux écologiques dans les plans régionaux de développement intégré des ressources et du territoire. Québec pour le ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, 45 p.
- Angers, V. A., Messier, C., Beaudet, M., & Leduc, A. (2005). Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 217, 275–293.
- Aubry, K., & Raley, C. (2002). The pileated woodpecker as a keystone habitat modifier in the Pacific Northwest. *USDA Forest Service General Technical Report*, 98512, 257–274.
- Barden, L. (1989). Repeatability in Forest Gap Research : Studies in the Great Smoky Mountains. *Ecology: A Publication of the Ecological Society of America*, 70(3), 558–559.
- Bavrlic, K. (2009). The effects of partial harvesting on cavity-nesting birds in the Carolinian forests of southwestern Ontario: habitat response and species interactions. Mémoire de maîtrise. Trent University.

- Berg, Å., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M., & Weslien, J. (1994). Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8, 718–731.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., & Hill, D. A. (1992). *Birds Census Techniques* (Academic P.). London: ACADEMIC PRESS, Harcourt Brace & Compagy.
- Blanc, L. A., & Walters, J. R. (2007). Cavity-nesting community webs as predictive tools: where do we go from here? *Journal of Ornithology*, 148(S2), 417–423.
- Borrvall, C., Ebenman, B. & Jonsson T. (2000). Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecology Letters*. 3: 131-136.
- Boulet, B. (2007). Défauts externes et indices de la carie des arbres : Guide d'interprétation. 2e édition. Les Publications du Québec. Québec, QC. 317 p.
- Boulet, B., & Pin, D. (2015). Le portrait de la forêt feuillue et mixte à feuillus durs au Québec -- Les perturbations et leur effet sur la dynamique forestière. Document d'information, Bureau du forestier en chef. Québec, Qc. 31p.
- Brisson, J., Bergeron, Y., & Bouchard, A. (1992). The History and Tree Stratum of an Old- Growth Forest of Haut-Saint-Laurent Region, Quebec. *Natural Areas Journal*, 12(1), 3–9.
- Burt, W. H., & Grossenheider, R. P. (1976). *A Field Guide to the Mammals* (The Peters.). Houghton Mifflin Compagny Boston.
- Cadieux, P. (2011). Dynamique de la faune cavicole le long d'un gradient d'âge en forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du nord. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal.
- Cadieux, P. (2017). Diversité et fonction de la faune cavicole à la transition de la forêt boréale mixte et résineuse de l'est du Canada. Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal.
- Canham, C., & Loucks, O. (1984). Catastrophic Windthrow in the Presettlement Forests of Wisconsin. *Ecology*, 65(3), 803–809.
- Cockle, K., Martin, K. & Wesolowski, T. (2011a) Woodpeckers, decay, and the future of cavity- nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 9(7): 377-382.
- Cockle, K., Martin, K., & Wiebe, K. (2011b). Selection of Nest Trees by Cavity-nesting Birds in the Neotropical Atlantic Forest. *Biotropica*, 43(2), 228–236.

- Cockle, K., Martin, K. & Robledo, G. (2012). Linking fungi, trees, and hole-using birds in Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and Management*, 264: 210-219.
- Cogbill, C., Burk, J., & Motzkin, G. (2002). The forests of presettlement New England, USA: spatial and compositional patterns based on town proprietor surveys. *Journal of Biogeography*, 29. 1279–1304.
- Darveau, M., & Desrochers, A. (2001). Le bois mort et la faune vertébrée État des connaissances au Québec. Pour Le Ministère Des Ressources Naturelles, Direction de L'environnement Forestier, 50 p.
- DeGraaf, R. M., & Shigo, a L. (1985). Managing cavity trees for wildlife in the Northeast. USFS GTR NE 101. 21 p.
- DeGraaf, R., Yamasaki, M., Leak, W. B., & Lanier, J. W. (1992). New England wildlife: management of forested habitats. USDA Forest Service General Technical Report NE-144. 60 p.
- Desroches, C. et É. Jaccard (2010) Développement et adaptation d'indicateurs fauniques dans le cadre d'un projet pilote de gestion par objectifs et résultats (GPOR) des forêts publique aménagées du territoire des Laurentides. Document Interne, Version préliminaire. Ministère des Ressources naturelles et de la faune. Gouvernement du Québec. 48p.
- Doyon, F., Gagnon, D., & Giroux, J. F. (2005). Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a southwestern Quebec northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 209, 101–116.
- Doyon, F., Savard, J. L., Gagnon, D., Giroux, J., Denton, F., & Recherche, G. De. (1999). Snag characteristics and use as woodpecker drilling sites in harvested and non-harvested northern hardwood forests. *Society of Canadian Ornithologists Special Publication*, 1, 103–114.
- Drapeau, P., Leduc, A., Kneeshaw, D. et Gauthier S. (2008). Paramètres à considérer pour le suivi de l'approche écosystémique dans une perspective d'aménagement adaptatif en pessières à mousse. Chapitre 14 pp 361-391 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, L., De Grandpré, L., Kneeshaw, Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presse de l'université du Québec, Québec.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., & Saint-Germain, M. (2009). Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *Forestry Chronicle*, 85(2), 227–234.

- Flemming, S., Holloway, G., Watts, E., & Lawrance, P. (1999). Characteristics of Foraging Trees Selected by Pileated Woodpeckers in New Brunswick. *The Journal of Wildlife Management*, 63(2), 461–469.
- Foster, & Aber. (2004). *Forest in time: The Environmental Consequences of 1,000 Years of Change in New England*. (Y. U. Press, Ed.) (New Heaven.). New Haven: Yale University Press.
- Foster, D. (2001). Conservation lessons & challenges from ecological history. *Forest History Today*. 11p.
- Foster, D. R., Motzkin, G., & Slater, B. (1998). Land-Use History as Long-Term Broad-Scale Disturbance: Regional Forest Dynamics in Central New England. *Ecosystems*, 1, 96-119.
- Frelich, L. E., & Lorimer, C. G. (1991). A simulation of landscape-level stand dynamics in the northern hardwood region. *Journal of Ecology*, 79(1) : 223-233.
- Gasse, A. (2007). Importance des arbres de grande taille en forêt boréale mixte sur la distribution des oiseaux cavicoles ainsi que sur les patrons d'alimentation du Grand Pic (*Dryocopus pileatus*). Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal.
- Gauthier, J., & Aubry, Y. (1995). Les Oiseaux nicheurs Québec méridional: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (Association québécoise des Groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Région du Québec). Montréal. 1295 p.
- Goodburn, J. M., & Lorimer, C. G. (1998). Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 427–438.
- Gouvernement du Québec (2017). Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'état (RNI). Gouvernement du Québec, mis à jour 15 novembre 2017. Page internet consulté le 13/02/18. URL : legisquebec.gouv.qc.ca/fr/ShowDoc/cr/A-18.1,%20r.%207
- Imbeau, L., & Desrochers, A. (2002). Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers. *The Journal of Wildlife Management*, 66(1), 222–231.
- Jackson, J., & Jackson, B. (2004). Ecological Relationships Between Fungi and Woodpeckers Cavity Sites. *The Condor*, 106(1), 37–49.

- James, R. D. (1984). *Habitat Management Guidelines for Cavity-Nesting Birds in Ontario* Ontario Ministry of Natural Resources (Vol. 8).
- Jetté, J.-P., Marc, L., Bouchard, M., Déry, S., & Villeneuve, N. (2013). *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré, Partie II - Élaboration de solutions aux enjeux*. (D. de l'aménagement et de l'environnement Forestier, Ed.). Québec, Qc: Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles.
- Kenefic, L. S., & Nyland, R. D. (2007). Cavity Trees, Snags, and Selection Cutting: A Northern Hardwood Case Study. *Northern Journal of Applied Forestry*, 24(3), 192–196.
- Kosiński, Z., Kempa, M., & Hybsz, R. (2004). Accuracy and Efficiency of Different Techniques for Censusing Territorial Middle Spotted Woodpeckers *Dendrocopos medius*. *Acta Ornithologica*, 39(1), 29–34.
- Lavoie, J. (2006). *Étude préliminaire du réseau de cavités arboricoles dans la Forêt d'Enseignement et de Recherche du lac Duparquet. Rapport d'initiation à la recherche*. Université du Québec à Rimouski.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Tanton, M. T., & Nix, H. A. (1993). The abundance and development of cavities in Eucalyptus trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, 60(1-2), 77–104. doi:10.1016/0378-1127(93)90024-H
- Lorimer, C. G., & White, A. S. (2003). Scale and frequency of natural disturbances in the northeastern US: implications for early successional forest habitats and regional age distributions. *Forest Ecology and Management*, 185(1-2), 41–64.
- Majcen, Z. (1994). Historique des coupes de jardinage dans les forêts inéquiennes au Québec. *Revue Forestière Française*, 46, 375–384.
- Martin, K., Aitken, K. E. H., & Wiebe, K. L. (2004). Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *The Condor*, 106, 5–19.
- Martin, K., & Eadie, J. M. (1999). Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *Forest Ecology and Management*, 115, 243–257.
- McGee, G., Leopold, D., & Nyland, R. (1999). Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications*, 9(4), 1316–1329.

- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1557), 2605–2611. doi:10.1098/rspb.2004.2909
- MFFP, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. (2003). Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. Page internet consulté le 01/04/15. URL: <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/inventaire/inventaire-zones-carte.jsp#erabBouleau>
- MFFP, Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec. (2015). Écosystèmes forestiers exceptionnels classés depuis 2002. Page internet consulté le 01/04/15. URL: <http://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-ecosystemes.jsp>
- MRN, M. des R. naturelle. (2008). Norme de stratification écoforestière, Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional. Québec.
- Nappi, A. (2009). Sélection d’habitat et démographie du pic à dos noir dans les forêts brûlées de la forêt boréale. Thèse de doctorat. Université du Québec à Montréal.
- North, M., & Keeton, W. (2008). Emulating natural disturbance regimes: an emerging approach for sustainable forest management. In F. Laforteza, G. Sanesi, J. Chen, & T. R. Crow (Eds.), *Patterns and processes in forest landscapes, Multi Use and Sustainable Management* (pp. 341–372). Springer Netherlands.
- Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D, Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, B.K., Mace, G.M., Martin-Lopez, B., Woodcock, B.A. & Bullock, J.M. (2015). Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution*. 30(11) :673-684.
- OMNR. 1998. A silvicultural guide for the Great Lakes-St. Lawrence conifer forest in Ontario. Ontario Minister of Natural Resources. Queen’s Printer for Ontario. Toronto. 424p.
- Ouellet-Lapointe, U. (2010). *Le maintien des espèces cavicoles dans les paysages aménagés en forêt boréale mixte de l’est du Canada*. Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Montréal.
- Ouellet-Lapointe, U., Drapeau, P., Cadieux, P., & Imbeau, L. (2012). Woodpecker Excavations Suitability for and Occupancy by Cavity Users in the Boreal Mixedwood Forest of Eastern Canada. *Ecoscience*, 19(4), 391–397.

- PRMD, P. régionale de la M. du D. (2015). Parc régional de la Montagne du Diabe. page internet consultée le 01/04/15. URL: <http://www.parcmontagnedudiable.com/>
- Raphael, M., & White, M. (1984). Use of snags by cavity-nesting birds in the sierra nevada. *Wildlife Monographs*, 86, 3–66.
- RLRQ, Québec. Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier, chapitre A-18.1, à jour au 1er septembre 2015, [En ligne], Éditeur officiel du Québec. [http://www2.publicationsduquebec.gouv.qc.ca/dynamicSearch/telecharge.php?type=2&file=/A_18_1/A18_1.html].
- Ruggera, R. A., Schaaf, A. A., Vivanco, C. G., Politi, N., & Rivera, L. O. (2016). Exploring nest webs in more detail to improve forest management. *Forest Ecology and Management*, 372, 93–100. doi:10.1016/j.foreco.2016.04.010
- Runde, D. E., & Capen, D. E. (1987). Characteristics of Northern Hardwood Trees Used Characteristically by Cavity-Nesting Birds. *The Journal of Wildlife Management*, 51(1), 217– 223.
- Runkle, J. R. (1982). Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*. 63, 1533-1546.
- Saint-Germain, M. (2004). Xylophagous insect species composition and patterns of substratum use on fire-killed black spruce in central Quebec. *Canadian Journal of Forestry Research*. 34, 677-685.
- Savard, S., F. Leblanc, A. Parent et O. Lesquir. (2005). Développement d'une méthode de caractérisation, de classification et de conservation des arbres à vocation écologique applicable aux aménagements forestiers. Société sylvicole de la Haute-Gatineau, Messines. 94 pages.
- Savignac, C., Desrochers, A., & Huot, J. (2000). Habitat use by pileated woodpeckers at two spatial scales in eastern Canada. *Canadian Journal of Forestry Research* 225, 219–225.
- Seymour, R., & White, A. (2002). Natural disturbance regimes in northeastern North America— evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 155, 357–367.
- Shigo, A. L., & Marx, H. G. (1977). Compartmentalization of Decay in Trees. *Agriculture Information Bulletin* (No. 405). Forest service U.S. Departement of Agriculture. doi:10.1038/scientificamerican0485-96

- Silvertorg, S. (1959). Rate of decay in Northern Hardwoods Following Artificial Inoculation with Some Common Heartrot fungi. *Forest Science*, 5(3), 223–228.
- Simard, S, Martin, K., Vyse, A. & Larson, A.. (2013) *Meta-networks of fungi, fauna and flora as agents of complex adaptive systems*. chapitre 7, pp133-164 dans Messier, C., Puettmann, K.J. & Coates, K.D. *Managing Forest as Complex Adaptive Systems; Building Resilience to the challenge of global change*. Routledge, Taylor and Francis Group, New York, USA.
- Straus, M. a., Bavrlic, K., Nol, E., Burke, D. M., & Elliott, K. a. (2011). Reproductive success of cavity-nesting birds in partially harvested woodlots. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 1004–1017.
- Tozer, D. C., Nol, E., Burke, D. M., Elliott, K. a., & Falk, K. J. (2009). Predation by Bears on Woodpecker Nests: Are Nestling Begging and Habitat Choice Risky Business? *The Auk*, 126(2), 300–309.
- Wesołowski, T. (2007). Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *Journal of Ornithology*, 148(S2), 395–405.
- White, M. A., & Mladenoff, D. J. (1994). Old-growth forest landscape transitions from pre- European settlement to present. *Landscape Ecology*, 9(3), 191–205.