

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

IMPACTS DES PERTURBATIONS ANTHROPIQUES SUR LA SÉLECTION DES HABITATS ET LA  
DISPONIBILITÉ DES SUBSTRATS POUR L'ALIMENTATION DU GRAND PIC (*DRYOCOPUS PILEATUS*)  
EN FORÊT BORÉALE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

EVE-LINE BÉRUBÉ-BEAULIEU

NOVEMBRE 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Pierre Drapeau. Non seulement son expérience et sa perspicacité m'ont permis d'orienter mes réflexions et de rendre un travail qui me rend fière, mais sa sensibilité et sa bienveillance ont aussi rendu mon expérience mémorable. La patience et le dévouement d'Alain Leduc ne peuvent être passés sous silence. Nos réunions virtuelles au sujet de mes analyses statistiques tout comme nos discussions improvisées à la FERLD ont toujours été aussi agréables qu'édifiantes. Sans leurs conseils ainsi que ceux de mon collègue Philippe Cadieux, ce projet n'aurait pas pu être mené à terme. Sa gentillesse et son talent n'ont cessé de m'impressionner tout au long des deux dernières années.

Les travaux de terrains réalisés dans le cadre de cette maîtrise ont été extrêmement formateurs autant du point de vue professionnel que personnel. Je tiens à remercier toutes les personnes qui y ont contribué, que ce soit pour avoir directement participé à ma collecte de données ou simplement pour avoir rendu la vie commune plus agréable et enrichissante. Pour commencer, je veux remercier Réjean Deschênes, un passionné comme on en rencontre peu dans une vie, un organisateur de quiz extraordinaire, une personne sensible, honnête, dévouée et franchement hilarante. Mention spéciale à ma complice Laurence Guay avec qui j'ai eu d'innombrables fous rires et discussions philosophiques en compagnie des mouches et des limaces. Grâce aux connaissances et à la rigueur de Jérémie Pelletier, j'ai pu explorer un pan de mon projet absolument fascinant que j'ai adoré. Son sens de l'humour a égayé plusieurs journées pluvieuses. L'aide et la compagnie (avant 18h) de mon collègue Julien Bilodeau-Colbert ont également toujours été précieuses. Ceci est sans compter l'irremplaçable écoute et le support de Matthieu Weiss-Blais, Christophe Rouleau-Desrochers et Jaëlle Landry. Finalement, j'aimerais remercier Reynald, Danielle et Marie pour la gestion exemplaire de cet endroit si spécial et enrichissant qu'est la FERLD.

À travers toutes les étapes de ce projet, plusieurs personnes furent aussi très importantes. Merci à tous mes collègues du laboratoire Pierre Drapeau pour leur accueil et nos sorties lors de mes visites à Montréal. Je voudrais aussi remercier Mélanie Desrochers pour sa gentillesse et ses nombreux conseils à propos d'ArcGIS et Stéphane Daigle pour son aide par rapport aux analyses statistiques.

En terminant, je tiens à remercier tout particulièrement mes parents qui m'ont transmis leur passion de la biologie et qui m'ont toujours communiqué leur soutien et leur fierté face à mon cheminement. Le soutien de mon amoureux, Matthieu, m'a aussi été extrêmement précieux. J'aimerais le remercier pour avoir si bien jonglé avec toutes les difficultés que comporte la distance durant l'été, de m'avoir écouté parler de statistiques et d'hypothèses, même quand il ne comprenait pas vraiment, et d'avoir calmé mon syndrome de l'imposteur.

Cette étude a été complétée dans le cadre des activités du Centre d'étude pour la forêt (CEF). Ce projet fut réalisé grâce au soutien financier du Conseil de la recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG).

## **AVANT-PROPOS**

Ce mémoire présente un chapitre composé sous forme d'article scientifique. En tant que candidate à la maîtrise, j'ai récolté une partie des données, analysé celles-ci ainsi que d'autres données précédemment compilées par Anaïs Gasse et Annick Antaya et rédigé l'article à titre de première auteure. Cet article sera soumis à des revues scientifiques révisées par des pairs: Impacts of human disturbances on the selection of foraging habitat and foraging substrates of Pileated Woodpeckers in the boreal forest. Mon directeur de recherche, Pierre Drapeau, de même que les chercheurs Alain Leduc et Philippe Cadieux en sont les coauteurs.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
AVANT-PROPOS .....	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX .....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	x
RÉSUMÉ .....	xi
INTRODUCTION .....	1
0.1 La problématique .....	1
0.2 État des connaissances .....	3
0.1.2 <i>Le Grand Pic : Morphologie et comportement</i> .....	3
0.2.2 <i>Alimentation : régime alimentaire</i> .....	5
0.2.3 <i>Alimentation : sélection des substrats d'alimentation et des peuplements forestiers</i> .....	5
0.2.4 <i>Les fourmis charpentières</i> .....	7
0.2.5 <i>Aire d'étude</i> .....	8
0.2.5 <i>Objectifs</i> .....	10
CHAPITRE I .....	12
IMPACTS OF HUMAN DISTURBANCES ON THE SELECTION OF FORAGING HABITAT AND FORAGING SUBSTRATES OF PILEATED WOOPECKERS IN THE BOREAL FOREST .....	12
1.1 Abstract.....	13
1.2 Introduction .....	15
1.3 Materials and Methods.....	17
1.3.1 <i>Study area</i> .....	17
1.3.2 <i>Vegetation survey</i> .....	18
1.3.3 <i>Carpenter ant survey</i> .....	19
1.3.4 <i>Statistical analysis</i> .....	19
1.4 Results .....	22
1.4.1 <i>Forest stand conditions between landscapes</i> .....	22
1.4.2 <i>Suitable foraging habitat</i> .....	22
1.4.3 <i>Foraging trees availability</i> .....	23
1.4.4 <i>Pileated Woodpecker's activity level in stands</i> .....	23
1.4.5 <i>Foraging tree selection</i> .....	23
1.4.6 <i>Carpenter ants occurrence patterns in landscapes</i> .....	24
1.5 Discussion.....	25

1.5.1 Availability of suitable stands and substrates.....	25
1.5.2 Pileated Woodpecker's foraging activity .....	26
1.5.3 Carpenter ants occurrence .....	28
1.5.4 Conservation and management implications.....	29
1.6 Acknowledgments.....	31
1.7 References.....	51
CONCLUSION .....	62
Recommandations pour l'aménagement.....	62
Limites de l'étude et pistes de recherche .....	64
ANNEXE A STADES DE DÉGRADATION DES ARBRES ET DU BOIS, DÉVELOPPÉE PAR MASER <i>ET AL.</i> (1979) ET ADAPTÉE À LA FORÊT BORÉALE PAR OUELLET-LAPOINTE (2010) ET CADIEUX (2011).....	67
ANNEXE B CLASSEMENT DU RECOUVREMENT DE L'ÉCORCE SUR LES TRONCS D'ARBRES.....	68
ANNEXE C RÉSULTATS SUPPLÉMENTAIRES : PROBABILITY THAT A PILEATED WOODPECKER SELECTS A TREE FOR FORAGING AS A FUNCTION OF DBH AND LANDSCAPE TYPES. BASED ON THE LOGISTIC REGRESSION MODEL ANALYZING FEEDING SUBSTRATE SELECTION. EACH GRAPH REPRESENTS A DIFFERENT DEGRADATION STAGE: A) HEALTHY TREES B) DEGRADED OR RECENTLY DEAD TREES, C) SNAGS IN ADVANCED DEGRADATION. EACH SLOPE REPRESENT A TREE SPECIES GROUPS : OSPP :OTHER SPECIES; WHSP : WHITE SPRUCE, BLSP :BLACK SPRUCE; LAWB : EASTERN LARCH AND WHITE BIRCH; AS : TREMBLING ASPEN AND BALSAM POPLAR; BFPIWC : BALSAM FIR, JACK PINE, AND WHITE CEDAR.....	69
RÉFÉRENCES CITÉES DANS L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE .....	72

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1** a) Study area at the southern limit of mixedwood boreal forest biome, Abitibi, Quebec, Canada. b) Map showing the 160 sampled and analyzed sites (represented by points) according to three different landscape types in Abitibi Ouest. The agricultural landscape (yellow) was delimited by aggregating at 2 km polygons identified as cultivated land by Quebec’s ecoforestry maps. Unmanaged landscape (green) was determined with official maps of the “Ministère de l’Environnement et de la Lutte Contre les Changements Climatiques” (MELCC) and of the protected section of Lake Duparquet Research and Teaching Forest (FERLD). The timber harvested managed landscape (red), is represented by the remaining area following the removal of urban areas (current population density of at least 400 individuals per km<sup>2</sup> according to the Population Center 2016 by DMTI Spatial) and bodies of water (ministère de l’Énergie et des Ressources Naturelles (MERN)).. 33
- Figure 1.2** Proportion of forest area by stand dominant tree species. Based on the analysis of ecoforestry maps of the study area in Abitibi, Quebec, Canada. .... 34
- Figure 1.3** Proportion of forest area by estimated stand age. Based on the analysis ecoforestry maps in the study area in Abitibi, Quebec, Canada. .... 34
- Figure 1.4** Proportion of forest area by stand height. Based on the analysis of ecoforestry maps in the study area in Abitibi, Quebec, Canada. .... 35
- Figure 1.5** Number of hectares of suitable forest for Pileated Woodpecker foraging habitat in a 225 hectares (15 hectares x 15 hectares square) window. Measurements were conducted using a neighborhood analysis performed on a raster grid of one hectare cells using the Focal Statistics function in ArcGIS pro 2.9. The window represents the minimal theoretical home range size of a Pileated Woodpecker in this part of the species distribution range (Brown, 1985; Bull and Holthausen, 1993; Chambers *et al.* 1997; Kilham, 1976; Mellen *et al.* 1992; Savignac, 1996; Tomasevic and Marzluff, 2018). Suitable forests for the eastern Canadian boreal mixedwood are represented by stands higher than 12 m and older than 70 years (Cadieux, 2017). The landscape types were delimited according to the method described in section 1.3.1. To avoid border effects, the data calculated within 1,000m of the edges has been removed from the map..... 36
- Figure 1.6** Predicted number of hectares of suitable forest for Pileated Woodpecker foraging within 225 hectare area among our three landscapes. Suitable forest values were compared by landscape type with an one-way ANOVA. Compiled suitable forested area was calculated with the Block statistics function at a 225 hectares resolution in each landscape. Means and standard deviations (SD) were estimated by landscape type. Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters and real means are shown with red diamonds. .... 37
- Figure 1.7** Predicted mean density of available large snags in the three landscape types. a) Snags larger than 20cm DBH b) snags larger than 25cm DBH c) snags larger than 30cm DBH. Densities of available snags were compared by landscape type with one-way ANOVAs. Means and standard deviations (SD) for these three landscapes were estimated on 68 sites in the agricultural landscape, 61 in the timber harvested managed landscapes, and 31 in the unmanaged landscape. Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters and real means are shown with red diamonds. .... 39



**Figure 1.8** Predicted density of foraging cavities as a function of landscape type controlled for snags > 20cm in DBH density. Derived from the ANCOVA analysis. This analysis was conducted using a subset of the total dataset containing only Gasse's (2007) and our own project data since the abundance of feeding cavities per tree was not been compiled by Antaya (2019). Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters in the legend. .... 40

**Figure 1.9** Probability that a Pileated Woodpecker selects a tree for foraging as a function of DBH and tree species groups in forest stands of the three studied landscapes for different tree degradation stages. Based on the logistic regression model analyzing feeding substrate selection. Each graph represents a different degradation stage: a) healthy trees b) degraded or recently dead trees, c) snags in advanced degradation stages. Tree species groups are: OSPP :Other species; WHSP : White spruce, BLSP :Black spruce; LAWB : Eastern larch and white birch; AS : Trembling aspen and balsam poplar; BFPIWC : Balsam firs, jack pines, and white cedars. More results are presented in Appendix C. .... 43

**Figure 1.10** Probability of occurrence of carpenter ants (at least one carpenter ant found in at least one trap of a given tree) as a function of the proportion of coniferous trees in forest stands of the three landscape types. The probability of occurrence was determined from the multiple logistic regression model of stand and landscape scale variables. Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters in the legend..... 44

## LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.1** Descriptive statistics for assessing availability of forests and suitable forests for Pileated Woodpecker foraging activities depending on the landscape type. Suitable forests for the eastern Canadian boreal mixedwood are represented by stands higher than 12 m and older than 70 years (Cadieux, 2017)..... 45
- Table 1.2** Descriptive statistics of the trees sampled by landscape type for assessing Pileated Woodpecker foraging trees used in our data set. Sampling transect lines were conducted in 68 sites in the agricultural landscape, 61 in the timber harvested managed landscapes and 31 in the unmanaged landscape..... 45
- Table 1.3** Pileated Woodpeckers nest density estimate by 100 ha based on active cavity research effort in our study area (Antaya, 2019; Bilodeau-Colbert, 2023; Cadieux, 2011, 2017; Ouellet-Lapointe, 2012). Researches were conducted as part of previous projects in the the agricultural landscape remnant forests; the unmanaged forest of Lake Duparquet research and teaching forest research; and the remnant forests of the timber harvested managed landscape. Characterized cavities were excavated and used by Pileated Woodpeckers for nesting within the same year or prior to nest searches in stands deemed minimally suitable for nesting according to habitat quality model (Cadieux, 2017)..... 46
- Table 1.4** Estimated coefficient, standard deviation and frequency of each tree degradation class when ungrouped and tested in a logistic regression analysis in relation to foraging mark presence. Categories were grouped based on biological resemblances and similar estimated coefficients..... 46
- Table 1.5** Estimated coefficient, standard deviation and frequency of each tree species when ungrouped and tested in a regression analysis in relation to foraging mark presence. Categories were grouped based on biological resemblances and similar estimated coefficients. .... 47
- Table 1.6** Standard error and p value of each variable of interest considered for the logistic regression analysis of the variables influencing selection probability of a tree for feeding. Parameters with a p value < 0.05 are in bold. .... 48
- Table 1.7** Proportion of trap trees on which carpenter ants were caught and proportion of the different *Camponotus* species observed in each landscape. .... 49
- Table 1.8** Standard error, coefficient of determination, p value and range (maximal and minimal values) of each variable of interest considered for the logistic regression analysis studying the variables influencing carpenter ant presence. Parameters with a p value < 0.05 are in bold. .... 50

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

DBH	Diameter at breast height
OSPP	Other tree species
BFPIWC	Balsam fir, jack pine and white cedar
BLSP	Black spruce
LAWB	Eastern larch and white birch
WHSP	White birch
AS	Trembling aspen and balsam poplar
SE	Mean standard error
Std Err	Standard error
LT	Landscape type

## RÉSUMÉ

Le Grand Pic est considéré comme une espèce clé de voûte puisque ses cavités sont essentielles pour les écosystèmes forestiers. Les activités anthropiques fragmentent son habitat et ciblent les forêts matures dont il dépend pour nicher et se nourrir, ce qui peut perturber ses activités. Très peu de connaissances sont disponibles à propos de l'impact des activités agricoles et de récoltes forestières sur (1) la disponibilité de forêts propices à l'alimentation (2) la disponibilité de ressources alimentaires (arbres sénescents de grand diamètre et fourmis charpentières) et (3) la sélection de substrats et l'activité alimentaire du Grand Pic. Nous anticipons que les paysages perturbés présenteraient moins de forêts et d'arbres propices à l'alimentation et qu'ils seraient donc moins utilisés par le Grand Pic que les forêts non aménagées, mais que les caractéristiques des arbres sélectionnés pour l'alimentation ne changeraient pas entre les paysages et que plus de fourmis charpentières seraient retrouvées dans les forêts perturbées vu leur sélection pour les habitats secs et ensoleillés. Nous avons testé ces hypothèses en étudiant l'état des forêts à l'échelle du paysage en forêts boréales à l'aide des cartes écoforestières du Québec, en caractérisant systématiquement les arbres et les traces d'alimentation sur des transects et en plaçant des pièges appâtés dans ses sites pour étudier la présence de fourmis charpentières. Nos résultats nous indiquent que les paysages perturbés offrent peu de forêts et d'arbres propices pour l'alimentation en raison d'un rajeunissement de la matrice forestière qui augmente la quantité de jeunes peuplements dominés par les feuillus au profit de forêts plus âgées mixtes et conifériennes offrant des substrats cruciaux à l'alimentation et la nidification du Grand Pic. De plus, nos résultats démontrent qu'il ne présente qu'une faible plasticité dans son utilisation de substrats alimentaires, dévoilant une forte sélection pour la ressource rare que représentent les chicots de gros diamètre. Il s'adapte plutôt en concentrant ses activités alimentaires et de nidification dans le paysage non aménagé. En contrepartie, la fragmentation et le couvert à dominance feuillus des forêts perturbées donnent lieu à une plus grande présence de fourmis charpentières, ce qui suggère qu'il s'agit d'une ressource non limitante pour le Grand Pic. En définitive, un environnement perturbé où la structure d'âge diminue la disponibilité de gros arbres sénescents et morts dégrade la qualité de l'habitat d'alimentation du Grand Pic et pourrait compromettre la possibilité de supporter des populations abondantes vu sa faible plasticité alimentaire. Des régimes de coupe à rotation plus longue et la rétention de forêts mixtes et conifériennes offrant des chicots de taille intéressante devraient être considérés.

Mots clés : Coupes forestières, agriculture, forêts résiduelles, forêts matures, arbres morts, cavités d'alimentation, sélection alimentaire, plasticité, fourmis charpentières

## INTRODUCTION

### 0.1 La problématique

Les arbres à cavités représentent une ressource limitée dans certains écosystèmes forestiers moins productifs où la densité d'oiseaux cavicoles est moins grande, dont la forêt boréale (Aitken et Martin 2007; Cockle *et al.* 2011; Courteau *et al.* 1997). La plus grande espèce de pic au Canada est le Grand Pic (*Dryocopus pileatus*) (Winkler *et al.* 1995), et sa grande taille fait en sorte qu'il creuse des cavités spacieuses, les seules pouvant accueillir plusieurs utilisateurs secondaires plus volumineux tels les canards et les rapaces (Aitken *et al.* 2002; Bonar, 2001; Cadieux, 2017).

Cette espèce peut être observée dans plusieurs types de paysages, mais est plus spécifiquement associée aux forêts matures et âgées (Bull, 1987; Bull et Holthausen, 1993; McClelland, 1978; Renken et Wiggers, 1989) puisqu'elle dépend d'un couvert forestier pour éviter la prédation (Bonar, 2001; Raley et Aubry, 2006) et d'arbres et d'arbres morts sur pied (ci-après appelés «chicots») de grand diamètre pour offrir une intégrité structurelle à ses nids et pour se nourrir de fourmis charpentières (*Camponotus spp.*) (Dater, 1953; Beckwith et Bull, 1985; Bull et Peterson, 1986; Hoyt, 1957; Raley et Aubry, 2006), lesquelles choisissent aussi ce type de substrat pour y établir leurs colonies (Bull, 1987; Bull et Jackson, 2011; Hoyt, 1957; Nappi *et al.* 2015; Raley et Aubry, 2006; Sanders, 1964).

Même si le nombre de Grands Pics au Canada est en augmentation depuis 1970 (Environnement Canada, 2015), l'aménagement forestier, qui constitue la principale source de perturbation de la forêt boréale des 40 dernières années (Drapeau *et al.* 2009a), et la conversion des terres forestières en terres agricoles représente une menace pour certaines populations animales à cause de leur sensibilité à la perte d'habitat et à la fragmentation (Bull et Jackson, 2011; McClelland et McClelland, 1999; Robbins *et al.* 1989; Rosenberg et Raphael, 1986; Whitcomb *et al.* 1981). Ces pratiques causent une diminution de la disponibilité des forêts matures et âgées (Angelstam, 1998; Bergeron *et al.* 2002, 2007; Cyr *et al.* 2009; Drapeau *et al.* 2009a; Esseen *et al.* 1997) et une réduction de la densité de chicots et d'arbres de grand diamètre (Harness et Walters, 2005; Vaillancourt *et al.* 2008). Ces changements du paysage entrent en conflit avec les besoins alimentaires et de nidification du Grand Pic, ce qui pourrait le forcer à changer ses comportements alimentaires (Klopfer, 1967) et son occupation de l'espace (Fuller, 2012).

C'est dans ce contexte que cette étude explorera les effets des perturbations forestières sur la disponibilité des ressources (arbres ayant un potentiel alimentaire) et sur les habitudes alimentaires (marques d'alimentation) du Grand Pic de façon à mieux comprendre comment la qualité des habitats (abondance des substrats alimentaires) change en fonction du type d'aménagement du territoire. Bien que les travaux sur l'écologie du Grand Pic aient négligé les aspects liés à son alimentation (Brawn et Balda, 1988; Swallow *et al.* 1988; Weikel et Hayes, 1999) pour se concentrer sur sa nidification qui est généralement considérée comme plus limitante (Bonar *et al.* 1995; Bull et Meslow, 1977; Bush, 1999; Kirk et Naylor, 1996; Millar, 1994), l'étude de l'alimentation représente un bon indicateur (proxy) du caractère favorable ou non des forêts à la présence de cette espèce excavatrice clé pour la faune cavicole (Cadieux, 2017; Cadieux *et al.* 2023). Les pics ont besoin d'une quantité considérable de ressources alimentaires et consacrent une part importante de temps aux activités reliées à l'alimentation (Bonar, 2001; Gunn et Hagan, 2000; Tomasevic et Marzluff, 2018). Plusieurs études ont d'ailleurs observé que les ressources alimentaires peuvent être limitantes pour les pics à certains endroits (Brawn et Balda, 1988; Imbeau, 2001; Li et Martin, 1991; Martin, 1987; Newton, 1994; Raphael et White, 1984; Reller, 1972), en particulier dans les régions froides où la neige couvre la végétation au sol durant l'hiver (Bent, 1939; Mannan *et al.* 1980). L'importance de l'alimentation est d'autant plus démontrée par le fait que la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires peuvent influencer la sélection de l'habitat durant différents moments de l'année (Bonar 2001; Gunn et Hagan, 2000; Loose et Anderson, 1995; Millar, 1992; Raphael et White, 1984; Renken et Wiggers, 1989), la sélection de l'emplacement du nid (Millar, 1992) et affecter la densité des populations (Bonar, 2001; Bull et Holthausen, 1993; Hartwig *et al.* 2006; Jackman, 1975; Renken et Wiggers, 1989) de ces excavateurs primaires (sensu Martin *et al.* 2004).

Bien que la moitié de l'aire de répartition du Grand Pic se trouve au Canada (Bonar, 2001), la majorité des études concernant la sélection des substrats d'alimentation de l'espèce ont été réalisées aux États-Unis (Bull, 1987; Bull et Peterson, 1986; Bull *et al.* 1992; Mannan *et al.* 1980; Renken et Wiggers, 1989) ou dans l'ouest du Canada (Bonar, 2001; Hartwig *et al.* 2006). Il en est de même pour la recherche traitant de l'activité alimentaire à l'échelle des peuplements (Bonar, 2001; Hartwig *et al.* 2006). La seule étude ayant comparé la sélection alimentaire du Grand Pic entre différents types de forêts dans le nord-est du continent a principalement été menée à l'échelle de l'arbre, et non du paysage (Flemming *et al.* 1999). L'étude de l'alimentation à ces échelles est primordiale pour comprendre le comportement d'un animal vagile ayant un domaine vital aussi étendu. Il est en effet bien connu que le contexte du paysage

influence autant les patrons et les procédés de population que les conditions d'habitats locales (Andren, 1994; Askins *et al.* 1987; Blondel, 1995; Drapeau *et al.* 2000; Findlay and Houlihan, 1997; Freemark *et al.* 1995; Thompson *et al.* 1995; Wiens, 1989, 1994). De plus, la sélection d'habitats est liée à plusieurs échelles (McGarigal and McComb, 1995) et d'étudier plusieurs d'entre elles dans le cadre d'une même étude permet d'atteindre un degré de compréhension beaucoup plus complet. Non seulement une plus grande partie de la variation observée peut être expliquée par une étude multiscalaire (Poizat et Pont, 1996), mais il est aussi important de noter qu'un animal peut sélectionner différentes composantes d'un habitat selon l'échelle étudiée (Anderson *et al.* 2005; Apps *et al.* 2001; Bergin, 1992; Johnson *et al.* 2002; Mosnier *et al.* 2003; VanderWerf, 1993), rendant l'extrapolation difficile d'une échelle à l'autre (Schneider, 1994; Wiens, 1989).

Pour le Grand Pic, les pratiques d'aménagement peuvent modifier la disponibilité des ressources, agrandir son domaine vital ou modifier ses critères de sélection, ce qui est difficilement observable à plus petite échelle (Gunn et Hagan, 2000; Jackman, 1975; Renken et Wiggers, 1989). Puisqu'il peut s'adapter à différentes conditions environnementales (Blewett et Marzluff, 2005; Conner *et al.* 1999; Erskine, 2008; Tomasevic et Marzluff, 2018) et que les caractéristiques de l'habitat changent de manière importante d'une région à l'autre, il est difficile d'extrapoler les connaissances actuelles à plusieurs régions de son aire de répartition (McClelland et McClelland, 1999). Ces manques dans la littérature soulignent l'importance de l'avancée des connaissances liées à la présente étude.

## 0.2 État des connaissances

### 0.1.2 *Le Grand Pic : Morphologie et comportement*

Avec une masse corporelle oscillant entre 240 et 350 grammes (Bull et Jackson, 2011; Short et Sandström, 1982), le Grand Pic est l'un des plus gros pics au monde (Winkler *et al.* 1995). Il est monogame et défend avec son partenaire un vaste territoire (Bull, 1987; Hoyt, 1957; Kellam, 2003; Kilham, 1976) toute l'année (Beal, 1911; Bent, 1939) en tambourinant pour établir et sécuriser des frontières (Bonar, 2001; Hoyt, 1957). Une femelle peut pondre de trois à cinq œufs par année au printemps (Bent, 1939; Bonar, 2001; Hoyt, 1957; Wheeler, 1921) qui seront incubés par le mâle et la femelle durant approximativement 18 jours jusqu'à l'éclosion (Bent, 1939; Hoyt, 1957). Les oisillons seront nourris par régurgitation par les deux parents à l'intérieur du nid jusqu'à leur 12e jour environ, puis à l'extérieur du nid jusqu'à leur départ entre le 26e et le 28e jour (Hoyt, 1957). Le clan familial restera groupé jusqu'à l'automne (Hoyt, 1957; Lawrence, 1966; Staebler, 1949).

L'emplacement d'un nouveau nid est choisi chaque printemps dans le tronc de grands arbres ou chicots (moyenne de 45 cm de diamètre à la hauteur de la poitrine (DHP) en Abitibi) (Cadieux, 2011). Le Grand Pic préfère nicher dans des arbres ramollis par la dégradation fongique au cœur, mais encore solide à l'extérieur (Bull, 1987; Conner *et al.* 1976; McClelland, 1978; McClelland et McClelland, 1999). Une des essences offrant ces caractéristiques structurelles lors de la décomposition en forêt boréale et tempérée est le peuplier faux-tremble (Martin *et al.* 2004) et celui-ci est grandement reconnu comme étant le plus utilisé par les pics pour la nidification à plusieurs endroits, dont en forêt boréale canadienne (Bonar, 2001; Cadieux, 2017; Cooke et Hannon, 2012; Li et Martin, 1991; Martin *et al.* 2004; Ouellet-Lapointe *et al.* 2012). Puisque les Grands Pics débutent plusieurs excavations qui ne serviront pas de nid et que les anciennes cavités sont rarement utilisées d'une année à l'autre (Bonar, 2001; Bull et Meslow, 1988; Hoyt, 1957), celles-ci peuvent servir de gîte de repos (Bull *et al.* 1992) pour se protéger des prédateurs et des aléas du climat de nuit comme de jour (Bull *et al.* 1992; Kellam, 1996; Kendeigh, 1961). Les principaux prédateurs et menaces dont ils se protègent au Canada sont entre autres les grands oiseaux de proie comme la Buse à queue rousse (*Buteo jamaicensis*) (Bonar, 2001), les ours (Dixon, 1927; Harris, 1983; Kilham, 1971) et les perturbations d'origine humaine engendrant la perte de leur habitat (Bent, 1939; Hoyt, 1957).

Le Grand Pic est largement reconnu comme un spécialiste des forêts âgées vu son besoin pour les arbres de grand diamètre (Drapeau *et al.* 2009; Imbeau, 2001). Plusieurs études ont confirmé qu'il utilise les forêts matures ou âgées offrant un vaste spectre de stades de dégradation des tiges et ayant un haut degré de fermeture du couvert, tout en évitant les forêts plus jeunes ou récemment exploitées (Bull, 1987; Bull et Holthausen, 1993; Conner *et al.* 1976; Mannan, 1984; Mellen, 1987; Mellen *et al.* 1992). La présence de chicots et d'arbres de grand diamètre explique également la sélection d'habitats du Grand Pic dans plusieurs régions (Kirk et Naylor, 1996; Rolstad *et al.* 1998; Tomasevic et Marzluff, 2018). Son domaine vital étant très grand, variant entre 70 et 1464 ha dépendant de la région (Brown, 1985; Bull et Holthausen, 1993; Chambers *et al.* 1997; Kilham, 1976; Mellen *et al.* 1992; Tomasevic et Marzluff, 2018), les individus peuvent y incorporer divers types de forêts (Mellen *et al.* 1992; Savignac, 1996; Rolstad *et al.* 1998) si une portion de forêt mature ou suffisamment de ressources adéquates leur sont accessibles (Antaya, 2019; Chambers *et al.* 1997; Mannan, 1984) et s'ils bénéficient d'un minimum de couvert forestier (Bonar, 2001; Raley et Aubry, 2006; Rolstad *et al.* 1998). Ils ont été observés en forêts largement fragmentées (Kirk et Naylor, 1996; McGarigal et McComb, 1995), en zone agricole (Antaya, 2019; Hoyt, 1957), en forêt aménagée par la coupe offrant une bonne quantité de bois mort (Bevis et



Martin, 2002; Drapeau *et al.* 2009) et même en milieu périurbain (Blewett et Marzluff, 2005; Erskine, 2008; Tomasevic et Marzluff, 2018, 2020). Leur densité et la taille de leur domaine vital sont toutefois modifiées dans ce type d'environnement. Il a été démontré dans certaines études que leur densité augmente en fonction de l'âge de la forêt (Mannan *et al.* 1980; Hartwig *et al.* 2002), du pourcentage de forêts matures faisant partie de leur domaine vital (Blewett et Marzluff, 2005), du DHP moyen des chicots (Balda *et al.* 1983; Mannan *et al.* 1980; Raphael et White, 1984; Renken et Wiggers, 1993) et du pourcentage total de tout type de couvert forestier à l'échelle du paysage (Leonard et Stout, 2006). L'effet sur la réponse numérique du Grand Pic à ces conditions environnementales à l'échelle du paysage devrait se traduire par une réponse positive de l'activité alimentaire. Toutefois, peu de travaux ont documenté cette facette de l'autoécologie du Grand Pic.

### 0.2.2 Alimentation : régime alimentaire

Le Grand Pic se nourrit notamment de fourmis charpentières (*Camponotus* spp.) dans tous les habitats où il a étudié (Beckwith et Bull, 1985; Bent, 1939; Bull et Peterson, 1986; Conner et Crawford, 1974; Dater, 1953; Hoyt, 1957; Raley et Aubry, 2006) en excavant, picorant et écalant le bois (Bull et Holthausen, 1993; Bull et Peterson, 1986; Conner, 1979; Newell *et al.* 2009). Selon la région, la saison et la technique d'échantillonnage utilisée, ces fourmis représentent de 34 à 71% de son alimentation (Beal, 1911; Bull *et al.* 1992; Raley et Aubry, 2006), qui est complétée par différents fruits, graines et autres insectes saproxyliques disponibles localement (Beal, 1911; Beckwith et Bull, 1985; Bent, 1939; Bull *et al.* 1992; Hoyt, 1957; Jackman, 1975; Raley et Aubry, 2006). Il a également été noté que l'alimentation du Grand Pic change selon la période de l'année, consommant par exemple plus de fourmis charpentières en hiver hors de la période de reproduction, de larves de coléoptères saproxyliques au printemps et lors d'infestations de ces insectes dont le cycle vital se déroule dans le bois sénescant et mort (Bull *et al.* 1992; Hoyt, 1957; Raley et Aubry, 2006) et une plus grande variété d'aliments durant l'été et l'automne (Hoyt, 1957; Raley et Aubry, 2006). Ces changements s'expliquent par la demande énergétique accrue de la période de reproduction qui force parfois le pic à élargir son régime alimentaire (Raley et Aubry, 2006) et par les conditions hivernales rendant l'accès à plusieurs aliments plus difficile (Bonar, 2001; Conner, 1981).

### 0.2.3 Alimentation : sélection des substrats d'alimentation et des peuplements forestiers

À l'échelle de l'arbre, la sélection de substrats alimentaires du Grand Pic est moins restrictive que la sélection du substrat de nidification (Bonar, 1995; Bull et Meslow, 1977; Bush, 1999; Kirk et Naylor, 1996;

Millar, 1994), mais toutefois plus restreinte que pour plusieurs autres espèces de pics (Bull et Meslow, 1977; Conner, 1981; Conner *et al.* 1999; McClelland et McClelland, 1999). Le Grand Pic se nourrit sur le tronc et les branches (Conner *et al.* 1999; Morrison *et al.* 1986), ayant généralement une préférence pour la section inférieure des arbres (Bonar, 2001; Conner *et al.* 1999; Flemming *et al.* 1999; Gasse, 2007; Kilham, 1976;). Les chicots représentent souvent les substrats les plus sélectionnés (Bonar, 2001; Conner, 1981; Flemming *et al.* 1999; Savignac, 1996), alors que les souches et autres débris de bois au sol peuvent être également utilisés (Bull et Meslow, 1988; Bull et Holthausen, 1993; Hartwig *et al.* 2006; Savignac, 1996); voire même majoritairement dans certains cas (Renken et Wiggers, 1989) ou aucunement (Flemming *et al.* 1999; Mannan, 1984; Raley et Aubry, 2006) selon la région et le climat. Compte tenu de l'aire de répartition qui couvre l'ensemble des biomes forestiers d'Amérique du Nord, l'état de dégradation des arbres sélectionnés varie énormément d'une étude à l'autre, allant de vivant et peu dégradé (Conner *et al.* 1999; Erskine, 2008; Farris *et al.* 2002; Gasse, 2007; Kilham, 1976) à mort et fortement dégradé (Bull, 1987; Flemming *et al.* 1999; Hartwig *et al.* 2006; Nappi *et al.* 2015; Raley et Aubry, 2006). Par ailleurs, d'autres études n'ont noté aucune sélection quant à l'état de dégradation du substrat d'alimentation (Bonar, 2001; Bull et Peterson, 1986, 1987; Mannan, 1977; Mannan *et al.* 1980; Morrison *et al.* 1986; Newell *et al.* 2009).

Les essences d'arbres sélectionnées varient également d'une région à l'autre selon la disponibilité et sont vraisemblablement sélectionnées en fonction de leurs caractéristiques de dégradation et de leur diamètre à chaque endroit (Raley et Aubry, 2006). En Abitibi, le peuplier faux-tremble, le sapin baumier, le pin gris, l'épinette blanche et le peuplier baumier sont les essences majoritairement utilisées (Antaya, 2019; Gasse, 2007; Nappi *et al.* 2015). Les essences ayant une écorce très fissurée pouvant accueillir plus d'insectes semblent préférées (Brawn *et al.* 1982; Conner *et al.* 1999; Travis, 1977). Plusieurs études ont identifié le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) comme étant le meilleur indicateur d'utilisation d'un arbre par le Grand Pic (Gasse, 2007; Lemaître et Villard, 2005; Mannan *et al.* 1980; Nappi *et al.* 2015), les arbres sélectionnés pour l'alimentation étant de plus grand DHP que les arbres disponibles (Brawn *et al.* 1982; Gasse, 2007; Gunn et Hagan, 2000; Hartwig *et al.* 2006; Raphael et White, 1984). Le DHP disponible moyen change significativement selon la région, mais le minimum sélectionné semble être environ 7cm (Flemming *et al.* 1999; Gasse, 2007) pour une moyenne oscillant autour de 25cm au Canada (Bonar, 2001; Flemming *et al.* 1999; Hartwig *et al.* 2006; Lemaître et Villard, 2005; Savignac, 1996). La hauteur de l'arbre et le DHP étant positivement lié (Rosenberg *et al.* 1988), la taille des arbres sélectionnés est souvent plus grande que la taille des arbres disponibles (Bull, 1986, 1987; Hartwig *et al.*

2006; Raley et Aubry, 2006), hormis aux endroits où les Grands Pics préfèrent les substrats d'un niveau de dégradation assez avancé pour avoir la tête brisée (Flemming *et al.* 1999; Raphael et White, 1984).

À l'échelle du peuplement forestier, le principal critère de sélection pour les aires d'alimentation du Grand Pic semble être l'âge de la forêt (Bonar, 2001; Conner, 1980; Conner *et al.* 1999; Flemming *et al.* 1999; Gasse, 2007; Mannan, 1977; Mannan *et al.* 1980; Mellen, 1987), les forêts matures et âgées présentant plus de marques d'alimentation. L'âge de la forêt sélectionnée change d'une région à l'autre, variant de 70 ans à plus de 200 ans (Mannan, 1977; Mannan *et al.* 1980; Mellen, 1987; Mellen *et al.* 1992). Les autres facteurs influençant la sélection sont souvent des caractéristiques reliées aux forêts âgées, comme une plus grande surface terrière, la densité d'arbres de grand diamètre, la hauteur du couvert (Bull et Meslow, 1977; Conner *et al.* 1999; Hartwig *et al.* 2006) et la densité de gros arbres et de gros chicots (Antaya, 2019; Blake, 2018; Hartwig *et al.* 2006; Martin *et al.* 2021; Raley et Aubry, 2006). L'abondance d'arbres des essences préférées pour l'alimentation et la nidification peut également être un facteur (Antaya, 2019; Bull, 1986; Li et Martin, 1991; Loose et Anderson, 1995). Des marques d'alimentation du Grand Pic ont aussi été observées en plus petite quantité dans plusieurs types de forêts plus jeunes, même s'il ne niche pas à ces endroits (Antaya, 2019; Bonar, 2001; Chambers *et al.* 1997; Conner, 1980; Loose et Anderson, 1995; Mellen, 1987; Mellen *et al.* 1992).

#### 0.2.4 Les fourmis charpentières

La sélection des arbres d'alimentation du Grand Pic est fortement influencée par le comportement de sa proie principale, la fourmi charpentière. Les espèces de fourmis charpentières susceptibles d'être retrouvées en forêt boréale canadienne sont *Camponotus nearticus*, *C. pennsylvanicus*, *C. novaboracensis*, *C. caryae* et *C. herculeus*, cette dernière étant dominante (Francoeur, 1997; Zhao *et al.* 2013). Ces insectes dépendent de débris ligneux au sol, de souches et d'arbres vivants ou morts (Higgins et Lindgren, 2006; Nielsen, 1986) d'assez gros diamètre pour accueillir leur colonie et éviter les bris (Bull, 1986; Hansen et Akre, 1985; Hansen et Antonelli, 2005; Nappi *et al.* 2015; Renken et Wiggers, 1989; Sanders, 1970; Swift *et al.* 1984), ce qui est aussi le cas pour les larves de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques (Furniss et Carolin, 1977; Parker et Stevens, 1979, Saint-Germain et al. 2004, 2007). Au Nouveau-Brunswick, les arbres utilisés par le Grand Pic ont un minimum de 20 cm et une moyenne de 30 cm de DHP (Sanders, 1964, 1970). La sélection en matière d'essence pour ces substrats change grandement d'une région à l'autre (Buczowski, 2010; Sanders, 1964; Torgesen et Bull, 1995) et n'a pas encore été étudiée de façon détaillée en forêt boréale canadienne.

Les fourmis charpentières commencent leur excavation dans une cicatrice, un nœud ou une zone de bois dégradé (Akre et Hansen, 1990; Hansen et Akre, 1993) sur des arbres présentant un stade de dégradation peu avancé pour éviter la perte d'intégrité structurelle des tiges et les déménagements trop fréquents de la colonie (Torgersen et Bull, 1995). Plusieurs espèces commencent par créer leur nid à la base du substrat pour ensuite étendre leur colonie verticalement (Sanders, 1964, 1970) et, puisqu'elles résident longtemps au même endroit, elles occupent des arbres ayant une grande variété de stades de dégradation (Renken et Wiggers, 1989; Sanders, 1964). De plus, les fourmis charpentières forment des colonies satellites autour d'une colonie mère accueillant les activités de reproduction dans des substrats plus humides (Hansen et Akre, 1993; Vander *et al.* 1990). Les nids occupent de 2 à 5 arbres par colonie (Buczowski, 2010; Hansen et Akre, 1993; Klotz *et al.* 1998; Sanders, 1964).

Le taux d'humidité et la température jouent un rôle important dans le type de microhabitat (arbre) (Higgins et Lindgren, 2006; Nielsen, 1986; Robinson *et al.* 2008) et de macrohabitat (peuplement forestier) sélectionnés. L'abondance des fourmis charpentières aux divers endroits où elles ont été étudiées est positivement liée aux lieux chauds, secs et ensoleillés avec une bonne ouverture de couvert forestier (Boucher *et al.* 2015; Nielsen, 1986; Punntila *et al.* 1996; Sanders, 1964; Vepsalainen *et al.* 2000), les forêts âgées et denses étant trop humides (Herrera-Alvarez, 2020). L'abondance de certaines espèces dont *C. herculeanus* est aussi liée à l'abondance de débris ligneux (Boucher *et al.* 2015; Jennings *et al.* 1986; Raley et Aubry, 2006) ou d'autres substrats potentiels (Hansen et Akre, 1985; Sanders, 1964). Vu ces préférences pour les débris ligneux, les fourmis charpentières sont plus nombreuses après une perturbation comme une coupe ou un feu, pour diminuer 30 à 60 ans après la perturbation (Arnan *et al.* 2009; Boucher *et al.* 2015; Higgins et Lindgren, 2006; Jennings *et al.* 1986; Kidd et Longair, 1997; Raley et Aubry, 2006; Rolstad *et al.* 1998). *C. herculeanus* peut être trouvé en forêt plus âgée, étant plus tolérante à l'ombre (Boucher *et al.* 2015; Gibb, 2011; Punntila *et al.* 1991, 1994; Punntila *et al.* 1991).

#### 0.2.5 Aire d'étude

L'aire d'étude fait partie de la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, à l'ouest de la région de l'Abitibi-Témiscamingue, au Canada. Le territoire est délimité par Val-Paradis au nord, la frontière de l'Ontario à l'ouest, Malartic à l'est et le lac Simard au sud. La sapinière à bouleau blanc est caractérisée par de basses collines rocheuses et un sol argileux (Blouin *et al.* 2002; Harvey, 1999; MRNF, 2006; Saucier *et al.* 1998; Vincent et Hardy, 2011). Les perturbations comme les feux (Bergeron, 1991; Bergeron *et al.* 2001), les épidémies d'insectes telles la tordeuse de bourgeons de l'épinette et la livrée des forêts

(Grondin, 2003; Morin *et al.* 1993), l'exploitation forestière et l'agriculture (Bergeron *et al.* 2002; Marchais, 2017) ont fait de ce territoire une mosaïque hétérogène assez jeune de peuplements mixtes, feuillus et résineux (Bergeron *et al.* 2002; Drapeau *et al.* 2000; Grenier *et al.* 1998; Grondin et Saucier, 2003; Harper *et al.* 2002; Harvey, 1999). On y retrouve des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble en grand nombre, étant prévalents après les perturbations (notamment celles générées par les activités anthropiques; Marchais, 2017), ainsi que des peuplements de bouleau blanc, de pin gris, d'épinette noire, de sapin baumier et d'épinette blanche (Grondin et Saucier, 2003; Harvey, 1999). L'aire d'étude peut être divisée en trois grands secteurs selon l'occupation dominante des terres : le secteur agricole, le secteur aménagé par la coupe forestière et la forêt naturelle continue.

La partie agricole du territoire d'étude a été graduellement créée par le défrichement des terres dans une première vague de colonisation jusqu'en 1930. À partir des décennies 1930 et 1940, une colonisation massive de la région a vu de vastes secteurs convertis en terres agricoles où défrichement, mise en culture et une série de coupes totales et de brûlis ont été conduits pour favoriser la création et l'essor des villages. La matrice agricole qui en a résulté est actuellement constituée de peuplements résiduels isolés, de coupes dispersées sur des terres privées de même que des forêts fragmentées de seconde venue entrecoupées de forêts de début de succession générée par le délaissement de certaines cultures (Drapeau *et al.* 2000).

Le régime de coupe dans l'aire d'étude est caractérisé par des coupes totales entrecoupées de périodes de rotation de 50 à 70 ans. Les cycles de feux étant normalement plus longs dans la région (139 ans; voir Bergeron *et al.* 2004), les forêts de conifères sont de plus en plus remplacées par de jeunes forêts de feuillus intolérants à l'ombre (Bergeron, 1991; Bergeron et Harvey, 1997; Dansereau et Bergeron, 1993; Gauthier *et al.* 1996).

La forêt naturelle continue est représentée majoritairement par le secteur protégé de la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD). 65% de la superficie de la FERLD est dédiée à l'expérimentation de divers régimes de coupe, dont 10% est exploitée intensivement, alors que 35% est conservée (Leduc, 1999). Cette forêt a connu plusieurs épidémies d'insectes (Blouin *et al.* 2002) et feux majeurs dans les 240 dernières années, ce qui donne lieu à l'une des rares mosaïques forestières naturelles de peuplements ayant un vaste éventail d'âges (entre 53 et 237 ans) en sapinière à bouleau blanc. De plus, une reconstitution historique des feux de forêt au moyen de nombreux travaux de

recherche a permis de documenter avec précision la dynamique forestière de la forêt boréale mixte (Bergeron, 2000; Bergeron *et al.* 2001; Dansereau et Bergeron, 1993; Harvey, 1999; Harvey *et al.* 2002).

### 0.2.5 Objectifs

La capacité du Grand Pic à former de grandes cavités, une ressource très rare en forêt boréale pour les autres espèces cavicoles de grande taille qui ne peuvent excaver leur abris, ainsi que sa préférence pour les forêts matures et âgées, en fait une espèce retenue par le Ministère Forêts Faune et Parcs (MFFP) du Québec pour évaluer la qualité des habitats forestiers, notamment par rapport à la conservation des forêts âgées sur le territoire. L'objectif principal de la présente étude consiste à comprendre comment la disponibilité des substrats d'alimentation de ce dernier répond ou non aux changements du couvert forestier générés par des activités d'origines humaines à l'échelle du paysage. Des connaissances plus approfondies sont essentielles pour raffiner la modélisation de la qualité de son habitat et atteindre les objectifs de conservation des habitats fauniques dans le milieu forestier aménagé.

En forêt boréale, les différences entre les forêts naturelles et perturbées quant à la disponibilité et l'utilisation des ressources alimentaires des picidés, et du Grand Pic en particulier, sont mal connues. Dans un premier temps, à l'aide des cartes écoforestières numériques de la région produites par le gouvernement du Québec, une analyse quantitative des peuplements forestiers en forêt boréale mixte naturelle (n'ayant pas subi de perturbation de nature humaine), de même que de la forêt aménagée et fragmentée par l'exploitation forestière et l'agriculture est produite. Cette analyse des cartes écoforestières permettra de délimiter les grands paysages où nous déploierons, dans un deuxième temps, un dispositif d'échantillonnage qui mesurera au sein des peuplements forestiers les densités d'arbres propices à l'alimentation [basé sur le répertoire régional des données quantitatives des caractéristiques des arbres d'alimentation de Grand Pic créé grâce aux travaux longitudinaux menés en Abitibi de 2004 à 2017 (Antaya, 2019; Drapeau *et al.* 2009a; Gasse, 2007; Nappi, 2008; Nappi *et al.* 2015)] et la densité de ceux ayant été utilisés par le Grand Pic lors de nos inventaires. Nous pourrons ainsi déterminer comment le contexte du paysage influence l'utilisation par le Grand Pic de la forêt en fonction de sa qualité par rapport à son alimentation, notamment en mesurant la combinaison de facteurs explicatifs de son occurrence à l'échelle de l'arbre, du peuplement et du paysage.

Enfin, comme la distribution et la sélection de substrats de nidification de la principale proie du Grand Pic, les fourmis charpentières, ont très peu été étudiées en forêt boréale canadienne, nous disposerons

dans nos sites d'échantillonnage des pièges appâtés sur les arbres avec et sans marques d'alimentation du Grand Pic pour mesurer la présence des fourmis et ainsi voir comment cette dernière est associée au processus de sélection des sites d'alimentation par le Grand Pic.

Notons que la présente étude est réalisée en partie dans un secteur conservé de la forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet, un milieu n'ayant connu que très peu de perturbations humaines (Bergeron, 2000). La rareté des forêts naturelles encore intactes sur une aussi grande superficie (35 km<sup>2</sup>) constitue une opportunité unique pour comparer l'utilisation de la forêt naturelle par le Grand Pic aux forêts aménagées sur le reste du territoire. Ce territoire représente donc un état de référence naturelle précieux par rapport à la situation dominante observée en forêt aménagée par les activités humaines et un témoin utile pour les aménagistes dans la mise en œuvre de stratégies de conservation des conditions d'habitat propices à la conservation de la biodiversité qui est associée à cette espèce clé, sachant que les pics, et en particulier le Grand Pic, jouent un rôle clé dans la diversité fonctionnelle des réseaux d'utilisateurs de cavités en forêt boréale (Cadieux et Drapeau, 2017; Cadieux *et al.* 2023; Drapeau et Cadieux, 2016).

## **CHAPITRE I**

### **IMPACTS OF HUMAN DISTURBANCES ON THE SELECTION OF FORAGING HABITAT AND FORAGING SUBSTRATES OF PILEATED WOOPECKERS IN THE BOREAL FOREST**



## 1.1 Abstract

The Pileated Woodpecker is considered a keystone species as its cavities are essential for a wide range of secondary cavity users in the North American forest ecosystems. Human activities fragment its habitat and target the mature forests on which it depends for feeding and nesting, which can disrupt its life cycle. Very little is known about the impact of agricultural and forest harvesting activities on (1) the availability of forests suitable for feeding (2) the availability of food resources (large-diameter senescent trees and carpenter ants) and (3) the substrate selection and foraging activity of the Pileated Woodpecker. We hypothesize (1) that disturbed landscapes would offer fewer forests with trees suitable for foraging and thus be less used by the Pileated Woodpecker than unmanaged forests, (2) that the characteristics of trees selected for foraging would not change between landscapes and (3) that more carpenter ants would be found in disturbed forests. We tested these hypotheses by studying landscape-scale forest conditions in boreal landscapes using Quebec ecoforestry digital maps, systematically characterizing trees and foraging marks on transects, and placing baited traps in these sites to study the presence of carpenter ants. Our results indicate that disturbed landscapes offer few forests and trees suitable for foraging due to a truncation in the age structure of the forest matrix that increases the amount of young deciduous-dominated stands to the expense of older mixedwood and coniferous forests which offer critical substrates for feeding and nesting to the Pileated Woodpecker. In addition, Pileated Woodpeckers show little plasticity in their selection of food substrates, reflecting a selection for specific and rare feeding substrates. Instead, it adapts by concentrating its feeding and nesting activities in the unmanaged landscape. On the other hand, the fragmentation and hardwood-dominated cover of disturbed forests result in greater availability of carpenter ants because of these insects selection of dryer and warmer habitats, suggesting that this is a non-limiting resource for the Pileated Woodpecker. Ultimately, environments where forests age structure remove or decrease considerably the availability of large senescent trees degrade Pileated Woodpecker's foraging habitat quality and might jeopardize chances of supporting abundant populations. Longer rotation periods, partial harvesting under continuous forest cover, and retention of mixed and coniferous forests offering large snags should be considered.

**Key words :** Forest harvesting, agriculture, remnant forests, mature forests, dead trees, feeding cavities, food selection, plasticity, carpenter ants

Le Grand Pic est considéré comme une espèce clé de voûte puisque les cavités qu'il creuse sont essentielles pour un large éventail d'utilisateurs de cavités qui ne peuvent creuser leur gîte dans les écosystèmes forestiers d'Amérique du Nord. Les activités humaines fragmentent son habitat et ciblent les forêts matures et âgées dont le Grand Pic dépend pour se nourrir et nicher, ce qui peut perturber son cycle de vie. Très peu de connaissances existent à propos de l'impact des activités agricoles et de l'aménagement forestier sur (1) la disponibilité des forêts propices à l'alimentation, (2) la disponibilité des ressources alimentaires (arbres sénescents de grand diamètre et fourmis charpentières) et (3) la sélection des substrats associés à l'alimentation du Grand Pic. Dans cette étude, nous émettons les hypothèses suivantes : (1) les paysages perturbés offriraient moins de forêts avec des arbres propices à l'alimentation et seraient donc moins utilisées par le Grand Pic que les forêts non aménagées, (2) les caractéristiques des arbres sélectionnés pour l'alimentation ne changeraient pas d'un paysage à l'autre et (3) plus de fourmis charpentières seraient observées dans les forêts perturbées. Nous avons testé ces hypothèses en étudiant l'état des forêts boréales à l'échelle du paysage à l'aide des cartes écoforestières digitales du Québec, en caractérisant systématiquement les arbres et les marques d'alimentation sur des transects et en plaçant des pièges appâtés pour étudier la présence de fourmis charpentières. Nos résultats indiquent que les paysages perturbés offrent peu de forêts et d'arbres propices à l'alimentation en raison d'un rajeunissement de la matrice forestière, ce qui augmente la quantité de jeunes peuplements dominés par les feuillus au profit de forêts mixtes et coniférienne plus âgées offrant des substrats essentiels à l'alimentation et à la nidification du Grand Pic. En outre, le Grand Pic fait preuve de peu de plasticité dans sa sélection de substrats alimentaires, ce qui témoigne d'une forte préférence pour des substrats spécifiques et rares. Il s'adapte en concentrant ses activités d'alimentation et de nidification dans les paysages non aménagés. D'autre part, la fragmentation et l'abondance de peuplements feuillus dans les forêts perturbées engendrent une plus grande présence de fourmis charpentières en raison de leur préférence pour les habitats secs et chauds, ce qui suggère qu'il ne s'agit pas d'une ressource limitante pour le Grand Pic. En conclusion, les environnements où la structure d'âge des forêts supprime ou diminue considérablement la disponibilité de grands arbres sénescents et morts dégradent la qualité de l'habitat d'alimentation du Grand Pic et peuvent réduire les chances d'abriter des populations abondantes. Le maintien à l'échelle régionale de cette espèce incite à envisager des périodes de rotation plus longues, des coupes partielles sous couvert forestier continu et la conservation de forêts mixtes et conifériennes offrant de gros chicots.

**Mots clés : Aménagement forestier, agriculture, forêts résiduelles, forêts matures, arbres sénescents et morts, cavités d'alimentation, sélection de la nourriture, plasticité, fourmis charpentières.**

## 1.2 Introduction

To maintain biodiversity and ecosystem services in disturbed landscapes, knowledge of how plants and animals respond to disturbances is necessary. In boreal forests, forest management has become the leading cause of disturbance over the past 60 years (Angelstam, 1996; Boucher *et al.* 2017; Drapeau *et al.* 2009a; Enoksson *et al.* 1995). Intensive clear cutting coupled with short rotation periods results in a reduction of mature and old forest cover (Bergeron *et al.* 1999, 2002, 2007; Burton *et al.* 2003; Drapeau *et al.* 2009a, 2016; Lindenmayer and Franklin, 2002; Seymour and Hunter, 1999). In addition, in sparsely populated northern regions, agriculture further contributes to fragmenting old forest cover, even if land conversion in regions such as the Canadian boreal forest is marginal. The main concern with these practices is that they could alter the availability of old forests, senescent trees, and dead wood, which are all essential for the nesting and foraging activities of many species (Cline and Phillips, 1983; Gauthier, 2009; Gibbons *et al.* 2008; Ozolins *et al.* 2001).

Indicator or keystone species represent interesting tools to effectively assess the impacts of landscape modifications on a wider range of species that share similar habitats. Because of its sensitivity to habitat loss and fragmentation (Bull and Jackson, 2011; McClelland and McClelland, 1999; Robbins *et al.* 1989; Rosenberg and Raphael, 1986; Whitcomb *et al.* 1981) and its key role as large cavity producer (Aitken *et al.* 2002; Bonar, 2001; Cadieux 2017), the Pileated Woodpecker is often studied in this regard (Cadieux, 2017). While its breeding ecology is a common research topic (Bonar, 1995; Bull and Meslow, 1977; Bush, 1999; Kirk and Naylor, 1996; Millar, 1994), much less attention has been paid to its foraging ecology (Bonar, 2001; Gunn and Hagan, 2000; Tomasevic and Marzluff, 2018). Baseline knowledge on its foraging resources and behavior is nevertheless important because of their impact on Pileated Woodpecker's distribution, habitat selection (Bonar, 2001; Gunn and Hagan, 2000; Loose and Anderson, 1995; Millar, 1992; Raphael and White, 1984; Renken and Wiggers, 1989) and density (Bonar, 2001; Bull and Holthausen, 1993; Hartwig *et al.* 2006; Jackman, 1975; Renken and Wiggers, 1989).

Pileated Woodpeckers primarily eat carpenter ants (Beckwith and Bull, 1985; Bent, 1939; Bull, 1986; Conner and Crawford, 1974; Dater, 1953; Hoyt, 1957; Raley and Aubry, 2006) in large trees and snags (Bonar, 2001; Conner, 1981; Flemming *et al.* 1999; Gasse, 2007; Gunn and Hagan, 2000; Hartwig *et al.* 2006; Nappi *et al.* 2015; Savignac, 1996). At the tree scale, tree species, diameter and degradation stage are the key drivers of the selected substrates which vary depending on the region where studies are conducted (Bull, 1987; Conner *et al.* 1999; Erskine, 2008; Farris *et al.* 2002; Flemming *et al.* 1999;

Gasse, 2007; Hartwig *et al.* 2006; Kilham, 1976; Nappi *et al.* 2015; Raley and Aubry, 2006). At the stand scale, the main selection criteria for foraging sites is the density of large stems (Bonar, 2001; Conner, 1980; Conner *et al.* 1999; Flemming *et al.* 1999; Gasse, 2007; Mannan, 1977; Mannan *et al.* 1980; Mellen, 1987). At the landscape scale, whereas Pileated Woodpecker's large home range (Brown, 1985; Bull and Holthausen, 1993; Chambers *et al.* 1997; Kilham, 1976; Mellen *et al.* 1992; Tomasevic and Marzluff, 2018) can encompass many forest cover types (Mellen *et al.* 1992; Rolstad *et al.* 1998; Savignac, 1996), they are nevertheless considered mature and old forest specialists due to their selection of large diameter trees, both for nesting and foraging (Cadieux *et al.* 2023; Imbeau, 2001; Nappi *et al.* 2015). Hence, the main foraging selection criteria at this scale should refer to the amount of mature and old forests within their home range.

In this study, we analyze how (1) stand age structure and composition of forest landscapes, (2) availability within forest stands of large living trees, large snags, and carpenter ants and (3) tree-level attributes (species, diameter, and degradation stage) affect substrate availability and foraging by Pileated Woodpeckers between three landscapes: agricultural, timber harvested managed and natural unmanaged. We hypothesize that disturbed landscapes offer a lower availability of suitable foraging habitats (mature and old forest stands) and substrates (large trees and snags) for Pileated Woodpecker than the natural unmanaged landscape, even though disturbed landscapes with more fragmentation offer higher exposure to sunlight and may harbor more carpenter ants (Boucher *et al.* 2015; Nielsen, 1986; Punttila *et al.* 1996; Sanders, 1964; Vepsalainen *et al.* 2000). We predict a more important foraging activity by Pileated Woodpeckers (higher occurrence and abundance of foraging marks) in the unmanaged landscape as opposed to the disturbed ones because of the increased availability of potential foraging substrates in this continuous forested landscape (Antaya, 2019; Bonar, 2001; Bull *et al.* 2007; Covert-Bratland *et al.* 2006; Ripper *et al.* 2007) whereas foraging tree selection (tree characteristics) by woodpeckers should not differ between landscapes due to Pileated Woodpecker foraging specialization on woodborer invertebrates living in decaying large trees (Flemming *et al.* 1999; Gunn and Hagan, 2000; Nappi *et al.* 2015; Newell *et al.* 2009).

## 1.3 Materials and Methods

### 1.3.1 Study area

Field work was conducted mostly in the regional municipalities of Abitibi, Rouyn Noranda, and Abitibi Ouest (47°42' - 49°7'N, 78°19' - 79°32'W) from May to July (2004, 2005, 2017, 2020, and 2021) (Figure 1.1). The annual average temperature is 0.6°C and the precipitation is 823 mm. The majority falls during the growing season, with snow accounting for 22% (Archambault and Bergeron, 1992). The study area is located in the balsam fir white birch bioclimatic region of the southern boreal forest (Saucier *et al.* 1998). Stands are dominated by *Populus tremuloides*, *Betula papyrifera*, *Picea glauca*, and *Abies balsamea* (Dansereau and Bergeron, 1993; Grondin and Saucier, 2003; Harvey, 1999; Marchais, 2017).

The area was divided into three distinct landscape types using ArcGIS pro 2.9 and the ecoforestry maps of Quebec. Forests in the agricultural landscapes were converted into agricultural lands from 1930 to the 1940 period by clear-cutting and slash-and-burn farming. Regeneration of residual stands and short rotation cycles of logging on private lots created fragmented second-growth forests interspersed with early successional habitats caused by the abandonment of some cultures (Drapeau *et al.* 2000; Marchais, 2017). This landscape was delimited by aggregating 2km polygons identified as cultivated land by the ecoforestry maps.

Official maps of protected areas provided by the “Ministère de l’Environnement et de la Lutte contre les Changements Climatiques” (MELCC) and of the preserved section of Lake Duparquet Research and Teaching Forest (LDRTF) were used to define the unmanaged landscape. Using the latest digital ecoforestry data, we made sure that these forests have not been significantly logged or disturbed by human activities in the last 50 years. The LDRTF was shaped by fires (Bergeron, 2000; Bergeron *et al.* 2001; Dansereau and Bergeron, 1993; Harvey, 1999; Harvey *et al.* 2002) and insect outbreaks (Blouin *et al.* 2002) in the last 240 years, resulting in a forest diverse in both age and composition that has remained mostly unaltered by humans.

Following the removal of urban areas (current population density of at least 400 people per km<sup>2</sup> according to the Population Center 2016 by DMTI Spatial) and bodies of water (ministère de l’Énergie et des Ressources Naturelles (MERN)), the remainder of the study area was classified as the timber harvested managed landscape due to the region’s forestry vocation. In this zone, clear cuts and short

rotation periods (50-70 years) gradually led to the replacement of coniferous with deciduous stands (Bergeron, 1991; Bergeron and Harvey, 1997; Dansereau and Bergeron, 1993; Gauthier *et al.* 1996).

### 1.3.2 Vegetation survey

To conduct our vegetation surveys, we randomly selected sites dominated by forest stands older than 50 years and more than 500 meters apart in order for the data to be independent and diverse (Bibby *et al.* 1992). The selection of mature forests was made to ensure substantial stem densities, observations of feeding cavities, and to increase statistical power. 68 sites were located in the agricultural, 61 in the timber harvested managed, and 31 in the unmanaged landscape. The smaller size of the latter and time constraints limited the number of unmanaged stands we were able to visit.

The data used for the analysis integrates vegetation surveys conducted in previous years as part of two different projects using similar sampling methods (Antaya, 2019; Gasse, 2007). We considered for our analysis only the surveyed sites that had a complete data set and that were located in forest stands older than 50 years. From Gasse (2007) study, we considered 21, 39, and 7 (500 m long x 2 m wide) line transects in the agricultural, timber managed and unmanaged landscapes, respectively. All 37 sites of Antaya (2019) study in the agricultural landscape were included. Each site consisted of four 2,5 m long x 2,5 m wide parallel line transects separated by 50 m, which were considered as a single 1000 m transect for our analysis. Our own study covered 10, 22, and 24 line transects of 250 or 500 m long and 2 m wide located in the agricultural, timber harvested managed and unharvested landscapes, respectively.

Since feeding cavities are rare on smaller substrates (Bonar, 2001; Flemming *et al.* 1999; Gasse, 2007; Hartwig *et al.* 2006; Lemaître and Villard, 2005; Savignac, 1996), all trees taller than 1,4m and having a diameter at breast height (DBH) larger than 10 cm were georeferenced and characterized for their species, height, DBH, bark coverage (Annexe A) and degradation class. Presence, number, height, size, and age class of Pileated Woodpeckers' feeding cavities were also noted. To distinguish their cavities from other woodpeckers', only the ones deeper and having a diameter larger than 5cm were considered (Bull *et al.* 1990; Lemaître and Villard, 2005). Cavities were considered "recent" if yellow wood chips were observed and "old" if the hole was of darker color (Gasse, 2007; Nappi *et al.* 2015). Tree degradation was assessed with eight classes for standing trees and five classes for down wood adapted by and Cadieux (2011) and Ouellet-Lapointe (2010) from Imbeau and Desrochers (2002) and Maser *et*

*al.* (1979) (Appendix B). Down wood was surveyed by Gasse (2007) and our own study if more than 50% of the stump was in the transect.

### 1.3.3 *Carpenter ant survey*

Within 30 (10 by landscape type) of the same stands selected for vegetation surveys, we randomly placed 12 trap trees separated by at least 15m to avoid resampling the ants of the same nest (Buczowski, 2010; Lafleur, 2004; Sanders, 1964). To ensure we had a variety of tree degradation stages in each stand, three healthy trees, three degraded trees, three snags, and three trees with Pileated Woodpecker feeding marks were selected. In order to characterize the local environment possibly used by the colonies, vegetation around 30 trap trees (10 per landscape, 5 with Pileated Woodpecker's feeding marks and 5 without) was characterized in 400 m<sup>2</sup> circular plots using the same criteria described in the previous section.

Carpenter ants were sampled in June and July when they are most active (Gard and Pricer, 1908; Hansen and Akre, 1993; Holldobler and Maschwitz, 1965; Puntitila *et al.* 1991). Since a major part of their foraging activities takes place in trees (Buczowski, 2010; Hansen, 1996), three 50ml test tubes filled with a sugar solution (1:4) (Greenslade and Greenslade<sup>o</sup>, 1971; Véle *et al.* 2009) were attached to each trap tree at zero, three and six feet above ground level. Traps were replaced after three days and removed after six (Greenslade and Greenslade<sup>o</sup>, 1971; Hahn and Wheeler, 2002; Schmidt and Solar, 2010; Véle, 2009). Samples were filtered and preserved in 70% ethanol. Using Ellison's (2012) guide, Carpenter ants were identified at the species level and other ants at the genus level.

### 1.3.4 *Statistical analysis*

First, we quantified the state of forest stands in the three landscapes. Using R 3.6.3, digital ecoforestry maps of Quebec, and the three zones previously delimited with ArcGIS pro 2.9, we compared the proportion of forest area occupied by dominant species, age classes, and height classes across the three landscapes.

Following Cadieux (2017) criteria for identifying the foraging and breeding habitat of Pileated Woodpeckers in Quebec's boreal forest, stands older than 70 years and higher than 12m were considered suitable for Pileated Woodpecker foraging. The ecoforestry maps were converted into a raster grid of 1 ha cells, each containing information about the suitability of the patch for feeding. Within

a 225 ha moving window representing the estimated minimum size of a Pileated Woodpecker's home range in our study area (Brown, 1985; Bull and Holthausen, 1993; Chambers *et al.* 1997; Kilham, 1976; Mellen *et al.* 1992; Savignac, 1996; Tomasevic and Marzluff, 2018), the sum of suitable forested areas was calculated across the study area with the Block Statistics ArcGIS pro 2.9 geoprocessing tool. Using the same software, we mapped the results with a neighborhood analysis using the Focal Statistics tool to achieve a smoother appearance. We considered border effects by removing 1 000m of the map edges from the analysis. The areas calculated in each window were compared between landscapes fitting a one-way ANOVA (Bates *et al.* 2015). A post-hoc Tukey comparison was used to determine differences between landscapes (Sokal and Rohlf, 1981).

According to a preliminary analysis of our data and previous work conducted in our study region (Gasse, 2007; Nappi *et al.* 2015), large snags (>20cm DBH, appearance class 5, 6 or 7) are highly used by Pileated Woodpeckers for foraging. Hence, the number of these trees in sampled stands was compared between landscapes with a negative binomial generalized linear model adjusted for transect size with an offset factor. A negative binomial distribution was used because of light overdispersion that prevented us from employing a Poisson distribution. A post-hoc Tukey comparison was used (Sokal and Rohlf, 1981).

Pileated Woodpecker's foraging activity was analyzed by testing the effect of landscape type on feeding marks density. To control for the varying availability of trees suitable for feeding between the different landscapes (see McGarigal and McComb, 1995), the number of snags larger than 20cm in DBH (covariable) and landscape types were fitted in an ANCOVA with a negative binomial distribution adjusted for transect size with an offset factor. To conduct this test, we used a subset of the total dataset including only Gasse's (2007) and our own project's data since the number of foraging cavities per tree had not been compiled by Antaya (2019). In order to further explore the relationship between landscape type and the intensity of Pileated Woodpecker forest use, we estimated nest density by 100 ha using data from active nesting cavity searches conducted in the agricultural, timber harvested managed, and unmanaged landscapes in our study area (Antaya, 2019; Bédard, 2013; Bilodeau-Colbert, 2023; Cadieux, 2011, 2017; Ouellet-Lapointe, 2010; Ouellet-Lapointe *et al.* 2012; Plouffe-Leboeuf, 2016). Characterized nesting cavities were excavated and used by Pileated Woodpeckers for nesting within the same year or prior to nest searches in stands deemed minimally suitable for nesting according to the habitat quality model (Cadieux, 2017).



To identify tree characteristics influencing foraging tree selection by Pileated Woodpeckers and to determine if these characteristics changed between the different landscape types, we conducted a mixed-effect logistic regression using the lme4 package (Cooper and Millspaugh, 1999; G uthlin *et al.* 2011; Kneib *et al.* 2011). The random variable was the sampling transect to account for variability between forest stands. Testing for differences in selection patterns between landscapes was done by including interactions between landscape type and tree scale variables in the model. The interaction with the tree species variable couldn't be included because forest composition in terms of species is very different between landscape types and would cause the model to be incomplete. A post-hoc Tukey comparison was used to determine significant differences between degradation stages, tree species classes, and landscape types (Sokal and Rohlf, 1981). We restricted our analyses to standing trees since these comprised most substrates used and because it permitted us to use the data collected in every survey. To increase the statistical power of the analyses and since a preliminary analysis confirmed that old foraging marks tree characteristics were the same as those of recent marks, trees presenting foraging marks of all ages were considered in the model. Most tree-scale variables were divided into classes to avoid large imbalances in the data. To do so, we fitted simple univariate analysis with ungrouped variables and gathered categories based on similar regression parameters and biological relevance (Tables 1.4 and 1.5).

To determine which stand characteristics and landscape types influence carpenter ant presence, a mixed effects logistic regression model using the lme4 package was used (Cooper and Millspaugh, 1999; G uthlin *et al.* 2011; Kneib *et al.* 2011). The random variable was the sampling plot. All variables were first fitted in a correlation matrix and the ones with a correlation smaller than 0.10 with the response variable were not included in the model. Using the subset of data for which this information was collected, we conducted the same test with only the circular plot variables. A post-hoc Tukey comparison was used to compare differences between landscape types (Sokal and Rohlf, 1981). Because of the attractive nature of the bait, local ant abundance and preference for certain tree characteristics couldn't be studied.

To ensure that forests' aging and feeding marks accumulating through time did not bias the results of statistical tests comparing data collected in different time periods, we first ran each test adding the survey year as a random factor. Since it never explained a significant part of the variance, we removed this variable to lighten the models.

## 1.4 Results

### 1.4.1 *Forest stand conditions between landscapes*

Within forest stands, the agricultural landscape presents a larger proportion of stands dominated by aspens and deciduous tree covers, whereas the timber-harvested and unmanaged natural landscapes are very similar in tree species composition, with higher proportions of mixed and conifer-dominated stands. The unmanaged natural landscape harbors the highest proportion of conifer-dominated forests and the lowest proportion of aspen-dominated stands (Figure 1.2).

This higher proportion of mixedwood stands translates into a higher proportion of older stands in the unmanaged natural forest landscape than in both harvested and agricultural landscapes (Figure 1.3). The latter offers slightly taller forests (Figure 1.4) due to the higher number of aspen-dominated stands, which are fast-growing species that quickly reach more than 22m in height (Bergeron, 2000).

### 1.4.2 *Suitable foraging habitat*

The agricultural landscape offers the lowest proportion of forested area (61%), followed by the timber-managed (75.5%) and natural unmanaged (87%) landscapes. However, in the agricultural landscape, only 11% of this forest cover can be considered suitable foraging habitat for Pileated Woodpeckers whereas the amount of suitable forest habitat increases to respectively 28% and 39% in timber-managed and natural unmanaged landscapes (Table 1.1).

When using a moving window of 225 ha throughout the entire study area, the agricultural area offers on average 11 suitable hectares per Pileated Woodpecker's theoretical home range, compared with respectively 41 and 63 hectares in the timber harvested managed and unmanaged natural landscape, respectively (Figures 1.5, 1.6). The one-way ANOVA and the post-hoc Tukey comparison ( $F= 26.8$  on 2;  $d.f.= 459$ ;  $P= 6.093 < 0.001$  (Harvested managed – Agricultural),  $< 0.001$  (Unmanaged – Agricultural),  $0.0036$  (Unmanaged – Harvested managed)) confirms that the three landscapes provide significantly different availability of suitable foraging habitat for Pileated Woodpeckers. In addition, Figure 1.5 shows that areas characterized by a high concentration of suitable forests are often connected between the unmanaged and harvested managed landscapes.

#### 1.4.3 Foraging trees availability

Snags larger than 20cm in DBH, which correspond to the foraging substrates the most used by Pileated Woodpecker in our study area (Nappi *et al.* 2015) were significantly more available in the unmanaged landscape than in the agricultural landscape ( $P= 0.0231$ ), whereas the timber managed was intermediate ( $P= 0.2221$  (Harvested managed – Agricultural),  $P= 0.4186$  (Unmanaged – Harvested managed)). The same trend was observed for snags larger than 25 cm, but there was no difference between the landscapes for the ones larger than 30cm (Figure 1.7).

#### 1.4.4 Pileated Woodpecker's activity level in stands

We observed a total of 519 trees that were used for feeding by Pileated Woodpeckers, which represent 4% of all sampled trees. The natural unmanaged landscape was the most heavily used with 5% (94) of trees used for feeding, followed by the timber harvested managed (4%, 163) and the agricultural landscape (3%, 262). In the natural unmanaged landscape, 31% of surveyed feeding trees were used recently (at least one recent feeding mark), followed by the timber harvested managed (26%) and the agricultural landscape (13%) (Table 1.2).

The density of foraging marks was higher in the natural unmanaged forest than in the other two landscapes ( $P= 0.90484$  (Harvested managed – Agricultural),  $P= 0.00321$  (Unmanaged – Agricultural),  $P= 0.00156$  (Unmanaged – Harvested managed)) when correcting for uneven large snag density among sites (Figure 1.8). Reproductive activity was also higher in the natural unmanaged forest than in the harvested managed and the agricultural landscape, where respectively 33.06, 23.28, and 10.81 nesting cavities/100ha (Table 1.3) were found during nest searches.

#### 1.4.5 Foraging tree selection

The tree variable affecting the most the probability that a stem would be selected for foraging by a Pileated Woodpecker was the degradation stage. Snags were selected the most, followed by senescent and recently dead trees. The selection probability for healthy trees was very low. DBH was also a very important variable influencing selection, with larger trees being more likely to be used. To a lesser degree, tree species significantly affected selection as well. Larches and birches were very rarely used, while white spruces, trembling aspens and balsam poplars, as well as pines, firs and cedars, were all having higher selection probabilities. Pines, firs and cedars had also more chances of being used than black spruces. Since they were uncommon and almost only observed in the agricultural landscape,

willows were grouped in the category “other tree species” along with other uncommon species such as maples, ashes and pennsylvanian chery trees for the model to be balanced. However, small and degraded willows seem to be relatively highly used by Pileated Woodpeckers, making the “other tree species” category more heavily selected than larches, birches and black spruces. Selected DBH varied significantly depending on landscape type, with a larger proportion of smaller trees being used in the agricultural landscape than in the harvested managed and unmanaged landscapes. However, DBH was still positively correlated to selection probability (Figure 1.9, Table 1.6). Selected degradation stages did not significantly vary between landscapes and Figure 1.9 suggest that tree species did not vary either while we couldn't test it statistically (see Annexe C).

#### *1.4.6 Carpenter ants occurrence patterns in landscapes*

The carpenter ants collected in our traps were mainly *C. novaboracensis*. Some *C. herculeanus* and *C. nearticus* were also identified (Table 1.7). Feeding marks were more common on trees where *C. nearticus* were caught (55% of trees had feeding marks), followed by trees with *C. herculeanus* (42%) and *C. novaeboracensis* (20%). Because of the attractive nature of the bait that prevented us to conclude that the ant colony was in the trap tree, we couldn't statistically analyze Pileated Woodpecker preferences for specific species. Also, we did not have enough data to determine if ant species composition varied significantly between landscapes, but the trend observed suggests a higher proportion of *C. herculeanus* in the unmanaged landscape.

Carpenter ants were significantly more often observed in the disturbed landscapes than in the unmanaged forest landscape ( $P= 0.88068$  (Harvested managed – Agricultural),  $P= 0.001$  (Unmanaged – Agricultural),  $P= 0.00874$  (Unmanaged – Harvested managed)), even when we controlled for the proportion of coniferous trees ( $P =0.03095$ ), the stand-scale variable that was most influential in carpenter ants presence/absence patterns (Figure 1.10). The latter is negatively associated with the detection of carpenter ants in our samples, meaning that stands dominated by coniferous trees were less likely to harbor carpenter ants than stands characterized by a deciduous forest cover. Analyses conducted with the variables measured in the circular plots didn't detect any significant trend (Table 1.8).

## 1.5 Discussion

### 1.5.1 Availability of suitable stands and substrates

Our results indicate that both the agricultural and the timber-managed landscapes offer lower foraging habitat suitability for the Pileated Woodpecker. The younger age structure of the forest mosaic in these landscapes than that of the unmanaged natural landscape and the resulting reduction of mature and old forest stands makes it less likely for Pileated Woodpeckers to find suitable foraging habitat and foraging trees within their home range.

Agriculture and forest management also induced changes in tree species composition. As previously observed in timber harvested (Bergeron and Harvey, 1997; Drapeau *et al.* 2000; Gauthier *et al.* 1996) and agricultural (Drapeau *et al.* 2000) boreal mixedwood forest landscapes, we noted an increase in deciduous dominated stands to the expense of reduced proportion of mixedwood and conifer dominated stands. Although the agricultural landscape in particular offers an important proportion of aspen-dominated stands, which are essential for Pileated Woodpecker's nesting tree requirements (Bonar, 2001; Cadieux, 2017; Cadieux *et al.* 2023; Cooke et Hannon, 2012; Li et Martin, 1991; Martin *et al.* 2004; Ouellet-Lapointe *et al.* 2012), forest stands in this landscape are too young to offer interesting nesting substrates with most of them being younger than 60 years old. In boreal mixedwood forests, stands selected for nesting are older than 80 years (Cadieux, 2017; Cadieux *et al.* 2023) an age when trees start decaying (Bergeron *et al.* 1998).

This tree species composition change reflects the truncation of the age structure of the forest mosaic given that mixed and conifer-dominated stands evolve later in the forest succession whereas forest management in both landscapes is characterized by harvesting rotations that are shorter than natural fires cycles (Drapeau *et al.* 2010; Galipeau *et al.* 1997), preventing forest succession to reach mature and old mixed and coniferous stands (Bergeron, 1991; Bergeron and Harvey, 1997; Dansereau and Bergeron, 1993; Gauthier *et al.* 1996). Old mixedwood forests are associated with Pileated Woodpecker foraging and reproductive activity (Cadieux, 2017; Cadieux *et al.* 2023). Loss of old mixedwood forest cover types that can provide an important variety of large conifer and deciduous trees and a wide range of decay stages which represents selected feeding substrates (Nappi *et al.* 2015) as well as keystone nesting trees (trembling aspen), can thus reduce Pileated Woodpecker habitat suitability even though this species can tolerate forest fragmentation in certain conditions (Antaya, 2019; Bonar, 2001; Tomasevic and Marzluff, 2018). Hence, maintenance in forest mosaics stands that include the entire gradient of

successional stages, such as in our unmanaged landscape, is likely to offer much higher proportions of suitable habitat for Pileated woodpeckers.

According to our analysis, large snag density in forest stands was indeed lower in the disturbed landscape than in the natural unmanaged forests. Variability was very important in the unmanaged landscape. The natural forests of Lake Duparquet Research and Teaching Forest, where most of our sites representing the unmanaged landscape were located, present a wide gradient of stand types and ages. Furthermore, old forests are exceptionally heterogeneous ecosystems in terms of deadwood characteristics and structure. Successional stages, tree species composition, and productivity can vary greatly between old forests of comparable age (Martin *et al.* 2021), highlighting again the importance of the retention of old forest stands to benefit a considerable range of animal species.

Trends regarding the availability of suitable forests and snags are less pronounced in the timber-harvested managed landscape as its forest age structure is closer to the unmanaged landscape with a higher proportion of mature and old forest, including mixedwood and coniferous remnant, than the agricultural landscape. Although even-aged management with clear cuts is the main timber harvesting practice developed in this landscape, the harvested matrix is composed of cutover forest in different regeneration stages that provide more habitat heterogeneity to Pileated Woodpeckers.

#### *1.5.2 Pileated Woodpecker's foraging activity*

As previously observed in the literature, Pileated Woodpeckers express consistent preferences for their feeding substrate (Flemming *et al.* 1999; Gunn and Hagan, 2000; Newell *et al.* 2009) in terms of degradation stage, DBH, and tree species used. Our results confirmed that Pileated Woodpeckers strongly select larger snags and that both deciduous and coniferous tree species (Fleming, 1999; Gasse, 2007; Nappi, 2015) are used even in landscapes dominated by a deciduous forest cover such as our agricultural landscape. This selection can be linked to wood-boring insects' preferences. Carpenter ants colonies have mainly been observed in large snags (Bull, 1987; Bull et Jackson, 2011; Hoyt, 1957; Nappi *et al.* 2015; Raley et Aubry, 2006; Sanders, 1964) and Sanders (1964) has reported that they generally prefer softwood to build their colonies. Larger (Gardiner *et al.* 1957; Rose, 1957; Saint-Germain *et al.* 2004, 2007) and more degraded trees (Dennis *et al.* 2017; Saint-Germain *et al.* 2004, 2007) tend to contain a greater biomass of saproxylic and xylophagous insects. Degradation stages preferred by these insects vary between tree species (Drapeau *et al.* 2009b; Saint-Germain *et al.* 2007) because of

varying decay processes (Saint-Germain *et al.* 2007; Vanderwel *et al.* 2006; Yatskov *et al.* 2003), but in our study Pileated Woodpeckers mainly selected advanced degraded trees regardless of the tree species. This suggests that bark and wood softness are critical to Pileated Woodpecker excavating capacities, whereas saproxylic insects may not be a limiting resource among large snags.

The only difference we observed regarding foraging substrate selection between landscapes was that they seem to be able to adapt to a lower availability of large snag by selecting more often smaller trees in the agricultural landscape, especially willows. Willow stands are common in Abitibi's early successional habitats caused by the abandonment of farmlands and Pileated Woodpecker use to some extent this substrate that is highly available in farm woodlots whereas large snags are less common. However, the underuse of the agricultural landscape and the overall consistency of substrate selection between landscapes that are widely different in their composition reflects Pileated Woodpecker's low plasticity and strong selection for specifically large and less common feeding substrates. In fact, environments where forests age structure removes or decreases considerably the amount of mature to old forest stages and thus the availability of large senescent trees degrades Pileated Woodpecker habitat quality and may jeopardize chances of supporting abundant populations.

In the disturbed landscapes of our study area (the agricultural landscape in particular), scarcity of large foraging substrates coincides with lower Pileated Woodpeckers' foraging activity. Our results allow us to conclude that Pileated Woodpeckers consistently feed more often in natural forests. Indeed, a higher proportion of recent foraging activity in the unmanaged landscape shows that higher feeding mark density in these forests is not only because stands are on average older, which allows for the accumulation of foraging cavities with time. This trend corroborates long-term surveys on Pileated Woodpecker reproductive activity in our study area, where respectively 10.81, 23.28, and 33.06 nesting cavities/100ha were found during nest searches in the agricultural, timber harvested managed, and unmanaged landscapes in the last decade. To summarize, lower foraging and nesting activity in disturbed landscapes confirms that the natural unmanaged landscape harbors a higher abundance of Pileated Woodpeckers than the timber harvested and agricultural landscapes.

While foraging substrate abundance is correlated with Pileated Woodpeckers' abundance, lower availability of forested habitats at the landscape scale and related vulnerability to predation might also be important factors influencing habitat selection (Antaya, 2019; Cadieux, 2017), especially since the

unmanaged landscape is more heavily used even when controlling for the availability of suitable feeding substrates. As Pileated Woodpeckers spend time and energy foraging (Bonar, 2001; Gunn and Hagan, 2000; Tomasevic and Marzluff, 2018), a high density of mature forest offering more suitable foraging structures maximizes their energetic return. In addition, finding feeding sites in disturbed landscapes requires perhaps longer, more frequent trips which necessitate crossing environments with higher predation risk because of the lack of forest cover, particularly in the agricultural landscape (Bonar, 2001). Indeed, studies focused on a variety of bird species have found that loss of connectivity caused by forests fragmentation often increases mortality risk (Desrochers and Hannon, 1997; Melles *et al.* 2012; Norris and Stutchbury, 2001; Taylor *et al.* 1993, Vaillancourt *et al.* 2009; Vergara *et al.* 2015).

While being relatively less abundant, signs of Pileated Woodpeckers' presence in disturbed landscapes were nevertheless observed, suggesting that this species can use low-quality habitats to a certain degree. According to previous studies, they can adapt to a loss of mature forest cover by occupying larger home ranges (Bonar, 2001; Bull and Holthausen, 1993; Mellen *et al.* 1992; Renken and Wiggers, 1989; Tomasevic and Marzluff, 2018). However, it has been found that they require at least 100 hectares of mature forest in their home range (Morrison and Chapman, 2005; Thomas *et al.* 1979). This minimal area requirement of mature forested areas is, however, context-dependent and while we did not measure Pileated woodpeckers' home range in our study area, we nevertheless determined suitable habitat for Pileated Woodpecker based on long-term data on habitat occupancy by this species in our study region (Cadieux, 2017).

### 1.5.3 Carpenter ants occurrence

The few observations of carpenter ants in conifer-dominated stands as well as in the unmanaged forests that tend to be older on average is in line with studies that found ground temperature is a limiting factor for the majority of ant species (Brian and Brian, 2009; Punttila *et al.* 1994) and that nordic species prefer open, hot and dry habitats (Vepsäläinen *et al.* 2000). In boreal forests, light levels and temperature in the understory are lower in coniferous stands than below broadleaf canopies (Messier *et al.* 1998; Ross *et al.* 1986). Fragmentation in the disturbed area also offers more forest edges where light level and temperature are higher. Although ant distribution patterns in forest stands embedded in different landscape types have not been extensively documented, previous work has also noted higher carpenter ant presence in deciduous forests (Mazur, 2013), clear cuts (Jennings *et al.* 1986), near clearings (Sanders, 1964; Raley and Aubry, 2006) and alongside forest edges in general (Punttila *et al.* 1994). However, the



low number of observations, despite the labor-intensive sampling effort (120 traps by landscape type) made in every landscape, suggests that the differences might not be striking at the ecosystem scale.

The higher use of the natural unmanaged landscape, in which we observed the lowest carpenter ant presence, by Pileated Woodpeckers suggests that ants may not be a limiting resource or that a larger portion of their diet consists of other saproxylic insects. The exact diet composition has not been studied in our study area. Studies in other parts of the world found that carpenter ants make up a greater proportion of Pileated Woodpeckers' diet in the winter when seed, fruits, and other insects are harder to find, especially when snow cover is important (Bull *et al.* 1992; Hoyt, 1957; Raley and Aubry, 2006). They may be constrained to feed in disturbed landscapes mainly in the winter when resources in the unmanaged forests are scarce and when they are not attached to a nesting site. Since our methods weren't intended to measure ant's biomass, it is also possible that the more abundant and generally larger snags found in the unmanaged landscape bear fewer but larger carpenter ants colonies that were harder to detect with our sampling methods.

#### *1.5.4 Conservation and management implications*

Studying foraging marks is a good proxy to draw ecological inferences about the presence and abundance of an animal species. While feeding and nesting activities in largely disturbed landscapes and their ability to adjust their home ranges sizes to adapt to loss in forest cover (Bonar, 2001; Bull and Holthausen, 1993; Mellen *et al.* 1992; Renken and Wiggers, 1989; Tomasevic and Marzluff, 2018) demonstrate that they can cope with human-induced disturbances, our results on Pileated Woodpecker foraging activities reveal that the amount of mature and old forests as well as the availability of large degraded trees as foraging substrates are drivers of their occupancy in forest stands, which is confirmed by higher densities of foraging marks and nesting activity.

Our study clearly shows that forests disturbed by timber management and agricultural practices are degraded in terms of suitable foraging stands and foraging substrates for Pileated Woodpeckers due to truncation of the age structure of the forest mosaic. This trend was less important in the timber-harvested managed landscape than what we observed in agricultural areas, but the even-aged management system with short-rotation clear-cuts might worsen the situation in the near future as the age structure of the remnant forest cover continues to shift to younger seral stages. In that sense, the

current state of the agricultural landscape offers a glimpse of what the timber-harvested managed landscape could look like in the future if current practices are maintained.

Increasingly, both landscapes offer an assemblage of deciduous pioneer tree species and homogenous planted coniferous stands at the expense of mixedwood forest (Drapeau *et al.* 2000). Mixedwood forest stands that favor the presence of suitable foraging trees for Pileated Woodpeckers are key habitats to be maintained in timber harvested managed landscapes to ensure the presence of this keystone species for the cavity nesting vertebrate community of the eastern Canadian boreal mixedwood forest (Cadieux *et al.* 2023). Modifying forestry practices in managed forest landscapes to increase the amount of old mixedwood forests at the landscape scale is possible through the combined use of longer rotations, partial harvesting under continuous forest cover (Bergeron *et al.* 2002; Gauthier, 2009), and enhanced retention of keystone tree species for a range of tree decay stages (Drapeau *et al.* 2009b; Edworthy and Martin, 2013). In addition, the connectivity between timber harvested managed and unmanaged landscapes we observed in our moving window analysis would also be particularly important to keep intact by avoiding timber harvesting in a buffer zone around continuous unmanaged forests in order to facilitate Pileated Woodpeckers' search for foraging resources. Due to their preference for large degraded trees for feeding and large trembling aspen for nesting (Bonar, 2001; Cadieux, 2017, Cadieux *et al.* 2023; Cooke and Hannon, 2012; Li and Martin, 1991; Martin *et al.* 2004; Ouellet-Lapointe *et al.* 2012), stands dominated by these trees should be retained in priority. Such modifications to forestry practices are also likely to benefit biodiversity given the importance of tree decay processes in the creation of dendromicrohabitats that are critical for biodiversity in forests ecosystems (Larrieu *et al.* 2018; Martin *et al.* 2022).

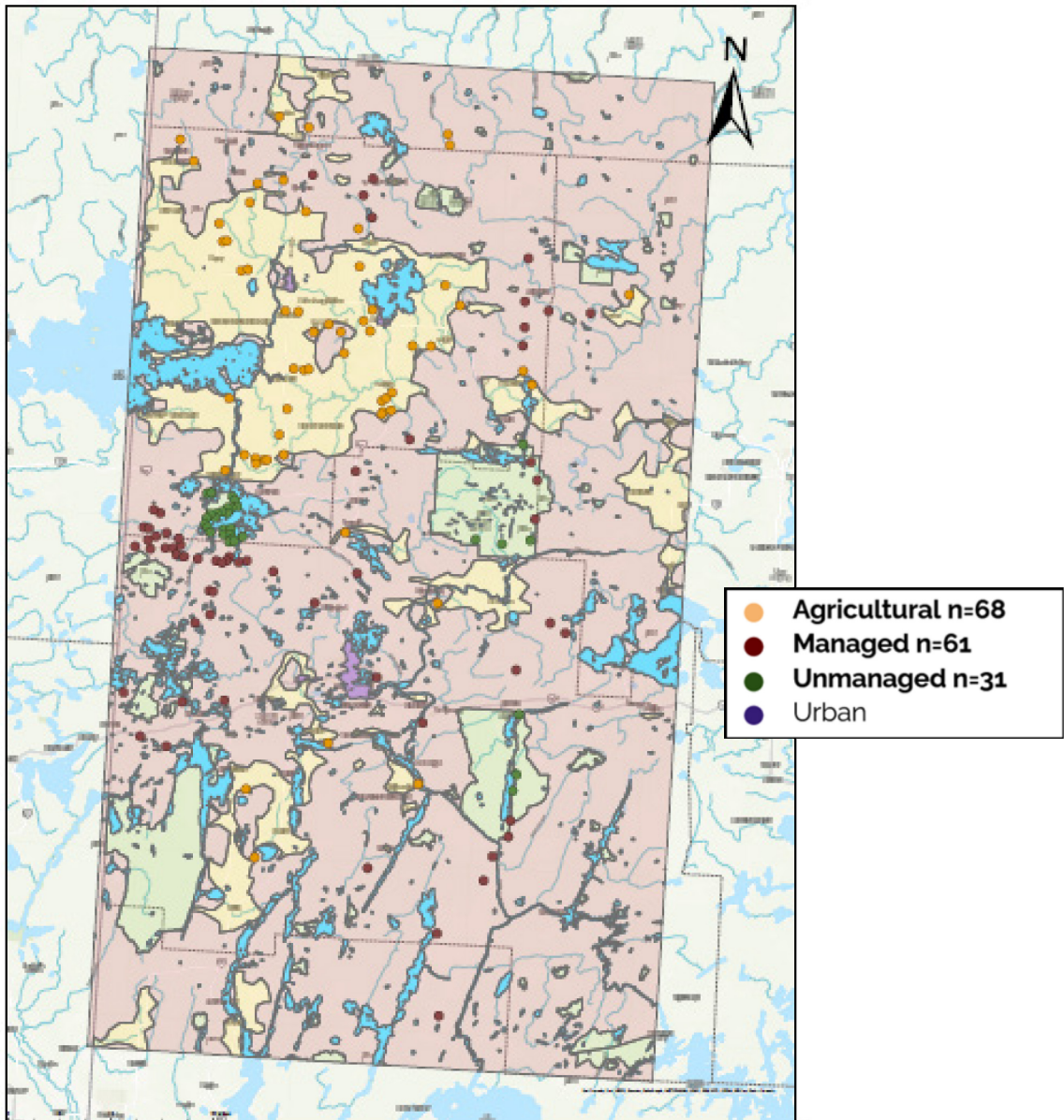
## 1.6 Acknowledgments

We first thank the two field crews of assistants that contributed to data collection for their relentless energy and devotion during the two seasons of this project: R. Deschênes, L. Guay, M. Weiss-Blais, J. Pelletier, C. Rouleau-Desrochers et J. Landry. We are also grateful to the Lake Duparquet Research and Teaching Forest (FERLD) crew for their hospitality during the field season. We acknowledge Center for forest research (CFR) professionals for their technical support throughout this project, more particularly during the field planning and statistical analysis steps of the project (M. Desrochers, S. Daigle, and D. Lesieur). We also thank P. Drapeau's lab graduate students for the rich scientific discussions, pertinent pieces of advice, 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.

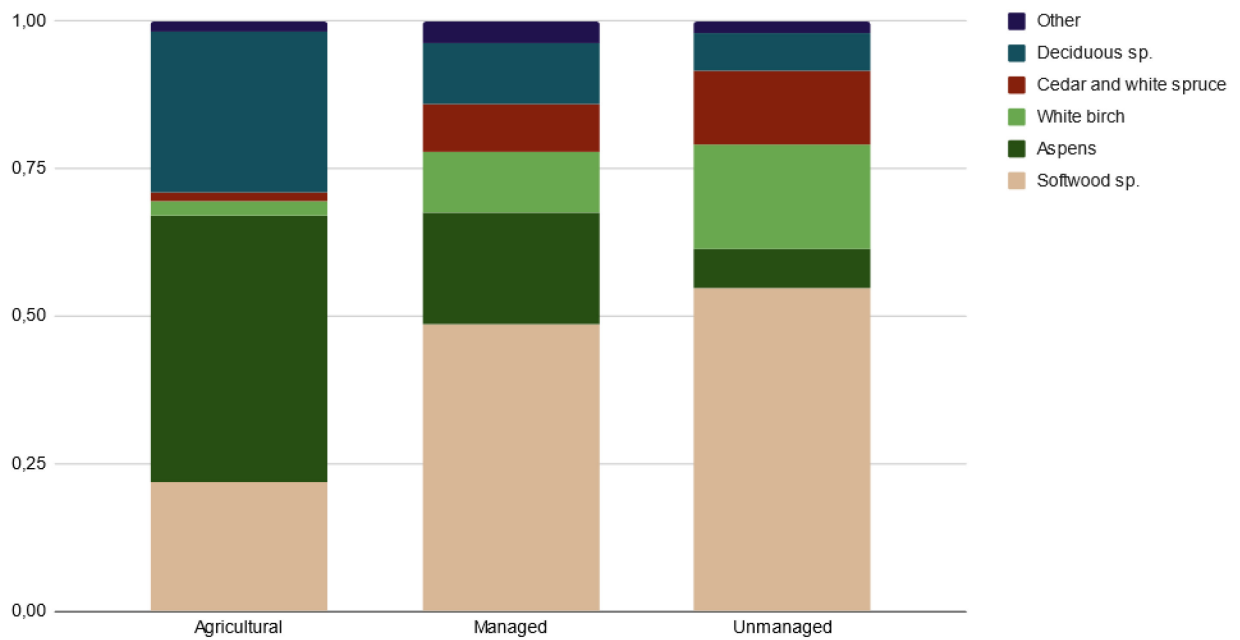
a) General study area



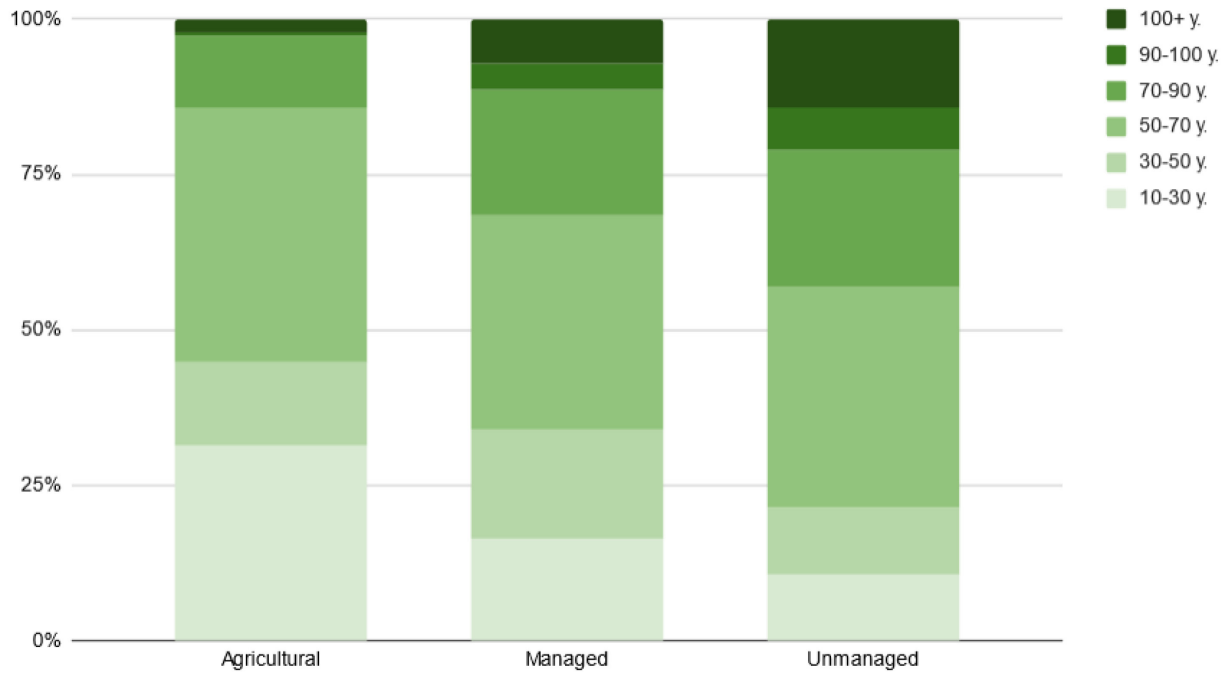
b) Sampled sites



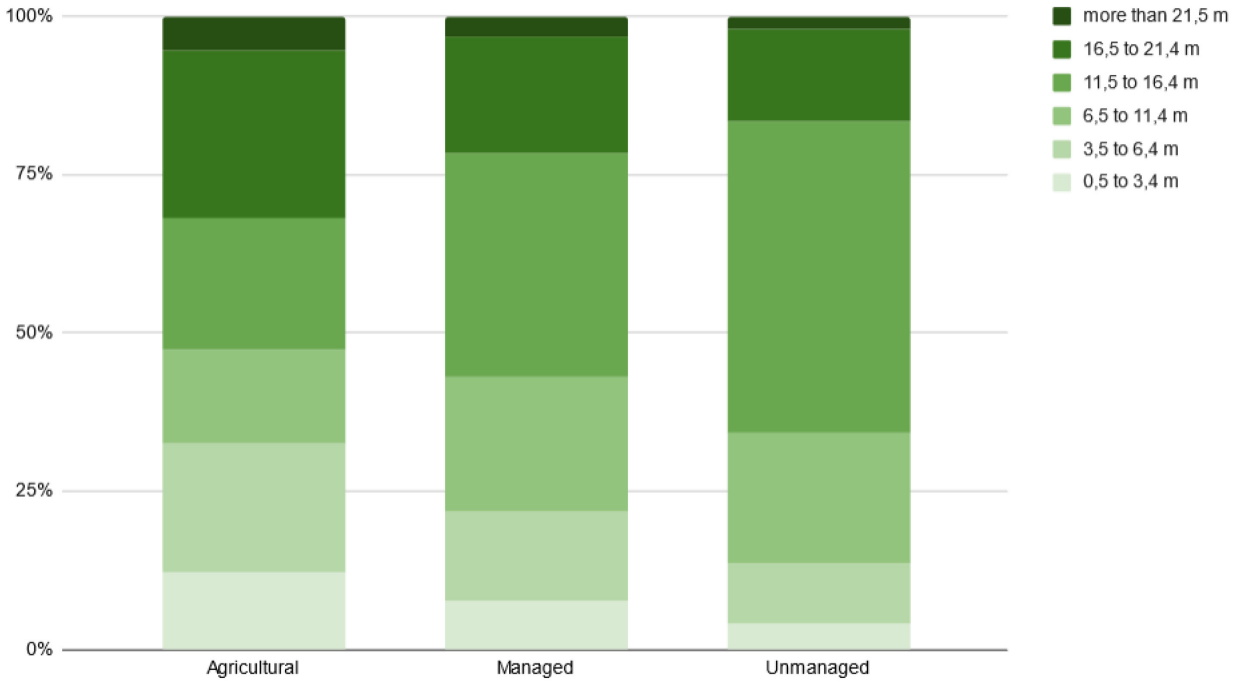
**Figure 1.1** a) Study area at the southern limit of mixedwood boreal forest biome, Abitibi, Quebec, Canada. b) Map showing the 160 sampled and analyzed sites (represented by points) according to three different landscape types in Abitibi Ouest. The agricultural landscape (yellow) was delimited by aggregating at 2 km polygons identified as cultivated land by Quebec’s ecoforestry maps. Unmanaged landscape (green) was determined with official maps of the “Ministère de l’Environnement et de la Lutte Contre les Changements Climatiques” (MELCC) and of the protected section of Lake Duparquet Research and Teaching Forest (FERLD). The timber harvested managed landscape (red), is represented by the remaining area following the removal of urban areas (current population density of at least 400 individuals per km<sup>2</sup> according to the Population Center 2016 by DMTI Spatial) and bodies of water (ministère de l’Énergie et des Ressources Naturelles (MERN)).



**Figure 1.2** Proportion of forest area by stand dominant tree species. Based on the analysis of ecoforestry maps of the study area in Abitibi, Quebec, Canada.

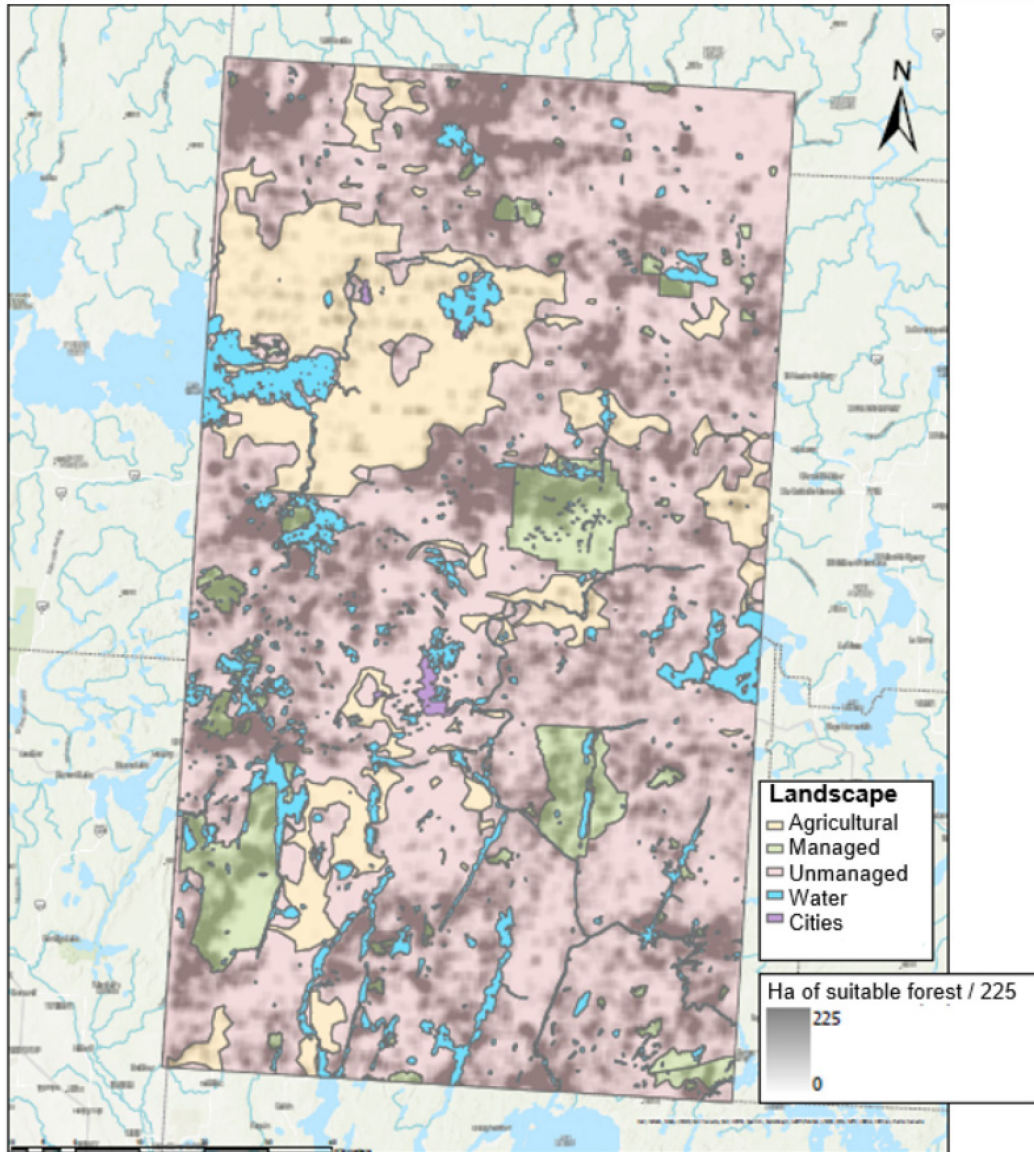


**Figure 1.3** Proportion of forest area by estimated stand age. Based on the analysis ecoforestry maps in the study area in Abitibi, Quebec, Canada.



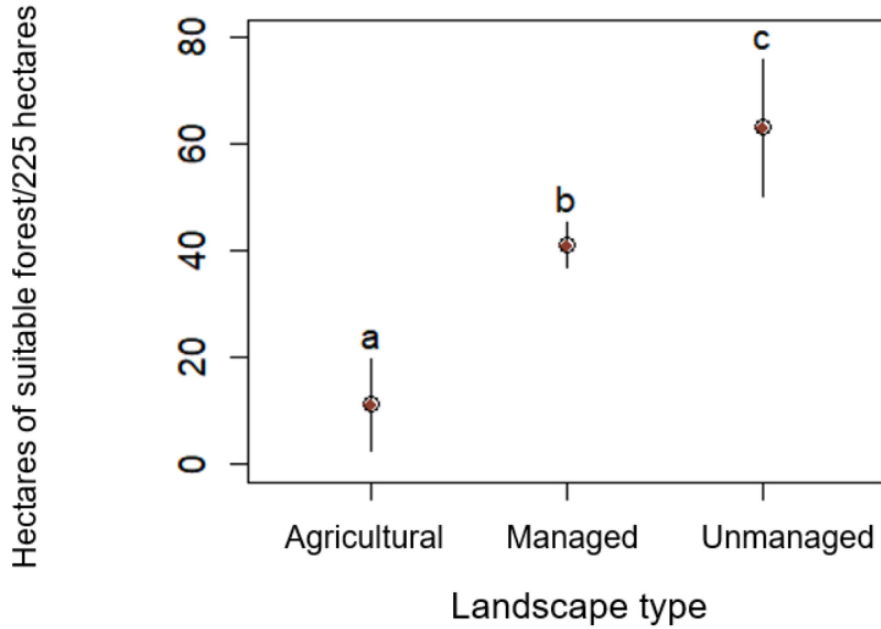
**Figure 1.4** Proportion of forest area by stand height. Based on the analysis of ecoforestry maps in the study area in Abitibi, Quebec, Canada.





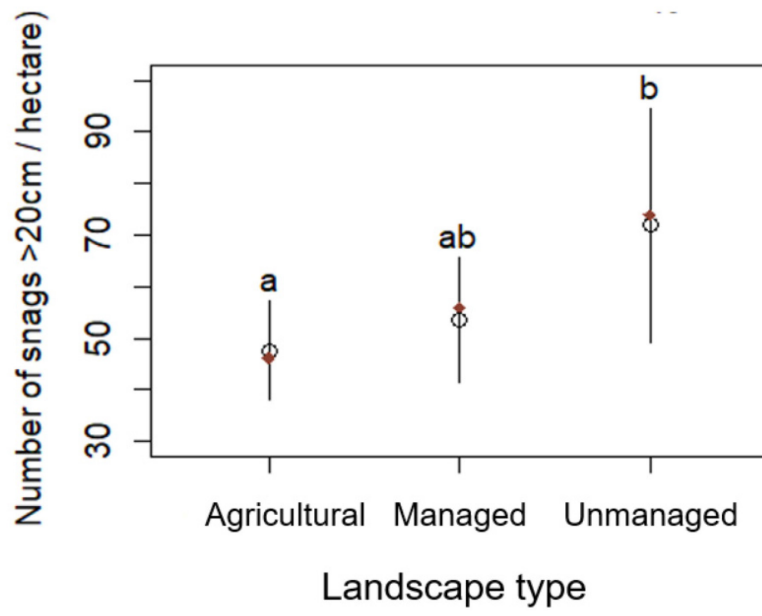
**Figure 1.5** Number of hectares of suitable forest for Pileated Woodpecker foraging habitat in a 225 hectares (15 hectares x 15 hectares square) window. Measurements were conducted using a neighborhood analysis performed on a raster grid of one hectare cells using the Focal Statistics function in ArcGIS pro 2.9. The window represents the minimal theoretical home range size of a Pileated Woodpecker in this part of the species distribution range (Brown, 1985; Bull and Holthausen, 1993; Chambers *et al.* 1997; Kilham, 1976; Mellen *et al.* 1992; Savignac, 1996; Tomasevic and Marzluff, 2018). Suitable forests for the eastern Canadian boreal mixedwood are represented by stands higher than 12 m and older than 70 years (Cadieux, 2017). The landscape types were delimited according to the method described in section 1.3.1. To avoid border effects, the data calculated within 1,000m of the edges has been removed from the map.



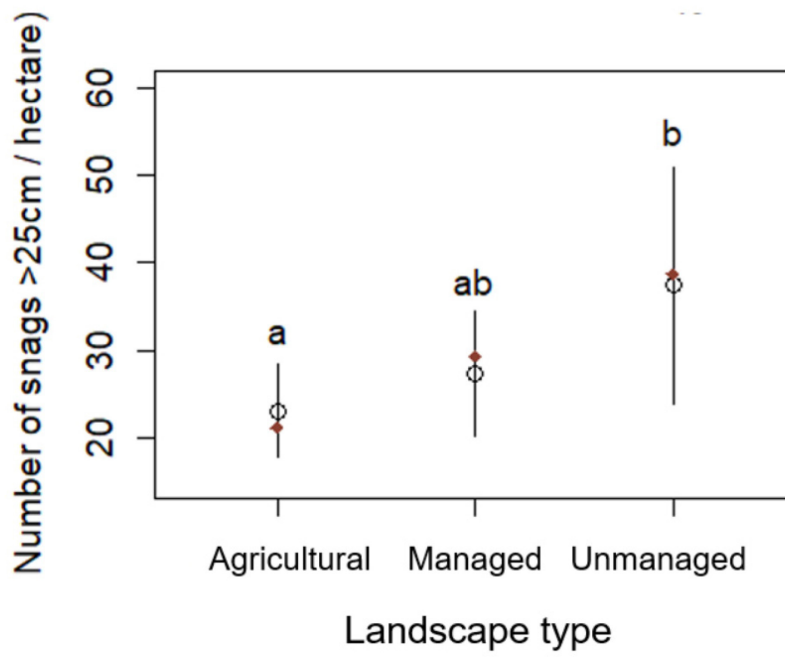


**Figure 1.6** Predicted number of hectares of suitable forest for Pileated Woodpecker foraging within 225 hectare area among our three landscapes. Suitable forest values were compared by landscape type with an one-way ANOVA. Compiled suitable forested area was calculated with the Block statistics function at a 225 hectares resolution in each landscape. Means and standard deviations (SD) were estimated by landscape type. Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters and real means are shown with red diamonds.

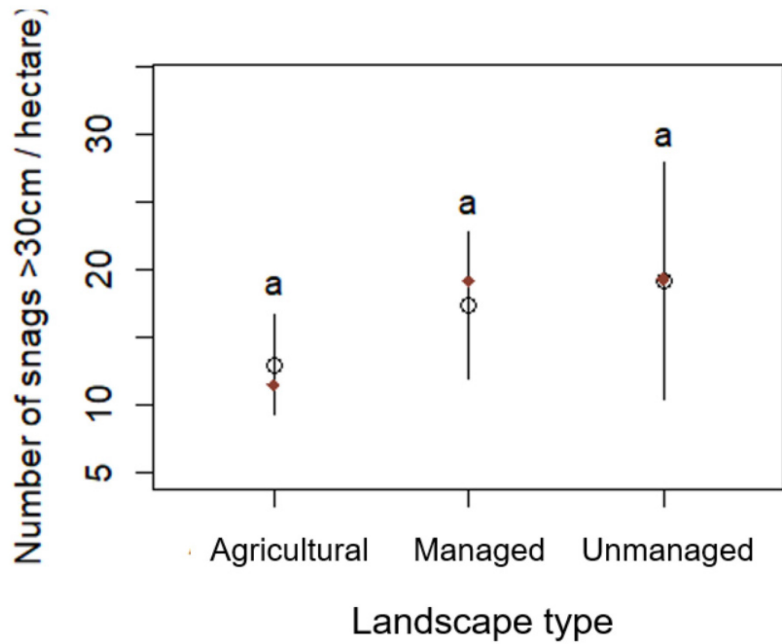
a)



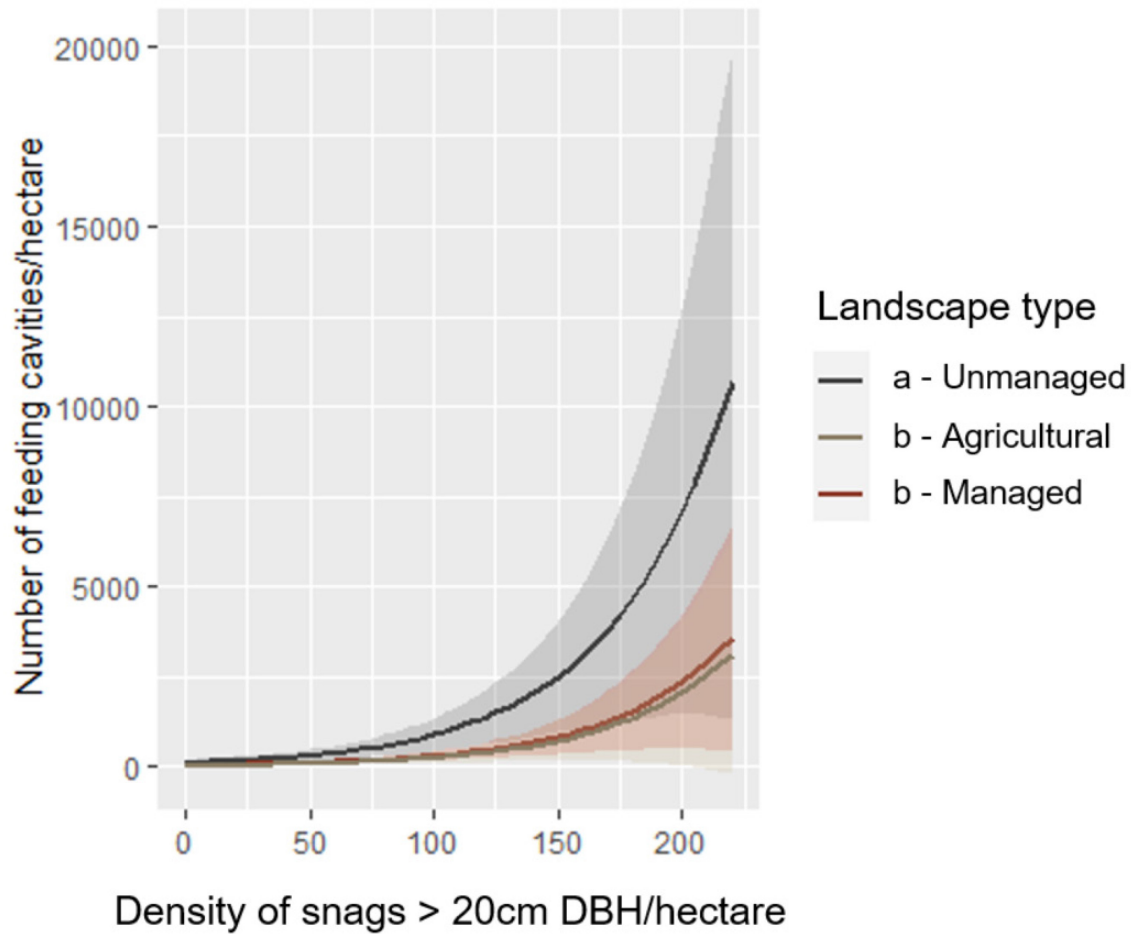
b)



c)

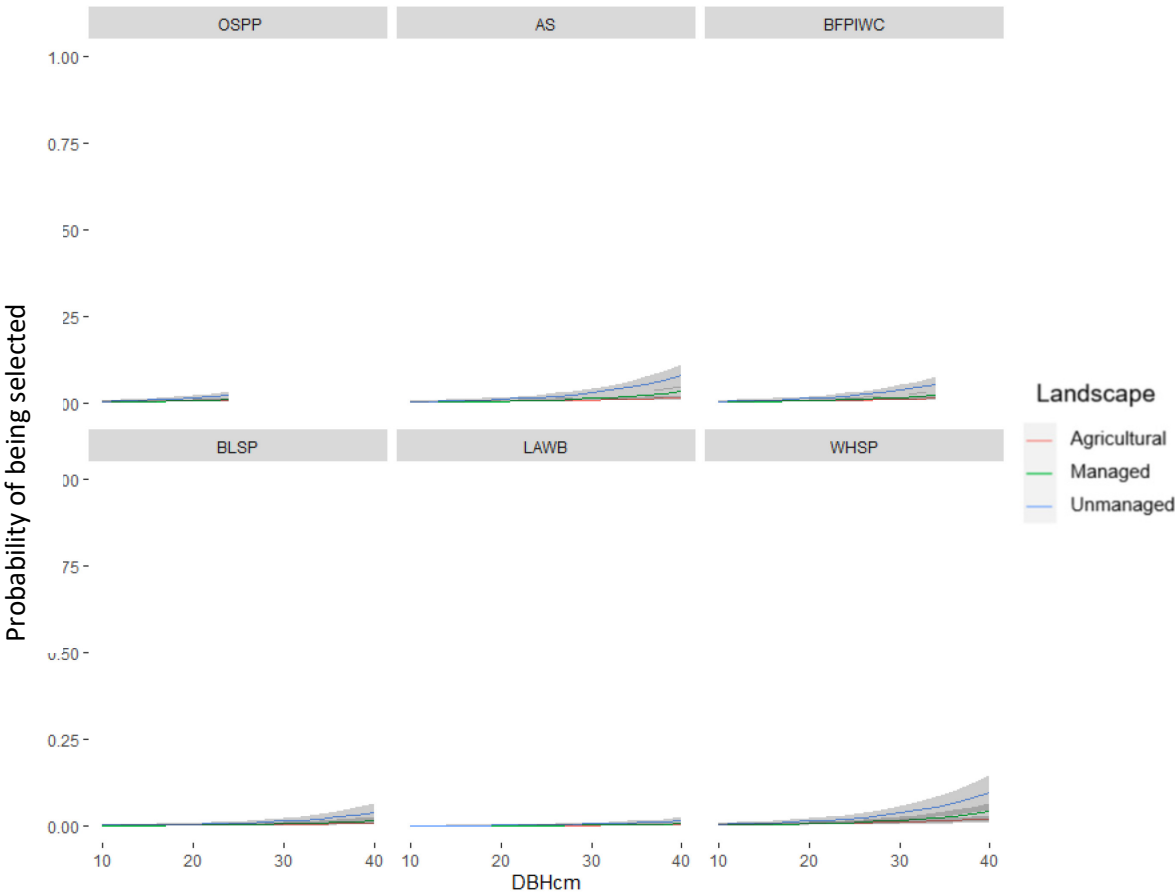


**Figure 1.7** Predicted mean density of available large snags in the three landscape types. a) Snags larger than 20cm DBH b) snags larger than 25cm DBH c) snags larger than 30cm DBH. Densities of available snags were compared by landscape type with one-way ANOVAs. Means and standard deviations (SD) for these three landscapes were estimated on 68 sites in the agricultural landscape, 61 in the timber harvested managed landscapes, and 31 in the unmanaged landscape. Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters and real means are shown with red diamonds.

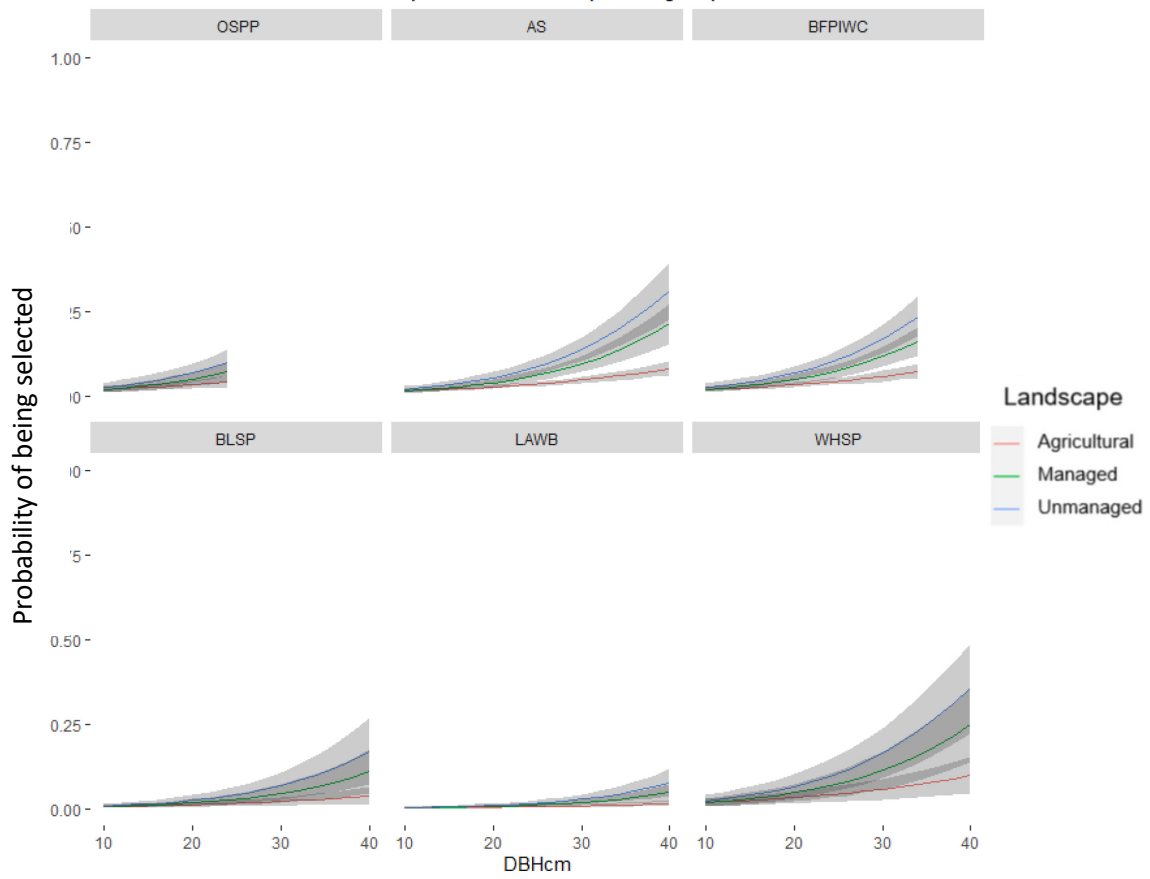


**Figure 1.8** Predicted density of foraging cavities as a function of landscape type controlled for snags > 20cm in DBH density. Derived from the ANCOVA analysis. This analysis was conducted using a subset of the total dataset containing only Gasse's (2007) and our own project data since the abundance of feeding cavities per tree was not been compiled by Antaya (2019). Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters in the legend.

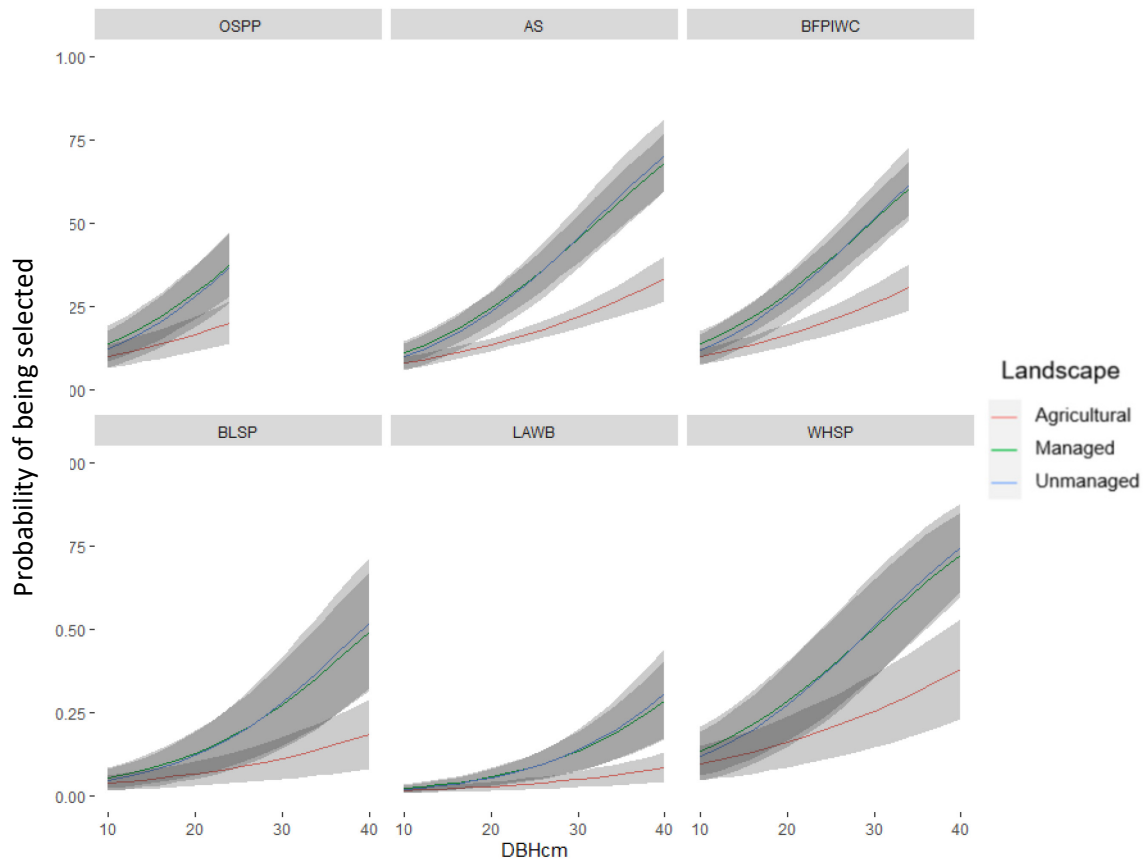
a) Live trees



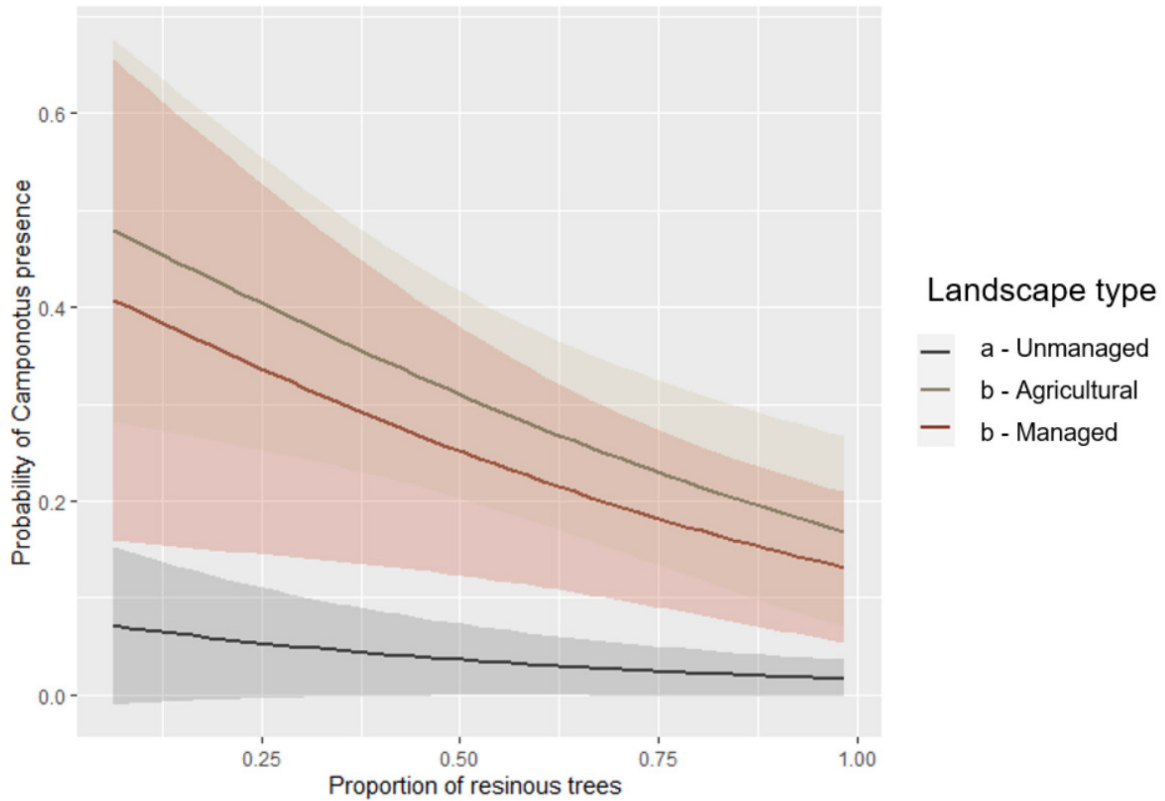
b) Degraded and recently dead trees



c) Snags in advanced degradation stages



**Figure 1.9** Probability that a Pileated Woodpecker selects a tree for foraging as a function of DBH and tree species groups in forest stands of the three studied landscapes for different tree degradation stages. Based on the logistic regression model analyzing feeding substrate selection. Each graph represents a different degradation stage: a) healthy trees b) degraded or recently dead trees, c) snags in advanced degradation stages. Tree species groups are: OSPP :Other species; WHSP : White spruce, BLSP :Black spruce; LAWB : Eastern larch and white birch; AS : Trembling aspen and balsam poplar; BFPIWC : Balsam firs, jack pines, and white cedars. More results are presented in Appendix C.



**Figure 1.10** Probability of occurrence of carpenter ants (at least one carpenter ant found in at least one trap of a given tree) as a function of the proportion of coniferous trees in forest stands of the three landscape types. The probability of occurrence was determined from the multiple logistic regression model of stand and landscape scale variables. Significant differences ( $P < 0.05$ ) between each landscape are indicated by different letters in the legend.



**Table 1.1** Descriptive statistics for assessing availability of forests and suitable forests for Pileated Woodpecker foraging activities depending on the landscape type. Suitable forests for the eastern Canadian boreal mixedwood are represented by stands higher than 12 m and older than 70 years (Cadieux, 2017).

<b>Landscape</b>	<b>Forested area (%)</b>	<b>Proportion of forested areas suitable for foraging (%)</b>	<b>Proportion of the area suitable for foraging (%)</b>
Agricultural	61	11	7
Managed	76	28	21
Unmanaged	87	39	34

**Table 1.2** Descriptive statistics of the trees sampled by landscape type for assessing Pileated Woodpecker foraging trees used in our data set. Sampling transect lines were conducted in 68 sites in the agricultural landscape, 61 in the timber harvested managed landscapes and 31 in the unmanaged landscape.

	<b>Nb. characterized trees</b>	<b>Nb. feeding trees</b>	<b>Prop. feeding trees</b>	<b>Nb. feeding trees with fresh marks</b>	<b>Prop. fresh marks</b>
Agricultural	8949	262	0.03	35	0.13
Managed	3837	163	0.04	42	0.26
Unmanaged	1902	94	0.05	29	0.31

**Table 1.3** Pileated Woodpeckers nest density estimate by 100 ha based on active cavity research effort in our study area (Antaya, 2019; Bilodeau-Colbert, 2023; Cadieux, 2011, 2017; Ouellet-Lapointe, 2012). Researches were conducted as part of previous projects in the the agricultural landscape remnant forests; the unmanaged forest of Lake Duparquet research and teaching forest research; and the remnant forests of the timber harvested managed landscape. Characterized cavities were excavated and used by Pileated Woodpeckers for nesting within the same year or prior to nest searches in stands deemed minimally suitable for nesting according to habitat quality model (Cadieux, 2017).

Landscape	Searched area (ha)	Number of completed nesting/denning cavities	Cavity Density (/100ha)
Agricultural	185	20	10.81
Managed	558.42	130	23.279
Unmanaged	284.28	94	33.06

**Table 1.4** Estimated coefficient, standard deviation and frequency of each tree degradation class when ungrouped and tested in a logistic regression analysis in relation to foraging mark presence. Categories were grouped based on biological resemblances and similar estimated coefficients.

Degradation class	Description	Estimate	Std. Err	Frequency	Grouping
1	Alive and healthy	-20.806	3.249	2506	1
2	Alive with deterioration signs	16.057	3.249	8952	
3	Imminent death	17.164	3.257	445	2
4	Died recently	17.098	3.262	379	
5	Dead	18.771	3.251	466	3
6	Snags >50% of initial height	18.921	3.250	537	
7	Snags <50% of initial height	19.396	3.249	1056	
8	Stump (<2m)	18.950	3.251	347	

**Table 1.5** Estimated coefficient, standard deviation and frequency of each tree species when ungrouped and tested in a regression analysis in relation to foraging mark presence. Categories were grouped based on biological resemblances and similar estimated coefficients.

<b>Specie</b>	<b>Type</b>	<b>Estimate</b>	<b>Std. Err</b>	<b>Frequence</b>	<b>Grouping</b>
Maples	Deciduous	-17.1056	3.338	46	
Other less common species	-	14.0164	3.3518	162	
Black ash	Deciduous	-0.6293	25.8654	38	OSPP
Various species of willow	Deciduous	14.2636	3.3430	614	
White birch	Deciduous	12.2005	3.3432	1677	LAWB
Larch	Coniferous	12.5217	3.4791	90	
White spruce	Coniferous	13.1305	3.3433	730	WHSP
Black spruce	Coniferous	11.5707	3.3472	2411	BLSP
Trembling aspen and balsam poplar	Deciduous	14.2871	3.3384	5216	AS
Various species of pines	Coniferous	13.5664	3.3432	933	
Balsam fir	Coniferous	13.5160	3.3390	2531	BFPIWC
White cedar	Coniferous	13.9154	3.3533	239	

**Table 1.6** Standard error and p value of each variable of interest considered for the logistic regression analysis of the variables influencing selection probability of a tree for feeding. Parameters with a p value < 0.05 are in bold.

<b>Variables</b>	<b>Description</b>	<b>Std err</b>	<b>Pr(&gt; t ) *</b>
TSP_cl6	Tree species. Six categories.		
BFPIWC-OSPP		0.21894	0.99786
BLSP-OSPP		0.35638	<b>0.04049</b>
LAWB-OSPP		0.31069	<b>&lt; 0.001</b>
WHSP-OSPP		0.34480	0.99999
AS-OSPP		0.21211	0.86129
BLSP-BFPIWC		0.31608	<b>0.00469</b>
LAWB-BFPIWC		0.26973	<b>&lt; 0.001</b>
WHSP-BFPIWC		0.29597	0.99675
AS-BFPIWC		0.14505	0.18354
LAWB-BLSP		0.39016	<b>0.04963</b>
WHSP-BLSP		0.40941	0.14133
AS-BLSP		0.32015	0.12029
WHSP-LAWB		0.37142	<b>&lt; 0.001</b>
AS-LAWB		0.26536	<b>&lt; 0.001</b>
AS-WHSP		0.29374	0.98485
DEG_cl3	Degradation stages. Three categories.		
2-3		0.3164	<b>&lt; 1e-07</b>
3-1		0.1847	<b>&lt; 1e-07</b>
1-2		0.3464	<b>&lt; 1.77e-05</b>
DBHmm	Diameter at breast height (cm)	0.00828	<b>1.48e-11</b>
	Interactions between landscape types and tree scale variables		
DEG1 :LTManaged		0.469482	0,163389
DEG2 :LTManaged		0.642016	0134872

DEG3 :LTManaged	0.337437	0.742098
DEG1 :LTUnmanaged	0.532903	0.340462
DEG2 :LTUnmanaged	0.696555	0.844256
DEG3 :LTUnmanaged	0.396176	0.270861
DBHcm :LTManaged	0.012630	<b>0.002680</b>
DBHcm :LTUnmanaged	0.014454	<b>0.000145</b>

---

**Table 1.7** Proportion of trap trees on which carpenter ants were caught and proportion of the different *Camponotus* species observed in each landscape.

	Traps with carpenter ants	<i>C. herculeanus</i>	<i>C. novaeboracensis</i>	<i>C. nearticus</i>
Agricultural	0.25	0.22	0.53	0.25
Managed	0.24	0.17	0.79	0.04
Unmanaged	0.05	0.67	0.33	0

**Table 1.8** Standard error, coefficient of determination, p value and range (maximal and minimal values) of each variable of interest considered for the logistic regression analysis studying the variables influencing carpenter ant presence. Parameters with a p value < 0.05 are in bold.

Variable	Description	Std err	R <sup>2</sup>	Pr(> t ) *	Range
Stand scale	Data from transect surveys and ecoforestry maps (forest polygons)				
Dens_gr	Dead trees on the ground density (/ha)	-	-0.02851	-	0-640
BA	Basal area	-	0.05669	-	8159.1-32837
Age	Stand age	-	-0.0770	-	50-120
AvgDBH	Average DBH in the stand	0.2350	0.19898	0.14405	14.81-31.68
Prop_rx	Proportion of resinous trees	0.2072	-0.24288	<b>0.030948</b>	0.0645-1.00
Elavation.m	Elevation (m)	0.2240	0.14018	0.369053	268-328
Landscape scale*	Landscape types				
Managed - Agricultural		0.5726	-	0.88068	-
Unmanaged - Agricultural		0.6955	-	<b>&lt; 0.001</b>	-
Unmanaged - Managed		0.7837	-	<b>0.00871</b>	-
Circular plot scale	400 m <sup>2</sup> plots				
DensCirc_gr	Dead trees on the ground density (/ha)	-	-0.0386	-	0-480
avgDBHcirc	Average DBH	-	-0.0436	-	14.076-29.2
BAcirc	Basal area	0.4001	-0.1828	0.325	4920.6-30246.9
PropCirc_rx	Proportion of resinous trees	-	-0.03399	-	0-1

## 1.7 References

- Aitken, K. E. H., Wiebe, K. L. and Martin, K. (2002). Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior british columbia. *The Auk*, 119(2), 391-402. <https://doi.org/10.1093/auk/119.2.391>
- Angelstam, P. K. (1996). The ghost of forest past — natural disturbance regimes as a basis for reconstruction of biologically diverse forests in europe. *Conservation Biology*, 6, 287-337.
- Antaya, A. (2019). *La connectivité de l'habitat du Grand Pic (Dryocopus pileatus) favorise-t-elle son occupation dans un paysage agroforestier boréal?* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Archambault, S. and Bergeron, Y. (1992). An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(5), 674-682. <https://doi.org/10.1139/x92-090>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Beckwith, R. C. and Bull, E. L. (1985). Scat analysis of the arthropod component of Pileated Woodpecker diet. *The Murrelet*, 66(3), 90-92. <https://doi.org/10.2307/3535167>
- Bédard, S. (2013). *Qualité des parcelles d'habitat résiduel des paysages aménagés en forêt boréale mixte pour la reproduction et l'alimentation du pic maculé (Sphyrapicus varius)* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Bent, A. C. (1939). *Life histories of North American Wookpeckers. Order Piciformes*. Bulletin of the United States National Museum.
- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992. <https://doi.org/10.2307/1941553>
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1500:sasdit\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:sasdit]2.0.co;2)
- Bergeron, Y. and Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 235-242. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(96\)03924-2](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(96)03924-2)
- Bergeron, Y., Richard, P. J. H., Carcaillet, C., Gauthier, S., Flannigan, M. and Prairie, Y. T. (1998). Variability in fire frequency and forest composition in Canada's southeastern boreal forest: a challenge for sustainable forest management. *Conservation Ecology*, 2(2). <https://doi.org/10.5751/es-00049-020206>
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. and Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle*, 75(1), 49-54. <https://doi.org/10.5558/tfc75049-1>

- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. and Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 384-391. <https://doi.org/10.1139/x00-178>
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. and Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36(1). <https://doi.org/10.14214/sf.553>
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. and Lecomte, N. (2007). Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern clay belt. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 326-337. <https://doi.org/10.5558/tfc83326-3>
- Bibby, C. J., Burgess, N. D. and Hill, D. A. (1992). *Bird census techniques*. Academic Press.
- Bilodeau-Colbert, J. (2023). *Sélection de l'habitat du Grand Pic (Dryocopus pileatus) en forêt boréale mixte de l'est du Canada*. [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Blouin, J., Berger, J-P. and Gosselin, J. (2002). *Guide de reconnaissance des types écologiques: Région écologique 5a Plaine de l'Abitibi*. Ministère des ressources naturelles.
- Bonar, R. (2001). *Pileated Woodpecker habitat ecology in the Alberta foothills*. [Master Thesis, University of Alberta].
- Bonar, R., Beck, B., Bessie, R., Smith, G. and Stenhouse, M. (1995). *Habitat suitability index models for 35 wildlife species in the boreal foothills of West-Central Alberta*. Foothills Model Forest.
- Boucher, P., Hébert, C., Francoeur, A. and Sirois, L. (2015). Postfire succession of ants (Hymenoptera: Formicidae) nesting in dead wood of northern boreal forest. *Environmental Entomology*, 44(5), 1316-1327. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv109>
- Boucher, Y., Perrault-Hebert, M., Fournier, R., Drapeau, P., Auger, I. (2017). Cumulative patterns of logging and fire (1940-2009): consequences on the structure of the eastern Canadian boreal forest. *Landscape Ecology*, 32: 361-375.
- Brown, E. R. (1985). *Management of wildlife and fish habitats in forests of Western Oregon and Washington*. U.S. Dept. Of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Region ; Washington, D.C.
- Buczowski, G. (2010). Suburban sprawl: environmental features affect colony social and spatial structure in the black carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus*. *Ecological Entomology*, 36(1), 62-71. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01245.x>
- Bull, E. L. (1987). Ecology of the Pileated Woodpecker in Northeastern Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 51(2), 472-481. <https://doi.org/10.2307/3801036>
- Bull, E. L. and Holthausen, R. S. (1993). Habitat use and management of Pileated Woodpeckers in Northeastern Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 57(2), 335-345. <https://doi.org/10.2307/3809431>



- Bull, E. L. and Jackson, J. A. (2011). *Pileated Woodpecker : Dryocopus pileatus*. American Ornithologists' Union ; Philadelphia, Pa.
- Bull, E. L. and Meslow, E. C. (1977). Habitat Requirements of the Pileated Woodpecker in Northeastern Oregon. *Journal of Forestry*, 75, 335-337.
- Bull, E. L. and Peterson, S. R. (1986). *Resource partitioning among woodpeckers in Northeastern Oregon*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Bull, E. L., Holthausen, R. S. and Henjum, M. G. (1990). *Techniques for monitoring Pileated Woodpeckers*. United States Department of Agriculture.
- Bull, E. L., Beckwith, R. C. and Holthausen, R. S. (1992). Arthropod diet of Pileated Woodpeckers in Northeastern Oregon. *Northwestern Naturalist*, 73(2), 42-45. <https://doi.org/10.2307/3536688>
- Bull, E. L., Nielsen-Pincus, N., Wales, B. C. and Hayes, J. L. (2007). The influence of disturbance events on Pileated Woodpeckers in Northeastern Oregon. *Forest Ecology and Management*, 243(2-3), 320-329. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.031>
- Burton, P. J., Messier, C., Weetman, E. E., Prepas, W., Adamowicz, L. and Tittler, R. (2003). The current state of boreal forestry and the drive for change. *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*, 1-40.
- Bush, P. G. (1999). *Influence of landscape-scale forest structure on the presence of Pileated Woodpeckers (Dryocopus pileatus) in Central Ontario Forests* [Master Thesis, Lakehead University].
- 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].
- Cadioux, P. (2017). *Diversité et fonction de la faune cavicole à la transition de la forêt boréale mixte And résineuse de l'est du Canada* [Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal].
- Cadioux, P., Drapeau, P., Ouellet-Lapointe, U., Leduc, A., Imbeau, .L, Deschênes, R. et Nappi, A. (2023). Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape. *Frontiers in Forests and Global Change*, 6, 1084696. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1084696>
- Chambers, C. L., Carrigan, T., Sabin, T. E., Tappeiner, J. and mccomb, W. C. (1997). Use of artificially created douglas-fir snags by cavity-nesting birds. *Western Journal of Applied Forestry*, 12(3), 93-97. <https://doi.org/10.1093/wjaf/12.3.93>
- Cline, S. P. and Phillips, C. A. (1983). Coarse woody debris and debris dependent wildlife in logged and natural riparian zone forests: a Western Oregon example. In *Snag Habitat Management: Proceedings of the Symposium*. (p. 33-39). US Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Conner, R. N. (1980). Foraging habitats of woodpeckers in Southwestern Virginia. *Journal of Field Ornithology*, 51, 119-127.
- Conner, R. N. (1981). Seasonal changes in woodpecker foraging patterns. *The Auk*, 98, 562-570.

- Conner, R. N. and Crawford, H. S. (1974). Woodpecker foraging in appalachian clearcuts. *Journal of Forestry*, 72, 564-566.
- Conner, R. N., Jones, S. D. and Jones, G. D. (1999). Snag condition and woodpecker foraging ecology in a bottomland hardwood forest. *The Wilson Bulletin*, 106, 242-257.
- Cooke, H. A. and 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.042>
- Cooper, A. B. and Millspaugh, J. J. (1999). The application of discrete choice models to wildlife resource selection studies. *Ecology*, 80(2), 566-575. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0566:taodcm\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0566:taodcm]2.0.co;2)
- Covert-Bratland, K. A., Block, W. M. and Theimer, T. C. (2006). Hairy Woodpecker winter ecology in ponderosa pine forests representing different ages since wildfire. *Journal of Wildlife Management*, 70(5), 1379-1392. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2006\)70\[1379:hwweip\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2006)70[1379:hwweip]2.0.co;2)
- Dansereau, P.-R. and Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of Northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(1), 25-32. <https://doi.org/10.1139/x93-005>
- Dater, E. E. (1953). Casting of a Pileated Woodpecker. *The Wilson bulletin*, 280-280.
- Dennis, R. W. J., Malcolm, J. R., Smith, S. M. and Bellocq, M. I. (2017). Response of saproxylic insect communities to logging history, tree species, stage of decay, and wood posture in the central Nearctic boreal forest. *Journal of Forestry Research*, 29(5), 1365-1377. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0543-z>
- Desrochers, A. and Hannon, S. J. (1997). Gap crossing decisions by forest songbirds during the post-fledging period. Decisiones de cruce de claros por aves paserinas de bosques durante el periodo post-juvenil. *Conservation Biology*, 11(5), 1204-1210. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96187.x>
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P. L., Bergeron, Y. and Vickery, W. L. (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs*, 70(3), 423-444. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0423:lsdaci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0423:lsdaci]2.0.co;2)
- Drapeau, P., Leduc, A. and Bergeron, Y. (2009a). Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes. In *Setting Conservation Targets for Managed Forest Landscapes*. (p. 129-160). Cambridge University Press.
- 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.
- Drapeau, P., Nappi, A., Saint-Germain, M. and Larrivée, M. (2010). La biodiversité des forêts brûlées: résultats des recherches effectuées après le feu de 1999 au parc national des Grands-Jardins. *Le naturaliste canadien*, 134(2), 83-92.

- Drapeau, P., Villard, M.-A., Leduc, A., Hannon, S.J. 2016. Natural disturbance regimes as templates for the response of bird species assemblages to contemporary forest management. *Diversity and Distributions*, 22: 385-399.
- Edworthy, A. B. and Martin, K. (2013). Persistence of tree cavities used by cavity-nesting vertebrates declines in harvested forests. *The Journal of Wildlife Management*, 77(4), 770-776. <https://doi.org/10.1002/jwmg.526>
- Ellison, A. M. (2012). *A field guide to the ants of New England*. Yale University Press.
- Enoksson, B., Angelstam, P. and Larsson, K. (1995). Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecology*, 10(5), 267-275. <https://doi.org/10.1007/bf00128994>
- Erskine, A. J. (2008). Pileated Woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) Foraging in Suburban habitats in New Brunswick. *The Canadian Field Naturalist*, 122(3), 226-229. <https://doi.org/10.22621/cfn.v122i3.603>
- Farris, K. L., Garton, E. O., Heglund, P. J. and Zack, S. (2002). *Woodpecker foraging and the successional decay of ponderosa pine*. USDA Forest Service.
- Flemming, S. P., Holloway, G. L., Watts, E. J. and Lawrance, P. S. (1999). Characteristics of foraging trees selected by Pileated Woodpeckers in New Brunswick. *The Journal of Wildlife Management*, 63(2), 461-475. <https://doi.org/10.2307/3802631>
- Galipeau, C., Kneeshaw, D. D. and Bergeron, Y. (1997). White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(2), 139-147. <https://doi.org/10.1139/x96-148>
- Gard, W. L. and Pricer, J. L. (1908). The life history of the carpenter ant. *The American Journal of Psychology*, 19(2), 280. <https://doi.org/10.2307/1412785>
- Gardiner, L. M. (1957). Deterioration of fire-killed pine in ontario and the causal wood-boring beetles. *The Canadian Entomologist*, 89(6), 241-263. <https://doi.org/10.4039/ent89241-6>
- 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* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Gauthier, S. (2009). *Ecosystem management in the boreal forest*. Presses de l'Université du Québec.
- Gauthier, S., Leduc, A. and Bergeron, Y. (1996). Forest dynamics modelling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment*, 39(1-3), 417-434. <https://doi.org/10.1007/bf00396159>
- Gibbons, P., Lindenmayer, D. B., Fischer, J., Manning, A. D., Weinberg, A., Seddon, J., Ryan, P. and Barrett, G. (2008). The future of scattered trees in agricultural landscapes. *Conservation Biology*, 22(5), 1309-1319. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00997.x>

- Greenslade, P. and Greenslade P. J. M. (1971). The use of baits and preservatives in pitfall traps. *Australian Journal of Entomology*, 10(4), 253-260. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1971.tb00037.x>
- Grondin, P. and Saucier, J.-P. (2003). *Information écologique And planification forestière au Québec, Canada. Note de recherche forestière no118*. Direction de la Recherche Forestière.
- Gunn, J. S. and Hagan III, J. M. (2000). Woodpecker abundance and tree use in uneven-aged managed, and unmanaged, forest in Northern Maine. *Forest Ecology and Management*, 126(1), 1-12. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(99\)00078-x](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(99)00078-x)
- Güthlin, D., Knauer, F., Kneib, T., Küchenhoff, H., Kaczensky, P., Rauer, G., Jonozovič, M., Mustoni, A. and Jerina, K. (2011). Estimating habitat suitability and potential population size for brown bears in the eastern alps. *Biological Conservation*, 144(5), 1733-1741. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.03.010>
- Hahn, D. A. and Wheeler, D. E. (2002). Seasonal foraging activity and bait preferences of ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 34(3), 348. [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2002\)034\[0348:sfaabp\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2002)034[0348:sfaabp]2.0.co;2)
- Hansen, L. and Akre, R. (1993). Urban pest management of carpenter ants. In *Proceedings of the First International Conference on Urban Pests*. K.B. Wildey and Wm H. Robinson (editors).
- Hartwig, C. L., Eastman, D. S. and Harestad, A. S. (2006). Characteristics of foraging sites and the use of structural elements by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*) on Southeastern Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Annales zoologici Fennici*, 43, 186-197.
- Harvey, B. (1999). The Lake Duparquet Research and Teaching Forest: Building a foundation for ecosystem management. *The Forestry Chronicle*, 75(3), 389-393. <https://doi.org/10.5558/tfc75389-3>
- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S. and Bergeron, Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 369-385. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(01\)00573-4](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(01)00573-4)
- Holldobler, B. and Maschwitz, U. (1965). Der Hochzeitsschwarm der Rossameise *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 50(5), 551-568. <https://doi.org/10.1007/bf00355658>
- Hoyt, S. F. (1957). The ecology of the Pileated Woodpecker. *Ecology*, 38(2), 246-256. <https://doi.org/10.2307/1931683>
- Imbeau, L. (2001). *Effets à court et à long terme de l'aménagement forestier sur l'avifaune de la forêt boréale And une de ses espèces-clés: le Pic Tridactyle* [Thèse de doctorat, Université Laval].
- Imbeau, L. and Desrochers, A. (2002). Foraging ecology and use of drumming trees by Three-Toed Woodpeckers. *The Journal of Wildlife Management*, 66(1), 222. <https://doi.org/10.2307/3802888>

- Jackman, S. M. (1975). *Woodpeckers of the Pacific Northwest: Their characteristics and their role in the forests*. [Master Thesis, Oregon State University].
- Jennings, D. T., Houseweart, M. W. and Francoeur, A. (1986). Ants (hymenoptera: formicidae) associated with strip-clearcut and dense spruce-fir forests of Maine. *The Canadian Entomologist*, 118(1), 43-50. <https://doi.org/10.4039/ent11843-1>
- Kilham, L. (1976). Winter foraging and associated behavior of Pileated Woodpeckers in Georgia and Florida. *The Auk*, 93, 15-24.
- Kirk, D. A. and Naylor, B. J. (1996). *Habitat requirements of the Pileated Woodpecker (Dryocopus pileatus) with special reference to Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources.
- Kneib, T., Knauer, F. and Küchenhoff, H. (2011). A general approach to the analysis of habitat selection. *Environmental and Ecological Statistics*, 18(1), 1-25. <https://doi.org/10.1007/s10651-009-0115-2>
- Lafleur, B. (2004). Effets de la succession végétale après feu sur les communautés de fourmis des pessières à lichens. *Le naturaliste canadien*, 128(2).
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A. K., Regnery, B. and Vandekerkhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Lemaître, J. and Villard, M.-A. (2005). Foraging patterns of Pileated Woodpeckers in a managed acadian forest: a Resource selection function. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(10), 2387-2393. <https://doi.org/10.1139/x05-148>
- Li, P. and Martin, T. E. (1991). Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *The Auk*, 108, 405-418.
- Lindenmayer, D. B. and Franklin, J. F. (2002). *Conserving forest biodiversity : a comprehensive multiscaled approach*. Island Press.
- Loose, S. S. and Anderson, S. H. (1995). Woodpecker habitat use in the forests of Southeast Wyoming. *Journal of Field Ornithology*, 66, 503-514.
- Mannan, R. W. (1977). *Use of snags by birds, douglas-fir region, Western Oregon* [Master Thesis, Oregon State University].
- Mannan, R. W., Meslow, E. C. and Wight, H. M. (1980). Use of snags by birds in douglas-fir forests, Western Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 44(4), 787-797. <https://doi.org/10.2307/3808306>
- Marchais, M. (2017). *Les changements de composition dans la forêt boréale mixte de l'Ouest du Québec depuis la Colonisation Euro-canadienne* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].

- Martin, K., Aitken, K. E. H. and 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(1), 5-19. <https://doi.org/10.1093/condor/106.1.5>
- Martin, M., Tremblay, J. A., Ibarzabal, J. and Morin, H. (2021). An indicator species highlights continuous deadwood supply is a key ecological attribute of boreal old-growth forests. *Ecosphere*, 12(5). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3507>
- Martin, M., Paillet, Y., Larrieu, L., Kern, C. C., Raymond, P., Drapeau, P. and Fenton, N. J. (2022). Tree-related microhabitats are promising yet underused tools for biodiversity and nature conservation: A systematic review for international perspectives. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.818474>
- Maser, C., Anderson, R. G., Cromack, K., Williams, J. T. and Martin, R. E. (1979). Dead and down woody material. In J. W. Thomas (dir.), *Wildlife Habitats in Managed Forests: the Blue Mountains of Oregon and Washington* (p. 78-95). USDA Forest Service Agricultural Handbook N. 553.
- Mazur, S. (2013). Valorization of the forest ecosystems of the « Lasy Spalsko-Rogowskie » Forest Promotional Complex based on arboreal ants (Formicidae). *Sylwan*, 157(5), 330-335.
- McClelland, B. R. and McClelland, P. T. (1999). Pileated Woodpecker nest and roost trees in montana: links with old-growth and forest « health ». *Wildlife Society Bulletin*, 846-857.
- McGarigal, K. and McComb, W. C. (1995). Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*, 65(3), 235-260. <https://doi.org/10.2307/2937059>
- Mellen, T. K. (1987). *Home range and habitat use of Pileated Woodpeckers, Western Oregon* [Master Thesis, Oregon State University].
- Mellen, T. K., Meslow, E. C. and Mannan, R. W. (1992). Summertime home range and habitat use of Pileated Woodpeckers in Western Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 56(1), 96-103. <https://doi.org/10.2307/3808796>
- Melles, S., Fortin, M.-J., Badzinski, D. and Lindsay, K. (2012). Relative Importance of nesting habitat and measures of connectivity in predicting the occurrence of a forest songbird in fragmented landscapes. *Avian Conservation and Ecology*, 7(2). <https://doi.org/10.5751/ace-00530-070203>
- Messier, C., Parent, S. and Bergeron, Y. (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 511-520. <https://doi.org/10.2307/3237266>
- Millar, B. R. (1992). *An ecological assessment of the use of hydro utility poles for nesting by Pileated Woodpeckers in Southeastern Manitoba*. [Master Thesis, University of Manitoba].
- Millar, B. R. (1994). *Habitat suitability index model: Pileated Woodpecker (Dryocopus pileatus)*. Manitoba Department of Natural Resources, Wildlife Branch.

- Morrison, J. L. and Chapman, W. C. (2005). Can urban parks provide habitat for woodpeckers? *Northeastern Naturalist*, 12(3), 253-262. [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2005\)012\[0253:cupphf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2005)012[0253:cupphf]2.0.co;2)
- Nappi, A., Drapeau, P. and Leduc, A. (2015). How important is dead wood for woodpeckers foraging in Eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 346, 10-21. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.028>
- Newell, P., King, S. and Kaller, M. (2009). Foraging behavior of Pileated Woodpeckers in partial cut and uncut bottomland hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1456-1464. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.053>
- Nielsen, M. G. (1986). Respiratory rates of ants from different climatic areas. *Journal of Insect Physiology*, 32(2), 125-131. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(86\)90131-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(86)90131-9)
- Norris, D. R. and Stutchbury, B. J. M. (2001). Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology*, 15(3), 729-736. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003729.x>
- 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. and Imbeau, L. (2012). Woodpecker excavations suitability for and occupancy by cavity users in the boreal mixedwood forest of Eastern Canada. *Écoscience*, 19(4), 391-397. <https://doi.org/10.2980/19-4-3582>
- Ozolins, A., Brack, C. and Freudenberger, D. (2001). Abundance and decline of isolated trees in the agricultural landscapes of central New South Wales, Australia. *Pacific Conservation Biology*, 7(3), 195. <https://doi.org/10.1071/pc010195>
- Plouffe-Leboeuf, A. (2016). *Persistance temporelle de l'avifaune cavicole dans les habitats linéaires en forêt boréale aménagée* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Punntila, P., Haila, Y., Pajunen, T., Tukia, H. and Haila, Y. (1991). Colonisation of clearcut forests by ants in the Southern Finnish taiga: A Quantitative Survey. *Oikos*, 61(2), 250. <https://doi.org/10.2307/3545343>
- Punntila, P., Haila, Y., Niemela, J. and Pajunen, T. (1994). Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici*, 31(1), 131-144.
- Punntila, P., Haila, Y. and Tukia, H. (1996). Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography*, 19(1), 16-28. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00151.x>
- Raley, C. M. and Aubry, K. B. (2006). Foraging ecology of Pileated Woodpeckers in coastal forests of Washington. *Journal of Wildlife Management*, 70(5), 1266-1275. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2006\)70\[1266:feopwi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2006)70[1266:feopwi]2.0.co;2)
- Raphael, M. G. and White, M. (1984). Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada. *Wildlife Monographs*, 86, 3-66.

- Renken, R. B. and Wiggers, E. P. (1989). Forest characteristics related to Pileated Woodpecker territory size in Missouri. *The Condor*, 91(3), 642-652. <https://doi.org/10.2307/1368115>
- Ripper, D., Bednarz, J. C. and Varland, D. E. (2007). Landscape use by Hairy Woodpeckers in managed forests of Northwestern Washington. *Journal of Wildlife Management*, 71(8), 2612-2623. <https://doi.org/10.2193/2005-487>
- Robbins, C. S., Sauer, J. R., Greenberg, R. S. and Droege, S. (1989). Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 7658-7662.
- Rolstad, J., Majewski, P. and Rolstad, E. (1998). Black Woodpecker use of habitats and feeding substrates in a managed scandinavian forest. *The Journal of Wildlife Management*, 62(1), 11-23. <https://doi.org/10.2307/3802260>
- Rose, A. H. (1957). Some notes on the biology of *Monochamus scutellatus* (Say) (Coleoptera: Cerambycidae). *The Canadian Entomologist*, 89(12), 547-553. <https://doi.org/10.4039/ent89547-12>
- Rosenberg, K. V. and Raphael, M. G. (1986). Effects of forest fragmentation on vertebrates in douglas-fir forests. In J. Verner, M. L. Morrison And C. J. Ralph (dir.), *Wildlife 2000: Modeling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates* (p. 263-272). University of Wisconsin.
- Ross, M. S., Flanagan, L. B. and Roi, G. H. L. (1986). Seasonal and successional changes in light quality and quantity in the understory of boreal forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, 64(11), 2792-2799. <https://doi.org/10.1139/b86-373>
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. and Hébert, C. (2004). Xylophagous insect species composition and patterns of substratum use on fire-killed black spruce in central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(3), 677-685. <https://doi.org/10.1139/x03-235>
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. and M. Buddle, C. (2007). Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography*, 30(6), 737-748. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x>
- Sanders, C. J. (1964). The biology of carpenter ants in New Brunswick. *The Canadian Entomologist*, 96(6), 894-909. <https://doi.org/10.4039/ent96894-6>
- Savignac, C. (1996). *Sélection de l'habitat par le Grand Pic (*Dryocopus pileatus*) à différentes échelles spatiales dans la région de la Mauricie*. [Mémoire de maîtrise, Université Laval].
- Schmidt, F. A. and Solar, R. R. C. (2010). Hypogaeic pitfall traps: methodological advances and remarks to improve the sampling of a hidden ant fauna. *Insectes Sociaux*, 57(3), 261-266. <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0078-1>
- Seymour, R. S. and Hunter, M. L. (1999). Principles of ecological forestry. In *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems* (p. 22-62). Cambridge University Press.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1981). *Biometry. Second edition*. Freeman.



- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. and Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3), 571. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Tomasevic, J. A. and Marzluff, J. M. (2018). Use of suburban landscapes by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*). *The Condor*, 120(4), 727-738. <https://doi.org/10.1650/condor-17-171.1>
- Vaillancourt, M-A., Bélanger, L., Bergeron, Y., Drapeau, P., Fortin, D., Daniel, G., Gauthier, S., Imbeau, L., Kneeshaw, D., Messier, C., Leduc, A., Raulier, F. and Ruel, J-C. (2009). *Avis scientifique portant sur les forêts mûres And surannées.*
- Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R. and Smith, S. M. (2006). An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3), 48-59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.06.020>
- Véle, A., Holuša, J. and Frouz, J. (2009). Sampling for ants in different-aged spruce forests: A comparison of methods. *European Journal of Soil Biology*, 45(4), 301-305. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.03.002>
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., Tiainen, I. and Vilén, J. (2000). Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici.*, 37, 135-149.
- Vergara, P. M., Saura, S., Pérez-Hernández, C. G. and Soto, G. E. (2015). Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: Modeling the foraging movements of woodpeckers. *Ecological Modelling*, 300, 114-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.006>
- Whitcomb, R. F., Robbins, C. S., Lynch, J. F., Whitcomb, B. L., Klimkiewicz, M. K. and Bystrak, D. (1981). Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduoud forest. In *Forest Island Dynamics in a Man Dominated Landscape* (p. 125-205). Springer-Verlag.
- Yatskov, M., Harmon, M. E. and Krankina, O. N. (2003). A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(7), 1211-1226. <https://doi.org/10.1139/x03-033>

## CONCLUSION

### Recommandations pour l'aménagement

Ce mémoire montre que les forêts situées dans les paysages perturbés par l'exploitation forestière et par l'agriculture sont moins propices pour l'occupation du Grand Pic. Ces derniers présentent très peu de forêts assez matures pour offrir une densité de substrats alimentaires propices au Grand Pic. Ce rajeunissement de la mosaïque forestière en forêt boréale mixte entraîne un changement dans la composition en espèces d'arbres de la canopée (Bergeron et Harvey, 1997; Drapeau *et al.* 2000; Gauthier *et al.* 1996). Une augmentation de la proportion de peuplements dominés par des feuillus ainsi que la prévalence du peuplier faux-tremble sont observées aux dépens des peuplements mixtes et résineux plus vieux qui peuvent fournir un éventail intéressant d'essences et de stades de dégradation essentiels pour l'alimentation du Grand Pic (Nappi *et al.* 2015) et sa reproduction (Cadieux *et al.* 2023). Une période de rotation des coupes plus courte que le cycle de feux naturellement présent sur le territoire explique que, dans les paysages aménagés, les peuplements ont peu de chances d'atteindre le stade de forêts mixtes et résineuses âgées (Bergeron, 1991; Bergeron et Harvey, 1997; Dansereau et Bergeron, 1993; Gauthier *et al.* 1996;) propices à la présence du Grand Pic (Cadieux *et al.* 2023). Ainsi, malgré la présence accrue des peupliers faux-trembles qui sont d'importants substrats pour la reproduction du Grand Pic (Bonar, 2001; Cadieux, 2017; Cooke et Hannon, 2012; Li et Martin, 1991; Martin *et al.* 2004; Ouellet-Lapointe *et al.* 2012), ces derniers s'avèrent trop jeunes (Bergeron *et al.* 1998) pour que les arbres atteignent le diamètre et le degré de dégradation propices à l'excavation de cavités de reproduction (Cadieux *et al.* 2023). Nos résultats confirment d'ailleurs une plus faible disponibilité de chicots de fort diamètre dans les peuplements résiduels des paysages perturbés que dans les forêts non aménagées.

Le paysage perturbé par la coupe est généralement plus semblable au paysage non aménagé en termes d'âge et de composition d'essences d'arbres. En effet, plusieurs peuplements ayant été récoltés présentent différents stades de régénération, offrant donc une plus grande hétérogénéité d'essences d'arbres à des stades variés de dégradation des tiges. Par contre, en misant sur des périodes de rotation courtes, les pratiques de foresterie actuelles continuent à rajeunir la mosaïque forestière, s'approchant ainsi de la situation observée actuellement en paysage agricole. Pour éviter cette situation, il sera nécessaire d'instaurer de nouvelles pratiques d'aménagement forestier axées sur une diversité accrue de pratiques de récolte dont de plus longues révolutions et le recours aux coupes partielles sous couvert

(Bergeron *et al.* 2002; Drapeau *et al.* 2009b; Gauthier *et al.* 2009) de même que la rétention accrue d'un couvert forestier âgé et de gros arbres de stade de dégradation variés (Drapeau *et al.* 2009a; Edworthy *et al.* 2013). Ces derniers jouent un rôle crucial dans le maintien de populations viables de Grand Pic, mais sont également essentiels pour l'ensemble des espèces de pics qui exercent un rôle pivot dans la structure des communautés d'oiseaux cavicoles en forêt boréale (Cadieux *et al.* 2023; Martin *et al.* 2004).

Notre étude confirme que le Grand Pic sélectionne plus fortement les arbres plus gros et plus dégradés pour s'alimenter (Fleming, 1999; Gasse, 2007; Nappi *et al.*, 2015). Les peupliers faux-trembles et baumiers, les pins gris, les sapins baumiers, les thuyas occidentaux, les épinettes blanches ainsi que les saules présents dans le paysage agricole sont toutes des essences sélectionnées par le Grand Pic pour l'alimentation. Les épinettes noires, les bouleaux blancs et les mélèzes laricins sont moins utilisés. Cette préférence change peu entre les paysages, mis à part une utilisation légèrement plus forte d'arbres de plus petits diamètres en forêts agricoles. La plus faible densité de gros chicots dans ce paysage semble inciter le Grand Pic à se rabattre sur les arbres de plus petits diamètre, en particulier sur les saules qui sont relativement communs dans les peuplements agricoles en régénération. Les gros chicots ont souvent été associés à la présence de divers insectes (Bull, 1987; Bull et Jackson, 2011; Dennis *et al.* 2017; Gardiner *et al.* 1957; Hoyt, 1957; Nappi *et al.* 2015; Raley et Aubry, 2006; Rose *et al.* 1957; Saint-Germain *et al.* 2004, 2007; Sanders, 1964) et la moins grande dureté des arbres plus dégradés pourrait être essentielle aux capacités d'excavation du Grand Pic. Ces résultats démontrent que le Grand Pic présente des préférences alimentaires assez rigides pour un type de substrat précis et rare. L'adaptation du Grand Pic à ce manque de substrats préférés pour l'alimentation prend davantage la forme d'un certain évitement des forêts perturbées. Autant en termes de densité de cavités de nidification (Antaya, 2019; Bédard, 2013; Cadieux, 2011, 2017; Bilodeau-Colbert, 2023; Ouellet-Lapointe, 2010; Ouellet-Lapointe *et al.* 2012; Plouffe-Leboeuf, 2016;) que de marques d'alimentation récentes ou anciennes, les signes d'activité du Grand Pic pointent tous vers une sous utilisation des paysages agricoles et aménagés par rapport au paysage non aménagé. Un environnement favorisant la perte de forêts matures et âgées, et par le fait même une diminution dans la disponibilité de gros chicots, dégrade donc passablement la qualité de l'habitat du Grand Pic pour son alimentation et pourrait compromettre les chances d'avoir des populations abondantes de cette espèce.

Le Grand Pic est reconnu comme étant capable d'augmenter la taille de son domaine vital pour s'adapter à une faible disponibilité de forêts matures (Bonar, 2001; Bull et Holthausen, 1993; Mellen *et al.* 1992; Renken et Wiggers, 1989; Tomasevic et Marzluff, 2018) et nos observations d'une activité alimentaire et reproductive en forêts perturbées semblent indiquer qu'il est dans une certaine mesure capable de s'adapter à ces types d'environnements. Par contre, la rareté des peuplements forestiers peut rendre le processus d'alimentation du Grand Pic plus risqué et moins efficace. En effet, de traverser des champs agricoles ou des peuplements ayant été coupés récemment et n'offrant aucun couvert forestier augmente les risques de prédation (Bonar, 2001) sans compter que de trouver des ressources alimentaires dans des environnements plus pauvres requiert une plus grande dépense énergétique (Raley et Aubry, 2006).

Selon la littérature, les fourmis charpentières sont considérées comme étant la principale source de nourriture du Grand Pic (Beal, 1911; Bull *et al.* 1992, Raley et Aubry, 2006). Par contre, nos résultats pointent vers une plus faible présence de celles-ci dans les forêts non aménagées et dominées par un couvert résineux. Le fait que ces peuplements sont ceux préférés par le Grand Pic pour son alimentation nous amène à penser que les fourmis charpentières sont assez répandues pour ne pas représenter une ressource limitante, que d'autres insectes sont davantage consommés dans notre zone d'étude, ou que de plus rares mais plus importantes colonies se trouvent dans les gros chicots du paysage non aménagé.

#### Limites de l'étude et pistes de recherche

En définitive, cette étude contribue à une nouvelle facette de la littérature au sujet de l'écologie de l'alimentation du Grand Pic puisqu'elle est la première à comparer ses ressources et habitudes alimentaires entre trois paysages contrastés, dont un paysage de référence n'ayant pas subi de perturbation d'origine humaine. Elle nous permet de constater que les modifications anthropiques de son habitat à l'échelle du paysage ont un effet direct sur la qualité et la quantité de ressources alimentaires potentielles du Grand Pic, et que celui-ci réagit à cette disponibilité en modulant l'intensité de son utilisation des forêts pour l'alimentation et la reproduction. La sélection des substrats de reproduction des pics a historiquement été largement étudiée, car considérée comme étant leur principale limitation, mais notre recherche souligne également la pertinence de l'étude des substrats d'alimentation comme facteur pouvant limiter et indiquer la présence relative des pics, et particulièrement du Grand Pic. Des projets de recherches connexes pourront potentiellement, à la lumière de nos recommandations, permettre de comprendre comment s'articulent les préférences du

Grand Pic à l'échelle de l'arbre et du paysage autour de la répartition spatiale et saisonnière d'insectes saproxyliques.

Notre étude a permis de mesurer une présence plus fréquente de fourmis charpentières en forêts perturbées, mais le Grand Pic ne répond pas à cette disponibilité par une activité alimentaire accrue. Une méthode d'échantillonnage permettant de mesurer la biomasse des fourmis charpentières et des insectes saproxyliques aiderait à déterminer si les colonies sont distribuées de manière différente entre les différents paysages, ou si les fourmis ne sont tout simplement pas une ressource limitante pour l'alimentation du Grand Pic. Il est également possible que les ressources alimentaires deviennent plus limitantes lorsqu'une partie de la végétation est couverte par la neige (Bull *et al.* 1992; Hoyt, 1957; Raley et Aubry, 2006) et le Grand Pic pourrait être plus flexible dans ses déplacements lorsqu'il n'a pas d'attache à un site de nidification. Il serait intéressant d'étudier son alimentation hivernale en effectuant des battues systématiques pour repérer les marques fraîches avec des copeaux au sol de façon à savoir si les paysages perturbés sont plus utilisés dans les moments où les autres ressources alimentaires sont plus rares. L'utilisation de pièges appâtés, bien qu'étant un outil précieux pour évaluer rapidement la présence de fourmis charpentières, comporte des limites. Les connaissances actuelles ne nous permettent pas de savoir quelle distance sépare les différents nids ni quelle distance les ouvrières peuvent parcourir pour s'alimenter dans notre aire d'étude. Il est donc impossible de tirer des conclusions par rapport à l'emplacement et aux caractéristiques de l'arbre accueillant le nid. Aussi, des caractéristiques de l'environnement local comme la disponibilité d'autres ressources alimentaires rendent l'appât plus ou moins attirant pour les fourmis (Kaspari et Majer, 2000), ce qui peut amplifier les tendances observées. L'utilisation d'outils plus sophistiqués comme une caméra à infrarouge ou la dissection des arbres à l'étude seraient des pistes intéressantes pour déterminer plus précisément la distribution des fourmis charpentières et des autres insectes saproxyliques de façon à mieux évaluer la composition de l'alimentation du Grand Pic en forêt boréale.

La faible quantité de marques d'alimentation récentes observées ne nous permettait pas d'effectuer des analyses ayant un pouvoir statistique satisfaisant sans inclure les marques anciennes. Bien que des vérifications aient été effectuées de manière à valider que les tendances observées étaient semblables en considérant seulement les marques récentes, un biais subsiste par rapport à l'âge et au diamètre des arbres utilisés. L'état des peuplements peut aussi avoir légèrement changé depuis leur utilisation par les pics. Les analyses effectuées sont toutefois utiles pour nous informer des effets à long terme des

perturbations, ce qui est essentiel pour comprendre leurs impacts sur la faune (Dobkin, 1994; Freedman *et al.* 1994; Hejl *et al.* 1995; Thompson *et al.* 1995), mais une étude axée sur la recherche active de cavités fraîches d'alimentation génèrerait des connaissances plus précises quant aux préférences alimentaires du Grand Pic dans les trois paysages.

Nos résultats pointent clairement vers une utilisation accrue du paysage non aménagé par le Grand Pic pour son alimentation ainsi que pour sa nidification. Si cette tendance s'accroît avec le temps compte tenu du rajeunissement de la matrice forestière prenant place en forêts aménagées par la coupe, la grande densité de Grand Pic en forêt non aménagée pourrait forcer les jeunes à migrer vers des forêts moins propices à maturité, faute de ressources suffisamment abondantes. En effet, plusieurs études ont observé que le taux de dispersion dans des habitats adjacents augmente avec la taille de la population locale pour certaines espèces d'oiseaux (ex. Nilsson, 1989; Veit et Lewis, 1996; Watson *et al.* 1984). Dans notre aire d'étude, les forêts naturelles sont entourées de peuplements aménagés par la coupe et la matrice agricole est plus loin en périphérie. Ce pourrait être un des facteurs expliquant pourquoi cette dernière connaît aussi peu d'activités comparée aux deux autres paysages. Il pourrait être intéressant d'effectuer un suivi actif du degré d'activité alimentaire et reproductif du Grand Pic dans les prochaines années de façon à savoir s'il se rabat progressivement sur la matrice agricole.

## ANNEXE A

### STADES DE DÉGRADATION DES ARBRES ET DU BOIS, DÉVELOPPÉE PAR MASER *ET AL.* (1979) ET ADAPTÉE À LA FORÊT BORÉALE PAR OUELLET-LAPOINTE (2010) ET CADIEUX (2011)

Stade de dégradation	Description
1	Vivant, en santé, aucun signe de dégradation ou blessure majeure
2	Vivant, mais présentant des signes de détérioration (i.e., champignons, blessure importante, perte de feuillage)
3	Sénescent, mort imminente
4	Mort récente. La majorité des branches sont encore présentes.
5	Mort. Aucun feuillage ou petites branches.
6	Chicot. Tronqué, sans branche et avec >50% de sa taille initiale
7	Chicot. Tronqué, sans branche et avec <50% de sa taille initiale
8	Souche de moins de 2m très dégradée
9	Arbre récemment tombé présentant encore la majorité de ses branches et de son écorce
10	Arbre au sol ayant encore de l'écorce, mais pas de petites branches et une texture légèrement ramollie
11	Tronc près du sol en raison de la rareté des branches, souvent divisé en gros morceaux et décoloré
12	Bûche très décoloré et molle, partiellement recouverte de mousse et de litière
13	Bûche ovale s'intégrant au sol, entièrement recouvert de mousse ou de litière

## ANNEXE B

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

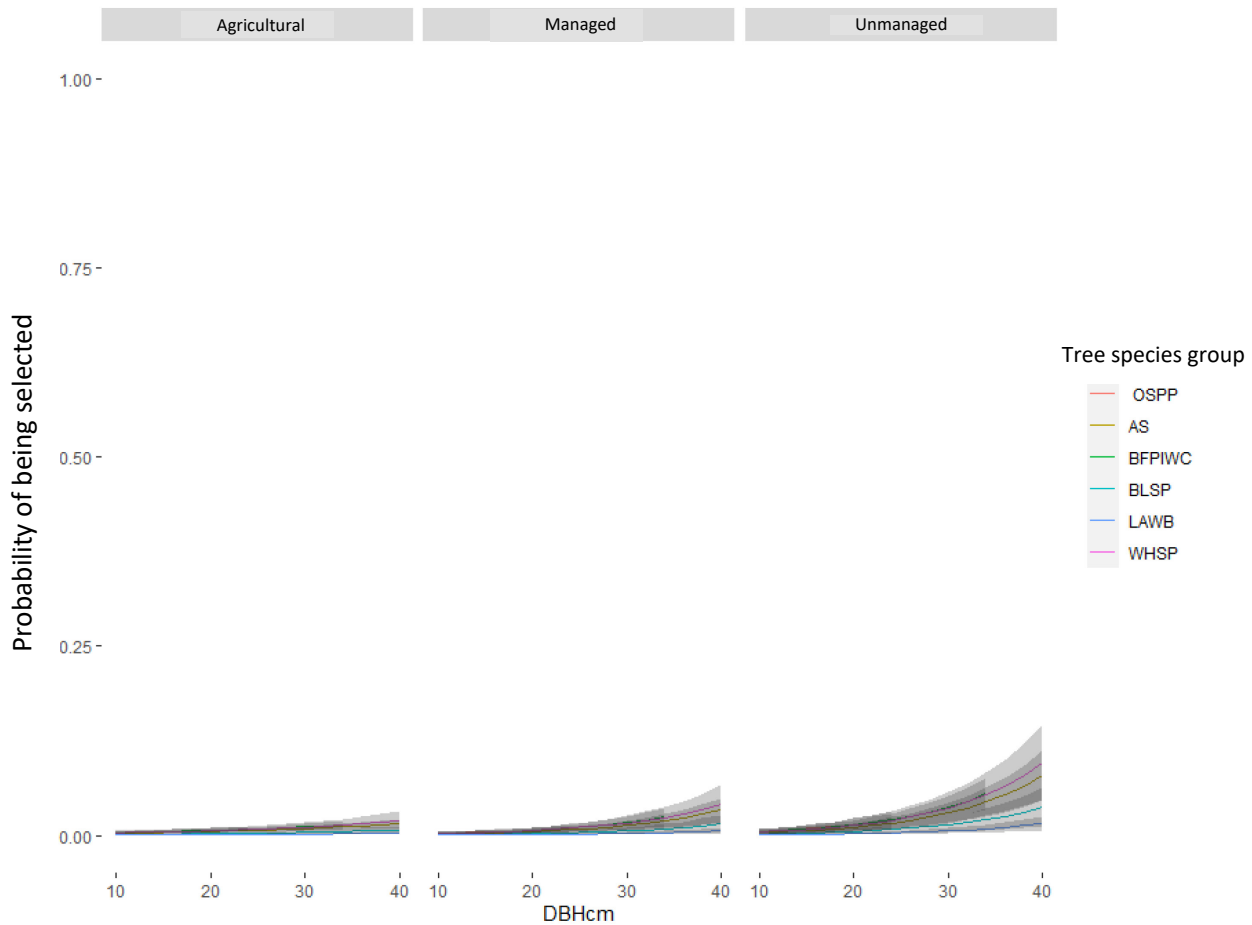
Classes d'écorce	Pourcentage (%) d'écorce restant
1	100
2	95 à 99
3	75 à 95
4	50 à 75
5	25 à 50
6	1 à 25
7	0



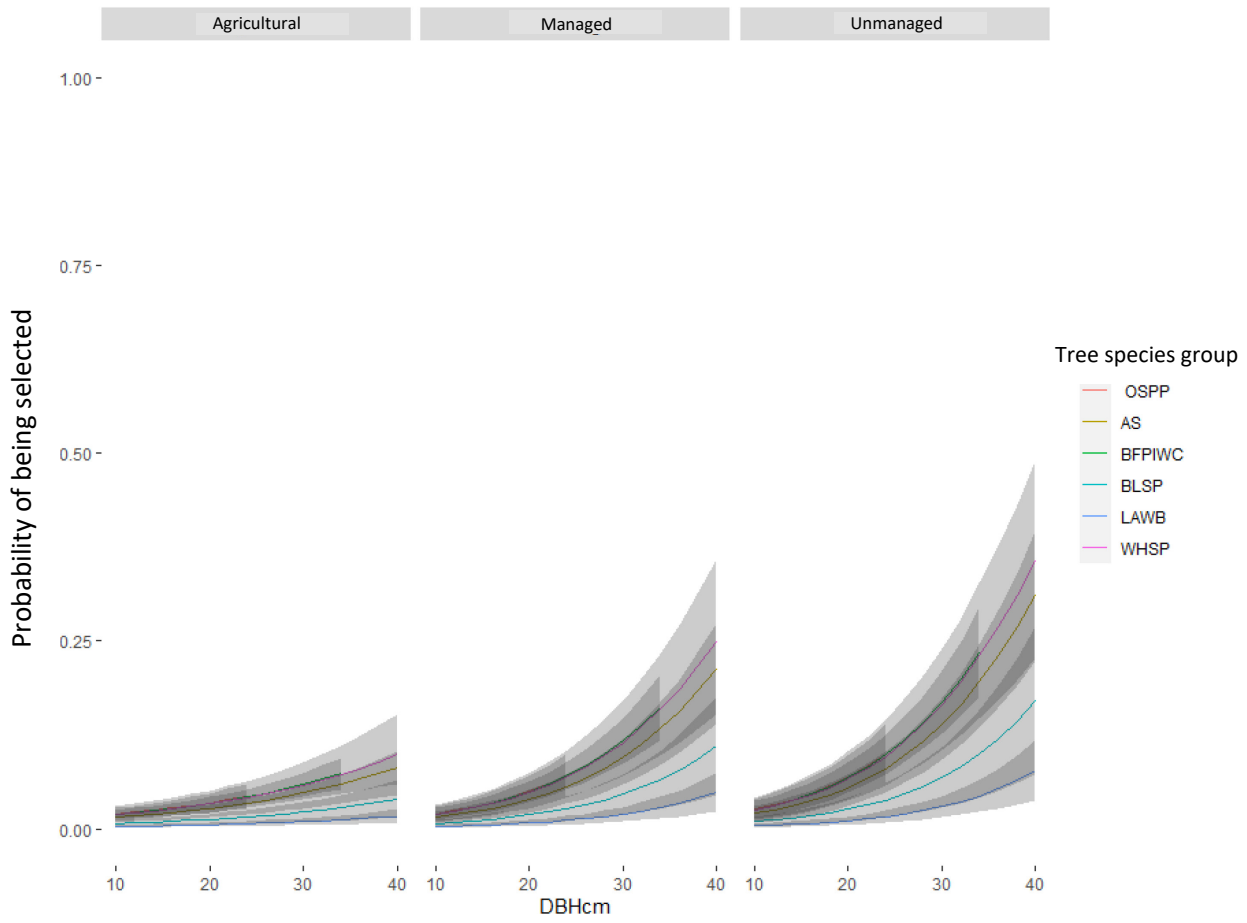
## ANNEXE C

**RÉSULTATS SUPPLÉMENTAIRES : PROBABILITY THAT A PILEATED WOODPECKER SELECTS A TREE FOR FORAGING AS A FUNCTION OF DBH AND LANDSCAPE TYPES. BASED ON THE LOGISTIC REGRESSION MODEL ANALYZING FEEDING SUBSTRATE SELECTION. EACH GRAPH REPRESENTS A DIFFERENT DEGRADATION STAGE: A) HEALTHY TREES B) DEGRADED OR RECENTLY DEAD TREES, C) SNAGS IN ADVANCED DEGRADATION. EACH SLOPE REPRESENT A TREE SPECIES GROUPS : OSPP :OTHER SPECIES; WHSP : WHITE SPRUCE, BLSP :BLACK SPRUCE; LAWB : EASTERN LARCH AND WHITE BIRCH; AS : TREMBLING ASPEN AND BALSAM POPLAR; BFPIWC : BALSAM FIR, JACK PINE, AND WHITE CEDAR**

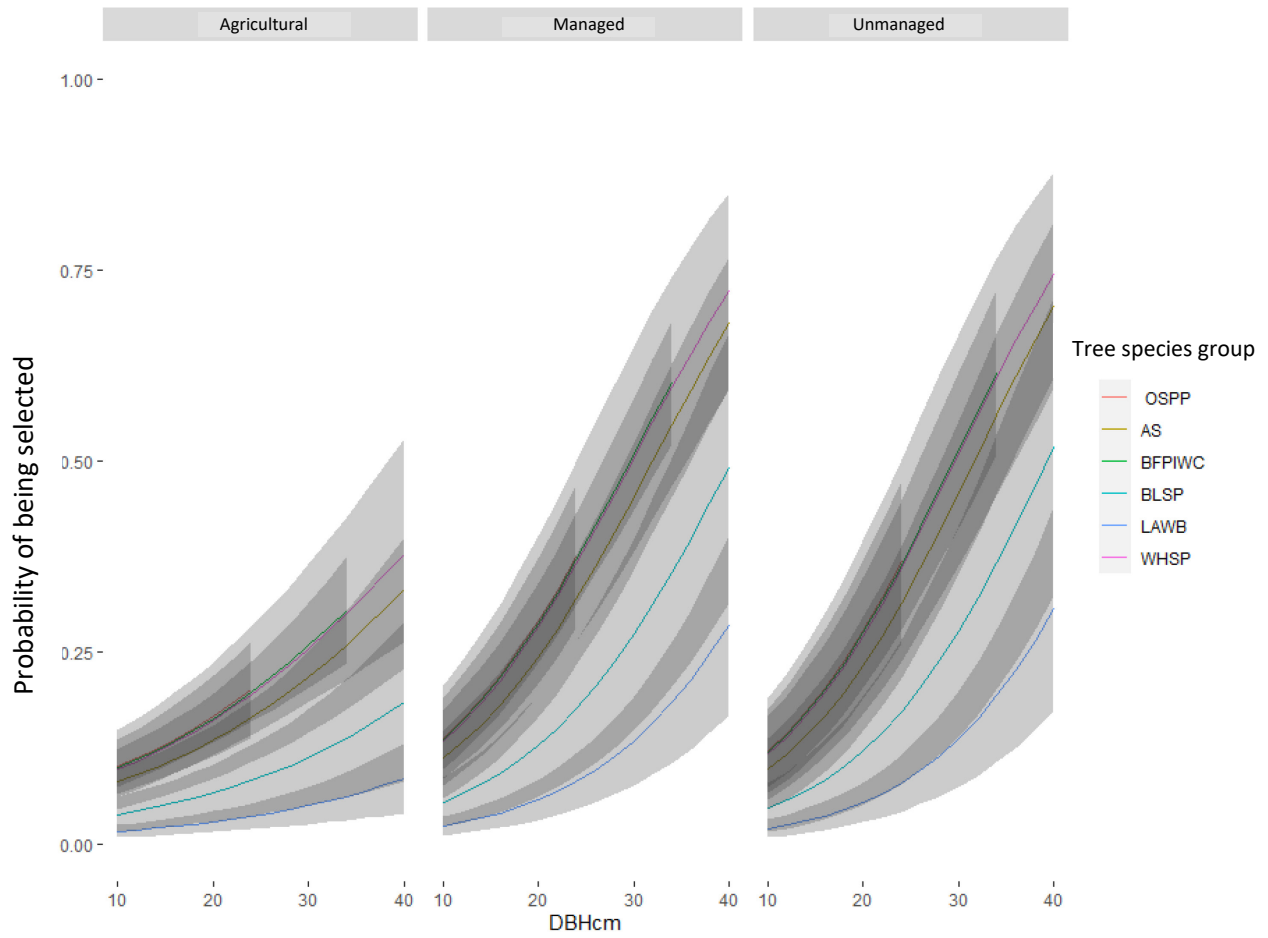
a) Healthy trees



b) Degraded or recently dead trees



c) Snags in advanced degradation



## RÉFÉRENCES CITÉES DANS L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE

- Aitken, K. E. H. et 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. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0166-9>
- Aitken, K. E. H., Wiebe, K. L. et Martin, K. (2002). Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia. *The Auk*, 119(2), 391-402. <https://doi.org/10.1093/auk/119.2.391>
- Akre, R. D. et Hansen, L. D. (1990). Management of Carpenter Ants. Dans K. Robert, V. Meer, K. Jaffe et A. Cedeno (dir.), *Applied Myrmecology*. CRC Press.
- Anderson, D. P., Turner, M. G., Forester, J. D., Zhu, J., Boyce, M. S., Beyer, H. et Stowell, L. (2005). Scale-dependent summer resource selection by reintroduced elk in Wisconsin, USA. *Journal of Wildlife Management*, 69(1), 298-310. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2005\)069%3C0298:ssrsbr%3E2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2005)069%3C0298:ssrsbr%3E2.0.co;2)
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos*, 71(3), 355-366. <https://doi.org/10.2307/3545823>
- Angelstam, P. K. (1998). Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 593-602. <https://doi.org/10.2307/3237275>
- Antaya, A. (2019). *La Connectivité de l'Habitat du Grand Pic (Dryocopus pileatus) Favorise-t-elle son occupation dans un paysage agroforestier boréal?* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Apps, C. D., McLellan, B. N., Kinley, T. A. et Flaa, J. P. (2001). Scale-dependent habitat selection by Mountain Caribou, Columbia Mountains, British Columbia. *The Journal of Wildlife Management*, 65(1), 65. <https://doi.org/10.2307/3803278>
- Arnan, X., Gracia, M., Comas, L. et Retana, J. (2009). Forest management conditioning ground ant community structure and composition in temperate conifer forests in the Pyrenees Mountains. *Forest Ecology and Management*, 258(2), 51-59. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.029>
- Askins, R. A., Philbrick, M. J. et Sugeno, D. S. (1987). Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation*, (39), 129-152.
- Balda, R. P., Gaud, W. S. et Brawn, J. D. (1983). Predictive models for snag nesting birds. *Snag Habitat Management: Proceedings of the Symposium*, 216-222.
- Beal, F. E. L. (1911). *Food of the woodpeckers of the United States*. U.S. Department of Agriculture.
- Beckwith, R. C. et Bull, E. L. (1985). Scat analysis of the arthropod component of Pileated Woodpecker diet. *The Murrelet*, 66(3), 90-92. <https://doi.org/10.2307/3535167>

- Bédard, S. (2013). *Qualité des parcelles d'habitat résiduel des paysages aménagés en forêt boréale mixte pour la reproduction et l'alimentation du pic maculé (Sphyrapicus varius)* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Bent, A. C. (1939). *Life histories of North American Woodpeckers. Order Piciformes*. Bulletin of the United States National Museum.
- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992. <https://doi.org/10.2307/1941553>
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1500:sasdit\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1500:sasdit]2.0.co;2)
- Bergeron, Y. et Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 235-242. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(96\)03924-2](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(96)03924-2)
- Bergeron, Y., Richard, P. J. H., Carcaillet, C., Gauthier, S., Flannigan, M. et Prairie, Y. T. (1998). Variability in Fire Frequency and Forest Composition in Canada's Southeastern Boreal Forest: A Challenge for Sustainable Forest Management. *Conservation Ecology*, 2(2). <https://doi.org/10.5751/es-00049-020206>
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. et Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the Eastern Canadian boreal forest: Consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 384-391. <https://doi.org/10.1139/x00-178>
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. et Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a Guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36(1). <https://doi.org/10.14214/sf.553>
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et Lecomte, N. (2007). Using knowledge of natural disturbances to support sustainable forest management in the northern clay belt. *The Forestry Chronicle*, 83(3), 326-337. <https://doi.org/10.5558/tfc83326-3>
- Bergin, T. M. (1992). Habitat selection by the western kingbird in Western Nebraska: A hierarchical analysis. *The Condor*, 94(4), 903-911. <https://doi.org/10.2307/1369287>
- Bevis, K. R. et Martin, S. K. (2002). *Habitat preferences of primary cavity excavators in Washington's East Cascades*. USDA Forest Service.
- Bilodeau-Colbert, J. (2023). *Sélection de l'habitat du Grand Pic (Dryocopus pileatus) en forêt boréale mixte de l'est du Canada*. [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Blake, M. D. (2018). *Foraging habitat of Pileated Woodpecker in relation to a managed landscape of the Hoopa valley reservation, northwestern California* [Master thesis, California State Polytechnic University].
- Blewett, C. M. et Marzluff, J. M. (2005). Effects of urban sprawl on snags and the abundance and productivity of cavity-nesting birds. *The Condor*, 107(3), 678-693. <https://doi.org/10.1093/condor/107.3.678>

- Blondel, J. (1995). *Biogéographie, approche écologique et évolutive* (Collection Écologie no. 27). Masson.
- Blouin, J., Berger, J-P. et Gosselin, J. (2002). *Guide de reconnaissance des types écologiques: Région écologique 5a plaine de l'Abitibi*. Ministère des ressources naturelles.
- Bonar, R. (2001). *Pileated Woodpecker habitat ecology in the Alberta Foothills*. [Mémoire de maîtrise, University of Alberta].
- Bonar, R., Beck, B., Bessie, R., Smith, G. et Stenhouse, M. (1995). *Habitat suitability index models for 35 wildlife species in the boreal foothills of West-Central Alberta*. Foothills Model Forest.
- Boucher, P., Hébert, C., Francoeur, A. et Sirois, L. (2015). Postfire succession of ants (Hymenoptera: Formicidae) nesting in dead wood of northern boreal forest. *Environmental Entomology*, 44(5), 1316-1327. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv109>
- Brawn, J. D. et Balda, R. P. (1988). Population biology of cavity nesters in Northern Arizona: Do nest sites limit breeding densities? *The Condor*, 90(1), 61-71. <https://doi.org/10.2307/1368434>
- Brawn, J. D., Elder, W. H. et Evans, K. E. (1982). Winter foraging by cavity nesting birds in an oak-hickory forest. *Wildlife Society Bulletin*, 10, 271-275.
- Brown, E. R. (1985). *Management of wildlife and fish habitats in forests of Western Oregon and Washington*. U.S. Dept. Of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Region ; Washington, D.C.
- Buczowski, G. (2010). Suburban sprawl: environmental features affect colony social and spatial structure in the black carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus*. *Ecological Entomology*, 36(1), 62-71. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01245.x>
- Bull, E. L. (1987). Ecology of the Pileated Woodpecker in Northeastern Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 51(2), 472-481. <https://doi.org/10.2307/3801036>
- Bull, E. L. et Holthausen, R. S. (1993). Habitat use and management of Pileated Woodpeckers in Northeastern Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 57(2), 335-345. <https://doi.org/10.2307/3809431>
- Bull, E. L. et Jackson, J. A. (2011). *Pileated Woodpecker : Dryocopus pileatus*. American Ornithologists' Union ; Philadelphia, Pa.
- Bull, E. L. et Meslow, E. C. (1977). Habitat requirements of the Pileated Woodpecker in Northeastern Oregon. *Journal of Forestry*, 75, 335-337.
- Bull, E. L. et Meslow, E. C. (1988). *Breeding biology of the Pileated Woodpecker: Management implications*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Bull, E. L. et Peterson, S. R. (1986). *Resource partitioning among woodpeckers in Northeastern Oregon*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.

- Bull, E. L., Beckwith, R. C. et Holthausen, R. S. (1992). Arthropod diet of Pileated Woodpeckers in Northeastern Oregon. *Northwestern Naturalist*, 73(2), 42-45. <https://doi.org/10.2307/3536688>
- Bush, P. G. (1999). *Influence of landscape-scale forest structure on the presence of Pileated Woodpeckers (Dryocopus pileatus) in Central Ontario Forests* [Master Thesis, Lakehead University].
- 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].
- Cadieux, P. et Drapeau, P. (2017). *Ecological foresight analysis of utility poles damages caused by the Pileated Woodpecker in forested area*. HydroMéga Services Inc.
- Cadieux, P., Drapeau, P., Ouellet-Lapointe, U., Leduc, A., Imbeau, .L, Deschênes, R. et Nappi, A. (2023). Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape. *Frontiers in Forests and Global Change*, 6, 1084696. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2023.1084696>
- Chambers, C. L., Carrigan, T., Sabin, T. E., Tappeiner, J. et McComb, W. C. (1997). Use of artificially created douglas-fir snags by cavity-nesting birds. *Western Journal of Applied Forestry*, 12(3), 93-97. <https://doi.org/10.1093/wjaf/12.3.93>
- Cockle, K., Martin, K. et Wiebe, K. (2011). Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the neotropical Atlantic forest. *Biotropica*, 43(2), 228-236. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00661.x>
- Conner, R. N. (1979). Seasonal changes in woodpecker foraging methods: Strategies for winter survival. Dans J. G. Dickson, R. N. Conner, R. R. Fleet, J. C. Kroll et J. A. Jackson (dir.), *The Role of Insectivorous Birds in Forest Ecosystems* (p. 95-105). Elsevier.
- Conner, R. N. (1980). Foraging habitats of woodpeckers in Southwestern Virginia. *Journal of Field Ornithology*, 51, 119-127.
- Conner, R. N. (1981). Seasonal changes in woodpecker foraging patterns. *The Auk*, 98, 562-570.
- Conner, R. N. et Crawford, H. S. (1974). Woodpecker foraging in appalachian clearcuts. *Journal of Forestry*, 72, 564-566.
- Conner, R. N., Miller, O. K. et Adkisson, C. S. (1976). Woodpecker dependence on trees infected by fungal heart rots. *The Wilson Bulletin*, 88, 575-581.
- Conner, R. N., Jones, S. D. et Jones, G. D. (1999). Snag condition and woodpecker foraging ecology in a bottomland hardwood forest. *The Wilson Bulletin*, 106, 242-257.
- Cooke, H. A. et 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.042>

- Courteau, M., Darveau, M. et Savard, J.-P. L. (1997). *Effets des coupes forestières sur la disponibilité des sites de nidification pour le Garrot à Oeil d'Or (Bucephala clangula) en sapinière boréale*. Environnement Canada, Service Canadien de la Faune.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. et Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the Eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519-524. <https://doi.org/10.1890/080088>
- Dansereau, P.-R. et Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of Northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(1), 25-32. <https://doi.org/10.1139/x93-005>
- Dater, E. E. (1953). Casting of a Pileated Woodpecker. *The Wilson bulletin*, 280-280.
- Dennis, R. W. J., Malcolm, J. R., Smith, S. M. et Bellocq, M. I. (2017). Response of saproxylic insect communities to logging history, tree species, stage of decay, and wood posture in the central Nearctic boreal forest. *Journal of Forestry Research*, 29(5), 1365-1377. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0543-z>
- Dixon, J. (1927). Black bear tries to gnaw into a woodpecker's nest. *The Condor*, 29, 271-272.
- Dobkin, D. S. (1994). Conservation and management of neotropical migrant landbirds in the Northern Rockies and Great Plains. *University of Idaho Press*, 32(04), 32-2134. <https://doi.org/10.5860/choice.32-2134>
- Drapeau, P. et Cadieux, P. (2016). Bois sénéscent et communautés de vertébrés cavicoles. Dans *Setting Naturalité des eaux et des forêts*, Vallauri, D., Chauvin, C, Brun, J.-J., Fuhr, M., Sardat, N., André, J., Eynard-Machet, R., Rossi, M., DePalma, J.-P. (eds).. (p. 129-160b). Lavoisier, TEC & DOC.
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P. L., Bergeron, Y. et Vickery, W. L. (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs*, 70(3), 423-444. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0423:lsdaci\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0423:lsdaci]2.0.co;2)
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., Saint-Germain, M. (2009a). Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *Forestry Chronicle*, 85(2):227-234.
- Drapeau, P., Leduc, A. et Bergeron, Y. (2009b). Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes. Dans *Setting Conservation Targets for Managed Forest Landscapes*. (p. 129-160b). Cambridge University Press.
- Edworthy, A. B. et Martin, K. (2013). Persistence of tree cavities used by cavity-nesting vertebrates declines in harvested forests. *The Journal of Wildlife Management*, 77(4), 770-776. <https://doi.org/10.1002/jwmg.526>
- Environnement Canada. (2015). *Grand Pic (Dryocopus pileatus)*. Canada.ca. <https://faune-especes.canada.ca/situation-oiseaux/oiseau-bird-fra.aspx?sY=2019&sL=f&sM=a&sB=PIWO>



- Erskine, A. J. (2008). Pileated Woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) Foraging in suburban habitats in New Brunswick. *The Canadian Field Naturalist*, 122(3), 226-229. <https://doi.org/10.22621/cfn.v122i3.603>
- Esseen, P. A., Ehnstrom, B., Ericson, L. et Sjoberg, K. (1997). Boreal forests. *Ecological Bulletins*, 46, 16-47.
- Farris, K. L., Garton, E. O., Heglund, P. J. et Zack, S. (2002). *Woodpecker foraging and the successional decay of ponderosa pine*. USDA Forest Service.
- Findlay, C. S. et Houlahan, J. (1997). Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation biology*, 11, 1000-1009.
- Flemming, S. P., Holloway, G. L., Watts, E. J. et Lawrance, P. S. (1999). Characteristics of foraging trees selected by Pileated Woodpeckers in New Brunswick. *The Journal of Wildlife Management*, 63(2), 461-475. <https://doi.org/10.2307/3802631>
- Francoeur, A. (1997). Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Yukon. *Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*, 901-910.
- Freedman, B., Woodley, S. et Loo, J. (1994). Forestry practices and biodiversity, with particular reference to the Maritime Provinces of eastern Canada. *Environmental Reviews*, 2(1), 33-77. <https://doi.org/10.1139/a94-003>
- Freemark, K. E., Dunning, J. B., Hejl, S. J. et Probst, J. R. (1995). A landscape ecology perspective for research, conservation, and management. Dans T. E. Martin et D. M. Finch (dir.), *Ecology and management of Neotropical migratory birds, a synthesis and review of critical issues* (p. 381-421). Oxford University Press.
- Fuller, R. J. (2012). *Birds and habitat relationships in changing landscapes*. Cambridge University Press.
- Furniss, R. L. et Carolin, V. M. (1977). *Western forest insects*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Gardiner, L. M. (1957). Deterioration of fire-killed pine in Ontario and the causal wood-boring beetles. *The Canadian Entomologist*, 89(6), 241-263. <https://doi.org/10.4039/ent89241-6>
- 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* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Gauthier, S., Leduc, A. et Bergeron, Y. (1996). Forest dynamics modelling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment*, 39(1-3), 417-434. <https://doi.org/10.1007/bf00396159>
- Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Kneeshaw, D., Drapeau, P., De Granpré, L., Claveau, Y. et Paré, D. (2009). Forest ecosystem management: origins and foundations. *Ecosystem management in the boreal forest*. Presses de l'Université du Québec, Québec.

- Gibb, H. (2011). Experimental evidence for mediation of competition by habitat succession. *Ecology*, 92(10), 1871-1878. <https://doi.org/10.1890/10-2363.1>
- Grenier, N., Savard, C., Létourneau, S. et Dufault, D. (1998). *La réglementation sur l'abattage d'arbres en forêt privée*. MFFP.
- Grondin, P. et Saucier, J.-P. (2003). *Information écologique et planification forestière au Québec, Canada*. Note De Recherche Forestière no118. Direction de la Recherche Forestière.
- Gunn, J. S. et Hagan III, J. M. (2000). Woodpecker abundance and tree use in uneven-aged managed, and unmanaged, forest in Northern Maine. *Forest Ecology and Management*, 126(1), 1-12. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(99\)00078-x](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(99)00078-x)
- Hansen, L. D. et Akre, R. D. (1985). Biology of carpenter ants in Washington State (Hymenoptera: Formicidae: *Camponotus*). *Melanderia*, 43, 1-61.
- Hansen, L.D. et Akre, R.D. (1993). Urban pest management of carpenter ants. Dans *Proceedings of the First International Conference on Urban Pests*. K.B. Wildey and Wm H.Robinson (editors).
- Hansen, L. D. et Antonelli, A. L. (2005). *Carpenter Ants : Their Biology and Control*. Cooperative Extension, College Of Agriculture And Home Economics, Washington State University.
- Harness, R. E. et Walters, E. L. (2005). Woodpeckers and utility pole damage. *IEEE Industry Applications Magazine*, 11(2), 68-73. <https://doi.org/10.1109/mia.2005.1405829>
- Harper, K., Bergeron, Y., Drapeau, P. et Gauthier, S. (2002). Stand-level structural development following fire in the boreal forest in Abitibi, Québec. *Sylva Fennica*, 36, 249-263.
- Harris, R. D. (1983). Decay characteristics of Pileated Woodpecker nest trees. Dans *Snag Habitat Management: Proceedings of the Symposium* (p. 125-129). USDA Forest Service Flagstaff.
- Hartwig, C. L., Eastman, D. S. et Harestad, A. S. (2006). Characteristics of foraging sites and the use of structural elements by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*) on Southeastern Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Annales zoologici Fennici*, 43, 186-197.
- Harvey, B.D. (1999). The Lake Duparquet Research and Teaching Forest: Building a foundation for ecosystem management. *The Forestry Chronicle*, 75(3), 389-393. <https://doi.org/10.5558/tfc75389-3>
- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S. et Bergeron, Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the Southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 369-385. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(01\)00573-4](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(01)00573-4)
- Hejl, S. J., Hutto, R. L., Preston, C. R. et Finch, D. M. (1995). Effects of silvicultural treatments in the Rocky Mountains. Dans T. E. Martin et D. M. Finch (dir.), *Ecology and management of Neotropical migratory birds, a synthesis and review of critical issues*. (p. 220-244). Oxford University Press.
- Herrera-Alvarez, X., Blanco, J. A., Imbert, J. B., Alvarez, W. et Rivadeneira-Barba, G. (2020). Coarse woody debris' invertebrate community is affected directly by canopy type and indirectly by thinning in

- mixed scots pine—european beech forests. *Forests*, 11(9), 975.  
<https://doi.org/10.3390/f11090975>
- Higgins, R. J. et Lindgren, B. S. (2006). The fine scale physical attributes of coarse woody debris and effects of surrounding stand structure on its utilization by ants (Hymenoptera: Formicidae) in British Columbia, Canada. Dans S. J. Grove et J. L. Hanula (dir.), *Insect biodiversity and dead wood: Proceedings of a symposium for the 22nd International Congress of Entomology* (p. 67-74). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station.
- Hoyt, S. F. (1957). The ecology of the Pileated Woodpecker. *Ecology*, 38(2), 246-256.  
<https://doi.org/10.2307/1931683>
- Imbeau, L. (2001). *Effets à court et à long terme de l'aménagement forestier sur l'avifaune de la forêt boréale et une de ses espèces-clés: le Pic Tridactyle* [Thèse de doctorat, Université Laval].
- Jackman, S. M. (1975). *Woodpeckers of the Pacific Northwest: Their characteristics and their role in the forests*. [Master Thesis, Oregon State University].
- Jennings, D. T., Houseweart, M. W. et Francoeur, A. (1986). Ants (hymenoptera: formicidae) associated with strip-clearcut and dense spruce-fir forests of Maine. *The Canadian Entomologist*, 118(1), 43-50. <https://doi.org/10.4039/ent11843-1>
- Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C. et Gillingham, M. P. (2002). Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, 71(2), 225-235.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00595.x>
- Kaspari, M. et Majer, J. D. (2000). Using ants to monitor environmental change. Dans D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso et T. R. Schultz (dir.), *Ants : Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (p. 89-98). Smithsonian institution press.
- Kellam, J. S. (1996). *Ecology and behavior of Pileated Woodpeckers at roost sites* [Master Thesis, University of Alberta].
- Kellam, J. S. (2003). Pair bond maintenance in Pileated Woodpeckers at roost sites during autumn. *The Wilson Bulletin*, 115(2), 186-192. <https://doi.org/10.1676/02-098>
- Kendeigh, S. C. (1961). Energy of birds conserved by roosting in cavities. *The Wilson bulletin*, 73, 140-147.
- Kidd, M. G. et Longair, R. W. (1997). Abundance and diversity of ant (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in regenerating forests of northern saskatchewan. *Canadian Field-Naturalist*, 111, 635-637.
- Kilham, L. (1971). Reproductive behavior of Yellow-Bellied Sapsuckers. Preference for nesting in fomes-infected aspens and nest hole interrelations with flying squirrels, raccoons, and other animals. *The Wilson bulletin*, 83, 159-171.
- Kilham, L. (1976). Winter foraging and associated behavior of Pileated Woodpeckers in Georgia and Florida. *The Auk*, 93, 15-24.

- Kirk, D. A. et Naylor, B. J. (1996). *Habitat requirements of the Pileated Woodpecker (Dryocopus pileatus) with special reference to Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources.
- Klopfer, P. H. (1967). Behavioral stereotypy in birds. *The Wilson bulletin*, 79, 290-300.
- Klotz, J. H., Greenberg, L., Reid, B. L. et Davis, L. J. (1998). Spatial distribution of colonies of three carpenter ants, *Camponotus pennsylvanicus*, *Camponotus floridanus*, and *Camponotus laevigatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 32, 51-32.
- Lawrence, L. D. K. (1966). A comparative life-history study of four species of woodpeckers. *Ornithological Monographs*, (5), 1-156. <https://doi.org/10.2307/40166747>
- Leduc, A. (1999). *Plan Général d'aménagement, Forêt d'Enseignement et de Recherche du Lac Duparquet*. Groupe de Recherche en Écologie Forestière Interuniversitaire.
- Lemaître, J. et Villard, M.-A. (2005). Foraging patterns of Pileated Woodpeckers in a managed acadian forest: a resource selection function. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(10), 2387-2393. <https://doi.org/10.1139/x05-148>
- Leonard, D. L. et Stout, I. J. (2006). Woodpecker use of forested wetlands in central peninsular Florida. *Southeastern Naturalist*, 5(4), 621-636. [https://doi.org/10.1656/1528-7092\(2006\)5\[621:wuofwi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1656/1528-7092(2006)5[621:wuofwi]2.0.co;2)
- Li, P. et Martin, T. E. (1991). Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *The Auk*, 108, 405-418.
- Loose, S. S. et Anderson, S. H. (1995). Woodpecker habitat use in the forests of Southeast Wyoming. *Journal of Field Ornithology*, 66, 503-514.
- Mannan, R. W. (1977). *Use of snags by birds, douglas-fir region, Western Oregon* [Master Thesis, Oregon State University].
- Mannan, R. W. (1984). Summer area requirements of Pileated Woodpeckers in Western Oregon. *Wildlife Society Bulletin*, 12, 265-268.
- Mannan, R. W., Meslow, E. C. et Wight, H. M. (1980). Use of snags by birds in douglas-fir forests, Western Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 44(4), 787-797. <https://doi.org/10.2307/3808306>
- Marchais, M. (2017). *Les changements de composition dans la forêt boréale mixte de l'Ouest du Québec depuis la colonisation euro-canadienne* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Martin, K., Aitken, K. E. H. et 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(1), 5-19. <https://doi.org/10.1093/condor/106.1.5>
- Martin, M., Tremblay, J. A., Ibarzabal, J. et Morin, H. (2021). An indicator species highlights continuous deadwood supply is a key ecological attribute of boreal old-growth forests. *Ecosphere*, 12(5). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3507>

- Martin, T. E. (1987). Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 453-487.
- McClelland, B. R. (1978). *Relationships between hole-nesting birds, forest, snags, and decay in western larch-douglas-fir forests of the Northern Rocky Mountains*. [PhD Thesis, University of Montana].
- McClelland, B. R. et McClelland, P. T. (1999). Pileated Woodpecker nest and roost trees in Montana: Links with old-growth and forest « health ». *Wildlife Society Bulletin*, 846-857.
- McGarigal, K. et McComb, W. C. (1995). Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*, 65(3), 235-260.  
<https://doi.org/10.2307/2937059>
- Mellen, T. K. (1987). *Home range and habitat use of Pileated Woodpeckers, Western Oregon* [Master Thesis, Oregon State University].
- Mellen, T. K., Meslow, E. C. et Mannan, R. W. (1992). Summertime home range and habitat use of Pileated Woodpeckers in Western Oregon. *The Journal of Wildlife Management*, 56(1), 96-103.  
<https://doi.org/10.2307/3808796>
- Millar, B. R. (1992). *An ecological assessment of the use of hydro utility poles for nesting by Pileated Woodpeckers in Southeastern Manitoba*. [Master Thesis, University of Manitoba].
- Millar, B. R. (1994). *Habitat suitability index model: Pileated Woodpecker (Dryocopus pileatus)*. Manitoba Department of Natural Resources, Wildlife Branch.
- Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. (1993). Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi Region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(8), 1497-1506.  
<https://doi.org/10.1139/x93-189>
- Morrison, M. L., With, K. A., Timossi, I. C., Block, W. M. et Milne, K. A. (1986). Foraging behavior of bark-foraging birds in the Sierra Nevada. *The Condor*, 89(1), 201-204.  
<https://doi.org/10.2307/1368782>
- Mosnier, A., Ouellet, J.-P., Sirois, L. et Fournier, N. (2003). Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81(7), 1174-1184.  
<https://doi.org/10.1139/z03-065>
- MRNF. (2006). *Ressources et Industries Forestières*. Éditeur Officiel du Québec.
- Nappi, A. (2009). *Utilisation du bois mort et des forêts brûlées par le Pic à dos noir en forêt boréale*. [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Nappi, A., Drapeau, P. et Leduc, A. (2015). How important is dead wood for woodpeckers foraging in Eastern North American Boreal Forests? *Forest Ecology and Management*, 346, 10-21.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.028>

- Newell, P., King, S. et Kaller, M. (2009). Foraging behavior of Pileated Woodpeckers in partial cut and uncut bottomland hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1456-1464. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.053>
- Newton, I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological Conservation*, 70(3), 265-276. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90172-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90172-4)
- Nielsen, M. G. (1986). Respiratory rates of ants from different climatic areas. *Journal of Insect Physiology*, 32(2), 125-131. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(86\)90131-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(86)90131-9)
- Nilsson, J.-A. (1989). Causes and consequences of natal dispersal in the Marsh Tit, *Parus palustris*. *The Journal of Animal Ecology*, 58(2), 619. <https://doi.org/10.2307/4852>
- Ouellet-Lapointe, U., Drapeau, P., Cadieux, P. et Imbeau, L. (2012). Woodpecker excavations suitability for and occupancy by cavity users in the boreal mixedwood forest of Eastern Canada. *Écoscience*, 19(4), 391-397. <https://doi.org/10.2980/19-4-3582>
- Parker, D. L. et Stevens, R. E. (1979). *Mountain pine beetle infestation characteristics in ponderosa pine, Kaibab Plateau, Arizona, 1975-77*. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experimental Station.
- Plouffe-Leboeuf, A. (2016). *Persistance temporelle de l'avifaune cavicole dans les habitats linéaires en forêt boréale aménagée* [Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal].
- Poizat, G. et Pont, D. (1996). Multi-scale approach to species–habitat relationships: juvenile fish in a large river section. *Freshwater Biology*, 36(3), 611-622. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1996.00129.x>
- Punntila, P., Haila, Y., Pajunen, T., Tukia, H. et Haila, Y. (1991). Colonisation of clearcut forests by ants in the Southern Finnish taiga: A Quantitative survey. *Oikos*, 61(2), 250. <https://doi.org/10.2307/3545343>
- Punntila, P., Haila, Y., Niemela, J. et Pajunen, T. (1994). Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici*, 31(1), 131-144.
- Punntila, P., Haila, Y. et Tukia, H. (1996). Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography*, 19(1), 16-28. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1996.tb00151.x>
- Raley, C. M. et Aubry, K. B. (2006). Foraging ecology of Pileated Woodpeckers in coastal forests of Washington. *Journal of Wildlife Management*, 70(5), 1266-1275. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2006\)70\[1266:feopwi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2006)70[1266:feopwi]2.0.co;2)
- Raphael, M. G. et White, M. (1984). Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada. *Wildlife Monographs*, 86, 3-66.
- Reller, A. W. (1972). Aspects of behavioral ecology of Red-Headed and Red-Bellied Woodpeckers. *American Midland Naturalist*, 88(2), 270-290. <https://doi.org/10.2307/2424354>

- Renken, R. B. et Wiggers, E. P. (1989). Forest characteristics related to Pileated Woodpecker territory size in Missouri. *The Condor*, 91(3), 642-652. <https://doi.org/10.2307/1368115>
- Renken, R. et Wiggers, E. (1993). Habitat characteristics related to Pileated Woodpecker densities in Missouri. *The Wilson Bulletin*, 105(3), 77-83. <https://doi.org/10.2307/1368115>
- Robbins, C. S., Sauer, J. R., Greenberg, R. S. et Droege, S. (1989). Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 7658-7662.
- Robinson, W. et Debinski, D. (2008). Epigaic ant communities along a soil moisture gradient in Grand Teton Montane Meadows. *The UW National Parks Service Research Station Annual Reports*, 31, 135-140. <https://doi.org/10.13001/uwnpsrc.2008.3727>
- Rolstad, J., Majewski, P. et Rolstad, E. (1998). Black Woodpecker use of habitats and feeding substrates in a managed Scandinavian Forest. *The Journal of Wildlife Management*, 62(1), 11-23. <https://doi.org/10.2307/3802260>
- Rose, A. H. (1957). Some notes on the biology of *monochamus scutellatus* (Say) (Coleoptera: Cerambycidae). *The Canadian Entomologist*, 89(12), 547-553. <https://doi.org/10.4039/ent89547-12>
- Rosenberg, K. V. et Raphael, M. G. (1986). Effects of forest fragmentation on vertebrates in douglas-fir forests. Dans J. Verner, M. L. Morrison et C. J. Ralph (dir.), *Wildlife 2000: Modeling Habitat Relationships of Terrestrial Vertebrates* (p. 263-272). University of Wisconsin.
- Rosenberg, D. K., Fraser, J. D. et Stauffer, D. F. (1988). Use and characteristics of snags in young and old forest stands in Southwest Virginia. *Forest Science*, 34, 224-228.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hébert, C. (2004). Xylophagous insect species composition and patterns of substratum use on fire-killed black spruce in central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(3), 677-685. <https://doi.org/10.1139/x03-235>
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et M. Buddle, C. (2007). Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography*, 30(6), 737-748. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x>
- Sanders, C. J. (1964). The biology of carpenter ants in New Brunswick. *The Canadian Entomologist*, 96(6), 894-909. <https://doi.org/10.4039/ent96894-6>
- Sanders, C. J. (1970). Seasonal and daily activity patterns of carpenter ants (*Camponotus* spp.) in Northwestern Ontario (Hymenoptera: Formicidae). *The Canadian Entomologist*, 104(11), 1681-1687. <https://doi.org/10.4039/ent1041681-11>
- Saucier, J. P., Bergeron, J. F., Grondin, P. et Robitaille, A. (1998). *Les Régions Écologiques du Québec Méridional: Un des Éléments du Système Hiérarchique de Classification Écologique du Territoire Mis au Point par le Ministère des Ressources Naturelles*. L'Aubelle.

- Savignac, C. (1996). *Sélection de l'habitat par le Grand Pic (Dryocopus pileatus) à différentes échelles spatiales dans la région de la Mauricie*. [Mémoire de maîtrise, Université Laval].
- Schneider, D. C. (1994). *Quantitative ecology: Spatial and temporal scaling*. Academic Press.
- Short, L. L. et Sandstrom, G. F. (1982). *Woodpeckers of the World*. Delaware Museum of Natural History.
- Staebler, G. R. (1949). Predicting the volume and normality of reproduction stands of douglas-fir. *Journal of Forestry*, 47, 828-833.
- Swallow, S. K., Howard, R. A. et Gutierrez, R. J. (1988). Snag preferences of woodpeckers foraging in a Northeastern Hardwood Forest. *The Wilson Bulletin*, 100, 236-246.
- Swift, M. J., Boddy, L. et Healey, I. N. (1984). Wood decomposition in an abandoned beech and oak coppiced woodland in SE England. *Holarctic Ecology*, 7(2), 218-228.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01124.x>
- Thomas, J. W., Anderson, R. B., Maser, C. et Bull, E. L. (1979). *Wildlife habitats in managed forests, the Blue Mountains of Oregon and Washington*. USDA Forest Services Agriculture Handbook 553.
- Thompson, F. R., Probst, G. R. et Raphael, M. G. (1995). Impacts of silviculture: overview and management recommendations. Dans T. E. Martin et D. M. Finch (dir.), *Ecology and management of Neotropical migratory birds, a synthesis and review of critical issues*. (p. 201-219). Oxford University Press.
- Tomasevic, J. A. et Marzluff, J. M. (2018). Use of suburban landscapes by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*). *The Condor*, 120(4), 727-738. <https://doi.org/10.1650/condor-17-171.1>
- Tomasevic, J. et Marzluff, J. (2020). Roosting, reproduction, and survivorship of Pileated Woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) in a suburban setting. *Avian Conservation and Ecology*, 15(1), 13-22.  
<https://doi.org/10.5751/ace-01547-150113>
- Torgersen, T. R. et Bull, E. L. (1995). Down logs as habitat for forest-dwelling ants : the primary prey of Pileated Woodpeckers in Northeastern Oregon. *Northwest Science*, 69(4), 294-303.
- Travis, J. (1977). Seasonal foraging in a Downy Woodpecker population. *The Condor*, 79(3), 371-375.  
<https://doi.org/10.2307/1368015>
- Vaillancourt, M.-A., Drapeau, P., Gauthier, S. et Robert, M. (2008). Availability of standing trees for large cavity-nesting birds in the eastern boreal forest of Québec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2272-2285. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.036>
- Vander, R. K., Klaus Jaffe et Aragua Cedeno. (1990). *Applied myrmecology : a world perspective*. Westview Press.
- VanderWerf, E. A. (1993). Scales of habitat selection by foraging 'elepaio in undisturbed and human-altered forests in Hawaii. *The Condor*, 95(4), 980-989. <https://doi.org/10.2307/1369433>



- Veit, R. R. et Lewis, M. A. (1996). Dispersal, population growth, and the allee effect: Dynamics of the house finch invasion of Eastern North America. *The American Naturalist*, 148(2), 255-274. <https://doi.org/10.1086/285924>
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., Tiainen, I. et Vilén, J. (2000). Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici.*, 37, 135-149.
- Vincent, J.-S. et Hardy, L. (2011). L'évolution et l'extension des lacs Glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Physique et Quaternaire*, 31(3-4), 357-372. <https://doi.org/10.7202/1000283ar>
- Watson, A., Moss, R., Rothery, P. et Parr, R. (1984). Demographic causes and predictive models of population fluctuations in red grouse. *The Journal of Animal Ecology*, 53(2), 639. <https://doi.org/10.2307/4541>
- Weikel, J. M. et Hayes, J. P. (1999). The foraging ecology of cavity-nesting birds in young forests of the Northern Coast Range of Oregon. *The Condor*, 101(1), 58-66. <https://doi.org/10.2307/1370446>
- Wheeler, H. E. (1921). Notes from Arkansas. *The Wilson Bulletin*, 33, 152-221.
- Whitcomb, R. F., Robbins, C. S., Lynch, J. F., Whitcomb, B. L., Klimkiewicz, M. K. et Bystrak, D. (1981). Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. Dans *Forest Island Dynamics in a Man Dominated Landscape* (p. 125-205). Springer-Verlag.
- Wiens, J. A. (1989). *The Ecology of Bird Communities* (Cambridge studies in ecology, vol. 1 et 2). Cambridge University Press.
- Wiens, J. A. (1994). Habitat fragmentation: island vs. landscape perspectives on bird conservation. *Ibis*, 137, 97-104. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1995.tb08464.x>
- Winkler, H., Christie, D. A. et Nurney, D. (1995). Woodpeckers: a guide to the woodpeckers of the world. *Houghton Mifflin Company*, 32(11), 32-6016. <https://doi.org/10.5860/choice.32-6016>
- Zhao, C., Wu, X., Griffin, J. N., Xi, X. et Sun, S. (2013). Territorial ants depress plant growth through cascading non-trophic effects in an alpine meadow. *Oikos*, 123(4), 481-487. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00815.x>